

Este exemplar corresponde a redação  
final da tese defendida pela  
candidata Silvana Buzato e  
aprovada pela comissão julgadora  
19/12/90 Marlies Sazima



Ecologia da polinização de duas espécies simpátricas de  
*Mendoncia* (Acanthaceae),  
na região de Campinas, São Paulo.

Silvana Buzato

Orientador

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Marlies Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia, UNICAMP, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Biologia Vegetal).

Campinas - 1990

B988e

13291/BC



Ao meu irmão,

**Luiz Eduardo Buzato.**

## Agradecimentos

Dentre as pessoas e instituições que tornaram possível a realização deste trabalho, desejo agradecer às seguintes:

Dr<sup>a</sup>. Marlies Sazima, pela amizade, estímulo constante e orientação na formação acadêmica.

Dr. Ivan Sazima, pelas valiosas discussões e sugestões, não somente durante a realização da pré-banca, mas ao longo da minha formação científica.

Drs. Reinaldo Monteiro e Angela B. Martins, pela leitura crítica do trabalho e valiosas sugestões apresentadas.

Andréa L. M. Franco, pela amizade, auxílio no trabalho de campo e confecção dos desenhos.

Esmeralda Z. Borghi, pelo primoroso acabamento artístico dos desenhos.

Professores e Funcionários do Departamento de Botânica, UNICAMP, em especial a Dr<sup>a</sup>. Marília de M. Castro e Maria Odete F. Pedrossanti, respectivamente, pelas sugestões e discussão referente à anatomia das anteras e preparação de cortes anatômicos.

Prof. João F.M. Camargo, pela identificação das abelhas.

Guardas da Fazenda Santa Genebra, pelo apoio durante o trabalho de campo.

Aos amigos, em especial, Rogéria, Valéria, Fabiana, Carla, Gilson, Hernandez, Pira, Andréa, Rosângela, Cris, Luciano, Héliida, Eneida, Tereza, Ritinha, Evelyn, Kleber, João Vasconcellos, Fernando Frieiro, João Semir, Luciana, Mauro, Maristela, Carina, Flávia e Claudio (DCC).

CAPES e FAPESP, pelas bolsas de estudo concedidas.

Ao Paulinho, pelo apoio e estímulo durante a fase final do manuscrito.

Pelo carinho, apoio e estímulo durante inúmeros momentos agradeço, em especial, René, Luzia, Ronaldo, Antonia, Ruth e Maria José.

# Índice

|   |    |
|---|----|
| • 1. Introdução.....  | 1  |
| • 2. Material & Métodos .....                                 | 3  |
| • 3. Resultados.....  | 8  |
| 3.1 <i>Mendoncia puberula</i> .....                           | 8  |
| 3.1.1 A flor .....  | 8  |
| 3.1.2 Anatomia das tecas.....                                 | 13 |
| 3.1.3 Sistema Reprodutivo .....                               | 15 |
| 3.1.4 Visitantes .....  | 16 |
| 3.2 <i>Mendoncia velloziana</i> .....                         | 24 |
| 3.2.1 A flor .....  | 24 |
| 3.2.2 Anatomia das tecas.....                                 | 28 |
| 3.2.3 Sistema Reprodutivo .....                               | 30 |
| 3.2.4 Visitantes .....  | 31 |
| • 4. Discussão.....   | 36 |
| 4.1 A flor .....  | 36 |
| 4.2 Mecanismo de liberação do pólen e anatomia das tecas..... | 42 |
| 4.3 Sistema Reprodutivo .....                                 | 44 |

|   |    |
|---|----|
| 4.4 Visitantes .....                    | 46 |
| 4.4.1 <i>Mendoncia puberula</i> .....   | 46 |
| 4.4.2 <i>Mendoncia velloziana</i> ..... | 48 |
| • 5. Referências Bibliográficas .....   | 51 |
| • 6. Resumo .....                       | 61 |
| • 7. Abstract.....                      | 63 |

# 1. Introdução

Em comunidades vegetais, uma das mais admiráveis características é sua grande variedade em morfologia e coloração das flores. A variedade de flores está relacionada, em geral, com a diversidade morfológica e comportamental de seus visitantes (Waser, 1983). O significado adaptativo desta variedade está em atrair o polinizador, para que discrimine o recurso floral e transporte pólen intraespecífico de modo preciso (Kevan, 1983).

A ecologia da polinização, segundo Fægri & Van Der Pijl (1980), é o estudo da relação recíproca entre as plantas e os polinizadores. De acordo com Gottsberger (1989) os estudos nesta área de conhecimento tem aumentado nos últimos anos por diversas razões, revelando cada vez mais o dinamismo da história da vida das angiospermas. De um modo geral, tem sido desenvolvidos diversos estudos relacionados com a biologia da polinização a nível de comunidades (p.e. Stiles, 1975; Brown & Kodric-Brown, 1979; Inouye, 1980; Bawa et al., 1985; Wheelwright, 1985; Feinsinger et al., 1986; Murray et al., 1987; Gottsberger et al., 1988; Haber & Frankie, 1989; Machado, 1990) ou a nível de famílias, gêneros e espécies (p.e. Grant & Grant, 1965; Gottsberger, 1972, 1986; Sazima & Sazima, 1978, 1990).

A família Acanthaceae possui 250 gêneros de ampla distribuição, principalmente, nas regiões tropicais de todo o mundo, apresentando hábitos que variam de herbáceos a arbustivos (Heywood, 1979). O gênero *Mendoncia* Vell. ex Vand. possui mais de 60 espécies, ocorrendo a maioria delas na América Tropical (Wasshausen & Smith, 1969; Willis, 1973) e diversas na África e Madagascar (Good, 1974). A revisão taxonômica das quatorze espécies brasileiras de *Mendoncia* foi feita por Profice (1989).

As primeiras informações sobre a biologia floral de Acanthaceae são encontradas em Knuth (1905), ao mencionar que nas espécies brasileiras, de flores vermelhas

e amarelas, foram observadas, principalmente, visitas de beija-flores e também abelhas. Há informações recentes sobre interações entre plantas desta família e beija-flores nos neotrópicos (Linhart & Feinsinger, 1980; Snow & Snow, 1980, 1986; Snow & Teixeira, 1982; Machado, 1990) e sobre o sistema reprodutivo (McDade, 1985).

Este trabalho tem como objetivo o estudo da ecologia da polinização de duas espécies simpátricas de *Mendoncia*, abordando aspectos referentes à fenologia, morfologia floral, anatomia das tecas, sistema reprodutivo, mecanismos de polinização e comportamento dos visitantes. Este estudo visa ampliar o conhecimento sobre a ecologia da polinização de representantes neotrópicos de Acanthaceae, exemplificado com uma espécie polinizada por abelhas e outra, por beija-flores.

## 2. Material & Métodos

Os estudos de campo sobre a ecologia da polinização de *Mendoncia puberula* Martius e *Mendoncia velloziana* Martius foram feitos na Reserva da Fazenda Santa Genebra, Campinas, São Paulo, às margens da rodovia Campinas - Paulínia (c. 22°49' S, 47°08' W, 640m). Atualmente, esta área representa uma das pequenas manchas isoladas de mata de planalto, as quais foram bastante expressivas no sudeste do Brasil em séculos passados (Leitão Filho, 1982). A reserva possui uma área de 250 ha que se encontra cercada por plantações de cana de açúcar, milho e soja. A vegetação é característica de mata latifoliada subtropical, semidecídua. De acordo com o estudo florístico e fitossociológico realizado por J. Tamashiro (com.pess.) em 1 ha desta mata, as famílias mais abundantes são Meliaceae, Rubiaceae e Apocynaceae; as que apresentam maior riqueza em espécies são Leguminosae, Myrtaceae, Rubiaceae e Rutaceae. As bordas da mata e dos caminhos que as cortam estão perturbadas por ação antrópica, apresentando grande riqueza de plantas escandentes e trepadeiras. Foram registradas cento e vinte espécies de trepadeiras, onde as famílias Bignoniaceae, Malphighiaceae e Sapindaceae são as melhor representadas, sendo esta última também a mais abundante (H.F. Leitão Filho, com. pess.).

Na classificação de Köppen, o clima da área de Campinas é do tipo Cwa, que significa mesotérmico de inverno seco com temperatura média do mês mais frio inferior a 18° C e do mês mais quente, superior a 22° C. A distribuição das chuvas segue o regime típico das zonas tropicais de baixa altitude, caracterizado por verão chuvoso e inverno seco (Fig. 1).

Observações periódicas sobre a biologia e a morfologia floral foram feitas em diferentes estádios de desenvolvimento da flor no período de agosto de 1988 a abril de 1990. Dados sobre horário de antese, receptividade do estigma, disponibilidade e

viabilidade do pólen, concentração do néctar, presença de osmóforos, duração da flor e desenvolvimento dos frutos foram registrados. Descrições das partes florais como tamanho, formato, coloração, odor e tipo de recurso oferecido ao visitante foram feitas para a compreensão da sua estrutura, função e relações com os animais visitantes. Os esquemas das flores foram feitos a partir de fotografias ou de material fixado, com o auxílio de câmara clara. As cores das flores foram determinadas segundo o guia de cores de Kornerup & Wanscher (1963).

A concentração de açúcares no néctar de *M. puberula* e *M. velloziana* foi medida no laboratório com o auxílio de um refratômetro de bolso, utilizando-se dez flores de cada espécie, coletadas pela manhã. Devido a diferenças em quantidade e acessibilidade, o néctar em *M. velloziana* foi recolhido com capilares de vidro, e em *M. puberula* a flor foi aberta longitudinalmente e a gota de néctar colocada diretamente sobre o prisma do refratômetro e diluída (1:1) em água destilada.

A receptividade do estigma foi testada por dois métodos, com o uso de Sudam III glicerinado e o de água oxigenada (Johansen, 1940; Zeisler, 1938). A viabilidade do pólen foi verificada usando as técnicas de coloração citadas em Radford et al. (1974) e Alexander (1980). O pólen retirado das anteras foi colocado sobre uma lâmina simples na qual foi adicionado o corante. Foram feitas lâminas de dez flores de cada espécie e contados quinhentos grãos de pólen por lâmina por método. Além disso, foi feita a germinação dos grãos de pólen em solução de 2.5g de sacarose em gelatina a 2% (Souza, 1988).

Para verificar a presença de osmóforos nas flores foi empregada uma solução aquosa de vermelho neutro 1:1000 (Vogel, 1963), na qual as flores foram imersas durante dez minutos e, após, lavadas em água destilada. Para concentração de odor, dez flores de cada espécie foram acondicionadas em distintos recipientes de vidro.

A análise anatômica das tecas, das duas espécies de *Mendoncia*, foi realizada a partir de cortes transversais seriados, com 12  $\mu\text{m}$  espessura obtidos em micrótomo rotativo. As anteras foram fixadas em FAA 70, desidratadas em série etílica, incluídas em parafina e seccionadas. Esses cortes foram corados com Safranina e Azulastra (Gerlach, 1969) e montados em resina sintética.

Concomitantemente às observações de campo, foram feitas experiências sobre o sistema de reprodução em ambas as espécies, através de ensaios: autopolinização espontânea, botões foram ensacados sem qualquer tratamento; emasculação (apomixia), botões foram emasculados e ensacados, não sendo feito tratamento posterior; polinização cruzada, pólen de flores de indivíduos diferentes foi transferido manualmente para o estigma de flores anteriormente emasculadas; autopolinização manual, pólen de determinada flor foi depositado sobre o seu estigma. Os botões e flores foram ensacados com sacos de papel impermeável para impedir o contato das flores com os visitantes. A emasculação dos botões foi feita com o auxílio de uma pinça perfurando-se a corola para a retirada das anteras. As flores dos experimentos foram etiquetadas com data e tratamento, para acompanhamento.

Para estudos sobre o crescimento do tubo polínico nos estiletos foram realizadas polinizações manuais (autopolinização e polinização cruzada) em gineceu colocado em placa de ágar e fixado, após as polinizações, em FAA 70, em intervalos de 12, 24 e 36 horas. O gineceu das flores foram analisados sob microscopia de fluorescência segundo a técnica de Martin (1959). O número de grãos de pólen e óvulos foi contado a partir de botões fixados em ácido láctico e glicerina (3:1) segundo Lloyd (1972). A razão pólen/óvulo foi calculada dividindo-se o número de grãos por flor pelo número de óvulos de cada flor (Cruden, 1977).

As observações sobre os visitantes às flores de *M. puberula* foram feitas de

dezembro a abril e, em *M. velloziana* de agosto a janeiro, nos anos de 1988 a 1990. Os animais visitantes foram registrados e estudado o seu comportamento e as adaptações mais evidentes ao tipo de flor visitada (comprimento do bico nos beija-flores, tamanho do corpo e da língua nas abelhas). O comportamento dos visitantes nas flores foi observado a vista desarmada e fotografado, para análise mais pormenorizada. Foram registrados horário, duração, modo e frequência de visitas, número de flores visitadas e tipo de recurso coletado. As abelhas foram coletadas, enquanto pousadas na flor, com o auxílio de um frasco e posteriormente conservadas a seco. Os beija-flores foram identificados a partir de observações diretas e com auxílio de registro fotográfico.

