

Ingl 11/2/95

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



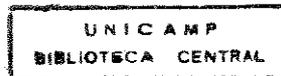
BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DE CINCO ESPÉCIES DE MELASTOMATACEAE DA
RESTINGA DE MARICÁ - RJ

Maria Celia B. Pinheiro

Orientadora

Prof^a. Dr^a. Marlies Sazima

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas, para obtenção do
título de Doutor em Biologia
Vegetal.



Campinas - São Paulo

1995

95/1000/30

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida, pelo (a) candidato (a)
Maria Celia B. Pinheiro
e aprovada pela Comissão Julgadora.

21/02/95 Marlies Sazima

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
	P655b
V.	Ex.
T. MSO BC	25248
PROC.	433/95
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	10/08/95
N.º CPD	

CM-00073606-4

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL - UNICAMP

Pinheiro, Maria Celia Bezerra
P655b Biologia da reproducao de cinco especies de melastomataceae da
restinga de Marica - RJ / Maria Celia Bezerra Pinheiro. - -
Campinas, SP : Is.n.l, 1995.

Orientador : Marlies Sazima.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Fenologia. 2. Polinizacao. 3. Plantas - Fertilizacao.
4. Abelha - Polen. 5. Melastomatacea. 6. Restinga de Marica.
I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Titulo.

às professoras:

- . Wilma T. Ormond e Leda Dau,
pela efetiva participação na
minha formação acadêmica;
- . Dr^a Graziela Maciel Barroso,
pela imensurável colaboração
ao ensino da botânica.

AGRADECIMENTOS

À Dr^a Prof^a. Marlies Sazima, pela orientação desta tese, pelas críticas e valiosas sugestões prestadas, e pela confiança demonstrada.

À Prof^a. Wilma Teixeira Ormond, pelos ensinamentos e, principalmente, pelo interesse e carinho demonstrados.

À Prof^a. Arline de Souza de Oliveira, pela discussão e informações sobre a restinga.

À Prof^a. Leda Dau, pelo incentivo e auxílio prestados no decorrer deste trabalho.

Ao Dr. Sérgio A. Fragoso, pelas fotografias e pela revisão do *abstract*.

À amiga Maria do Rosário Cunha, pelo dedicado e indispensável auxílio nos trabalhos de campo.

À Prof^a. Maria Célia R. Correia, pelo auxílio na montagem das pranchas e pela revisão do texto.

À Prof^a. Heloisa Alves de Lima, pelas críticas e valiosas sugestões.

Ao Prof. Cosme de Oliveira Leite, pela leitura do manuscrito e críticas necessárias.

À Prof^a. Maria Cleide Mendonça, pelo incentivo e amizade.

À Prof^a. Aldir Cardoso, pelos comentários críticos sobre o manuscrito.

Ao Dr. J. J. Wurdack, Curator, Dept. of Botany - National Museum of Natural History Smithsonian Institution, pela presteza na identificação do material botânico.

Ao PICD (Programa Institucional de Capacitação de Docentes)
- CAPES, pela bolsa concedida.

Ao técnico de laboratório Paulo Teixeira de Souza, pela
colaboração prestada nos trabalhos de laboratório.

À Prof^a. Léa de Jesus Neves, pelas microfotografias.

Aos colegas, professores e funcionários do Departamento de
Botânica do Museu Nacional (UFRJ), pelo incentivo e amizade e
aos Chefes do Departamento, Prof. Bernardo Flaster e Prof^a. Vera
Lucia de Moraes Huszar pelo afastamento e facilidades oferecidas
para o término deste trabalho.

Aos professores e colegas do curso de pós-graduação em
Biologia Vegetal da UNICAMP, pelo apoio demonstrado.

Ao Prof. Sebastião Laroca, da Universidade Federal do
Paraná e ao Sr. Carlos Alberto Seabra, pela identificação das
abelhas.

Aos funcionários do Museu Nacional (UFRJ) - Horto Botânico,
pelo apoio técnico em diferentes partes deste trabalho.

Aos bolsistas e estagiários do laboratório Biologia da
Reprodução - Departamento de Botânica - Museu Nacional, pelo
apoio demonstrado.

E aos demais, que de alguma forma contribuíram na
elaboração deste trabalho, manifesto minha gratidão.

ÍNDICE

1. Introdução	1
2. Área de Estudo	7
2.1. Situação geográfica e características climáticas ..	7
2.2. Localização e características do ambiente das espécies estudadas	7
3. Material e Métodos	11
4. Resultados	17
4.1. Fenologia	17
4.1.1. <i>Tibouchina reichardtiana</i> Cogn.	17
4.1.2. <i>Tibouchina trichopoda</i> (DC.) Baill. var. <i>trichopoda</i>	19
4.1.3. <i>Tibouchina trichopoda</i> (DC.) Baill. var. <i>tibouchinoides</i> (DC.) Cogn.	20
4.1.4. <i>Marcetia taxifolia</i> (St.Hil.) DC.	21
4.1.5. <i>Rhynchanthera dichotoma</i> (Desr.) DC.	25
4.1.6. <i>Pterolepis glomerata</i> (Rottb.) Miq.	26
4.2. Biologia Floral	27
4.2.1. Aspectos gerais	27
4.2.2. <i>Tibouchina reichardtiana</i>	44
4.2.3. <i>Tibouchina trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	46
4.2.4. <i>Tibouchina trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i> ..	52
4.2.5. <i>Marcetia taxifolia</i>	54
4.2.6. <i>Rhynchanthera dichotoma</i>	56

4.2.7. <i>Pterolepis glomerata</i>	57
4.3. Visitantes Florais	59
4.3.1. Atividades de coleta e sazonalidade dos visitantes	61
4.3.2. Horário de visitas	73
4.3.3. Atividades dos visitantes na polinização - recepção de pólen e deposição no estigma ...	74
4.4. Sistema de Reprodução	81
4.4.1. Polinizações intra-específicas experimentais	81
4.4.2. Polinizações interespecíficas	85
4.4.3. Polinizações em condições naturais - efetividade dos polinizadores	89
5. Discussão e Conclusões	92
5.1. Fenologia	92
5.2. Biologia Floral	99
5.3. Visitantes Florais	109
5.3.1. Atividades de coleta e sazonalidade dos visitantes	109
5.3.2. Horário de visitas	115
5.3.3. Atividades dos visitantes na polinização - recepção de pólen e deposição no estigma ...	117
5.4. Sistema de Reprodução	119
5.4.1. Polinizações intra-específicas e interespe- cíficas experimentais	119
5.4.2. Polinizações em condições naturais - efetividade dos polinizadores	123

5.4.3. Mecanismos de isolamento entre as espécies de <i>Melastomataceae</i> estudadas	128
6. Resumo	133
7. Abstract	136
8. Referências Bibliográficas	138

1. INTRODUÇÃO

A restinga de Maricá, onde foi desenvolvido este trabalho, é parte integrante da grande planície costeira quaternária, que ocorre ao longo de toda a costa brasileira. Sua topografia, praticamente plana, em alguns pontos ondulada, é entremeada por lagoas, brejos e turfeiras. Em virtude dos variados aspectos que tomam parte na formação das restingas, encontram-se lado a lado diversos tipos de solos (DAU, 1960; SUGUIO & TESSLER, 1984). Em consequência, a restinga compreende um mosaico de habitats e apresenta várias comunidades vegetais e rica flora (SILVA e OLIVEIRA, 1989). Dentro deste contexto, ARAÚJO & HENRIQUES (1984) analisaram as formações vegetais das planícies costeiras do litoral fluminense mostrando o grau de similaridade florística. O número das formações vegetais é variável, tendo sido citadas oito para a restinga de Cabo Frio (ULE, 1901), sete para Carapebus (HENRIQUES *et al.*, 1986), dez para a de Maricá (SILVA & OLIVEIRA, 1989) e cinco para a de Saquarema (SÃ, 1990).

Os levantamentos florísticos sobre as diversas restingas fluminenses (SILVA & SOMNER, 1984; HENRIQUES *et al.*, 1986; SILVA & OLIVEIRA, 1989), constituem importante apoio para estudos desenvolvidos nesse ecossistema.

A avassaladora invasão e destruição das faixas litorâneas do Brasil, provocada pela vertiginosa especulação imobiliária e outras ações antrópicas, bastariam para justificar o interesse e a necessidade de estudos sobre a flora e a fauna nessas formações.

O trabalho ora apresentado faz parte da linha de pesquisa "Biologia Floral e Reprodução das Angiospermas", do Departamento de Botânica do Museu Nacional - Universidade Federal do Rio de Janeiro. Nestes estudos foram desenvolvidos diversos aspectos das plantas de restinga: fenologia, sistemas sexuais, biologia floral, polinização e reprodução, com o sentido de conhecer os processos de organização e estrutura dessa formação vegetal (LEITE, 1990; ORMOND *et al.*, 1991; SILVA, 1991; PIMENTA, 1992; CORREIA *et al.*, 1993; ORMOND *et al.*, 1993).

A restinga de Maricá, sobretudo nos últimos anos, tem sido estudada também nos variados aspectos ecológicos (HAY *et al.*, 1981; HENRIQUES *et al.*, 1984). Assim, ORMOND *et al.* (1993), estudaram as plantas nectaríferas dessa restinga ressaltando as relações mutualísticas com os seus visitantes florais. O levantamento de espécies com anteras poricidas na referida restinga foi feito por LIMA *et al.* (1989), devendo-se destacar a importância dessas plantas na manutenção dos recursos nutritivos para as larvas das abelhas (BUCHMANN, 1983).

A família *Melastomataceae* ocorre, principalmente, nas áreas tropicais e subtropicais do Novo Mundo, e conta com cerca de 4500 espécies (STEIN & TOBE, 1989). Estudos desenvolvidos em muitas dessas espécies mostraram diversidade no sistema reprodutivo, nos mecanismos de dispersão, nas preferências de habitats (CRENNER, 1986/1987; 1989; 1990; BORGES, 1990; GOLDENBERG, 1994) e ainda nos padrões fenológicos da floração e frutificação (SNOW, 1965; HILTY, 1980; MORI & PIPOLY, 1984; MORELLATO, 1991; GROSS, 1993). Não obstante, as espécies se

destacam pela similaridade do sistema de polinização, sendo visitadas quase que exclusivamente por abelhas que vibram as anteras quando coletam pólen para suas larvas (BUCHMANN, 1986; RENNER, 1984; 1989; VOGEL, 1978). Este tipo de polinização é denominado vibrátil, com registro em cerca de 72 famílias de Angiospermae para um número de espécies estimado entre 15.000 - 20.000 (BUCHMANN, 1983).

Na restinga de Maricá, a família *Melastomataceae* é uma das que possui maior quantidade de espécies com anteras poricidas SILVA & OLIVEIRA (1989) registraram a ocorrência dessas espécies nas diferentes faixas do ecossistema, com maior concentração em áreas alagadas e em restinga aberta.

As espécies com anteras poricidas, mesmo pertencentes a grupos não afins, apresentam similaridade nas características do pólen e em diversos aspectos fisiológicos, como no horário de antese da flor e nos padrões de atração aos visitantes. Nessas plantas, as flores simulam abundância de pólen com forte "sinalização" da função masculina (VOGEL, 1978) e ainda se destacam pela presença de áreas de contraste de cores em luz natural e em raios ultra-violeta (BUCHMANN *et al.*, 1977; PINHEIRO *et al.*, 1988). O androceu possui uma série de características, registrando-se anteras grandes, vistosas e de colorido vivo. Ainda observa-se a ocorrência, em algumas espécies, de heteranteria associada a pólen fértil e estéril, isto é, podendo haver anteras cujo pólen é utilizado como alimento e outras cujo pólen é utilizado na fertilização (FORBES, 1882; MUELLER, 1883; DULBERGER, 1981; BUCHMANN, 1983).

Abelhas pertencentes a sete famílias e cinquenta gêneros, incluindo solitárias e sociais, em ambos os casos generalistas e especialistas, vibram o androceu com auxílio dos seus músculos indiretos de vôo, durante o processo de coleta de pólen de espécies poricidas (BUCHMANN & CANE, 1989).

Em pesquisa sobre biologia da reprodução, deve ser levada em conta a análise populacional, sob aspectos da dispersão das plantas e da densidade floral. Estes fatores podem determinar a taxa de cruzamento de uma espécie (MOTTEN & ANTONOVICS, 1992), uma vez que interferem na frequência da dispersão do pólen, nos diferentes períodos de floração, nos tipos de recursos florais e no tipo de polinizadores (LEVIN & ANDERSON, 1970; MOSQUIN, 1971). A diversidade floral está, muitas vezes, relacionada com a diversidade do comportamento e da morfologia dos animais visitantes (WASER, 1983). Desta forma, os padrões florais podem ser interpretados como adaptativos e reduzir a competição por polinizadores, promovendo, reiteradamente, relações específicas planta/polinizador (FAEGRI & PIJL, 1971).