Foi coletado material botânico das duas espécies de *Mendoncia*, sendo parte herborizada e parte fixada em álcool 70%, para medidas. Exsiccatas foram depositadas no Herbário do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais da Universidade Estadual de Campinas (UEC 20.978 e UEC 19.881, 21.578). Os espécimes testemunhos dos animais visitantes serão depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

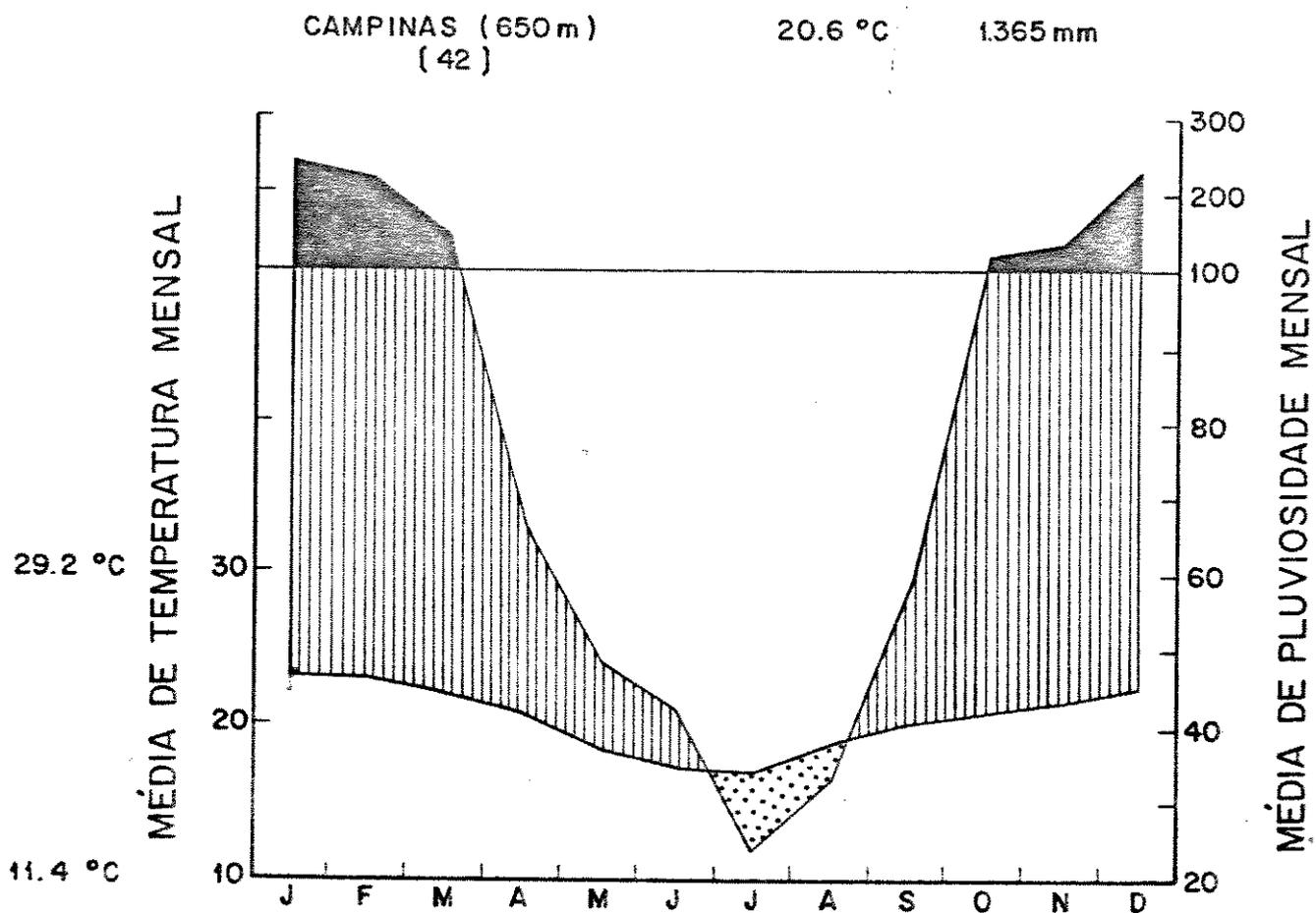


Figura 1: Diagrama climático do Município de Campinas, São Paulo, para um período de 42 anos, segundo dados obtidos na Estação Meteorológica do Instituto Agrônômico de Campinas.

### 3. Resultados

#### Características gerais das espécies estudadas de *Mendoncia* Vell. ex Vand.

As plantas de *Mendoncia puberula* e *M. velloziana* crescem geralmente na borda e em clareiras da mata. Possuem hábito de liana, sendo o seu caule delgado e sarmentoso, utilizando como suporte várias espécies de plantas como, por exemplo: *Celtis iguanaea* (Ulmaceae), *Piper* spp. (Piperaceae), espécies de Euphorbiaceae, bem como ramos secos, podendo desta forma atingir mais de cinco metros de altura. As folhas de ambas as espécies são opostas, sendo as de *M. velloziana* de coloração ferrugínea e mais pilosas que as de *M. puberula*. As flores estão dispostas em inflorescências axilares fasciculadas variando a quantidade de flores de uma a quatro por inflorescência.

#### 3.1. *Mendoncia puberula* Mart.

O agrupamento estudado de *M. puberula* era constituído de quinze indivíduos. O período de floração desta espécie de *Mendoncia* teve início em dezembro, estendendo-se até abril. Além disto, raras flores foram observadas em outras épocas do ano. A quantidade de flores por indivíduo pode variar de uma a vinte por dia, dependendo da fase de floração.

##### 3.1.1. A flor

As flores de *M. puberula* encontram-se em posição horizontal em relação ao caule. O pedicelo é esparsamente pubescente, de coloração esverdeada e mede de 20 a 24mm de comprimento. As flores possuem duas bractéolas de coloração esverdeada e de formato ovado, que na fase de botão se encontram soldadas nas margens, abrigando o

botão. Há um líquido aquoso no espaço entre as bractéolas e o botão, cuja concentração de açúcares é de 0.2%. Com o desenvolvimento e a abertura da flor, metade da corola é exposta e a outra metade permanece envolvida pelas bractéolas. O cálice é aneliforme e reduzido.

A corola é branca, tubulosa, zigomorfa, gamopétala e de consistência membranácea. O limbo da corola é constituído por cinco lobos ligeiramente reflexos. Os três lobos na parte inferior da flor são mais expandidos que os dois lobos superiores (Figs. 2 e 5a). Guias de nectário, de coloração purpúrea, ocorrem na entrada do tubo da corola e se estendem aos lobos do limbo. O comprimento do tubo da corola é de cerca de 35mm e o diâmetro da flor na região do limbo pode variar de 8 a 10mm. Há uma constrição no tubo da corola, a cerca de um terço da sua base. Na porção basal e inferior do tubo há um abaulamento da corola pouco antes da constrição. Após a constrição a corola se alarga em direção ao limbo (Fig. 2). Ocorrem glândulas em diversas regiões da corola.

O androceu é composto por quatro estames brancos, inclusos na corola e livres entre si. Os filetes estão parcialmente concrecidos à parte inferior da corola, na região da constrição e possuem glândulas em toda sua extensão. A porção livre dos filetes está posicionada obliquamente ao eixo maior do tubo da corola, reduzindo o espaço nesta região a uma estreita passagem. Em decorrência da posição oblíqua dos filetes, as anteras também estão nesta posição (Fig. 2). As anteras são brancas, lanceoladas, subuladas, sua parte apical está dirigida para a parte superior da corola e abrem por poros (Fig 3a e 3b). Cada uma das duas anteras próximas à entrada do tubo da corola possui uma teca ligeiramente mais curta que as outras tecas (Fig 3a e 3b). Devido a esta diferença no tamanho das tecas e pelo fato dos filetes terem pontos de inserção diferentes no tubo da corola, as tecas estão dispostas em sequência e formando degraus (Fig. 2). Os grãos de pólen são esféricos, lisos e brancos. O pólen

é pulverulento, sendo expelido a um leve toque nas anteras.

O gineceu é constituído por ovário súpero, fracamente pubescente, unilocular com dois óvulos. O ovário mede cerca de 4.5mm de comprimento. O estilete mede 21mm de comprimento, é ligeiramente curvado e ocorre rente à parte superior do tubo da corola, passando entre a porção apical das anteras. O estigma é bilabiado e sobressai ligeiramente ao limbo da corola (Fig. 2).

O nectário está situado abaixo do ovário, tem formato de anel e mede cerca de 1.5mm de altura. A concentração de açúcares no néctar é, em média, de 30% ( $s=2,30$ ;  $n=14$ ). Ocorre produção de néctar durante todo o período em que a flor se encontra aberta, porém a produção é muito baixa; apenas pequenas gotas que são acumuladas na região abaulada da base da corola.

As flores de *M. puberula* abrem no período da manhã, por volta das 05:00h e sua abertura se caracteriza pela distensão do limbo da corola. Logo após, ocorre a deiscência das anteras, inicia-se a produção de néctar e os lobos do estigma se tornam receptivo. A duração das flores é variável, algumas iniciam o processo de murchamento oito horas após a antese e outras não iniciam este processo nem ao final da tarde. No dia seguinte à antese, todas as flores estão murchas e a corola cai. As flores emitem odor semelhante a “sabão de coco”, durante todo o período em que estão abertas.

A viabilidade dos grãos de pólen foi de 99%, tanto com a técnica do carmin acético quanto com a do verde malaqueta e fucsina ácida, e de 97% quando os grãos de pólen são colocados para germinar em gelatina. Os grãos de pólen viáveis pela técnica do carmin acético coram-se de vermelho e pela técnica do verde malaqueta e fucsina ácida coram-se de púrpura, enquanto que os grãos inviáveis permanecem, respectivamente, incolores e verdes.

O vermelho neutro corou de vermelho as regiões onde se encontram os osmóforos (glândulas de odor). São áreas no limbo e no tubo da corola; corou também fortemente os filetes, o conectivo e a base das anteras indicando a presença destas glândulas.

O crescimento do ovário é perceptível após o quinto dia depois do murcharimento da corola. As bractéolas permanecem durante o desenvolvimento do fruto, caindo no fruto maduro. O fruto é do tipo drupa e possui coloração arroxeadada, quando maduro.

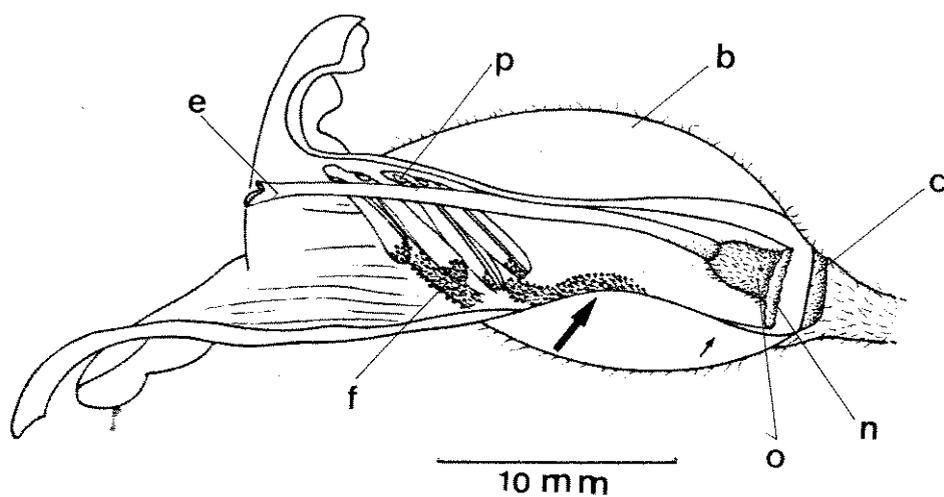


Figura 2: Flor de *Mendoncia puberula* em corte longitudinal. Uma bractéola, parte da corola e dois estames foram retirados. A constrição e o abaulamento da corola (setas) e a posição das estruturas reprodutoras são visíveis. Note a disposição das tecas em sequência e em “degraus”. (b - bractéola; c - cálice; e - estigma; f - filete recoberto por osmóforos; n - nectário; o - ovário; p - poro).

### 3.1.2. Anatomia das tecas

As tecas de *M. puberula* apresentam características semelhantes quanto a morfologia e a quantidade de camadas de células de suas paredes. A parede da teca é formada por duas camadas de células: a externa é constituída pela epiderme e a interna ou subepidérmica corresponde ao endotécio. No estrato epidérmico há dois tipos de células, um de formato tabular, que ocupa dois terços do perímetro externo da teca e outro, cujas células estão densamente distribuídas na região ventral da teca, ocupando um terço de seu perímetro externo, as quais se assemelham, em seu formato, a células buliformes. O endotécio apresenta apenas um tipo de célula, que é o de formato tabular. As células de ambos os estratos possuem as paredes pectocelulósicas delgadas e destituídas de qualquer tipo de espessamento de parede (Fig. 3). O lóculo do saco polínico é reduzido, devido a intrusão de tecido parenquimático do filete.

Na base da teca, no conectivo e no filete existem tricomas glandulares que diferem tanto na quantidade de camadas celulares do pedúnculo como na quantidade de células da cabeça. O conteúdo do tricoma possui aspecto hialino. Na base da teca, além dos tricomas glandulares, foi constatada a presença de tricomas de cobertura com paredes espessas e lignificadas.

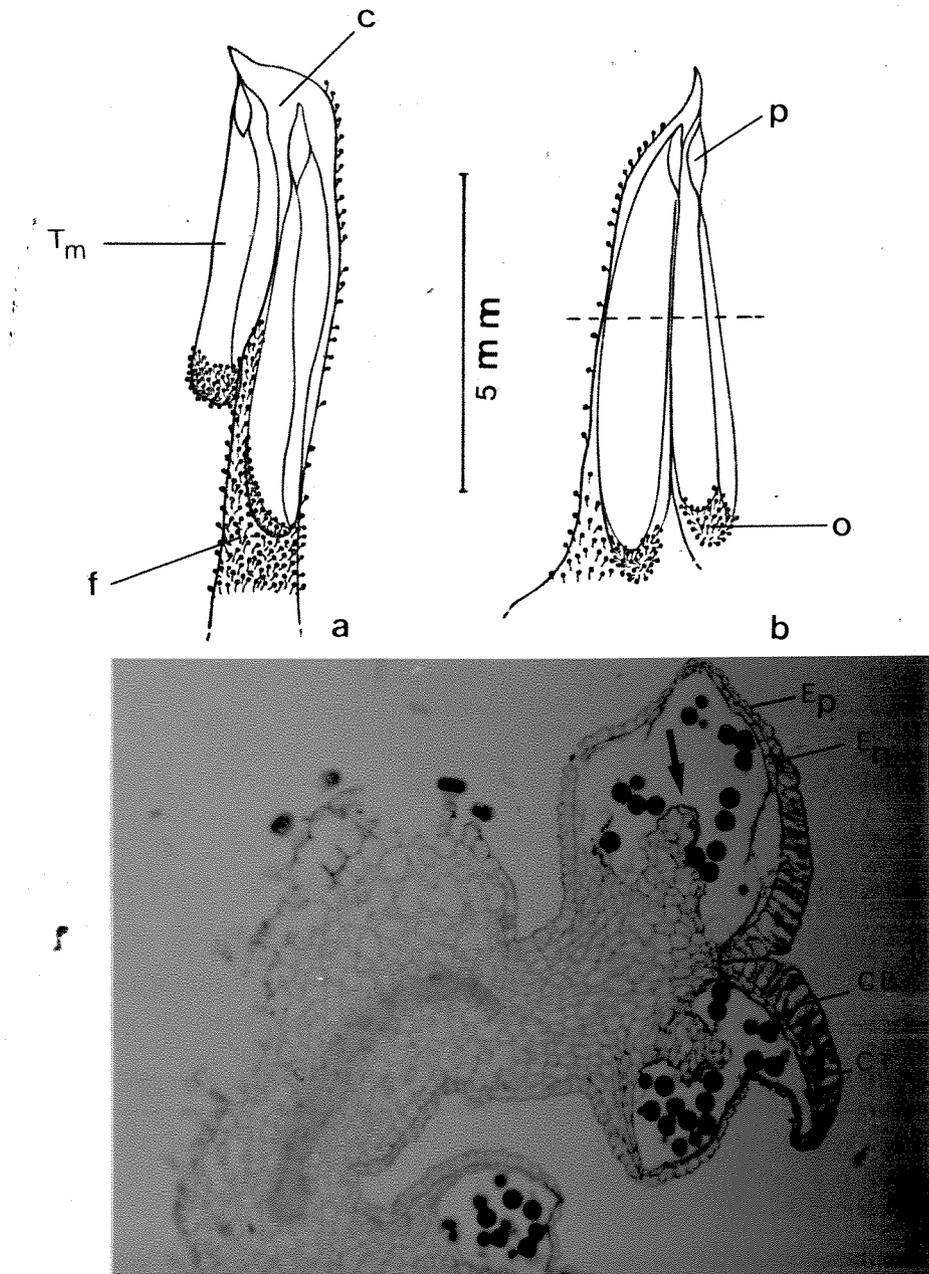


Figura 3: (a) Antera proximal da flor de *M. puberula* e (b) antera distal, em (b) está indicada a região seccionada, para ilustrar os tecidos da teca; (c) corte transversal da teca, cuja parede é formada por duas camadas de células representada pela epiderme (Ep) e endotécio (En): CT - células tabulares e CB - células buliformes. Note a intrusão de tecido parenquimático do filete no lóculo do saco polínico (seta), ( $\times 200$ ). (c - conectivo; f - filete; o - osmóforos; p - poro; Tm - teca menor).

### 3.1.3. Sistema reprodutivo

#### Polinizações

Os experimentos de polinização controlada, em flores de *M. puberula*, bem como a quantidade de frutos formados em condições naturais, estão sumarizados na Tabela I.

Tabela I: Resultados dos tratamentos empregados para verificar o sistema de reprodução em flores de *M. puberula*.

| Tratamento                 | Flores   | Frutos   | Sucesso |
|----------------------------|----------|----------|---------|
|                            | <i>N</i> | <i>N</i> | %       |
| Autopolinização espontânea | 23       | 0        | 0       |
| Autopolinização manual     | 17       | 0        | 0       |
| Polinização cruzada        | 25       | 2        | 8       |
| Emasculação (Apomixia)     | 12       | 0        | 0       |
| Condições Naturais         | 20       | 11       | 55      |

#### Crescimento do tubo polínico

Nas flores de *M. puberula* só ocorre germinação dos grãos de pólen e desenvolvimento dos tubos polínicos em gineceu cujas flores receberam visitas de abelhas. Com base neste fato, foram refeitos alguns experimentos de polinização manual e foi constatada que a aderência e a conseqüente germinação dos grãos de pólen, nas papilas do estigma, só ocorria após friccioná-los na superfície do estigma.

Na maioria do gineceu das flores, cujo estigma foi assim tratado, fixados doze horas após as polinizações manuais (auto e cruzada), o tubo polínico cresceu até atingir o ovário.

### Proporção pólen-óvulo

Os números de óvulos e grãos de pólen de *M. puberula*, encontrados por flor, e a razão pólen-óvulo estão sumarizados na Tabela II.

Tabela II: Números de óvulos e grãos de pólen, encontrados por flor, e a razão pólen-óvulo de *M. puberula*.

| Flores<br><i>N</i> | Óvulos por flor<br><i>N</i> | Grãos de pólen por flor<br>$\bar{X}$ | Razão pólen - óvulo |
|--------------------|-----------------------------|--------------------------------------|---------------------|
| 10                 | 02                          | 84.100                               | 42.050              |

#### 3.1.4. Visitantes

Os visitantes de *M. puberula* foram abelhas, as espécies de *Euglossa* sendo as mais frequentes e as que visitaram as flores durante toda a floração (Tab. III). Três espécies de *Euglossa* foram coletadas durante as visitas: *Euglossa* aff. *cordata*, *Euglossa* aff. *melanotricha* e *Euglossa* aff. *pleosticta*. As outras espécies de abelhas registradas foram *Bombus morio*, *Epicharis obscura*, *Paratetrapedia* sp. e *Xylocopa suspecta*. Exceto as espécies de *Euglossa* e *Bombus morio*, as outras abelhas visitaram as flores esporadicamente havendo sucessão destas abelhas durante a floração (Tab. III). Além destas espécies observei visitas, a *M. puberula*, de *Bombus brasiliensis* na Serra

do Japí, Jundiaí, São Paulo e M. Sazima (com. pess.) observou visitas de *Euplusia violacea* na região de Souzas, São Paulo a flores dessa espécie.

Néctar e pólen são os recursos retirados das flores de *M. puberula* pelas abelhas. As abelhas iniciaram suas atividades no período da manhã, por volta das 07:00h. A primeira visita registrada foi de um indivíduo de *Euglossa*, às 06:10h. No período da tarde, as atividades dos visitantes foram reduzidas, sendo o último registro de visita, também de espécie de *Euglossa*, às 16:55h. A relação entre o tamanho de quatro das abelhas visitantes e as proporções do tubo da corola de *M. puberula* é ilustrada na Figura 4.

*Euglossa* spp. apresentaram dois tipos distintos de visita, ao longo do período de floração: num dos tipos, as abelhas procuravam as flores em busca de néctar e no outro, também coletavam ativamente o pólen. Nos meses de dezembro a abril, em busca de néctar, as abelhas inspecionam a planta em breve vôo, por vezes pairado, aproximando-se das flores. À aproximação, a abelha estica a língua e, ao pousar no limbo da corola, introduz a língua, a cabeça e o tórax no tubo da corola (Fig. 5b). Durante a permanência na flor, a abelha provavelmente toma o néctar acumulado na base do tubo da corola. Colhendo uma flor fresca e manipulando uma abelha recém-morta, é possível reconstituir o que ocorre durante a visita: a língua e a cabeça da abelha pressionam sucessivamente as tecas dispostas em degrau, a cabeça contatando as tecas mais curtas das primeiras anteras o que favorece o ajuste da abelha à flor, assim aumentando o seu contato com as anteras (Fig. 5b). Ao entrar no tubo da corola para a tomada do néctar, a abelha recebe o pólen, liberado passivamente no dorso do seu tórax, como consequência da pressão dada pela abelha sobre as anteras. No momento em que a abelha entra no tubo da corola, o estigma toca o dorso do seu tórax (Fig. 5a). Após a tomada de néctar, a abelha retrocede e transfere, com o auxílio do primeiro e do

segundo pares de perna, o pólen depositado no dorso do seu tórax, para as corbículas (Fig. 6). Esta transferência, também pode ocorrer estando a abelha pairando defronte a flor. Neste tipo de visita, a permanência da abelha na flor foi, em média, de 4,4s, sendo cada flor abordada uma vez.

A partir de meados de março e durante o mês de abril, as espécies de *Euglossa*, além de visitarem a flor para a tomada de néctar (como descrito acima), também a visitaram para a retirada ativa do pólen, por meio de vibrações ("buzz pollination" cf. Buchmann, 1983). Após a tomada de néctar e a transferência de pólen recebido passivamente, a abelha adentrava a mesma flor e iniciava a coleta de pólen por vibrações; evidenciada pelo zumbido e oscilação do abdomen. Com isso, o pólen é liberado das anteras, sendo depositado no dorso da abelha. Este tipo de visita, para coleta de pólen, podia ser repetido até seis vezes consecutivas, na mesma flor. A duração da visita não foi medida.

*Bombus morio* é abelha frequente nos meses de dezembro, janeiro e meados de fevereiro nas flores de *M. puberula* (Tab. III). Estas abelhas também inspecionam a planta para localizar as flores. Ao localizar uma determinada flor, a abelha aproxima-se, distende a língua e pousa no limbo da corola. Posteriormente, introduz a língua e a cabeça no tubo da corola, para a retirada de néctar. Neste momento, o estigma toca o rostro da abelha, região onde também é depositado o pólen. Em seguida, a abelha retrocede e, em vôo, retira o pólen depositado no rostro, com auxílio das pernas dianteiras, transferindo-o para a escopa. A permanência da abelha na flor foi, em média, de 3,8s. Cada flor foi visitada uma vez, a cada período de visitas que a abelha permanecia na planta.

*Paratetrapedia* sp. não foi frequente nas flores de *M. puberula*. Ao visitar uma flor, esta abelha dirigia-se diretamente aos poros das anteras. Agarrava-se às

anteras com auxílio das pernas e, quando seu abdomen se encontrava próximo aos poros, a abelha vibrava (v. Buchmann, 1983, para descrição de “buzz pollination”). Nestas circunstâncias, o pólen adería à parte ventral do seu abdomen. Posteriormente, a abelha se retirava da flor e em vôo transferia o pólen da região ventral do corpo para as escopas. O estigma foi tocado algumas vezes pela abelha quando esta se dirigia para as anteras.

As visitas de *Epicharis obscura* e *Euplusia violacea* foram raras e o comportamento de visita a flores de *M. puberula* foi semelhante ao descrito para *Bombus morio*.

*Xylocopa suspecta* foi observada raras vezes, ocasião em que pilhava as flores de *M. puberula*. Com a cabeça dirigida para a base das bractéolas, esta abelha perfurava a bractéola e o tubo da corola, com as peças bucais, provavelmente retirando o néctar aí depositado.

Tabela III: Espécies de abelhas e a época de suas visitas, ao longo do período de  
floração de *M. puberula*.

| Família       | Espécies                  | compr. (mm) | Meses       |         |           |       |       |
|---------------|---------------------------|-------------|-------------|---------|-----------|-------|-------|
|               |                           |             | dezembro    | janeiro | fevereiro | março | abril |
| Tribo         |                           |             | 1988 a 1990 |         |           |       |       |
| Apidae        | <i>Euglossa</i> spp.      | 10          | _____       |         |           |       |       |
| Euglossini    |                           |             |             |         |           |       |       |
| Apidae        | <i>Bombus morio</i>       | 18          | _____       |         |           |       |       |
| Bombini       |                           |             |             |         |           |       |       |
| Anthophoridae | <i>Epicharis obscura</i>  | 22          |             |         | _____     |       |       |
| Centridini    |                           |             |             |         |           |       |       |
| Apidae        | <i>Euplusia violacea</i>  | 17          | _____       |         |           |       |       |
| Euglossini    |                           |             |             |         |           |       |       |
| Anthophoridae | <i>Paratetrapedia</i> sp. | 10          |             |         |           | _____ |       |
| Exomalopsini  |                           |             |             |         |           |       |       |
| Anthophoridae | <i>Xylocopa suspecta</i>  | 20          |             | _____   |           |       |       |
| Xylocopini    |                           |             |             |         |           |       |       |