Os sistemas de polinização desempenham importante papel em nível de organização de comunidade (HEITHAUS, 1974; FRANKIE, 1975), destacando-se as relações mutualistas planta/polinizador, que podem exercer forte influência sobre a evolução das plantas (HEINRICH, 1975, 1981; KEVAN & BAKER, 1983).

Nas restingas do litoral fluminense, as plantas ocorrem de forma muito variada, sendo que algumas espécies formam agregados denominados de moitas, que se intercalam por espaços desnudos (DAU, 1960). Essas moitas são constituídas por mosaicos de

espécies as quais não se dispõem em comunidades organizadas, mas se agrupam isoladamente, caracterizando um padrão peculiar de distribuição de plantas coespecíficas. O mesmo ocorre em outras comunidades, como o brejo herbáceo e os alagados (CARAÚJO & HENRIQUES, 1984; SUGUIO & TESSLER, 1984; SILVA & OLIVEIRA, 1989), onde as espécies também formam agregados, se concentrando, porém, nos espaços entre elas, uma vegetação higrófila e herbácea.

A influência dos microclimas no processo evolutivo de vegetação foi abordado por DAU (1960), que se reportou ao estudo do condicionamento da estrutura e da composição florística, em moitas na restinga interna de Cabo Frio. Não foi realizada nenhuma pesquisa sobre as possíveis influências desses padrões de distribuição de plantas na reprodução, e/ou na estrutura genética das populações vegetais desse ecossistema.

Os objetivos deste trabalho compreenderam:

1 - estudos da fenologia das cinco espécies com caracterização dos padrões da floração, acompanhando e avaliando esses padrões, em relação à produção dos recursos nutritivos e ao papel que eles exercem sobre o sistema de polinização de cada espécie;

2 - estudos sobre a biologia floral nos seus diversos aspectos, enfatizando as estruturas reprodutoras de cada espécie;

3 - registro e estudo dos visitantes florais de cada espécie vegetal, relacionando sua ocorrência com os diversos locais de estudo e com as estações do ano;

4 - determinação do sistema de reprodução das espécies;

5 - reconhecimento das relações simpátricas das espécies de *Tibouchina*, e do comportamento dos seus polinizadores, principalmente quanto ao potencial de fluxo de pólen interespecífico.

2. ÁREA DE ESTUDO

2.1. Situação geográfica e características climáticas

O estudo sobre as espécies de *Melastomataceae* foi desenvolvido na Restinga de Maricá, município de Maricá, incluindo os distritos de Barra de Maricá e Itaipuaçu, Rio de Janeiro, no período de 1990 até o primeiro semestre de 1993. Essa restinga situa-se no litoral fluminense, a aproximadamente 60km a leste do centro da cidade do Rio de Janeiro, entre as coordenadas de 22°50'S e 42°50'W. O clima da região é do tipo AW, tropical chuvoso, ou seja, verão quente com chuvas e inverno subseco (Koeppen, 1948, *apud* SILVA, 1991).

2.2. Localização e características do ambiente e das espécies estudadas

As espécies estudadas foram : *Tibouchina reichardtiana* Cogn., *T. trichopoda* (DC.) Baill. var. *trichopoda*, *T. trichopoda* (DC.) Baill. var. *tibouchinoides* (DC.) Cogn., *Marcetia taxifolia* (St.Hil.) DC., *Rhynchanthera dichotoma* (Desv.) DC. e *Pterolepis glomerata* (Rottb.) Miq., cujas características quanto ao ambiente, hábito e organização das populações estão representadas na tabela 1.

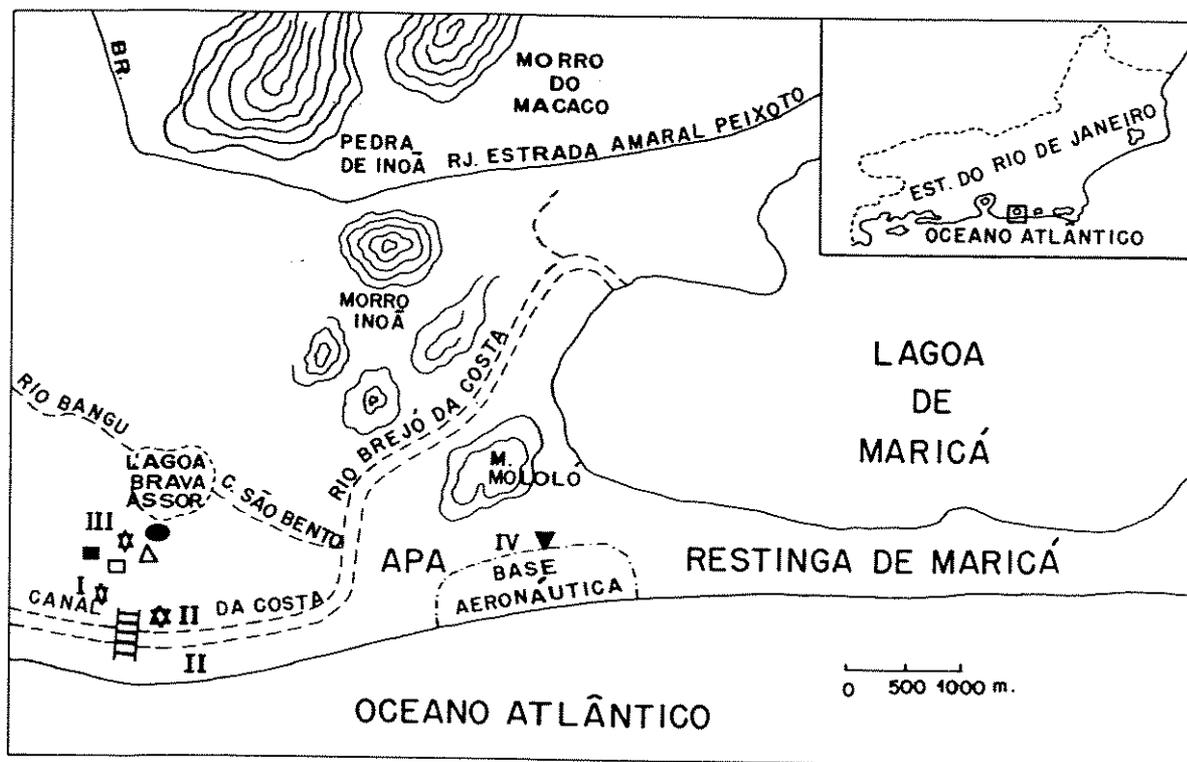
Tabela 1 : ambiente, hábito e organização das populações das cinco espécies de *Melastomataceae* da restinga de Maricá.

Espécie	Ambiente (a)	Hábito	Organização das Populações
<i>T. reichardtiana</i>	1-° e 2-° cordões arenosos, restinga aberta, mata, alagado, brejo	arbusto	isoladas agregadas
<i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	alagado	árvore	agregadas
<i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i>	alagado e margem do canal (b)	arbusto	agregadas (densas)
<i>M. taxifolia</i>	alagado	arbustivo	agregadas (densas)
<i>R. dichotoma</i>	alagado	arbustivo	isoladas
<i>P. glomerata</i>	brejo-herbáceo	erva	—

(a) - Segundo SILVA & OLIVEIRA, 1989

(b) - Pequena população

Foram selecionadas quatro áreas de estudo denominadas gradientes (I, II, III e IV), nos quais as espécies de *Melastomataceae* estudadas apresentam distribuição conforme figura 1. A distribuição das espécies em cada área, além de uma breve descrição de suas respectivas localizações, são apresentadas na tabela 2.



- ☆ Tibouchina reichardtiana;
- T. trichopoda var. trichopoda;
- T. trichopoda var. tibouchinoides;
- △ Marsetia taxifolia;
- Rhynchanthera dichotoma;
- ▼ Pterolepis glomerata

Gradientes: I, II, III, IV
(áreas descritas na página 10)

Figura 1 : mapa da localização da área de estudo na restinga de Maricá - RJ.

Tabela 2 : características da área de estudo na restinga de Maricá - RJ : localização e distribuição de espécies de *Melastomataceae*.

Área de estudo	Distribuição
Gradiente I	Abrange as comunidades dos 1 ^o e 2 ^o cordões arenosos, englobando a restinga aberta, de acordo com SILVA & OLIVEIRA, (1989). Neste gradiente ocorre apenas <i>T. reichardtiana</i> cujas plantas apresentam arranjos espaciais irregulares, ora formando agregados, ora isoladas.
Gradiente II	Compreende a região que margeia o canal de São Bento (Itaipuaçu), paralelo à costa marítima, cortando a área entre o 1 ^o e o 2 ^o cordões arenosos. <i>T. reichardtiana</i> é a principal espécie estudada e forma populações lineares, com plantas próximas entre si. Registrou-se uma pequena população de <i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i> .
Gradiente III	Corresponde à área temporariamente alagada, em decorrência do afloramento do lençol freático durante a estação chuvosa. Ocorrem nesta área : <i>T. reichardtiana</i> , <i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i> , <i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i> , <i>M. taxifolia</i> e <i>R. dichotoma</i> . Com exceção de <i>T. reichardtiana</i> e <i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i> as demais espécies são restritas à esta comunidade. O arranjo espacial das plantas é muito variável, sendo que as espécies de <i>Tibouchina</i> formam, geralmente, densos agregados quase sempre contíguos. Alguns desses aglomerados podem ter composição heteroespecífica, com representantes das três espécies de <i>Tibouchina</i> . <i>M. taxifolia</i> caracteriza-se por formar densos agregados monoespecíficos e homogêneos. <i>R. dichotoma</i> apresenta plantas esparsas.
Gradiente IV	Representa a comunidade do brejo herbáceo, que se estende entre os dois cordões arenosos, em Barra de Maricá. Essa área permanece alagada por 9 meses e geralmente seca durante o verão (CARMO & LACERDA, 1984). Nela, ocorrem as populações de <i>P. glomerata</i> , com plantas isoladas que se localizam nos bordos do brejo e plantas de <i>T. reichardtiana</i> com distribuição isolada e agregada.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O estudo sobre a biologia da reprodução das espécies de *Melastomataceae* abrange a fenologia, a biologia floral, o sistema de reprodução e a atividade dos polinizadores. As observações de campo foram quinzenais e, nos períodos de pico de floração, foram semanais.

O estudo sobre a fenologia da floração foi conduzido no período compreendido entre dezembro de 1991 e o primeiro semestre de 1993. Os padrões de floração foram denominados de acordo com MORELLATO (1991) e BAWA (1983). Os registros fenológicos foram feitos em dez plantas de *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda* (gradiente III), de *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* (gradiente III), de *Pterolepis glomerata* (gradiente IV) e de *Rhynchantera dichotoma* (gradiente III); 25 de *Marcetia taxifolia* e 15 de *T. reichardtiana*, sendo cinco em cada gradiente (I, II, III). Foi registrado o número de plantas de cada espécie em floração e a produção de flores por planta. O início e término da floração, em cada espécie, foram anotados nos diversos episódios e nos quatro gradientes. Observações adicionais em plantas não marcadas foram feitas periodicamente.

Em estudos sobre a biologia floral, foi registrado para cada espécie, o horário de abertura floral, o início e o fim da antese, a fase de receptividade dos estigmas, a deiscência das anteras e a disposição dos verticilos florais nas diversas fases de antese. Esses dados foram registrados em períodos de diferentes condições climáticas. Uma amostra de flores de dez

plantas de cada espécie foi utilizada na análise da variação de cor das flores. Para *T. reichardtiana*, a análise foi feita nas populações dos gradientes I, II e III.

A detecção de odor foi feita dissecando-se flores de cada espécie e colocando-se as diversas partes florais em frascos de vidro mantidos vedados por 30 minutos e, em seguida, utilizados para o registro do odor. Foram tomadas medidas de corola, estames e estiletos de diferentes exemplares das populações de cada espécie. A receptividade dos estigmas foi registrada no campo, tomando como base a presença de exsudato estigmático. Esta receptividade foi avaliada também em laboratório, através do arranjo das papilas estigmáticas e dos testes de germinação de pólen "in vivo" (ORMOND, *et al.*, 1978).

Para determinar a influência que a cor e a forma da corola e dos estames das flores das espécies de *Tibouchina* desempenham sobre a atração dos visitantes, as flores foram manipuladas e expostas aos polinizadores. A manipulação compreendeu : 1. remoção da corola de 30 flores (dez de cada espécie); 2. remoção dos estames de 30 flores (dez de cada espécie); 3. controle sem qualquer tratamento (dez de cada espécie). Todas as flores foram etiquetadas e posteriormente registrados os dados referentes à formação de frutos.