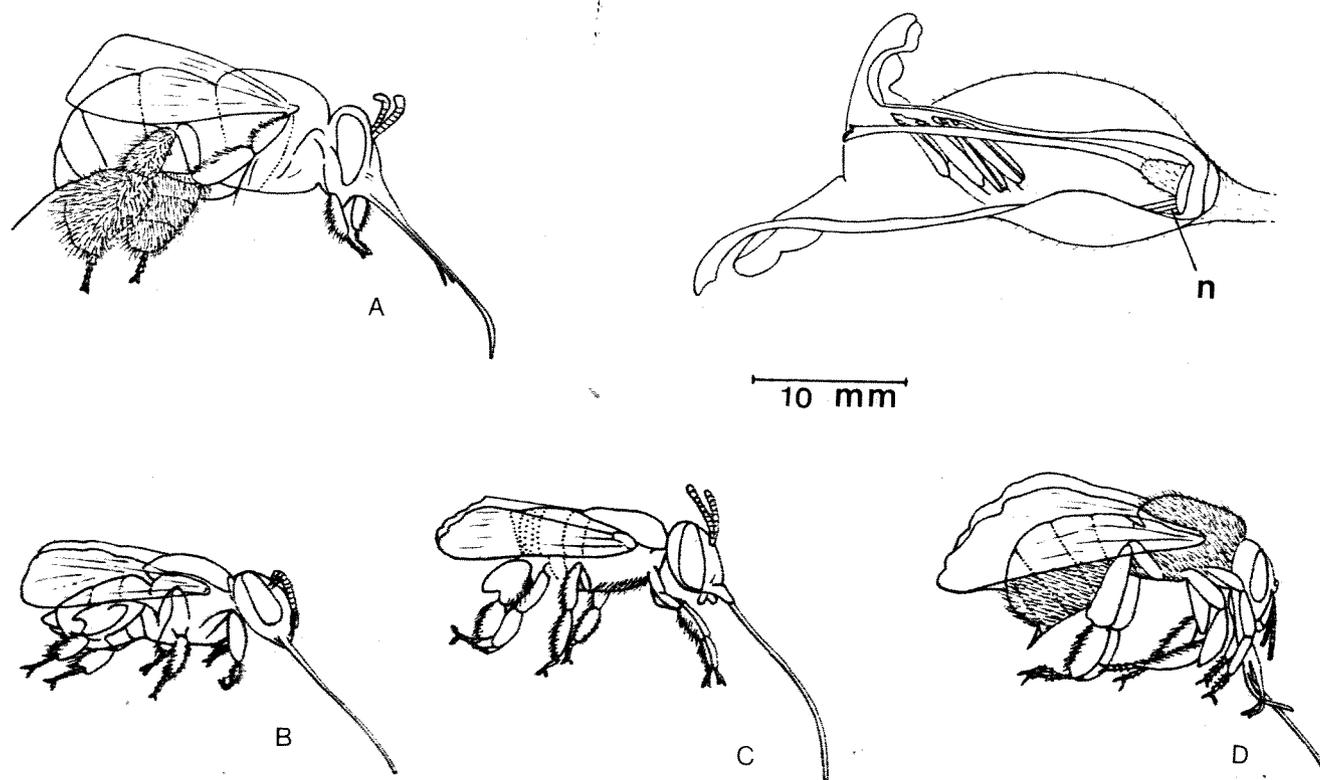
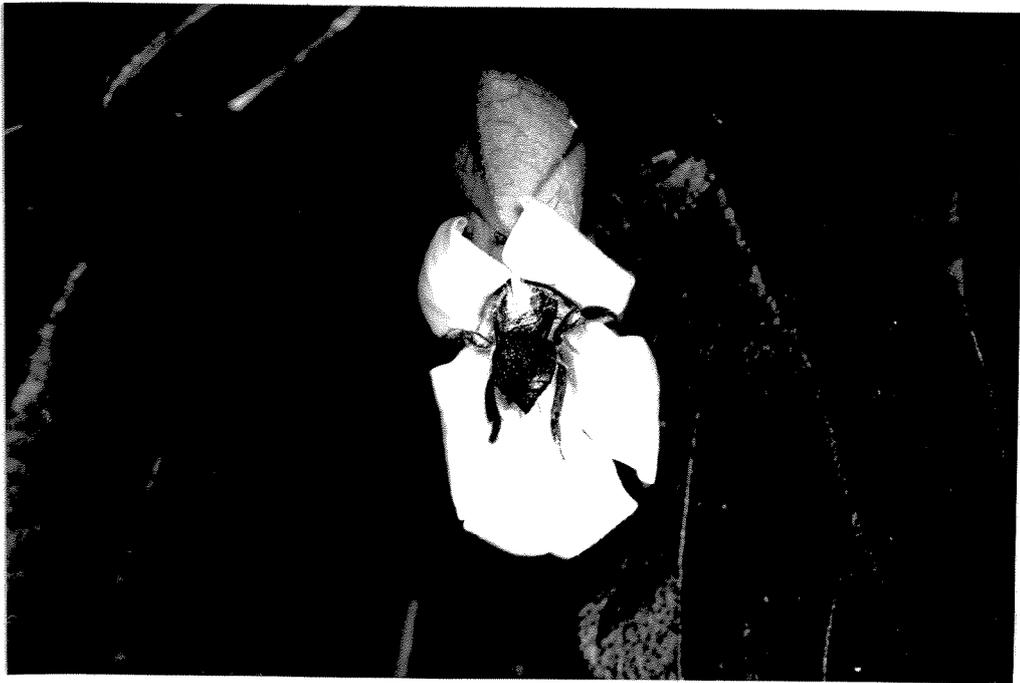
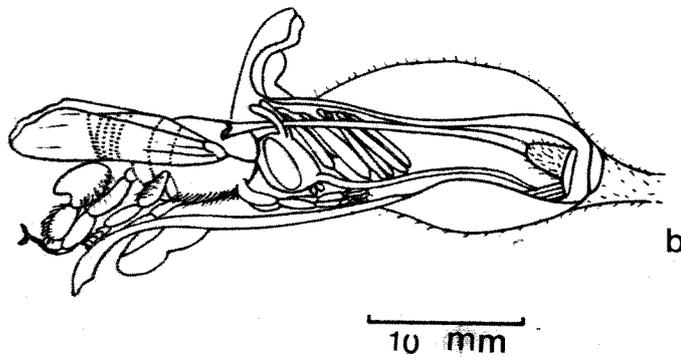


Figura 4: Abelhas visitantes a flores de *M. puberula*. A- *Epicharis obscura*; B- *Euplusia violacea*; C- *Euglossa* aff. *cordata*; D- *Bombus morio*. Note a relação entre o tamanho das línguas das abelhas e o comprimento do tubo da corola; n - localização do néctar.



a



b

Figura 5: (a) *Euglossa* aff. *cordata*, ao visitar uma flor de *Mendoncia puberula*. Note o contato do estigma com o pólen depositado no dorso da abelha; (b) Esquema de *Euglossa* aff. *cordata* visitando a flor de *M. puberula* em corte longitudinal. Note a cabeça da abelha e a língua ao pressionar as tecas na sua base.

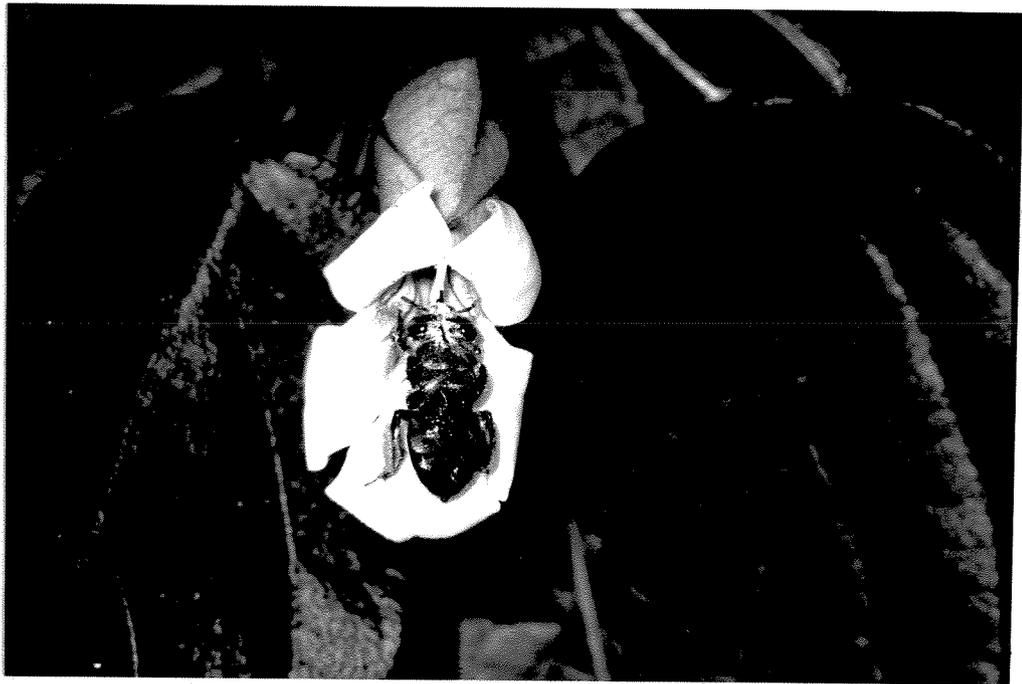


Figura 6: *Euglossa* aff. *cordata*, pousada no limbo da flor de *Mendoncia puberula*. Note as pernas medianas da abelha retirando o pólen depositado no seu dorso.

### 3.2. *Mendoncia velloziana* Mart.

O agrupamento estudado de *Mendoncia velloziana* era constituído de dezesseis indivíduos. O período de floração desta espécie teve início em meados de agosto estendendo-se até meados de janeiro, sendo encontrada uma ou outra flor ao longo do ano. A quantidade de flores abertas por indivíduo pode variar de uma a dezoito flores por dia, dependendo da fase da floração.

#### 3.2.1. A flor

As flores de *M. velloziana* possuem pedicelo longo, piloso, de coloração amarelo-esverdeado e cerca de 35mm de comprimento. Este pedicelo dispõe as flores para fora da folhagem em posição horizontal, em relação ao eixo da planta (Fig. 9). Nas flores ocorrem duas bractéolas pilosas de formato ovado, coloração amarelo-esverdeado e que na fase de botão se encontram unidas pelas margens. Próximo à antese, as bractéolas abrem pela região apical expondo parcialmente a corola. O cálice é reduzido e aneliforme.

A corola em *M. velloziana* é tubular, zigomorfa, vermelha, medindo cerca de 27mm de comprimento. O limbo é constituído por cinco lobos reduzidos, de formato semelhante entre si, que se encontram reflexos (Fig. 7). O diâmetro na entrada do tubo da corola é de, aproximadamente 4mm. A corola possui uma constrição no terço final, próximo à sua base. A partir desta constrição a corola se alarga ligeiramente tanto em direção à base como em direção ao apice da corola (Fig. 7). Glândulas de formato capitado cobrem diversas regiões da corola.

O androceu é composto por quatro estames, inclusos na corola. Cada filete está parcialmente fundido à corola próximo a região em que ocorre a constrição. Dois filetes estão inseridos na parte lateral do tubo da corola e dois na parte inferior, sendo

a porção livre do filete muito curta. Tricomas cobrem o filete na região de fusão com a corola. Os filetes, assim como as anteras, são brancos. As anteras possuem forma lanceolada, subulada, abrindo por poros (Fig. 8a). As duas anteras superiores são maiores que as duas localizadas na parte inferior do tubo da corola (Figs. 7, 8a e 8b). As anteras superiores estão dispostas horizontalmente e próximas das anteras inferiores, restringindo o espaço nesta região do tubo da corola a uma pequena passagem entre estas anteras (Fig. 7). Os grãos de pólen são esféricos, lisos e brancos. O pólen é pulverulento, sendo expelido em pequenas nuvens quando as anteras são levemente tocadas. Os grãos de pólen das anteras menores são pequenos e rudimentares.

O gineceu é formado por um ovário súpero, piloso, unilocular com dois óvulos. O ovário mede cerca de 3mm de comprimento. O estilete é longo, ligeiramente curvado, e ocorre rente à parede superior do tubo da corola. Portanto, está posicionado entre os estames maiores que ocorrem na parte superior da corola (Fig. 7). O comprimento do estilete varia de 25 a 27mm de comprimento, situando o estigma pouco a frente do ápice das anteras. O estigma encontra-se na entrada do tubo da corola, é bilabiado, sendo o lábio inferior ligeiramente maior que o superior.

O nectário, em forma de anel, envolve o ovário e mede cerca de 4mm de altura (Fig. 7). O néctar é produzido em grande quantidade e fica acumulado na base do tubo da corola. Está disponível durante todo o período de duração da flor. A concentração de açúcares no néctar é em média de 22% ( $s=3,01$ ;  $n=20$ ).

As flores de *M. velloziana* abrem no período da manhã, por volta das 05:00h. A abertura é caracterizada pela distensão e reflexão dos lobos da corola. Logo após a abertura das flores, as anteras estão abertas e há néctar disponível. A duração das flores é de dois dias, sendo que no primeiro dia a cor vermelha da corola é realçada por certo brilho e no segundo dia este brilho desaparece, tomando a corola um aspecto opaco.

No terceiro dia as flores estão murchas e a corola se desprende. Não foi percebido odor nas flores.

A viabilidade dos grãos de pólen das anteras maiores foi de 99%, tanto com a técnica do carmim acético quanto com a técnica do verde malaqueta e fucsina ácida e de 89% quando realizada a germinação em gelatina. Os grãos de pólen das anteras menores não são expelidos das tecas, sendo inviáveis.

O crescimento do ovário é perceptível por volta do quinto dia após o murchamento da corola. As bractéolas permanecem na flor durante o desenvolvimento do fruto, caindo no fruto maduro. O fruto é do tipo drupa e possui coloração arroxeada quando maduro.

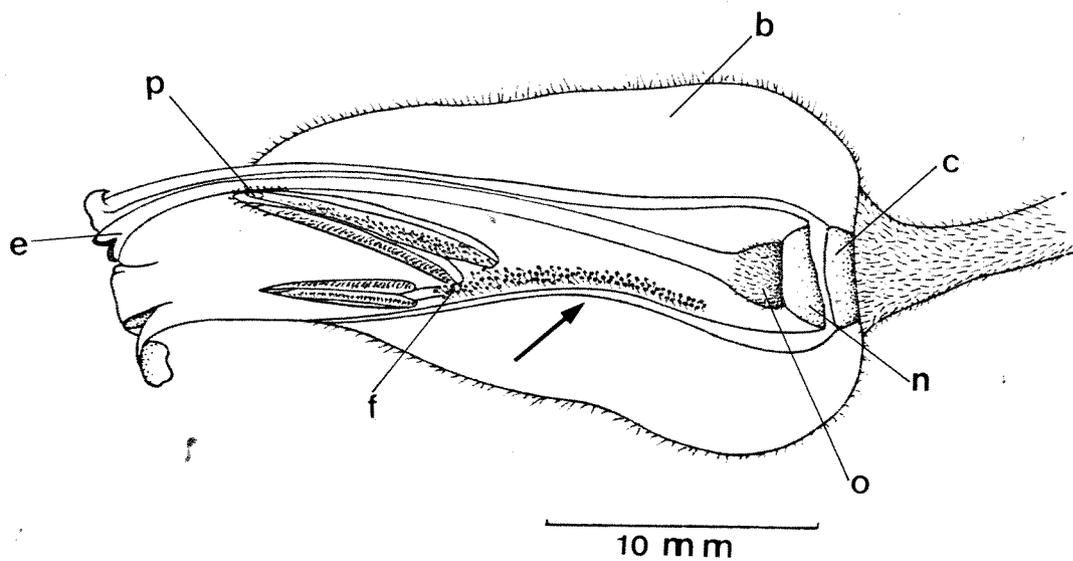


Figura 7: Flor de *Mendoncia velloziana*, em corte longitudinal mediano. Uma bractéola, parte da corola e dois estames foram retirados. Note a constricção (seta) e a disposição das estruturas reprodutoras. (b - bractéola; c - cálice; e - estigma; f - filete recoberto por osmóforos; n - nectário; o - ovário; p - poro).

### 3.2.2. Anatomia das tecas

As duas tecas das duas anteras maiores de *M. velloziana* possuem anatomia muito semelhante à descrita para as de *M. puberula*. As paredes das tecas são formadas pela epiderme e o endotécio, sendo cada estrato constituído por uma camada de células de paredes pectocelulósicas delgadas e destituídas de qualquer tipo de espessamento de parede. A epiderme é constituída em dois terços de seu perímetro externo por células tabulares e em um terço por células que se assemelham às buliformes; estas distribuídas na região ventral da teca. Em algumas partes da teca, entre as células buliformes, foram observados tricomas de cobertura com paredes muito espessadas e lignificadas; nestas partes as próprias células buliformes apresentam traços de safranina indicando lignificação. O endotécio é formado apenas por células tabulares. O lume da teca é reduzido devido a intrusão de tecido parenquimático do filete (Fig. 8).