A ocorrência de polinizações em condições naturais nas cinco espécies foi estimada coletando-se flores a intervalos de 30min durante as duas primeiras horas da antese. Os estiletos foram fixados em F.A.A., sendo posteriormente tratados segundo a técnica de FENSTER & SORK (1988), ligeiramente modificada,

usando-se como corante Azul de Aman. Os estigmas foram examinados ao microscópio óptico, para se estimar a quantidade de pólen aderido.

O tamanho dos grãos de pólen das cinco espécies estudadas foi tomado, medindo-se seu diâmetro em visão polar. A viabilidade dos pólenes das cinco espécies foi obtida segundo ALEXANDER (1980). A presença de lipídios e amido no pólen foi detectada com Sudan IV e Lugol (JOHANSEN, 1940). A presença de mucilagem e lipídios na secreção estigmática foi obtida com vermelho de rutênio e Sudan IV (JOHANSEN, l. c.).

Os visitantes florais das cinco espécies de *Melastomataceae* foram observados nos quatro gradientes e ao longo do ano, registrando-se o seu comportamento de visitas às flores. As observações compreenderam cerca de 550 horas, com registro de 1500 visitas. Ressalta-se, entretanto, que o tempo gasto na análise das atividades dos visitantes foi diferenciado nos diversos gradientes. As abelhas foram coletadas para identificação e medidas suas dimensões. Para cada espécie de abelha, foram registradas as espécies das flores visitadas e, ainda, o horário, a época do ano e o gradiente da coleta. O voo de forrageio das abelhas (chegada e saída da abelha na área de estudo) foi registrado, anotando-se o número de plantas e o de flores visitadas por planta, e as distâncias entre as mesmas. O comportamento intrafloral das abelhas foi observado com relação ao modo de coleta do recurso floral, determinando-se o local de aderência dos grãos de pólen no corpo das abelhas e a área de contato com o estigma. A constância floral das abelhas

visitantes foi inferida, através de registros de vôos entre plantas da mesma espécie ou entre plantas de espécies diferentes. No laboratório, usando-se microscópio óptico, foram feitas as análises, identificações e amostras dos grãos de pólen retirados da carga escopal ou corbicular. A quantificação da carga polínica por amostra (número de grãos de pólen de cada grupo taxonômico) foi feita com base numa escala arbitrária: $C_p < 10$ (+) ; $10 \leq C_p \leq 100$ (++) ; $C_p > 100$ (+++), onde C_p : carga polínica de um dado grupo taxonômico.

Para verificar se as atividades forrageiras dos polinizadores, nos diferentes padrões de floração de cada espécie, interferem no sistema de polinização das mesmas, foram feitos registros sobre o número de flores produzidas por planta, o tempo gasto nas visitas intraplanta, o número de plantas visitadas e a distância dos vôos entre as plantas mais próximas.

A eficácia de abelhas polinizadoras, visitando *Tibouchina reichardtiana*, foi verificada por meio de dois experimentos: 1- flores de *T. reichardtiana* foram expostas aos polinizadores para uma só visita. Algumas das flores foram ensacadas e etiquetadas, registrando-se o desenvolvimento dos ovários até a formação de frutos, enquanto que o estigma de outras foi examinado ao microscópio óptico para avaliação do número de grãos de pólen aderidos; 2- todas as flores que abriram em determinado dia em uma planta de *T. reichardtiana* foram expostas ao polinizador a uma só visita. Com base no desenvolvimento dos ovários, foi calculado o percentual de frutos formados.

O sistema reprodutivo das cinco espécies foi

determinado através dos seguintes experimentos :

. **autopolinização espontânea** - botões em pré-antese foram ensacados (com saco de papel impermeável) e mantidos assim até o final da antese;

. **autopolinização manual** - botões em pré-antese foram ensacados. Após a antese, foi utilizado pólen da mesma flor;

. **polinização cruzada (xenogamia)** - botões em pré-antese foram emasculados e ensacados. Após a antese, foi utilizado pólen de outras plantas da mesma espécie;

. **agamospermia** - botões em pré-antese foram emasculados, ensacados e não polinizados;

. **controle (polinização em condições naturais)** - flores de diversas plantas de cada espécie não submetidas a tratamento nem ensacadas.

Flores de todos os experimentos foram etiquetadas e observadas durante a fase de desenvolvimento dos frutos. As polinizações foram realizadas pela manhã até cerca de 7h30min. O pólen usado nas polinizações foi retirado das anteras, colocado sobre uma lâmina de vidro e o estigma foi friccionado sobre os grãos de pólen nessa superfície.

A germinação de pólen e a formação dos tubos polínicos foram acompanhadas em flores submetidas a testes de autopolinização e polinização cruzada (xenogamia). Após a polinização, as flores foram colocadas em câmara saturada com água por até 2 horas. A intervalos de 30 minutos os estiletos eram fixados em F.A.A. e os estigmas analisados ao microscópio óptico, depois de tratados segundo FENSTER & SORK (1988).

Para testar o grau de compatibilidade entre *Tibouchina reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*, foram desenvolvidos cruzamentos interespecíficos. Os experimentos foram realizados no gradiente III, área onde as populações dessas espécies de *Tibouchina* são simpátricas. Para realização destes experimentos, os botões em pré-antese foram emasculados, ensacados e etiquetados e durante a antese foi feita a polinização. De todos os cruzamentos, algumas flores foram etiquetadas e acompanhadas por todo o período de desenvolvimento dos frutos, enquanto que, de outras flores os estiletes foram retirados a intervalos de uma e duas horas, fixados em F.A.A., e tratados segundo a técnica de FENSTER & SORK (1988). Os estigmas foram analisados ao microscópio óptico para observar o desenvolvimento do tubo polínico, bem como para calcular o percentual de pólen germinando em cada tipo de cruzamento.

As sementes resultantes dos diversos cruzamentos interespecíficos foram observadas ao microscópio estereoscópio; as pequenas ou imperfeitas foram consideradas inviáveis ou abortadas. A fim de estimar a viabilidade das sementes resultantes dos diversos experimentos, várias delas foram colocadas para germinar em placa de Petri, com papel de filtro sob condições de luz natural.

4. RESULTADOS

4.1. FENOLOGIA

4.1.1. *Tibouchina reichardtiana*

Esta espécie floresceu praticamente ao longo do ano, apresentando dois episódios de floração: um do tipo sazonal e outro do tipo extenso (Fig. 2). A floração sazonal ocorreu na estação quente-chuvosa e prolongou-se de outubro até a primeira quinzena de fevereiro. O padrão fenológico, nesse período, foi caracterizado pela intensa atividade de floração e ainda pela simultaneidade na produção e no amadurecimento de quase todas as inflorescências de uma mesma planta. A interação desses eventos resultou na produção em massa de flores.

Os registros fenológicos mostraram que a espécie é assincrônica em nível intrapopulacional, com cerca de 25% das plantas da população iniciando o florescimento em outubro, 55% em novembro e 20% em dezembro. Em virtude desta assincronia, houve, nos aglomerados, mistura de plantas com flores e outras sem flores. Assim, na população, algumas plantas de *T. reichardtiana* não apresentaram superposição nos seus períodos de floração ou o fizeram parcialmente. Estes dados sobre a floração se repetiram nos sucessivos anos de estudo.

Cada planta floresceu por um período aproximado de 45 dias. O início da floração foi marcado pela produção de baixo número

de flores diárias, em torno de dez flores, aumentando abruptamente, em poucos dias, para quantidades superiores a 50. No período de pico da floração a taxa diária média de flores por planta (\bar{X}) foi de 113 (N = 20). Ao final da floração, cada planta havia produzido $\bar{X} = 62$ (N = 20) inflorescências e o número de flores produzidas por inflorescência variou de 75 a 180.

Cabe ressaltar que, na população do gradiente III, o florescimento intenso correspondeu aos meses de novembro e dezembro e nos gradientes I e II, aos meses de dezembro e janeiro.

O pico da floração deu-se no mês de dezembro, quando quase todos os representantes dos três gradientes floresceram. Em meados de fevereiro, ocorreu o término da floração sazonal, com a totalidade das plantas entrando em fase de frutificação e outras, em fase de dispersão de sementes. No final de fevereiro foi registrada, para as três populações, a ocorrência de um outro período de floração, com produção de novas inflorescências. Este evento foi o marco inicial da floração extensa, episódio que se prolongou até setembro. Este episódio ocorreu durante a estação fria-seca, com padrão caracterizado pelo baixo ritmo de produção de flores e pela assincronia da floração, tanto em nível intra como interpopulacional. Registrou-se para cada planta a produção de $\bar{X} = 5$ (N = 20) inflorescências, com número de flores, por inflorescência, variando de três a cinco. A taxa de produção diária de flores foi $\bar{X} = 4$ (N = 20).

A floração nos gradientes I e III encerrou-se no mês de julho, permanecendo exclusivamente em atividade a população do gradiente II, que floresceu até setembro. No decorrer deste mês, todas as populações começaram a produzir muitas inflorescências, iniciando a floração sazonal.

4.1.2. *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda*

Esta variedade apresentou, ao longo de um ano, dois episódios de floração, o primeiro do tipo sazonal e o segundo do tipo extenso (Fig. 2).

A floração sazonal ocorreu na estação quente-chuvosa, estendendo-se do final de janeiro até maio, com pico em março. Seu padrão fenológico, neste período, caracterizou-se pela assincronia em nível intrapopulacional e pela produção em massa de flores por indivíduo. Cerca de 15% das plantas da população começaram a florescer em final de janeiro, 65%, na segunda quinzena de fevereiro e 25%, em março. Em virtude da fenologia assincrônica, plantas vizinhas de um aglomerado floresciam, ou não, simultaneamente. Assim, na população, algumas plantas desta variedade não apresentaram superposição nos seus períodos de floração ou o fizeram parcialmente. Estes dados sobre a floração se repetiram nos sucessivos anos de estudo. Apesar desta assincronia, todas as plantas da população tiveram comportamento fenológico similar, com produção intensa de flores. A produção diária de flores por planta foi de $\bar{X} = 312$

(N = 20). Cada planta floresceu por um período aproximado de 50 dias.

A floração extensa ocorreu, principalmente, na estação fria-seca do final de junho até final de novembro. Somente algumas plantas desta variedade floresceram e a duração da floração foi muito variável. Além disso, esse período foi caracterizado pela baixa produção diária de flores por planta, não ultrapassando 20.

4.1.3. *Tibouchina trichopoda* var. *tibouchinoides*

Sua floração foi do tipo sazonal, estendendo-se de dezembro até março, com pico em fevereiro (Fig. 2). A ocorrência de um só episódio de floração diferenciou esta variedade das demais espécies de *Tibouchina*.

A floração desta variedade é parcialmente assincrônica, com gradativo aumento do número de plantas em início de atividade, de forma que, ao final de janeiro, toda a população estava em flor. Verificou-se que, na população, foi mantida constância em relação aos seguintes componentes fenológicos: produção diária de flores, número de inflorescências produzidas por planta e de flores por inflorescência. As plantas produziram $\bar{X} = 31$ (N = 20) inflorescências e apresentaram produção de flores diária de $\bar{X} = 17$ (N = 20).

A produção das inflorescências, em cada planta, foi caracteristicamente seqüencial, o que prolongou o tempo de

floração por até 80 dias, ocorrendo superposição de floração de todas as plantas. A variedade tem distribuição agregada, formando agrupamentos de dezenas de indivíduos, que ocupavam áreas com mais de 10m de extensão. Durante a floração, os aglomerados desta espécie caracterizavam-se pela alta densidade de flores (Fig. 2).

No período de pico, estabeleceu-se um padrão na produção diária de flores, o qual foi mantido constante por um tempo estimado de 50 dias.