As duas anteras menores possuem células semelhantes às encontradas nas anteras maiores. A epiderme é formada por células tabulares e células semelhantes às buliformes que, comparativamente as das anteras maiores, possuem seu comprimento reduzido. O endotécio é formado por células tabulares dispostas em mais de uma camada. O lóculo da teca é reduzido, devido ao pouco desenvolvimento da antera (Fig. 8).

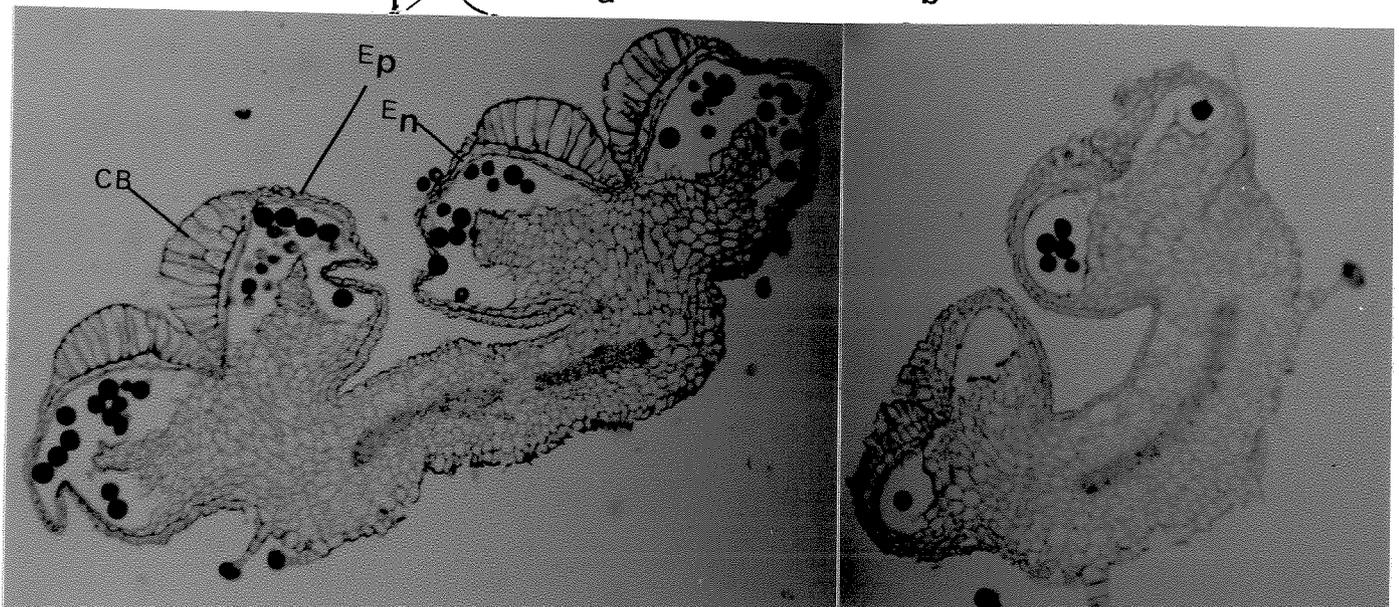
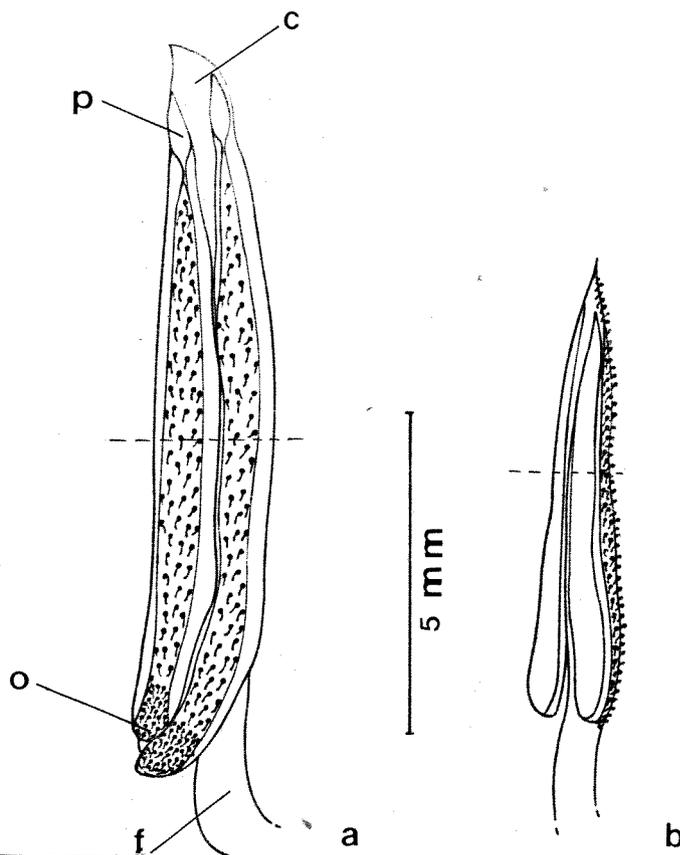


Figura 8: (a) Antera superior de flor de *Mendoncia velloziana* e (b) antera inferior indicando, em ambas, a área seccionada para ilustrar os tecidos das tecas; (c) corte transversal às anteras mostrando as duas camadas de células que compõem as tecas, epiderme (Ep) e endotécio (En). Note as células buliformes (CB) na epiderme. A seta indica a intrusão do tecido parenquimático do filete no lóculo da teca, ( $\times 79$ ). (c - conectivo; f - filete; o - osmóforos; p - poro).

### 3.2.3. Sistema Reprodutivo

#### Polinizações

As polinizações feitas em flores de *M. velloziana* e o número de frutos formados em condições naturais estão resumidos na Tabela IV.

Tabela III: Resultados dos experimentos de polinização manual realizados em flores de *M. velloziana* para verificar o sistema reprodutivo.

| Tratamento                 | Flores   | Frutos   | Sucesso |
|----------------------------|----------|----------|---------|
|                            | <i>N</i> | <i>N</i> | %       |
| Autopolinização espontânea | 26       | 0        | 0       |
| Autopolinização manual     | 25       | 1        | 4       |
| Polinização cruzada        | 23       | 2        | 9       |
| Emasculação (Apomixia)     | 12       | 0        | 0       |
| Condições Naturais         | 20       | 13       | 65      |

#### Crescimento do tubo polínico

Nas flores de *M. velloziana*, de modo semelhante ao descrito para *M. puberula*, somente ocorriam grãos de pólen germinados e tubos polínicos desenvolvidos no gineceu que recebeu visitas dos beija-flores. Posteriormente a este resultado, foram refeitos alguns experimentos de polinização nos quais foi constatado que a aderência e a germinação dos grãos de pólen nas papilas só ocorria após friccioná-los na superfície do estigma. Na maioria do gineceu das flores, cujo pólen foi friccionado ao estigma, fixados doze horas após as polinizações manuais (auto e cruzada), o tubo polínico cresceu até

atingir o ovário. Comparando o gineceu das flores que receberam visitas dos beija-flores ao gineceu das flores dos experimentos de polinização manual, o primeiro apresentou maior quantidade de tubos polínicos desenvolvidos.

### Proporção pólen-óvulo

Os números de óvulos e grãos de pólen de *M. velloziana*, encontrados por flor, e a razão pólen-óvulo estão sumarizados na Tabela V.

Tabela IV: Números de óvulos e grãos de pólen, encontrados por flor, e a razão pólen-óvulo de *M. velloziana*.

| Flores<br><i>N</i> | Óvulos por flor<br><i>N</i> | Grãos de pólen por flor<br>$\bar{X}$ | Razão pólen - óvulo |
|--------------------|-----------------------------|--------------------------------------|---------------------|
| 10                 | 02                          | 53.500                               | 26.750              |

#### 3.2.4. Os visitantes

Beija-flores foram os visitantes observados em *M. velloziana*, sendo *Amazilia lactea* a espécie mais frequente e a que visitou as flores durante todo o período de floração (Fig. 9). Outras espécies registradas foram *Phaethornis pretrei*, *Chlorostilbon aureoventris* e *Thalurania glaucopis*. O comprimento e o formato do bico diferem nas três espécies de beija-flores visitantes (Fig. 10).

O comportamento durante a visita, das diversas espécies de beija-flores em flores de *M. velloziana*, foi similar. O beija-flor voa em direção à flor e, em vôo pairado, introduz o bico no tubo da corola para retirar néctar (Fig.9), momento que contacta o

estigma e as anteras com o bico (Fig. 11a). O pólen liberado no momento da visita é depositado ao longo da parte dorsal do bico (Fig. 11b).

A visita a cada flor é rápida, durando cerca de 2s em cada flor, sendo cada flor abordada uma vez no decorrer da visita a uma dada planta. O beija-flor visita várias flores consecutivamente, antes de se afastar da planta. Geralmente, ao longo das visitas consecutivas, as flores de uma dada planta são abordadas na mesma sequência da visita anterior. Não foram observadas a vigia ou a disputa deste recurso pelos beija-flores. As flores de segundo dia de *M. velloziana* raramente são visitadas.

*Amazilia lactea* é um beija-flor de porte médio (79mm), cujo bico mede 18mm de comprimento, tendo sido observado visitando as flores de *M. velloziana* durante todo o dia, em intervalos regulares de, aproximadamente, uma hora, sendo o seu comportamento de visita do tipo "trap-line" (cf. Janzen, 1971). A primeira e a última visitas registradas de beija-flores, às flores de *M. velloziana*, foi de *A. lactea*, respectivamente às 06:10h e 18:00h. As flores visitadas por essa espécie ocorrem em diferentes alturas na planta, desde cinquenta centímetros acima do nível do solo até cerca de quatro metros. Após as visitas, o beija-flor abandonava o local ou raras vezes pousava, por algum tempo, em árvores vizinhas.

As visitas de *Chlorostilbon aureoventris*, *Phaethornis pretrei* e *Thalurania glaucopis* foram raras em plantas da borda da mata. No interior da mata *T. glaucopis* foi o visitante mais frequente.



Figura 9: *Amazilia lactea*, ao visitar uma flor de *Mendoncia velloziana*, em vôo pairado.

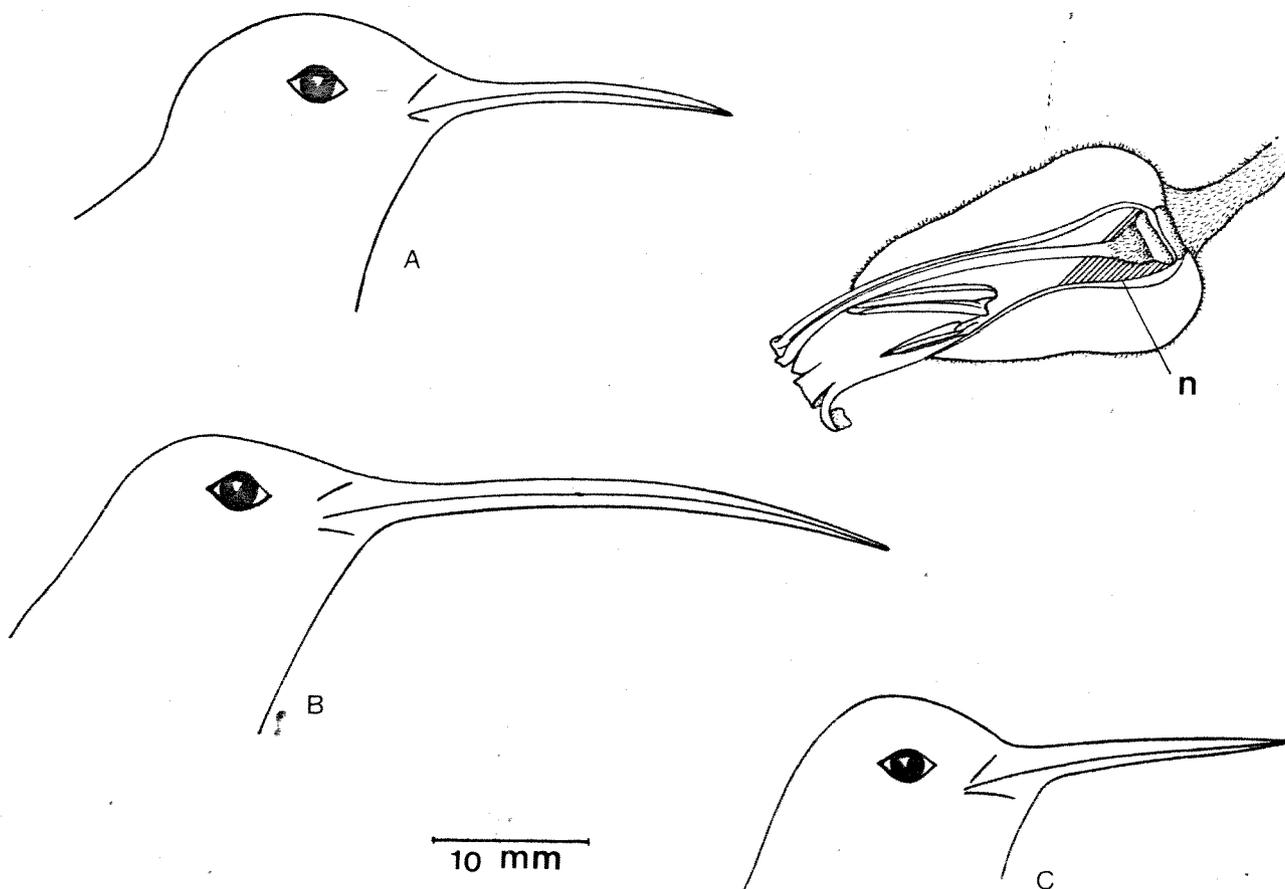


Figura 10: Esquemas das cabeças dos beija-flores visitantes, mostrando as diferenças de tamanho e formato e a sua relação com a flor de *Mendoncia velloziana*. A - *Amazilia lactea*; B - *Phaethornis pretrei*; C - *Thalurania glaucopis*; n - localização do néctar.