4.1.4. *Marcetia taxifolia*

Essa espécie tem floração episódica, com vários eventos anuais, conforme (Fig. 2). Em 1992, registrou-se a ocorrência de sete episódios, sendo três na estação quente-chuvosa e quatro na fria-seca. Os episódios de floração foram distintos em muitos aspectos, destacando-se variações nos seguintes componentes : número de plantas que floresceram, duração da floração, intensidade da produção de flores por planta, relação flor/fruto e sincronização da floração inter e intraplanta. Além disso, as plantas da população não floresceram em todos os episódios, registrando-se, para cada planta, a ocorrência de três a quatro eventos por ano. Nos meses de março, junho e setembro, a floração foi caracterizada pela intensa produção de flores e pela sincronização da atividade de floração em nível populacional. Nestes episódios, a duração da floração foi

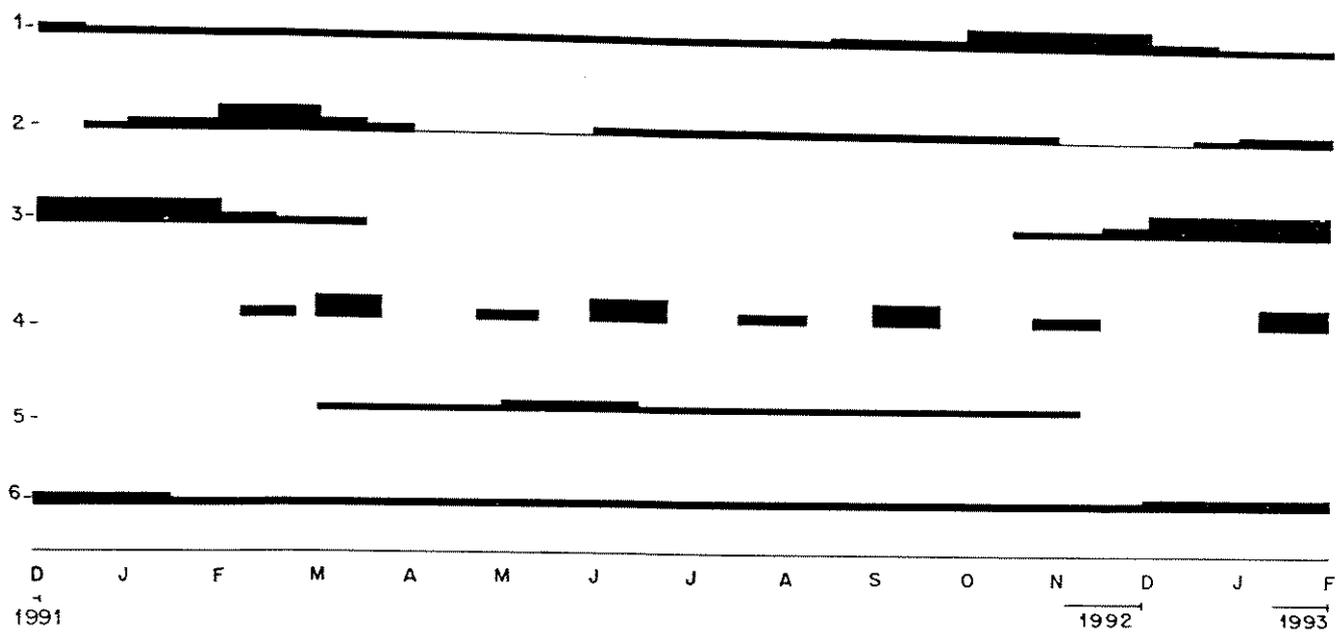
variável, de 15 a 25 dias. Nos demais episódios, registrou-se a ocorrência de floração assincrônica interplanta, com acentuada diferença na produção de flores entre todas as plantas da população e na duração da floração. No episódio de maio, apenas 40% da população floresceram, embora intensamente e por cerca de 20 dias.

O sétimo episódio foi o mais longo, durando 40 dias e com acentuada assincronia a nível populacional. Em muitas plantas, a atividade de floração foi restrita a alguns de seus ramos, caracterizando uma assincronia intraplanta.

Em *M. taxifolia* a produção e o amadurecimento dos botões em cada indivíduo ocorria quase simultaneamente. Esta característica permitiu que a maioria dos botões de uma planta (percentual estimado em 60-80%) abrisse ao mesmo tempo. Este fato, associado ao prolongado tempo de vida da flor, cerca de sete dias, caracteriza a floração de cada planta da espécie em dois períodos: um marcado pela abundância de flores em antese (Fig. 3a), e outro, por flores em pós-antese (Fig. 3b).

A relação flor/fruto registrada nos diversos episódios foi muito variável, observando-se o maior índice de formação de frutos no episódio dois e menor no episódio sete (Tab. 3).

Figura 2 — Fenologia da floração das espécies de Melastomataceae estudadas.



1- *Tibouchina reichardtiana*;
 2- *T. trichopoda* var. *trichopoda*;
 3- *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*;

4- *Marcetia taxifolia*;
 5- *Rhynchanthera dichotoma*;
 6- *Pterolepis glomerata*;

PRODUÇÃO DE FLORES POR ESPÉCIE : — < 10 flores; ■ > 10 < 100 flores; ■ > 100 flores.



Figura 3 : *Marcetia taxifolia* a) planta com todas as flores em fase de antese; b) planta com flores em pós-antese evidenciando a variação da coloração das anteras.

Tabela 3 : relação flor - fruto em sete episódios de floração de *Marcetia taxifolia* no ano de 1992.

No. do episódio	1	2	3	4	5	6	7
Flores	20	20	20	20	20	20	26
Frutos	12	14	11	09	12	12	10
%	60,0	70,0	55,0	45,0	60,0	60,0	38,5

4.1.5. *Rhynchanthera dichotoma*

Essa espécie tem floração do tipo longo, ocorrendo de março até novembro, com acentuado aumento na produção de flores nos meses de maio-julho (Fig. 2). A produção diária de flores por planta foi baixa ($\bar{X} = 9$; $N = 15$). No final da floração, a parte aérea das plantas morreu, brotando no começo do ano seguinte. O início da floração caracterizou-se por apresentar plantas pequenas e pouco ramificadas, produzindo ramos em seqüência, e, à medida que atingiam a maturidade, iniciavam a produção de flores. Na população, todas as plantas começaram a florescer num prazo estimado de 60 dias, após a produção das primeiras flores.

R. dichotoma teve floração fortemente assincrônica, havendo independência das diversas atividades fenológicas numa dada planta. Assim, numa única planta havia ramos em fase inicial de produção de botões, outros produziam flores e outros apresentavam frutos maduros em fase de dispersão de sementes. Foi freqüente a não-superposição de flores entre os diversos

ramos da mesma planta.

4.1.6. *Pterolepis glomerata*

Essa espécie floresceu ao longo do ano, sendo do tipo contínuo (Fig. 2). As plantas apresentavam diferenças acentuadas nas atividades de floração, entre as estações quente-chuvosa e fria-seca. No período quente-chuvoso, houve aumento considerável na produção de flores e na atividade sincrônica das plantas da população. Nesta estação, a produção diária de flores na população foi de 300 e cada clone produziu $\langle 10, \langle 20 \rangle$, flores por dia. Os clones muito desenvolvidos formavam verdadeiras touceiras, acarretando aumento considerável da população.

Durante a estação fria-seca, a população apresentou floração assincrônica em nível populacional e baixa produção de flores. A produção diária de flores na população foi cerca de 50 e nos clones variando de $\langle 1, \langle 3 \rangle$.

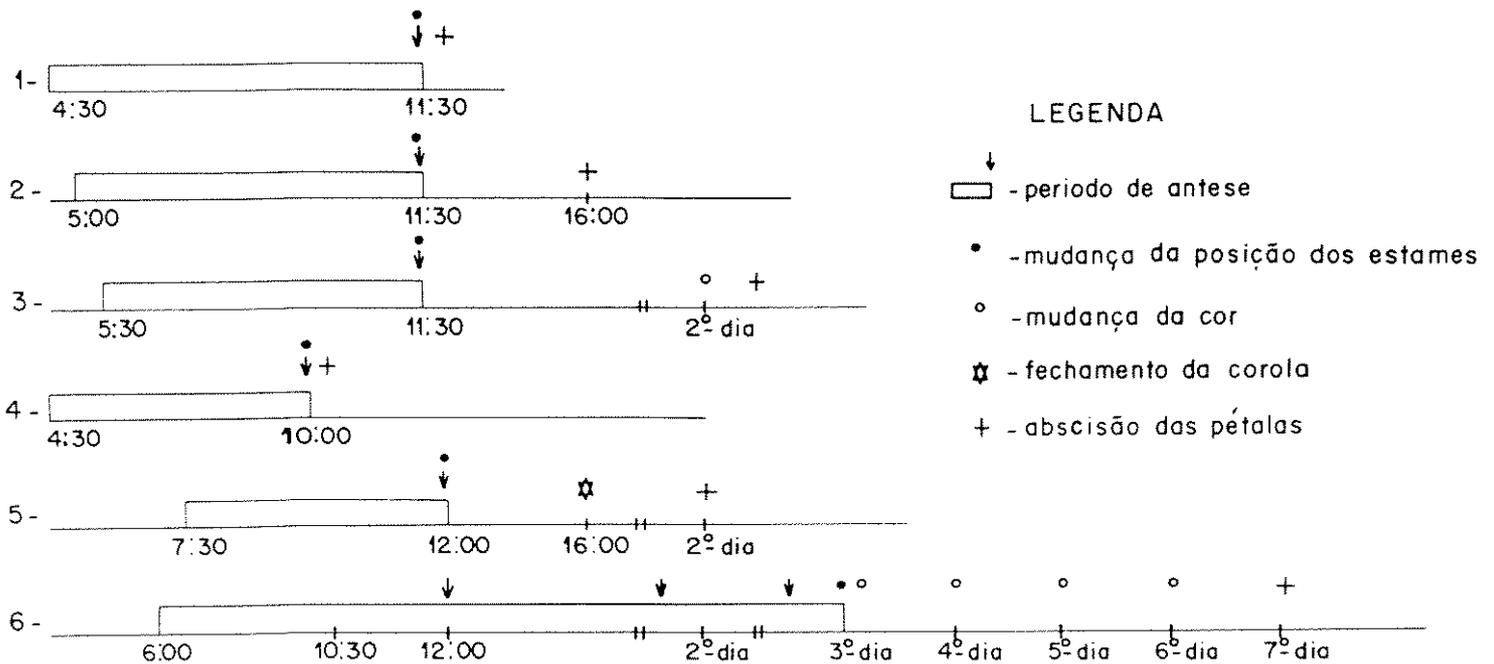
4.2. BIOLOGIA FLORAL

4.2.1. Aspectos Gerais

A antese das flores das espécies estudadas é diurna, ocorrendo apenas pela manhã. O período da antese e os diversos atributos florais constam na figura 4. As flores são planas, zigomorfas, hermafroditas, poliníferas e com órgãos reprodutivos expostos (Fig. 5a-f). O cálice é gamossépalo com indumento piloso, de cor verde ou vinácea, variando de acordo com a espécie.

Os estiletes são cilíndricos, resistentes, mas flexíveis. Durante a abertura floral passam de centrais e eretos a deflexos, com pronunciada curvatura a partir da base até $2/3$ do seu comprimento (Fig. 5a-f).

Figura4 — Cronologia dos Eventos florais das espécies de Melastomataceae.



1- Tibouchina reichardtiana ;
 2- T. trichopoda var. trichopoda ;
 3- T. trichopoda var. tibouchinoides ;

4 - Pterolepis glomerata ;
 5- Rhynchanthera dichotoma ;
 6 - Marsetia taxifolia ;



Figura 5 : aspecto geral das flores das espécies estudadas evidenciando o arranjo dos estames e o posicionamento do estilete : a) *Tibouchina reichardtiana*; b) *T. trichopoda* var. *trichopoda*; c) *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*; d) *Marcetia taxifolia*; e) *Rhynchanthera dichotoma*; f) *Pterolepis glomerata*.

Nos botões em pré-antese, a extremidade superior do estilete é exerta e o estigma imaturo é exposto por cerca de 24h (Fig.6).



Figura 6 : *Tibouchina reichardtiana* - botão em pré-antese evidenciando a parte superior do estilete.

Os estigmas são pequenos, do tipo papiloso e úmido (Fig.7a-f). Nestes estigmas, ocorrem dois tipos de papilas, morfológica e funcionalmente distintas, e aqui denominadas de papilas externas e internas.