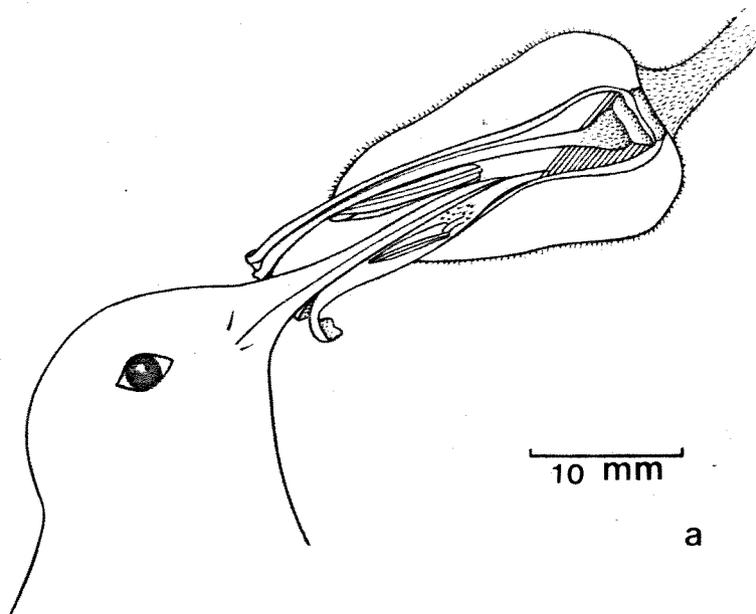


Figura 11: (a) Esquema da cabeça de *Amazilia lactea*, ao visitar a flor de *Mendoncia velloziana*. Note o bico do beija-flor pressionando as anteras superiores na sua base. (b) *Amazilia lactea*, retirando-se da flor de *M. velloziana*. Note o pólen aderido à maxila.

## 4. Discussão

### 4.1. Flor

As flores de *Mendoncia puberula* e *M. velloziana* divergem entre si nos mecanismos e estruturas florais para atrair seus polinizadores. Esta divergência pode ser interpretada como um modo de garantir a transferência de pólen intraespecífico mesmo quando há sobreposição da floração destas espécies. Relações semelhantes entre flores e seus visitantes e a importância do polinizador, na determinação de características florais, foram estudadas por Grant & Grant (1965) em espécies de Polemoniaceae e Macior (1982) em espécies de Scrophulariaceae, enfatizando a evolução da diversidade floral e a relação com a polinização.

Características florais tais como morfologia, cor, odor, e produção de néctar frequentemente estão associadas a diferentes tipos de polinizadores, compondo a “síndrome de polinização” (Fægri & Van Der Pijl, 1980).

As flores de *M. puberula* apresentam vários dos atributos considerados por Fægri & Van Der Pijl (1980) como melitófilos, tais como: zigomorfia, superfície para pouso e sustentação dos visitantes fornecida pela expansão do limbo, guias de néctar e baixa produção de néctar, que fica abrigado na base do tubo da corola.

A simetria zigomorfa e a plataforma de pouso, encontrada nas flores de *M. puberula*, associadas ao formato tubular uniformizam o modo de visita das abelhas. Sob estas condições, as abelhas podem se aproximar das flores somente por uma única direção estabelecida pela zigomorfia, pousar num determinado local devido a presença de plataforma de pouso e deslocar-se segundo um único caminho delimitado pela forma tubular. Estes atributos, comparados ao esquema proposto por Leppik (1957, 1974), indicam que as flores de *M. puberula* correspondam ao mais alto nível da evolução floral.

A coloração das flores têm sido considerada um atributo importante na atração dos visitantes (Percival, 1965; Fægri & Van Der Pijl, 1980). No estudo realizado sobre polinização de plantas no cerrado, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) registram predominância de flores de coloração branca, amarela e creme, argumentando que estas cores são muito refletivas e assim atraem uma grande variedade de insetos. Considerando os resultados obtidos por Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988), o branco encontrado nas flores de *M. puberula* pode ser um atributo importante na atração das abelhas a longa distância. Além disto, as flores de *M. puberula* apresentam guias de néctar de coloração purpúrea que provavelmente auxiliam o visitante na localização do recurso. Guias de néctar são encontrados em 76% das flores zigomórfas nas quais o recurso se encontra oculto (Kevan, 1983). Segundo este mesmo autor, guias de néctar nas flores não aumentam a atração da flor para o inseto, apenas orientam-no para encontrar o recurso. Possivelmente, o contraste entre o branco das flores e os guias de néctar em *M. puberula* é o responsável pela atração e orientação da abelha durante a visita.

A fragrância das flores de *M. puberula* parece ser um atributo relevante, pois auxilia as abelhas na localização das flores que se encontram geralmente escondidas sob as folhas. Williams (1983) afirma que as fragrâncias florais são o principal meio para atrair insetos e alguns outros polinizadores.

Comparando os atributos atrativos, fragrância e coloração, suponho que a fragrância das flores de *M. puberula* é responsável pela atração das abelhas a curta distância enquanto que a cor é responsável pela atração a longa distância (Kevan, 1978). Esta suposição se baseia no fato de que algumas das flores de *M. puberula* visitadas encontravam-se escondidas sob a folhagem, portanto, não visíveis .

As flores de *M. puberula* possuem tubo da corola longo, restringindo o acesso

de néctar aos visitantes de língua curta, por vias legítimas. Portanto, em função deste atributo da corola nas flores de *M. puberula* somente abelhas que tenham língua comprida podem explorar o néctar. Inouye (1978, 1990) e Zucchi et al. (1969) registram a preferência de visitas de abelhas de língua longa às flores com corola de tubo longo. A restrição a abelhas de língua comprida estabelece como consequência que esta espécie de *Mendoncia* apresenta polinização não promíscua, de acordo com a definição de Percival (1965) para flores que armazenam néctar na base da corola, por restringir o número de abelhas visitantes.

A concentração de açúcares no néctar das flores de *M. puberula* encontra-se na faixa de variação registrada por Pyke & Waser (1981) para espécies melitófilas. A quantidade de néctar produzida por esta *Mendoncia* é pequena, porém suficiente para manter o interesse das abelhas na exploração desta flor. Essa pequena quantidade de néctar, produzida pelas flores de *M. puberula*, determina que as abelhas tenham que visitar numerosas flores para adquirirem energia necessária para suas atividades. Ao visitar várias flores, as abelhas estabelecem uma rota de visita que promove, conseqüentemente, maior fluxo de pólen na população. Janzen (1971) descreve um estabelecimento de rotas "trap-line" para Euglossinae, citando como um dos exemplos, as visitas de *Euglossa* a flores de *Pentagonia wendlandi* (Rubiaceae).

A estratégia de floração longa, em que poucas flores estão disponíveis aos visitantes por dia, verificada em *M. puberula*, é semelhante à encontrada para espécies de Bignoniaceae e definida por Gentry (1974) de "steady state". Levin (1978), ao discutir o comportamento de forrageamento dos polinizadores, estabelece que esta estratégia de floração, onde o recurso é amplamente distribuído e previsível no espaço e no tempo, favorece o forrageamento do tipo "trap-line".

No caso de *M. velloziana*, as flores possuem características que permitem

classificá-las como ornitófilas, de acordo com os critérios utilizados por Fægri & Van Der Pijl (1980). As flores ornitófilas são tubulosas, de coloração vistosa (vermelha); estão dispostas fora da folhagem, não possuem odor e apresentam néctar em grande quantidade. Apesar de zigomorfa, a presença de um pequeno limbo reflexo na entrada do tubo da corola confere à flor de *M. velloziana* simetria radial em vista frontal. A característica simetria, entretanto, geralmente não é considerada como um atributo importante na relação flor-pássaro, ao contrário do que ocorre nas flores melitófilas (Fægri & Van Der Pijl, 1980).

A coloração vermelha das flores de *M. velloziana* é frequentemente encontrada em flores ornitófilas (Grant & Grant, 1968; Snow & Snow, 1981, 1986) e está entre os atributos mais importantes na atração dos beija-flores. A cor vermelha é a única do espectro que não é importante para a maioria dos insetos e, ao mesmo tempo, um excelente sinal da existência de recursos altamente energéticos para os pássaros (Raven, 1972; Stiles, 1981; Kevan, 1983). Este atributo, em *M. velloziana*, coloca as flores em destaque, uma vez que estão dispostas fora da folhagem de modo a facilitar a visualização e o acesso aos visitantes. A disposição das flores para fora da folhagem, permitindo fácil acesso aos visitantes foi assinalada em várias espécies polinizadas por beija-flores (e.g. Machado & Sazima, 1987; Sazima & Sazima, 1990). Além disto, o fato das flores de *M. velloziana* permanecerem na planta por dois dias aumenta o estímulo visual para os beija-flores, uma vez que abrem poucas flores por dia por indivíduo.

A ausência de odor nas flores de *M. velloziana* está relacionada entre os atributos de flores ornitófilas (cf. Fægri & Van Der Pijl, 1980), sendo associada ao olfato pouco desenvolvido nos pássaros (Grant & Grant, 1968).

*M. velloziana* produz néctar em quantidade, desde a antese até o murchamento da flor, sendo a concentração de seus açúcares semelhante, de um modo geral, ao

encontrado por Baker (1975) em outras plantas ornitófilas. É conhecido que o néctar é a única recompensa oferecida aos pássaros pelas flores (Stiles, 1981). Este recurso em *M. velloziana* parece ser suficiente para manter o interesse dos beija-flores, apesar da baixa quantidade de flores disponíveis por dia por planta. Poucas flores disponíveis por dia por planta deve estar ocasionando a visita dos beija-flores a várias flores de *M. velloziana* para conseguirem energia suficiente, promovendo assim maior fluxo de pólen na população desta espécie (cf. discussão em Janzen, 1971). O longo período de floração de *M. velloziana*, associado a alta e constante produção do néctar e a ocorrência de vários indivíduos na mata, torna esta espécie um importante recurso alimentar para os beija-flores da área. Montgomerie (1984) argumenta que o comprimento do tubo da corola e o volume de néctar influenciam na extração de néctar pelos beija-flores e que estes maximizam energia selecionando flores com corola curta, alta concentração e volume de néctar. Considerando estes aspectos, o tubo da corola não muito longo de *M. velloziana* facilita o acesso ao néctar, uma vez que diversas espécies de beija-flores visitam estas flores. A importância da relação entre tamanho do tubo da corola, acesso ao néctar e diversidade de visitantes foi ressaltada por A.L.M. Franco & S. Buzato (estudo não publicado) em flores de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae) visitadas apenas por uma espécie de beija-flor, *Ramphodon naevius*.

A morfologia e a localização das anteras no tubo da corola, das duas espécies de *Mendoncia*, estão relacionadas ao tipo e ao comportamento do visitante. As quatro anteras de *M. puberula* são desenvolvidas ao passo que em *M. velloziana* duas anteras são desenvolvidas e duas são rudimentares. Esta diferença no desenvolvimento das anteras é acompanhada por diferenças na quantidade de pólen, *M. puberula* produz aproximadamente o dobro de grãos de pólen encontrados em *M. velloziana*. A maior quantidade de pólen em *M. puberula* é favorável às abelhas, que utilizam pólen associado a resina e

néctar para construir e prover seus ninhos (e.g. Zucchi et al., 1969; Buchmann, 1978; Ackerman et al., 1982). A disposição das anteras em degraus, nas flores de *M. puberula*, é uma característica favorável para que ocorra o contato das abelhas com todas as tecas e assim liberar pólen durante a procura de néctar. A ligeira redução de tamanho de duas das tecas das anteras próximas à entrada do tubo da corola, nas flores desta *Mendoncia*, possibilita que a abelha penetre parcialmente no tubo da corola. Deste modo, a abelha contata com a cabeça as tecas ligeiramente menores, sobre as quais exerce pressão. Lembrando-se que nesta região a passagem é estreita, as demais tecas possivelmente recebem a pressão da língua da abelha ao procurar o néctar. De modo comparável, em *M. velloziana*, a proximidade das anteras atrofiadas às funcionais nesta região do tubo da corola estabelece um canal de passagem estreito. Este fato favorece que o visitante pressione a região base-ventral das tecas durante a retirada do néctar, promovendo a liberação do pólen. Embora estas duas espécies de *Mendoncia* sejam morfológicamente diferentes, ambas apresentam modos semelhantes para liberação do pólen.

As variações encontradas nos atributos florais das duas espécies de *Mendoncia* indicam uma tendência de evolução floral associada ao polinizador. Ao compararmos os atributos florais para síndrome de melitofilia, verificados em *M. puberula*, como presença de zigomorfia e plataforma de pouso, coloração clara e guias de néctar, néctar concentrado e em baixa produção e a morfologia e disposição das anteras aos atributos ornitófilos encontrados nas flores de *M. velloziana*, pode ser sugerido que ocorreram modificações do tipo melitófilo, presumivelmente mais “primitivo”, resultando em aparente simetria radial da flor de *M. velloziana* em vista frontal, coloração vermelha, aumento no volume e diluição do néctar e a redução de duas anteras. Estudos morfológicos comparativos revelam uma tendência na evolução floral para redução no número de estruturas

(Leppik, 1957; Baker & Hurd, 1968) e diversos autores consideram que pássaros surgiram como polinizadores em épocas posteriores às dos insetos (Van Der Pijl, 1961; Fægri & Van Der Pijl, 1980; Stiles, 1981); pressupostos estes que podem apoiar a hipótese de evolução floral sugerida para estas duas espécies de *Mendoncia*, apesar da ausência de informações que pudessem apoiar tendências evolutivas no gênero.

#### 4.2. Mecanismo de liberação do pólen e anatomia das tecas

A grande maioria das flores com anteras poricidas são exploradas e polinizadas por abelhas que vibram. Buchmann (1983) lista várias das famílias onde são encontradas espécies de flores com anteras poricidas e discute a relação destas flores com os polinizadores. No modelo biofísico proposto por Buchmann & Hurley (1978), para expulsão do pólen das anteras poricidas, os autores admitem que a energia vibracional produzida pela abelha é transferida ao pólen. Esta energia seria responsável pelo deslocamento do pólen no interior da teca impulsionando-o para fora da antera.