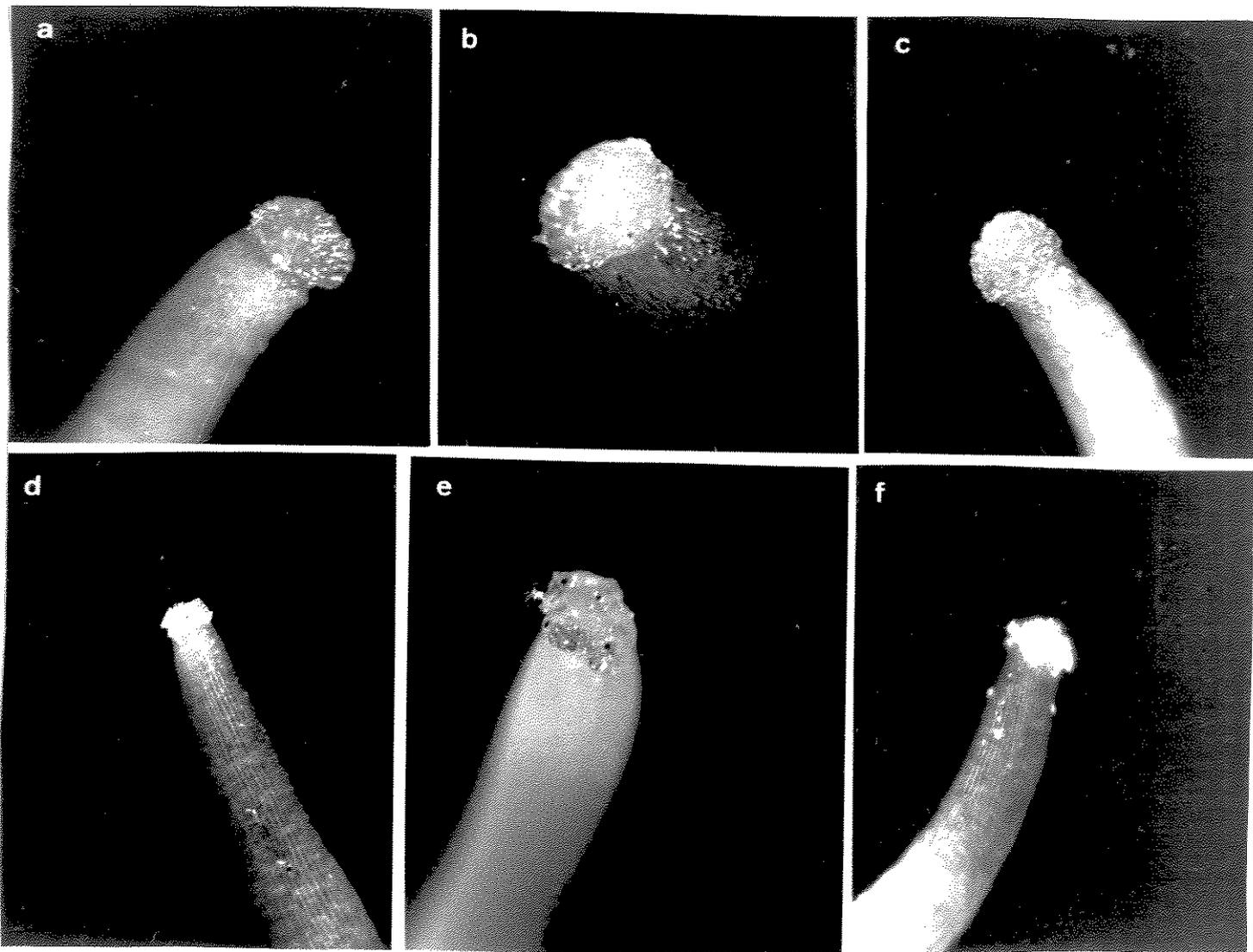


Figura 7 : estigma das espécies estudadas - a) *Tibouchina reichardtiana*; b) *T. trichopoda* var. *trichopoda*; c) *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*; d) *Marcetia taxifolia*; e) *Rhynchanthera dichotoma*; f) *Pterolepis glomerata*. Escala = 0,5 mm

As papilas externas são formadas a partir da diferenciação das células do ápice do estilete. Elas se destacam pelo espessamento conspícuo das suas paredes celulares em contraste com as demais células do estilete (Fig. 8a-b).

As papilas internas são células alongadas, com paredes delgadas e localizadas na parte superior do tecido de transmissão, que percorre o interior do estilete até o ovário (Fig. 9a-b).

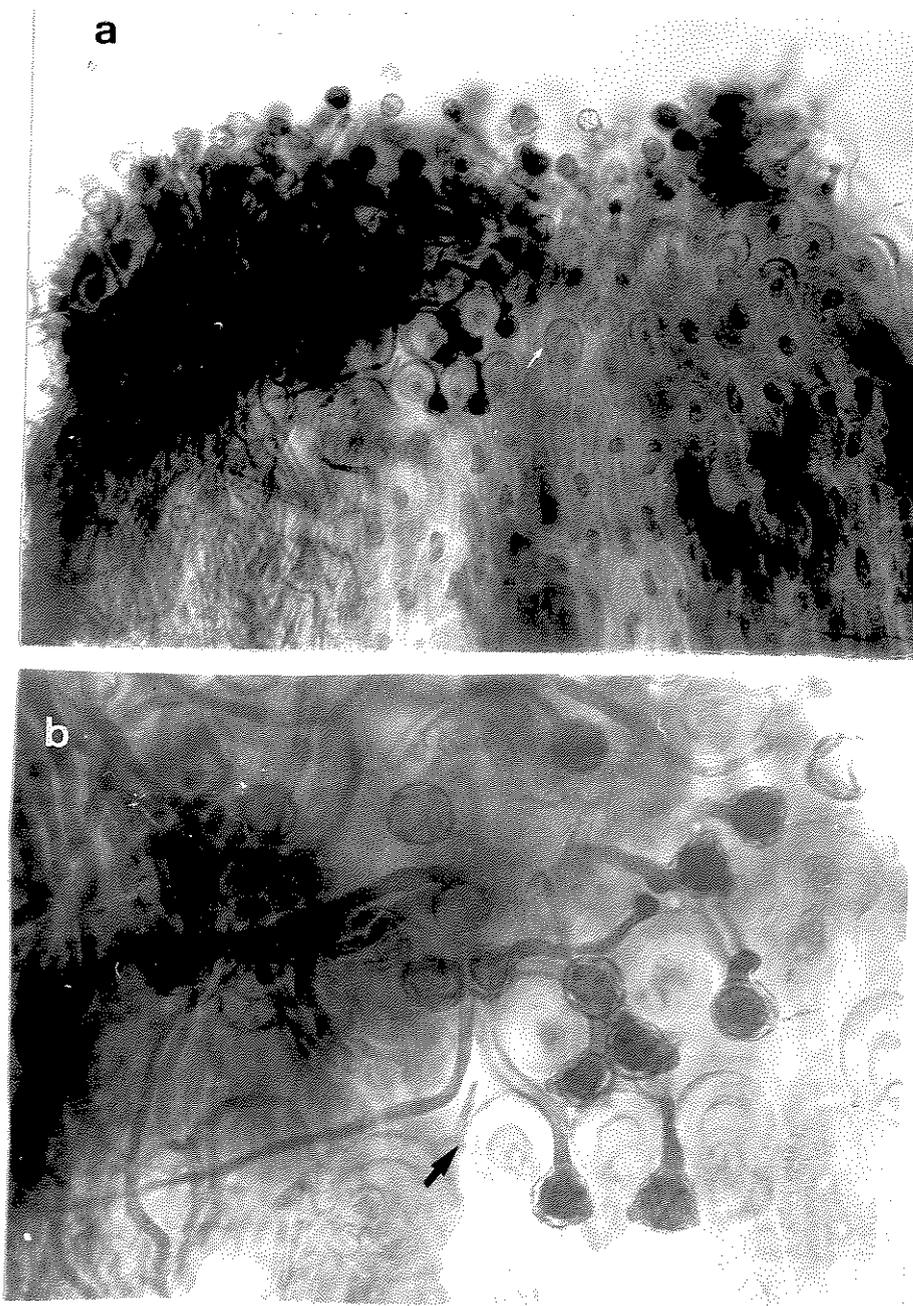


Figura 8 : *Tibouchina trichopoda* var *trichopoda* - área estigmática com papilas externas e paredes espessadas. a) aspecto geral; b) detalhe dos grãos de pólen germinando e apreendidos entre as papilas (seta).

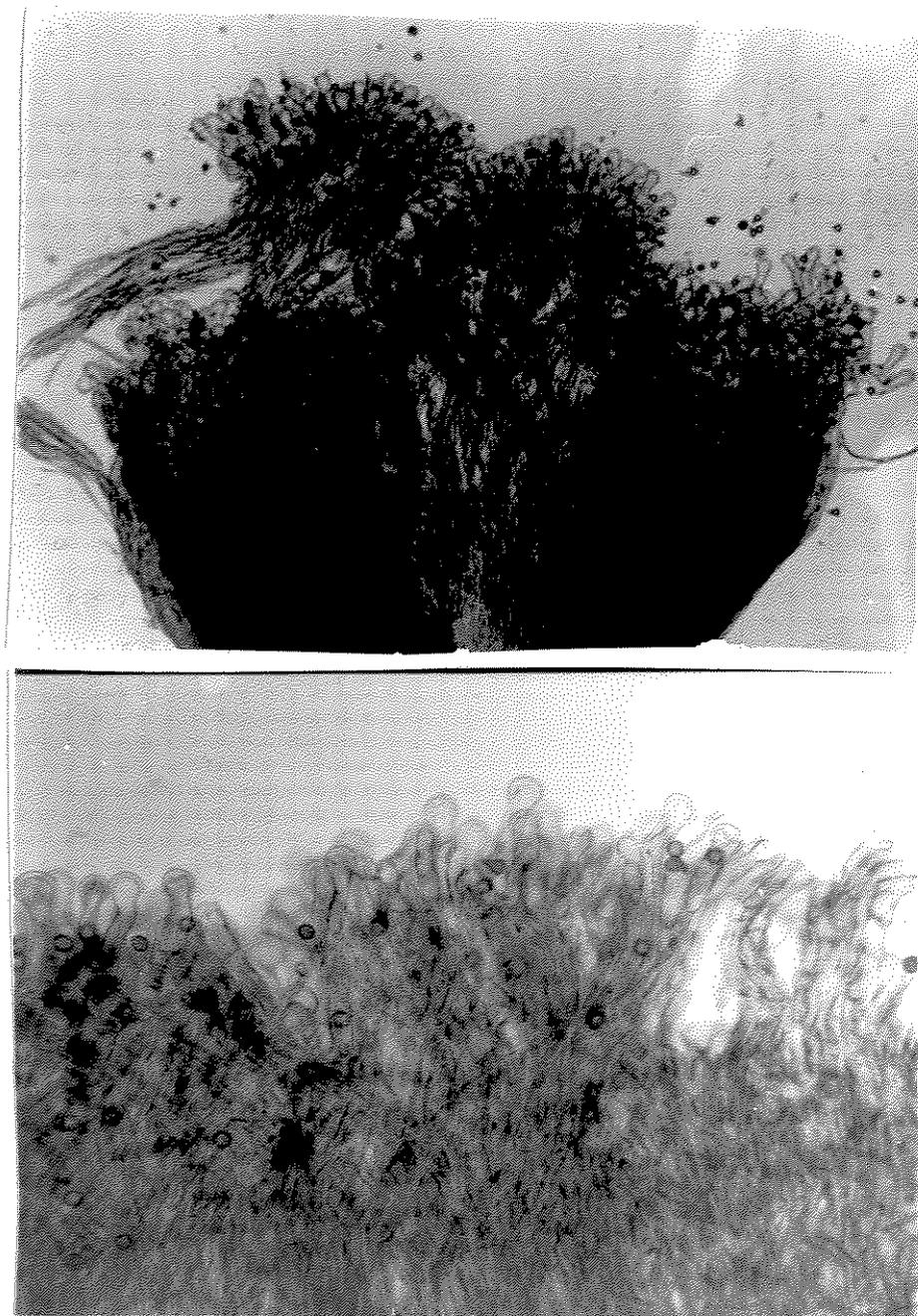


Figura 9 : *Tibouchina reichardtiana* - a) área estigmática : pe - papilas externas; pi - papilas internas; tt - tecido transmissão; b) detalhe evidenciando as papilas estigmáticas : externas (pe) e internas (pi).

O arranjo e a disposição destas papilas são semelhantes em todos as espécies, particularmente entre as espécies de *Tibouchina* (Figs. 7a,b,c). Em *Marcetia taxifolia* e *Pterolepis glomerata*, devido à diminuta área estigmática, as papilas são menores e em número reduzido em relação às demais espécies (Figs. 7d,f). A área estigmática interna é formada pelas papilas com paredes delgadas e substância intercelular muito abundante. Nos botões a substância tem consistência pastosa, tornando-se mais fluida na flor. Esta mudança indica a receptividade do estigma, que intumesce, provocando aumento expressivo nos espaços interpapilares, afastando as papilas externas entre si. Nas flores, percebe-se parcial exteriorização das papilas internas com secreção. Nesta condição, o exsudato estigmático flui facilmente por toda a área, permitindo maior contato entre papilas, secreção e pólen, favorecendo a aderência do pólen e a germinação (Fig. 9a-b). Tubos polínicos crescem através dos espaços interpapilares em contato direto com o exsudato, atingindo o tecido de transmissão e seguindo até o ovário.

A secreção estigmática é mucilagínosa e lipídica. É exsudada gradativamente, de forma que, no final da antese, recobre o conjunto de papilas externas e os grãos de pólen. A receptividade dos estigmas se inicia um pouco antes da antese de cada espécie. Os estigmas permanecem receptivos durante o dia todo, sendo o período de receptividade maior do que a duração dos demais verticilos florais.

As flores apresentam androceu muito atrativo (Fig.10a-f), com cores vivas, eliminando odor fraco e adocicado. Os estames estão dispostos em dois verticilos: um antepétalo e outro antessépalo, e são deflexos durante a antese. As anteras são ditecas mas possuem apenas um poro, apical, protegido por uma membrana que se desprende no momento da deiscência.

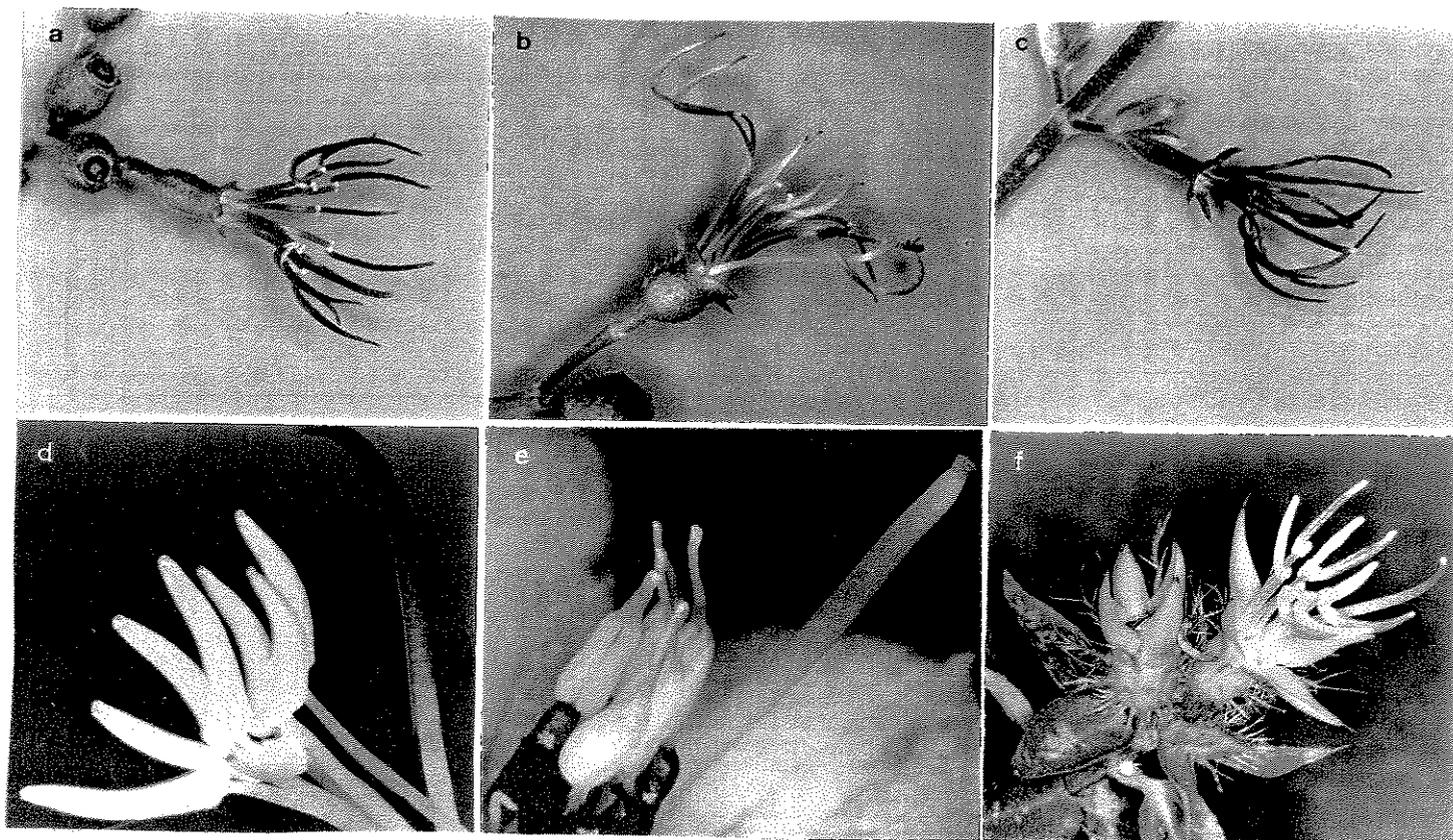


Figura 10 : aspecto geral do androceu das espécies estudadas -
 notar as diferenças morfológicas entre os estames -
 a) *Tibouchina reichardtiana*; b) *T. trichopoda* var.
trichopoda; c) *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*; d)
Marcetia taxifolia; e) *Rhynchanthera dichotoma*; f)
Pterolepis glomerata.

Durante o desenvolvimento dos botões, as anteras estão inclusas no hipanto, exteriorizando-se no decorrer da abertura floral (Fig. 11a-d). Este processo é prolongado, durando cerca de 12 horas, na maioria das espécies, excetuando-se em *M. taxifolia*, que será apresentado posteriormente.

Durante a abertura, a flor apresenta diversas formas, as quais alteram o plano de simetria. Assim, após a exteriorização das anteras, a flor apresenta-se com os estames dispostos em círculo e o estilete ereto no centro da corola. Este arranjo confere, temporariamente, uma simetria actinomorfa à flor. Por um período aproximado de duas horas, os órgãos reprodutivos movimentam-se de forma gradativa, de modo que os estames se dispõem formando arcos (Fig. 10b), variáveis de acordo com cada espécie. Nesta fase, a flor apresenta-se zigomorfa, com estames e estilete deflexos e pétalas horizontalmente dispostas em relação aos órgãos reprodutivos (Fig. 5a-f). Vale assinalar que, exceção para *M. taxifolia* e *Rhynchanthera dichotoma*, nas demais espécies, o processo de abertura floral é contínuo, apresentando seqüência cronológica, que não é alterada, mesmo nos dias chuvosos e nublados.

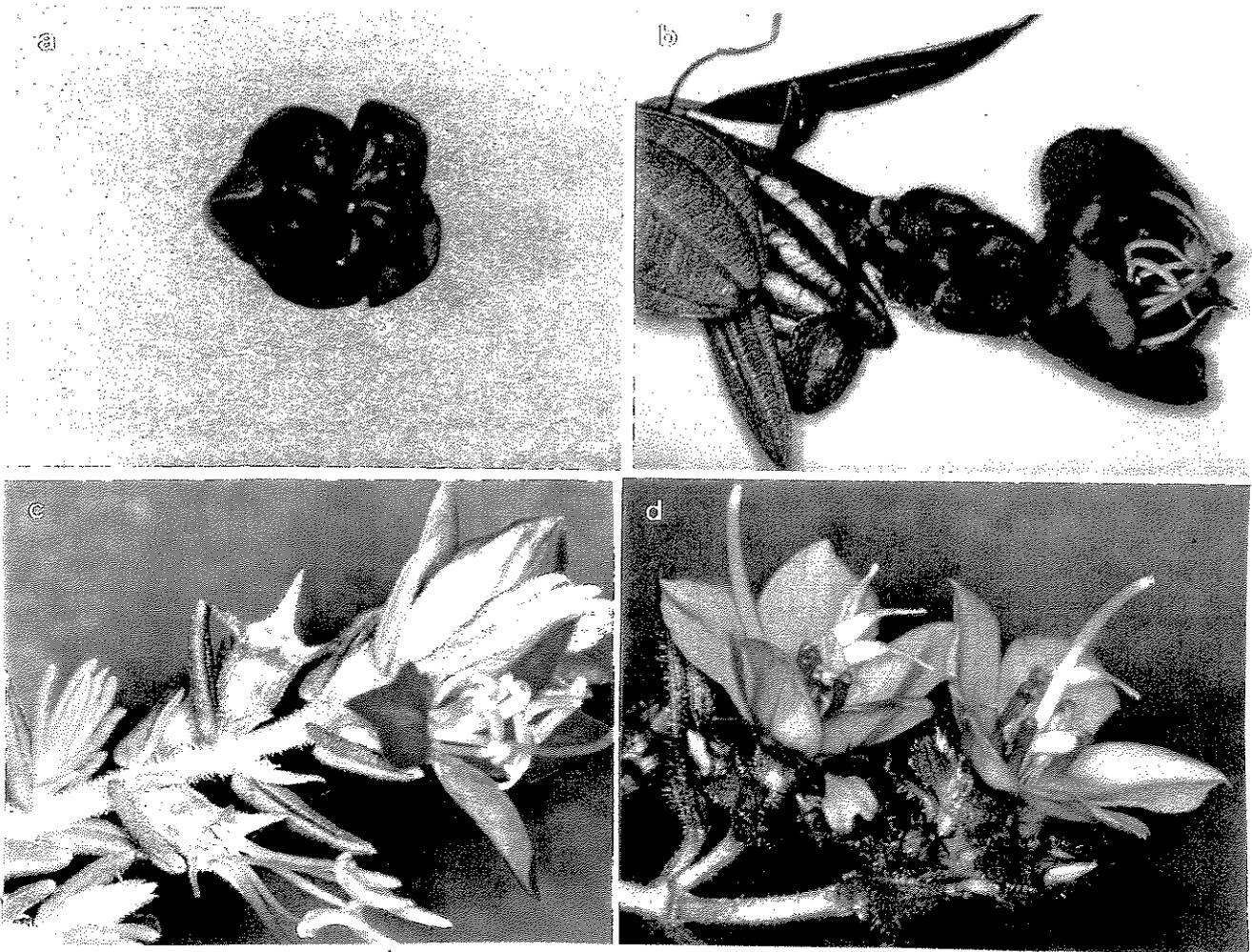


Figura 11 : botões recém-abertos em diferentes fases - a) *Tibouchina reichardtiana*; b) *T. trichopoda* var. *trichopoda*; c) *Marcetia taxifolia*; d) *Rhynchanthera dichotoma*.

A deiscência das anteras é poricida e ocorre na fase de botão, aproximadamente 24 horas antes da antese floral, através da desintegração da membrana que fecha o poro. Esta deiscência é apenas mecânica, uma vez que as anteras permanecem inclusas no botão, em posição ereta, túrgidas e com grãos de pólen imersos no líquido das tecas. Nas oito horas que antecedem a antese da flor, o processo fisiológico envolvido com a deiscência e o dessecação das tecas parece acentuar-se. Assim, neste período, as anteras começam a se exteriorizar da flor (Fig.11a-d), observando-se a formação de áreas sanfonadas ao longo das tecas (Fig.12), bem como a diminuição do seu líquido interior. Este processo encerra-se um pouco antes da antese floral, ocasião em que o pólen está seco e os estames apresentam disposição em forma de arcos e as anteras formato falciforme (Fig. 10). Em *M. taxifolia* e *R. dichotoma* não há formação de áreas sanfonadas ao longo das tecas (Fig.10e,f).

A região do conectivo, contígua às tecas, retém muito líquido, dando, ao mesmo tempo, resistência e flexibilidade às anteras, onde se estabelece uma relação hídrica entre o conectivo e as tecas, as quais ficam desseccadas, permitindo a liberação do pólen.

No entanto, em algumas situações, há alterações da relação hídrica, provocando umedecimento das tecas e dificultando a saída de pólen. Isto acontece quando : 1- a umidade relativa do ar é alta - condição que deixa as tecas úmidas por mais tempo,

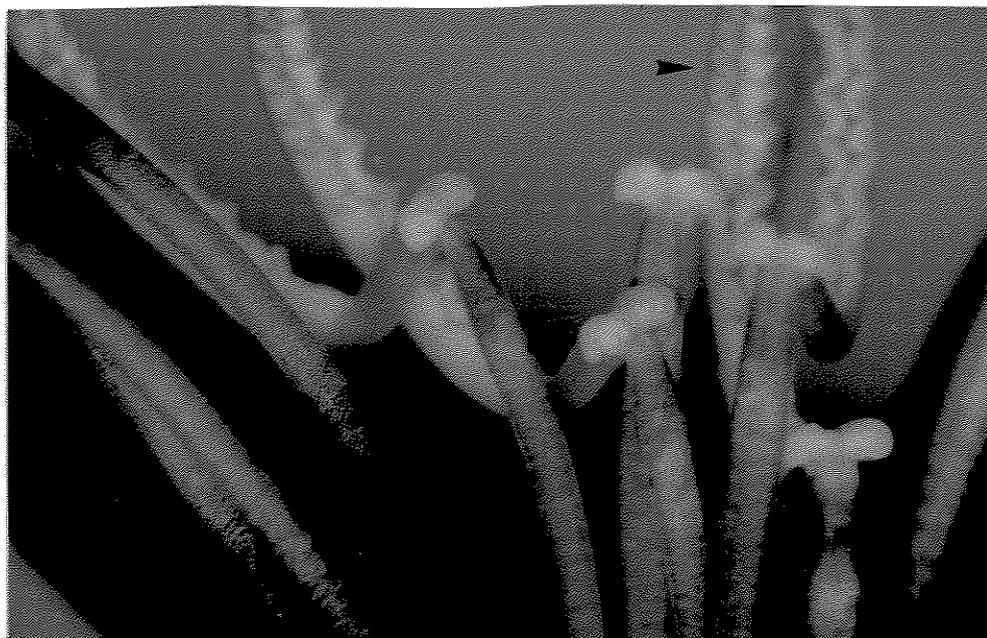


Figura 12 : *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda* evidenciando, em primeiro plano, o apêndice do conectivo e as anteras sanfonadas (setas).

causando, na maioria das vezes, alteração no horário da antese das flores de quase todas as espécies; 2- manipulações realizadas nas anteras, com objetivo de retirar pólen por meios não vibratórios, provocam extravazamento do líquido do conectivo, acarretando umedecimento dos grãos de pólen e dificultando a sua liberação.