As flores das duas espécies de *Mendoncia* possuem anteras poricidas, mas o mecanismo de liberação de pólen, na maioria das visitas, não ocorre por vibração. Os visitantes, respectivamente abelhas e beija-flores em *M. puberula* e *M. velloziana*, ao pressionarem a região base-ventral das anteras no momento da retirada de néctar, recebem descargas de pólen passivamente. Delpino (1873) descreve um mecanismo de emissão de pólen que não ocorre por vibração em anteras poricidas e o denomina de “fole”.

O mecanismo de liberação de pólen pelo sistema de “fole” parece estar intimamente relacionado à anatomia das tecas. No caso das duas espécies de *Mendoncia*, as tecas possuem paredes finas e pectocelulósicas, o que lhes confere elasticidade. Além disso, na região ventral das tecas, que sofre a pressão do visitante, a epiderme é for-

mada por células buliformes, reconhecidamente com função motora (Shields, 1951; Esau, 1974). Segundo Shields (1951), o enrolamento da lâmina foliar de gramíneas ocorre pela associação de mecanismos fisiológicos e mecânicos que dependem respectivamente da variação de turgor e do encurtamento das paredes das células do mesófilo, entre elas as células buliformes presentes na epiderme. De modo semelhante ao verificado para as folhas das gramíneas, o enrugamento das paredes anticlinais das células buliformes encontradas na epiderme das tecas destas espécies de *Mendoncia* poderia favorecer o dobramento do tecido da teca ao ser pressionado pelo visitante e, como consequência, provocar a expulsão de pólen das anteras. Por apresentar paredes com elasticidade, o tecido rapidamente se desdobra voltando ao estado anterior e assim pode responder a uma nova pressão do visitante, ocasionando um outro dobramento que leva a mais liberação de pólen e assim por diante. Portanto, no mecanismo de “fole”, o toque dos visitantes nas anteras promove a contração e o dobramento do tecido das tecas e esta contração ocasiona a movimentação de ar direcionada da base para o poro, carregando os grãos de pólen que serão expelidos das anteras. Associado a flexibilidade e elasticidade do tecido, verifiquei que o lóculo das tecas é reduzido por apresentar intrusão de tecido parenquimático do filete. Este tecido, além de provocar a redução do loco da teca, ao mesmo tempo amplia a superfície de contato para a interação pólen-parede do lóculo, o que pode favorecer a expulsão do pólen.

Características semelhantes às das anteras das duas espécies de *Mendoncia*, como flexibilidade e elasticidade do tecido das tecas, foram registradas nas anteras das flores de *Cyphomandra sciadostylis* (Solanaceae) (A. Coccuci, com. pess.). Nesta planta, machos de Euglossinae à procura de substâncias odoríferas, pressionam o tecido das tecas recebendo descargas de pólen no corpo (M. Sazima, com. pess.). Portanto, o mecanismo de expulsão de pólen semelhante ao de um “fole”, em anteras poricidas,

possibilita ampliar a diversidade de animais polinizadores; uma vez que visitantes não vibradores à procura de recursos como néctar ou odor, podem receber pólen no seu corpo e promovam a fecundação destas plantas.

### 4.3. Sistema Reprodutivo

A análise dos resultados obtidos para o sistema reprodutivo indica que *M. puberula* e *M. velloziana* são preferencialmente xenógamas, podendo ocorrer autogamia.

A suposição de ausência de mecanismos de autoincompatibilidade em *Mendoncia* é baseada na germinação do grão de pólen, no crescimento do tubo polínico até o ovário e também na produção de fruto em *M. velloziana*, em experimentos de autopolinização manual. Entretanto, algumas características florais destas duas espécies de *Mendoncia* podem limitar a autogamia. Entre estas características está a ocorrência de hercogamia espacial (Baker & Hurd, 1968) que, associada ao mecanismo de liberação de pólen das anteras, representa impedimento para autopolinização. O impedimento à autogamia é confirmado pela ausência de desenvolvimento de frutos sob condições de autopolinização espontânea nas duas espécies. Além disso, a germinação dos grãos de pólen e o desenvolvimento do tubo polínico apenas ocorreram após o atrito do pólen com a superfície estigmática. Portanto, mesmo se houvesse autopolinização espontânea, não ocorreria autogamia sem a ação do visitante, pois a fricção da superfície estigmática promovida pelo visitante parece ser condição necessária para romper o impedimento mecânico a nível de estigma. Este fato, associado a maior quantidade de tubos polínicos em gineceu de flores que receberam visitas e a alta produção de frutos em condições naturais, demonstra a importância dos animais no transporte de pólen dessas duas espécies. O comportamento dos visitantes, tanto abelhas como beija-flores, de visitarem cada flor apenas uma vez por período de visita, diminui a ocorrência de autopolinização que

estes agentes poderiam estar promovendo. Entretanto, como visitam todas ou a maioria das flores de determinado indivíduo, antes de se deslocarem para outro, possivelmente promovem a geitonogamia (Percival, 1965).

Cruden (1977) estabelece que existe uma correlação entre o sistema reprodutivo das espécies vegetais e sua proporção pólen-óvulo, propondo que alterações no sistema reprodutivo no sentido xenogamia-autogamia tenham sido acompanhadas por um decréscimo na proporção pólen-óvulo. Considerando os critérios de classificação adotados por Cruden (1977), as duas espécies de *Mendoncia* seriam plantas xenógamas, devido ao alto valor do índice pólen-óvulo.

Ao ser comparada a proporção pólen-óvulo entre as duas espécies de *Mendoncia*, a redução desta proporção, observada nas flores de *M. velloziana*, poderia estar associada a alterações do androceu que possui duas de suas anteras atrofiadas. Portanto, a redução na proporção pólen-óvulo entre as duas espécies de *Mendoncia* não envolve necessariamente uma evolução do sistema reprodutivo de xenogamia para autogamia. Cruden & Jensen (1979) observaram que há uma queda na proporção pólen-óvulo em plantas xenogâmicas que possuam atributos que auxiliem na eficiência da polinização, como por exemplo fios de viscina no pólen. A eficiência na polinização de *M. velloziana* pode ser verificada pela otimização na deposição do pólen em uma região restrita do corpo do visitante (cf. Sazima & Sazima, 1978). Em *M. puberula*, a região de deposição de pólen nas abelhas (tórax ou rosto) que visitam as flores parece ser tão apropriada como a verificada para os beija-flores. Porém, parte do pólen assim depositado é retirada pelas abelhas e armazenada nas corbículas, não sendo transportado ao estigma das flores e, conseqüentemente, não participando da fecundação dos óvulos. Além disto, parte do pólen das flores de *M. puberula* é pilhado por indivíduos de *Paratetrapedia* sp. e utilizado pelas abelhas, aspecto que não ocorre com o pólen de *M. velloziana*, uma

vez que esta espécie é visitada por beija-flores.

#### 4.4. Visitantes

##### 4.4.1. *Mendoncia puberula*

Dentre as seis espécies de abelhas que visitam as flores de *M. puberula*, apenas as espécies de *Euglossa* e *Bombus* são polinizadores efetivos: durante a coleta de néctar, recebem pólen, respectivamente, na face dorsal do tórax e no rosto, locais onde também contatam o estigma resultando na polinização. Essas espécies de abelhas são responsáveis pela maioria das visitas às flores de *M. puberula*. Pela relação entre a morfologia da abelha e as proporções da corola suponho que as espécies de *Euglossa* tenham maior eficiência na polinização das flores de *M. puberula*. Estas abelhas parecem receber maior quantidade de pólen durante as visitas, que os demais visitantes. Também, maior quantidade de pólen parece permanecer no seu tórax, pois é uma região que apresenta tricomas que auxiliam na aderência do pólen ao seu corpo. Além disso, as espécies de *Euglossa* são as abelhas mais frequentes que visitam as flores de *M. puberula* durante toda a floração. No caso de *Bombus morio*, o pólen é depositado no rosto da abelha, uma região que não possui estruturas que poderiam auxiliar na aderência do pólen à abelha. Portanto, boa parte do pólen depositado no rosto não participa na fecundação das plantas, sendo utilizada pela abelha ou perdido durante a sua locomoção.

O comportamento de visita, no qual a abelha estende a língua antes de pousar na flor, verificado para as espécies de *Euglossa* e indivíduos de *Bombus morio*, parece ser comum quando o recurso procurado pelas abelhas é néctar abrigado na base do tubo da corola, aspecto que também foi verificado nas espécies de abelhas Euglossinae que visitam *Prestonia* spp. (Apocynaceae) (A.L.M. Franco, com. pess.). A alta frequência de visitas das espécies de *Euglossa*, quando comparada a das demais abelhas às flores

de *M. puberula*, deve-se ao fato desta abelha possuir aparelho bucal apropriado para a retirada de néctar das flores, pois somente abelhas de língua longa conseguem acesso ao néctar depositado na base do longo tubo da corola desta planta. Zucchi et al. (1969) registram a predominância de visitas de Euglossinae a flores tubulares atribuindo este fato a língua longa dessas abelhas.

A alteração no comportamento de abelhas durante as visitas a flores, como observado para as espécies de *Euglossa* que passaram a coletar ativamente pólen por vibração durante suas visitas às flores de *M. puberula*, foi observada em espécies de *Centris* e *Epicharis* (Anthophoridae), ao visitarem flores de Malpighiaceae (Sazima & Sazima, 1989) e para *Centris* spp. em flores de *Angelonia*, Scrophulariaceae (Machado, 1990), famílias cujos representantes não possuem anteras poricidas. O comportamento de coleta ativa de pólen por vibração é habitual em plantas com anteras poricidas (Buchmann, 1983), mas também pode ser encontrado em flores cujas anteras não são poricidas, como é o caso de espécies de *Kielmeyera*, nas quais as abelhas coletam ativamente pólen por vibração (Oliveira & Sazima, no prelo). Neste caso, este comportamento provavelmente é induzido nas abelhas através de características morfológicas e visuais semelhantes àquelas encontradas em flores que são polinizadas por vibração (Buchmann, 1985). Embora as flores de *Mendoncia* possuam anteras poricidas, os demais atributos florais não conferem com os encontrados na maioria das flores que apresentam a síndrome de “buzz pollination”, uma vez que as flores de *M. puberula* são tubulares, zigomorfas, produzem néctar e os estames se encontram inclusos no tubo da corola. O comportamento de vibração, para a retirada ativa de pólen, apresentado pelas espécies de *Euglossa* em algumas ocasiões, pode ser consequência de uma provável redução na produção do néctar nas flores de *M. puberula* no final da floração ou estar relacionada a fase do ciclo de vida da abelha, ocasião em que talvez esteja abastecendo ninhos e

necessite de mais pólen (e.g. Roubik, 1989).

Em relação às demais abelhas, apesar das visitas de *Euplusia violacea* e *Epicharis obscura* resultarem em transferência de pólen, considero-a como polinizadoras ocasionais devido a baixa frequência de visita destas abelhas às flores de *M. puberula*. As visitas de *Paratetrapedia* sp. não resultam em polinização, uma vez que estas abelhas se restringem a coleta de pólen nas anteras não contactando o estigma. *Xylocopa suspecta* é aqui considerada pilhadora de néctar, uma vez que em todas as visitas a abelha perfurou externamente a base da corola para a retirada de néctar, sem contactar anteras ou o estigma. A baixa pilhagem do néctar nas flores de *M. puberula* parece estar relacionada à proteção fornecida pela bractéola e ao líquido produzido em seu interior. Wootton & Sun (1990) verificaram, em inflorescências de *Heliconia wagneriana*, que as brácteas e o líquido no seu interior reduzem a ação de pilhadores de néctar. De acordo com estes autores, os pilhadores parecem exercer forte pressão seletiva para características como o espessamento das brácteas e a produção de líquido.

#### 4.4.2. *Mendoncia velloziana*

De acordo com o seu comportamento de visita, todas as espécies de beija-flores que visitaram as flores de *M. velloziana* são aqui consideradas polinizadores. Contudo, levando-se em conta a frequência de visita, associado às dimensões do bico e da cabeça em relação às dimensões do tubo floral de *M. velloziana*, considero *Amazilia lactea* como o polinizador mais efetivo.

*Phaethornis pretrei* e *Thalurania glaucopis* foram encontrados visitando principalmente as flores de *M. velloziana* no interior da mata. Além disso, esses beija-flores parecem selecionar as flores que se encontram mais expostas fora da folhagem. O fato de selecionarem as flores que se encontram expostas fora da folhagem parece estar re-

lacionado ao porte do beija-flor, atributo que poderia dificultar as visitas a flores que se encontram cercadas pela vegetação. Este fato já havia sido registrado por Sazima (1981) para espécies de *Pavonia* (Malvaceae) visitadas por *Phaethornis pretrei* e Sazima & Machado (1985) para *Mutisia coccinea* (Asteraceae), também visitada por esta espécie de beija-flor.

De acordo com Linhart (1973) e Stiles (1975) existem dois tipos de estratégias alimentares entre os beija-flores, traduzidos por comportamentos distintos: 1- territorialidade, na qual o pássaro delimita uma área de alimentação e a defende contra outras espécies de beija-flores que se aproximem, e 2- "traplining", onde o beija-flor visita várias flores em diferentes plantas mais ou menos isoladas entre si, ao longo de uma rota estabelecida. Considerando esta definição, nenhuma das espécies de beija-flores observadas visitando as flores de *M. velloziana* pode ser considerada territorial, uma vez que suas visitas ocorriam a intervalos regulares de aproximadamente uma hora e não foram observados encontros provocados ou agressões entre as aves. O comportamento de visita dos beija-flores do tipo "traplining", observado nas flores de *M. velloziana*, favorece polinizações cruzadas (cf. Janzen, 1971). Snow & Snow (1982) registraram disputa por flores de *M. velloziana* por indivíduos de *Clytolaema rubricauda* na Serra dos Orgãos, Rio de Janeiro. A disputa pode estar associada a maior concentração de plantas na área estudada por Snow & Snow ou devido às características comportamentais de *C. rubricauda*. Ruschi (1982) considera *C. rubricauda* como espécie altamente agressiva, que ataca as espécies que se avizinhem de seu território, seja em pouso ou em área de alimentação.