O pólen é liso, seco e pequeno, com pouca variação de tamanho entre as diversas espécies (Tab.4). Deve-se destacar *R. dichotoma* como tendo pólenes bem maiores que as demais espécies. O pólen produzido em grandes quantidades, sem registro de síntese de amido em nenhuma fase do seu desenvolvimento.

De um modo geral, os grãos de pólen têm alta viabilidade, embora *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* apresente elevado percentual de grãos inviáveis. Porém, tanto nos estames antepétalos quanto nos antessépalos, os grãos de pólen são similares em relação ao tamanho, viabilidade e fertilidade. Deste modo, os grãos de pólen de todas as anteras podem ser usados no processo de fertilização das plantas e na nutrição da prole das abelhas.

Tabela 4 : tamanho e viabilidade dos grãos de pólen das espécies de *Melastomataceae* estudadas.

Espécies	Estames			
	Antessépalos		Antepétalos	
	Tam. (N=25)	Viabil. (%)	Tam. (N=25)	Viabil. (%)
<i>T. reichardtiana</i>	19,90 μm ($\sigma=1,35$)	97,86	19,58 μm ($\sigma=1,41$)	95,32
<i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	20,60 μm ($\sigma=1,31$)	77,01	20,00 μm ($\sigma=1,25$)	83,07
<i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i>	19,70 μm ($\sigma=0,83$)	44,01	19,41 μm ($\sigma=1,31$)	44,75
<i>M. taxifolia</i>	17,10 μm ($\sigma=1,38$)	90,03	17,20 μm ($\sigma=1,50$)	91,45
<i>R. dichotoma</i>	33,80 μm ($\sigma=1,39$)	98,10	—	—
<i>P. glomerata</i>	17,60 μm ($\sigma=1,14$)	94,10	17,50 μm ($\sigma=1,22$)	94,00

Principalmente, no início e término das atividades florais, há mudanças na posição do androceu e os estames se dispõem de forma característica e distinta nas flores em antese (Fig. 10a-f) e em pós-antese (Fig. 13a-c).

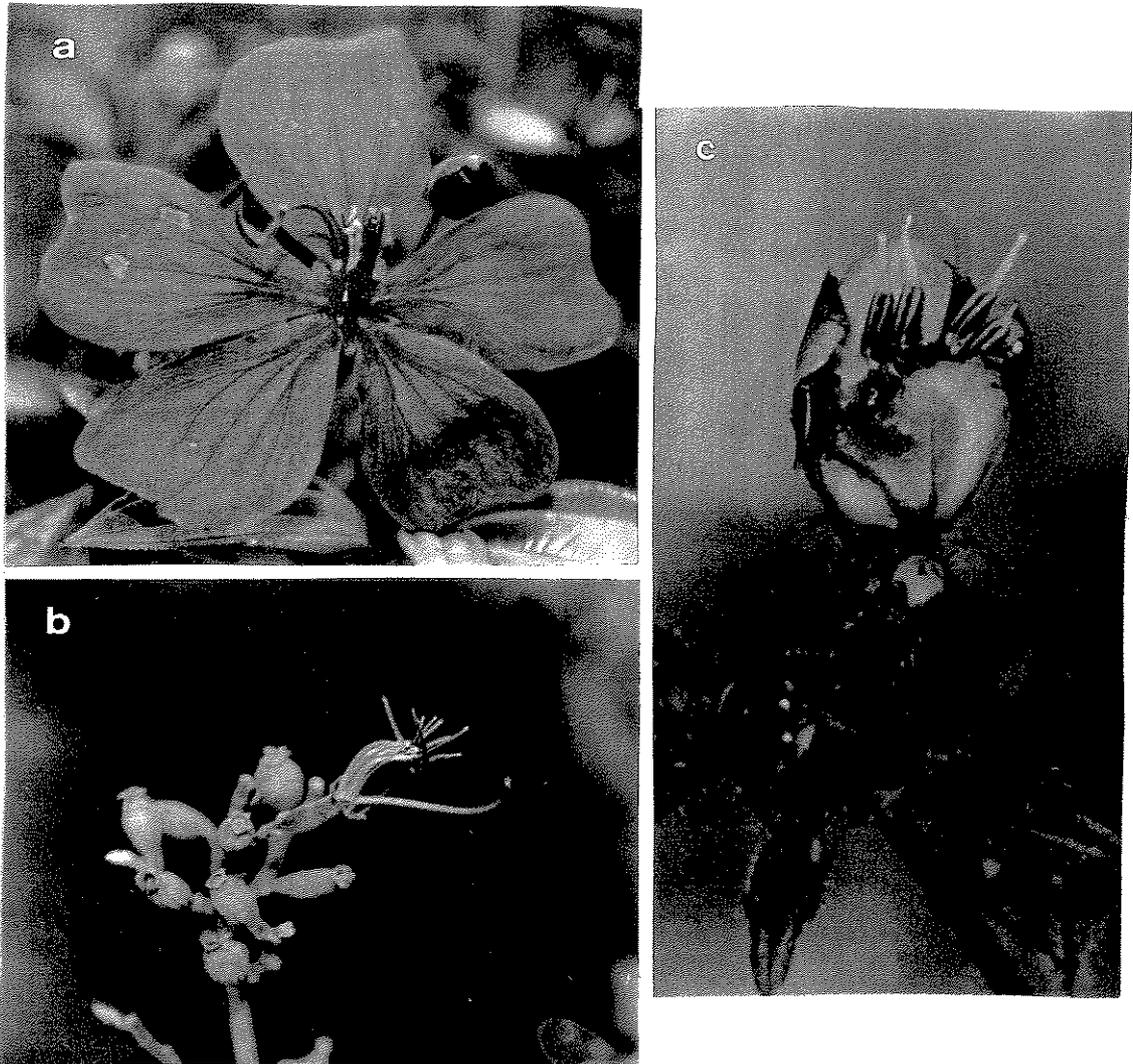


Figura 13 : flores em pós-antese. a) *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda* - notar os filetes de coloração vermelha; b) *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* com os estames reunidos em feixe; c) *Rhynchanthera dichotoma* com pétalas fechadas e anteras marrons.

4.2.2. *Tibouchina reichardtiana*

As flores desta espécie estão reunidas em inflorescências complexas, constituídas de racemos e cimos terminais, com número de flores variável de 3 a 180, segundo a época da floração.

As flores têm cálice pentalaciniado, a corola é dialipétala, pentâmera com pétalas membranáceas (Fig. 5a). A cor das pétalas varia de violeta-azulado a violeta-avermelhado até lilás. Devido à multiplicidade de tons e matizes, as populações desta espécie, na restinga, apresentam um mosaico de cores. A ocorrência dessas tonalidades foi encontrada nas populações dos três gradientes, verificando-se que 80% das plantas do gradiente I têm flores de cor violeta-azulada. Nos gradientes II e III, o espectro de tons e matizes é tão variado que impossibilita uma estimativa sobre a cor predominante.

As flores variam muito de tamanho, registrando-se $\bar{X} = 4,78\text{cm}$ ($N = 30$; $\sigma = 0,77\text{cm}$) para o diâmetro da corola. Num mesmo indivíduo as flores apresentam pequena variação de tamanho, mas na população, as plantas têm flores com tamanhos bem variáveis, como está exemplificado com flores de três plantas: I - $\bar{X} = 3,78\text{ cm}$, $N = 15$; II - $\bar{X} = 4,62\text{ cm}$, $N = 15$; III - $\bar{X} = 5,85\text{ cm}$, $N = 15$.

O androceu é constituído por dez estames dispostos em dois arcos concêntricos: cinco antepétalos dispostos internamente e cinco antessépalos localizados externamente e medem respectivamente $\bar{X} = 2,7\text{cm}$ ($N = 15$) e $\bar{X} = 3,2\text{cm}$ ($N = 15$) de comprimento. Os filetes são resistentes mas flexíveis, sendo

brancos na parte basal, e lilases na parte superior. Na região basal dos filetes ocorrem diminutas glândulas pedunculadas com cerca de 1mm de comprimento e de cor violeta. As anteras apresentam as variações de cores similares às da corola. Em algumas flores, pétalas e anteras têm cores semelhantes, em outras, são de tonalidades distintas. Na base do conectivo, encontram-se apêndices brancos, brilhantes, bem desenvolvidos, contrastando fortemente com a cor das anteras e que devem constituir áreas atrativas (Fig. 14a).

O gineceu é formado por ovário ínfero, pentacarpelar, pentalocular, com cerca de 1500 óvulos; o estilete é cilíndrico, de cor violeta, com $\bar{X} = 28,43\text{mm}$ ($N = 25$, $\sigma = 3,59\text{mm}$) de comprimento; o estigma é capitado, branco. Este padrão monocromático do estilete é registrado para as flores de todas as populações desta espécie. O estigma está receptivo por volta das 4 horas (Fig. 7a). Nos dias ensolarados, a antese inicia-se por volta das 4h30min - 5h, com acentuada sincronia desta atividade floral em todas as populações (Fig.4).

Flores em antese apresentam pétalas levemente deflexas, estames exibindo totalmente os apêndices dos conectivos, estilete posicionado abaixo dos estames e o estigma na altura dos poros das anteras (Fig. 5a). Nas flores em antese o estigma está receptivo e o pólen encontra-se totalmente seco, favorecendo a sua dispersão.

Nos dias ensolarados, como o horário de antese é regular, 100% das flores estão polinizadas em torno de 6h30min,

apresentando estigmas repletos de grãos de pólen (Fig. 15a); às 7h30min, as anteras estão praticamente vazias, mas as flores continuam recebendo visitas até o final da antese, por volta das 11h30min. Neste horário, inicia-se a abscisão das pétalas e a alteração da posição dos estames, que gradativamente se dirigem ao centro da flor, de modo que as partes apicais das anteras estão voltadas para o solo. Esta característica é indicativa de fase pós-antese.

Nos dias chuvosos ou nublados, o início das atividades florais é retardado. Às primeiras horas da manhã, as anteras encontram-se com as tecas umedecidas e o pólen não é liberado facilmente, o horário de antese torna-se irregular, com mudanças no padrão de visitas. O pólen permanece nas anteras por quase todo o dia e as visitas das abelhas são infreqüentes. Nem todas as flores são visitadas e o percentual das polinizadas é baixo, com redução da formação de frutos, que não ultrapassa 20%.

4.2.3. *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda*

Esta variedade tem flores reunidas em inflorescências axilares e/ou subterminais do tipo dicásio, com $\bar{X} = 14$ (N = 15) flores por inflorescência.

Os botões são protegidos por duas brácteas de cor vinácea, em 90% das plantas, ou de cor verde brilhante nas demais plantas.

O cálice é pentalaciniado, com padrão de cor similar ao das

brácteas: vináceo ou verde. A corola é dialipétala, com cinco pétalas, com $\bar{X} = 60,9\text{cm}$ ($N = 30$; $\sigma = 0,49\text{cm}$) de diâmetro, e de cor violeta-avermelhado (Fig. 5b), registrando-se, na população, exemplares com diferentes tonalidades desta coloração.