Em resumo, as variações encontradas nos atributos florais de *M. puberula* e *M. velloziana* indicam uma tendência de evolução floral associada ao polinizador, abelhas e beija-flores respectivamente. A análise dos experimentos de polinização demonstra que estas duas espécies dependem dos visitantes para que ocorra a polinização, por existir impedimento mecânico nas papilas do estigma e pelo fato do pólen ser liberado das tecas somente sob pressão. O mecanismo de expulsão de pólen, semelhante a um fole, em anteras poricidas, possibilita que visitantes não vibradores possam realizar a fecundação destas plantas.

## 5. Referências Bibliográficas

- ACKERMAN, J.D; MESLER, M.R.; LU, K.L. & MONTALVO, A.M. 1982. Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apoidea): vagabonds or trapliners? **Biotropica**, **14**: 241-248.
- ALEXANDER, M.P. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. **Stain Technol.**, **55**: 13-18.
- BAKER, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. **Biotropica**, **7**: 37-41.
- BAKER, H.G. & HURD, P.D. 1968. Intrafloral ecology. **A. Rev. Ent.**, **13**: 385-414.
- BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E. & GRAYUM, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **Am. J. Bot.**, **72**: 346-356.
- BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. **Ecology**, **60**: 1022-1035.
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: C.E. Jones and R.J. Little, eds. **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold, p.73-113.
- BUCHMANN, S.L. 1985. Bees use vibrational to aid pollen collection from non-poricidal flowers. **J. Kans. ent. Soc.**, **58**: 517-525.

- BUCHMANN, S.L. & HURLEY, J.P. 1978. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J. Theor. Biol.*, **72**: 639-657.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, **31**: 32-46.
- CRUDEN, R.W. & JENSEN, K.G. 1979. Viscin threads, pollination efficiency and low pollen-ovule ratios. *Am. J. Bot.*, **66**: 875-879.
- DELPINO, F. 1873. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. *Estr. Soc. ital. Sci. Nat., Milano*, **16**: 1-199.
- ESAU, K. 1974. *Anatomia das plantas com sementes*. Editora Edgard Blücher.
- FÆGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York.
- FEINSINGER, P.; MURRAY, K.G.; KINSMAN, S. & BUSBY, W.H. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology*, **67**: 449-464.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, **6**: 64-68.
- GERLACH, G. 1969. *Botanische Mikrotechnik, eine Einführung*. Georg Thieme. Stuttgart.

- GOOD, R. 1974. **The geography of flowering plants.** Longman Group, London.
- GOTTSBERGER, G. 1972. Blütenbiologische Beobachtungen an brasilianischen Malvaceen  
II. **Österr. Bot. Z.**, **120**: 439-509.
- GOTTSBERGER, G. 1986. Some pollination strategies in neotropical savannas and forests.  
**Plant Syst. Evol.**, **152**: 29-45.
- GOTTSBERGER, G. 1989. Floral ecology. Report on the years 1985 (1984) to 1988. **Prog.  
Bot.**, **50**: 352-379.
- GOTTSBERGER, G.; CAMARGO, J.M.F. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988.  
A bee pollinated community: the beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão,  
Brazil. **Bot. Jb. Syst.**, **109**: 469-500.
- GRANT, K. & GRANT, V. 1968. **Hummingbird and their flowers.** New York, Columbia  
University Press.
- GRANT, V. & GRANT, K. 1965. **Flower pollination in the Phlox family.** Columbia  
University Press. New York.
- HABER, W.A. & FRANKIE, G.W. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican  
forest Sphingidae. **Biotropica**, **21**: 155-172.
- HEYWOOD, V.H. 1979. **Flowering plants of the world.** Elsevier International Projects  
Ltd. Oxford. University Press.

- INOUYE, D.W. 1978. Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology*, **59**: 672-678.
- INOUYE, D.W. 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia (Berlin)*, **45**: 197-201.
- JANZEN, D.H. 1971. Euglossinae bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, **171**: 203-205.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company. New York.
- KEVAN, P.G. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in antheology. In: A.J. Richards, ed. *The pollination of flowers by insects*. London, Academic Press, p. 51-78.
- KEVAN, P.G. 1983. Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. In: C.E. Jones and R.J. Little, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold, p. 3-32.
- KNUTH, P. 1905. *Handbuch der Blütenbiologie III*. Engelmann, Leipzig.
- KORNERUP, A. & WANSCHER, J.H. 1963. *Taschenlexikon der Farben*. Sadolin & Holmblad A/S, Kopenhagen.

- LEITÃO-FILHO, H.F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do estado de São Paulo. In: Anais do Congresso Nacional sobre essências nativas. *Silvicultura*, **71**: 1181-1194.
- LEPPIK, E.E. 1957. Evolutionary relationship between entomophilous plants and anthophilous insects. *Evolution*, **11**: 466-481.
- LEPPIK, E.E. 1974. Origin and evolution of bilateral symmetry in flowers. In: Plant introduction and genetic resources investigation paper, 26. Beltsville, Maryland.
- LEVIN, D.A. 1978. Pollinator behavior and the breeding structure of plant populations. In: A.J. Richards, ed. *The pollination of flowers by insects*. New York, Academic Press, p. 133-150.
- LINHART, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird pollinated *Heliconia*. *Am. Nat.*, **107**: 511-523.
- LINHART, Y.B. & FEINSINGER, P. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *J. Ecol.*, **68**: 745-760.
- LLOYD, D.G. 1972. Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae) I. The array of monoclinal and diclinous systems. *New Phytol.*, **71**: 1181-1194.

- MACHADO, I.C.S. 1990. Biologia floral de espécies de caatinga no município de Alagoinha (PE). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, 245 pp.
- MACHADO, I.C.S. & SAZIMA, M. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomoea heredifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). **Revta. bras. Biol.**, **47**: 425-436.
- MACIOR, L.W. 1982. Plant community and pollinator dynamics in the evolution of pollination mechanisms in *Peduncularis* (Scrophulariaceae). In: J.A. Armstrong, J.M. Powell and A.J. Richards, eds. **Pollination and evolution**, Sydney, Royal Botanic Gardens, p. 29-45.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technol.**, **37**: 125.
- McDADE, L.A. 1985. Breeding systems of Central American *Aphelandra* sp. (Acanthaceae). **Am. J. Bot.**, **72**: 1515-1521.
- MONTGOMERIE, R.D. 1984. Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. **Oecologia (Berlin)**, **63**:229-236.
- MURRAY, K.G.; FEINSINGER, P. & BUSBY, W.H. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. **Ecology**, **68**: 1283-1293.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. & SAZIMA, M. Pollination biology of two *Kielmeyera* (Guttiferae) species from Brazilian cerrado vegetation. **Plant Syst. Evol.**, (no prelo).

- PERCIVAL, M. 1965. **Floral Biology**. Pergamon Press.
- PROFICE, S.R. 1989. *Mendoncia* Vell. ex Vand. (Acanthaceae), espécies ocorrentes no Brasil. **Archos. Jard. bot., Rio de J., 29**: 201-279.
- PYKE, G.H. & WASER, N.M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. **Biotropica, 13**: 260-270.
- RADFORD, A.E.; DICKSON, W.C.; MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. **Vascular plant systematics**. Harber and Row Publ., New York.
- RAVEN, P.H. 1972. Why are bird-visited flowers predominantly red? **Evolution, 26**: 674.
- ROUBIK, D.W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge: Cambridge University Press.
- RUSCHI, A. 1982. **Aves do Brasil, volume V**. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- SAZIMA, M. 1981. Polinização de duas espécies de *Pavonia* (Malvaceae) por beija-flores, na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Revta. bras. Biol., 41**: 733-737.
- SAZIMA, M. & MACHADO, I.C.S. 1983. Biologia floral de *Mutisia coccinea* St. Hil. (Asteraceae). **Revta. bras. Bot., 6**: 103-108.

- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. *Biotropica*, **10**: 100-109.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Bot. Acta*, **102**: 106-111.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. *Bot. Acta*, **103**: 83-86.
- SHIELDS, L.M. 1951. The involution mechanism in leaves of certain xeric grasses. *Phytomorfology*, **1**: 225-241.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. 1988. A polinização de plantas do Cerrado. *Revta. bras. Biol.*, **48**: 651-663.
- SNOW, B. 1981. Relationships between hermit hummingbirds and their food plants in eastern Ecuador. *Bull. B.O.C.*, **4**: 387-396.
- SNOW, D.W. & SNOW, B. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, **38**: 105-139.
- SNOW, D.W. & SNOW, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero*, **12**: 289-296.
- SNOW, D.W. & TEIXEIRA, D.L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *J. Orn.*, **123**: 446-450.

- SOUZA, V.A. de 1988. Manejo e viabilidade de pólen de *Eucalyptus* spp. Tese de Mestrado, Esalq/USP, 155 pp.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, **56**: 285-301.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Ann. Mo. bot. Gdn.**, **68**: 323-351.
- VAN DER PIJL, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilus flowers classes. **Evolution**, **15**: 44-59.
- VOGEL, S. 1963. Ecophysiology of zoophilic pollination. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. and Ziegler, H., eds. **Physiological plant ecology III**. Berlin, Springer-Verlag, p. 564-624.
- WASER, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In: C.E. Jones and R.J. Little. eds. **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold, p. 277-293.
- WASSHAUSEN, D.C. & SMITH, L.B. 1969. Acanthaceae. In: *Flora Ilustrada Catarinense*.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. **Oikos**, **44**: 465-477.

- WILLIAMS, N.H. 1983. Floral fragrances as cues in animal behavior. In: C.E. Jones and R.J. Little, eds. **Handbook of experimental pollination biology**, New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold, p. 50-72.
- WILLIS, J.C. 1973. **A dictionary of flowering plants and ferns**. Cambridge University Press.
- WOOTTON, J.T. & SUN, I-J. 1990. Bract liquid as a herbivore defense mechanism for *Heliconia wagneriana* inflorescences. **Biotropica**, **22**: 155-159
- ZEISLER, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfliche mit Hilfe von Reaktionen. **Beih. bot. Zbl.**, **58**: 308-318.
- ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S.F. & CAMARGO, J.M.F. de 1969. Biological observations on a Neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. **J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.**, **17**: 271-380.

## 6. Resumo

Na mata mesófila de Santa Genebra, Campinas, São Paulo foi realizado um estudo comparado sobre a ecologia da polinização de duas espécies de *Mendoncia* (*M. puberula* e *M. velloziana*), abordando aspectos referentes a fenologia, morfologia floral, anatomia das tecas, sistema reprodutivo, mecanismos de polinização e comportamento dos visitantes. Ambas espécies possuem flores zigomorfas, tubulares, abrindo poucas flores por dia por indivíduo. *Mendoncia puberula* possui corola branca, odor semelhante a “sabão de coco”, concentração de açúcares no néctar de cerca de 30%, sendo visitada por abelhas. As abelhas mais frequentes foram espécies de *Euglossa*, as únicas que visitaram as flores durante todo o período de floração. *Mendoncia velloziana* possui corola vermelha, aparente ausência de odor, concentração de açúcares no néctar ao redor de 22%, sendo visitada por beija-flores. O beija-flor mais frequente foi *Amazilia lactea*, que visitou as flores ao longo do dia, em intervalos regulares de aproximadamente uma hora, característicos do comportamento do tipo “trap-line”. As anteras das duas espécies de *Mendoncia* são poricidas e possuem várias semelhanças anatômicas: as paredes das tecas são finas, elásticas e de aparência sedosa, formadas por duas camadas de células. Nestas duas espécies, o pólen é liberado quando o animal visitante pressiona a região base-ventral da antera, ocasião em que as tecas funcionam à maneira de um fole. Após a descarga de pólen a teca, devido à elasticidade da parede, recupera sua forma inicial. Este mecanismo difere do registrado para a maioria das flores que possuem anteras poricidas, nas quais o pólen é liberado das tecas por vibração feita pelo visitante (“polinização vibrátil”). O mecanismo de expulsão do pólen, semelhante a um fole, em *Mendoncia*, possibilita que visitantes não vibradores recebam pólen e promovam a fecundação dessas plantas. O sistema reprodutivo de ambas as espécies de *Mendoncia* é semelhante, sendo preferencialmente xenógamo, podendo ocorrer au-

togamia. Entretanto, algumas características florais destas espécies de *Mendoncia* tais como: hercogamia, mecanismo de liberação e germinação do pólen que ocorre somente após seu atrito ao estigma demonstram que estas espécies dependem de visitantes florais para que ocorra a polinização. Os atributos florais e o sistema de reprodução das duas espécies de *Mendoncia* indicam uma tendência de evolução floral associada aos seus polinizadores.

## 7. Abstract

The pollination ecology of two *Mendoncia* species, *M. puberula* e *M. velloziana*, was investigated in a semideciduous forest in southeastern Brazil. The study deals with aspects related to phenology, floral morphology, pollen sacs' anatomy, reproductive system, pollination mechanisms and visitors' behaviour. Both species have tubular-shaped zygomorphic flowers and few open flowers per day per plant. *Mendoncia puberula* has white corolla, smell close to "coconut soap", sugar concentration in nectar around 30%, and is visited by bees. The most common visitors are *Euglossa* species, observed during the whole flowering season. *Mendoncia velloziana* has red corolla, smell imperceptible, nectar sugar concentration around 22%, and is visited by hummingbirds. The most common visitor was *Amazilia lactea*, maken one hour regularly spaced visits along the day. This visiting pattern is characteristic of the trap-line behaviour. The anthers of both *Mendoncia* species are poricidal and have several anatomic similarities: the pollen sacs' walls are thin, elastic and silky, being formed by two layers of cells. In both species the pollen is burst as the visitor presses the base-ventral region of the anther; in thus situation the pollen-sacs' walls work like a bellows. After bursting the pollen, the pollen sacs' walls resume their original shape due to their inherent elasticity. This mechanism differs from what is know for the majority of flowers with poricidal anthers, in which the pollen is released due to vibration caused by the visitors ("buzz pollination"). This blowing mechanism for pollen release, found in *Mendoncia*, allows other non-vibrating visitors to receive pollen, and pollinate these plants. The reproductive system of both species of *Mendoncia* is similar, being preferably xenogamic, but autogamy is also likely to occur.

Some floral characteristics such as: hercogamy, the bursting mode of pollen release, and pollen germination dependent on the rubbing of the stigma, show that these species rely on visitors for their pollination. The floral attributes and reproduction systems of both *Mendoncia* species indicate a tendency of evolution associated to their pollinators.