Os estames são dimórficos quanto à forma e ao tamanho. Os cinco estames antepétalos localizam-se na região central da flor, dispostos em pequeno arco, e os cinco antessépalos dispõem-se na região mediana da flor, dispostos em grande arco (Fig. 10b). Ambos medem respectivamente $\bar{X} = 2,3\text{cm}$ ($N = 15$) e $\bar{X} = 3,8\text{cm}$ ($N = 15$) de comprimento. Os filetes têm a parte superior de cor lilás e a inferior é branca. Na base, possuem diminutos tricomas e glândulas pedunculadas. Todos os filetes curvam-se em direção à parte central das pétalas, tornando visíveis suas regiões basais brancas, de modo que se forma, no centro da flor, uma área de contraste com a cor violeta das pétalas, o que constitui um elemento de atração (Fig. 14b). As anteras são variáveis em relação à cor; podem ser amarelas, esbranquiçadas, cinzas ou esverdeadas, com a região das tecas fluorescente. Esta variação ocorre ao nível de população, embora, em algumas flores, anteras dos dois tipos de estames possam ter cores diferentes. Na base dos conectivos, há um apêndice branco ou de cor lilás, nos estames menores, e lilás nos maiores. Nos estames maiores, o conectivo apresenta um prolongamento de até 7mm - caráter de diferenciação morfológica entre os dois tipos de estames (Fig. 14b). Esse prolongamento do conectivo eleva as anteras até 3,0cm acima da corola (Fig.

10b). A separação dos estames em dois grupos ocasiona deposição de pólen em local diverso no corpo do polinizador. Assim, o pólen das anteras menores adere à região torácica-ventral das abelhas, enquanto que o pólen das anteras maiores adere no abdômen, geralmente na região ventral, e esporadicamente, na dorsal.

O gineceu tem ovário ínfero, pentacarpelar, pentalocular com cerca de 2000 óvulos. O estilete é cilíndrico, de cor lilás muito clara, por vezes quase branco, medindo $\bar{X} = 20,19\text{mm}$ ($N = 25$; $\sigma = 3,12\text{mm}$) de comprimento. O estigma é capitado e está receptivo por volta das 4h30min.

Em dias ensolarados, a antese inicia-se entre 5h30min - 6h, registrando-se sincronia na atividade floral de toda a população (Fig. 4). Flores em antese apresentam pétalas deflexas, estilete posicionado abaixo dos estames, com área estigmática próxima aos poros das anteras maiores (Fig. 5b).

Nas manhãs com muita luminosidade, o horário de antese é regular, às primeiras horas da manhã. Cerca de 7h30min, a taxa de polinização das flores da população atinge 100% e por volta de 8h30min as anteras estão praticamente vazias. As flores, mesmo estando com as anteras vazias, continuam sendo visitadas por toda a manhã. Por volta das 12 horas, as visitas são encerradas, observando-se modificações no arranjo dos estames, com seu deslocamento gradativo para o centro da flor, caracterizando o início da pós-antese.

As flores em pós-antese permanecem com as pétalas por cerca

de 30 horas e, em consequência, as plantas exibem flores de 0h e 24h.

Nos dias chuvosos e nublados, o horário da antese é irregular e inicia-se em diferentes horas da manhã. Neste caso, registra-se parcial assincronia da atividade floral na população. Há mudanças no padrão de visitas das abelhas, as quais também se tornam irregulares, permanecendo as flores com pólen nas anteras por quase todo o dia, afetando assim a polinização. Nestes dias, o percentual de formação de frutos não ultrapassa 30%.

Flores de 24h não são mais visitadas e caracterizam-se, principalmente, pela mudança de cor para vermelho dos filetes e estiletos. Percebe-se, nitidamente, alteração do contraste de cor, entre pétalas e a base dos filetes, ocorrendo mudança da área atrativa da flor (Fig. 13a). Flores de 0h e 24h são distintas, mesmo quando observadas à distância de até 10m, devido à forte sinalização do contraste de cor nas flores em antese.

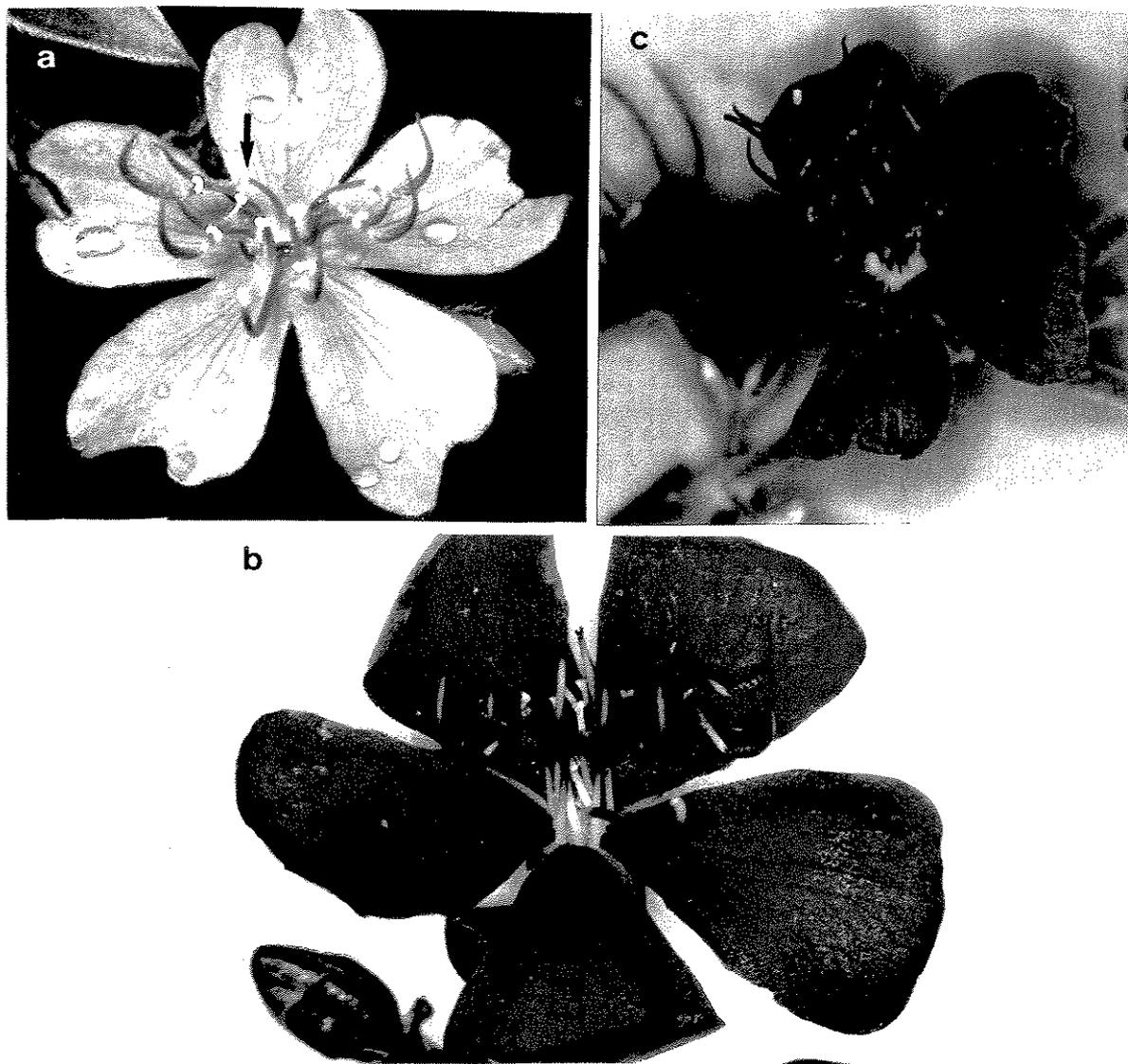


Figura 14: flores das espécies de *Tibouchina*, evidenciando áreas atrativas: a) *Tibouchina reichardtiana* - apêndice dos conectivos (seta); b) *T. trichopoda* var. *trichopoda* - base dos estames (seta); c) *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* - base das pétalas (seta).

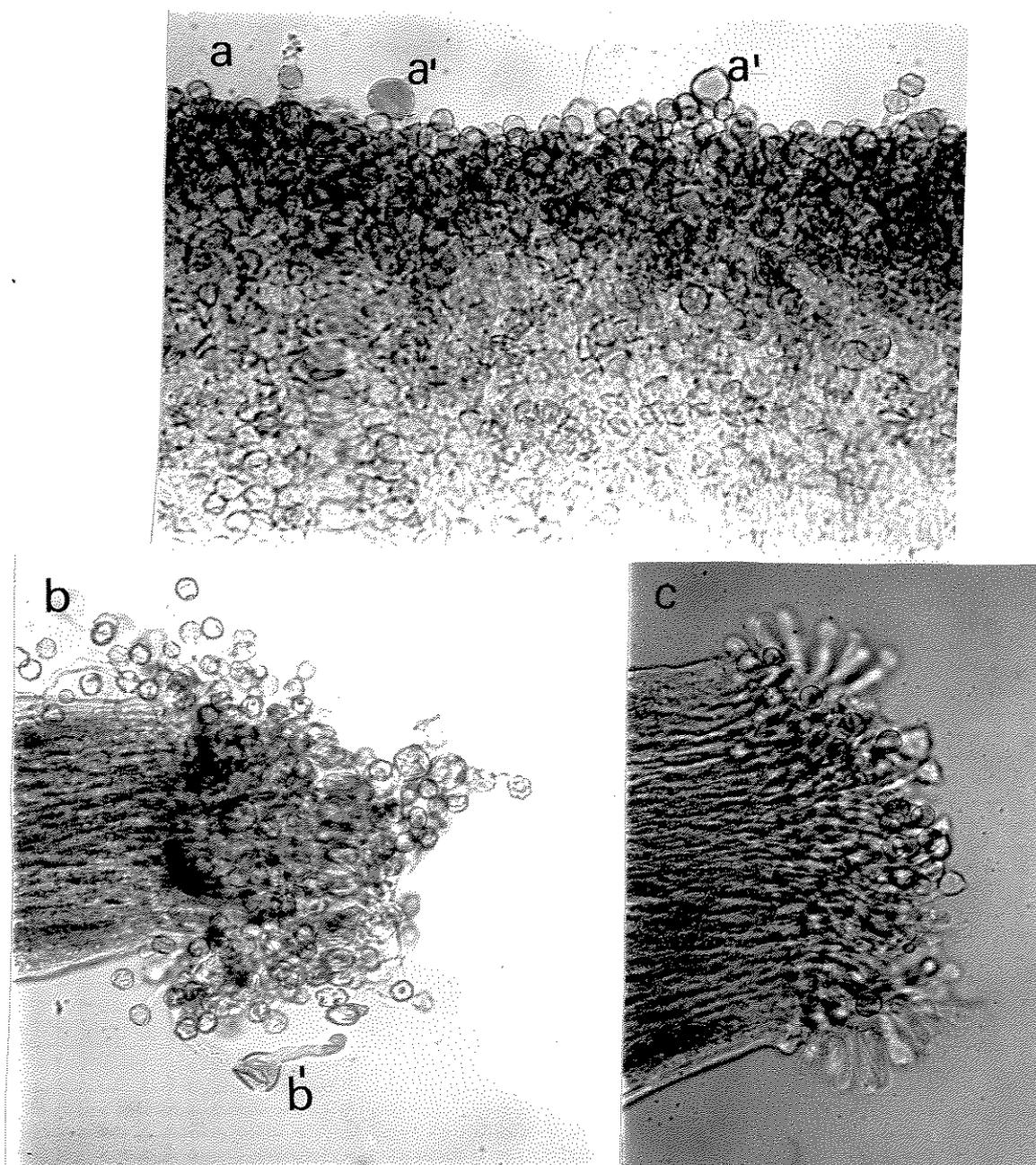


Figura 15: estigmas de flores polinizadas em condições naturais:
 a) *Tibouchina reichardtiana*; b) *Pterolepis glomerata*,
 evidenciando numerosos grãos de pólen; (a' b' pólen de
Chamaecrista sp.) c) *Marcetia taxifolia* - quantidade
 reduzida de grãos de pólen.

4.2.4. *Tibouchina trichopoda* var. *tibouchinoides*

As flores desta variedade são reunidas em inflorescências racemosas terminais e produzem $\bar{X} = 113$ flores (N = 15). Possuem cálice pentalaciniado e corola dialipétala, pentâmera medindo $\bar{X} = 3,78$ cm de diâmetro (N = 30; $\sigma = 0,26$ cm). As pétalas são de cor violeta-azulada com área basal branca (Fig.5c). O conjunto das pétalas, devido a esta diferenciação, apresenta contraste de cores evidente. Assim, o centro da corola é destacado como área atrativa da flor (Fig. 14c). As populações desta variedade caracterizam-se pela uniformidade da cor de suas flores; durante a floração, formam manchas homogêneas que as identificam à distância e as diferenciam das populações das outras *Tibouchina*.

O androceu é composto por dez estames. Nesta variedade, os estames antepétalos e antessépalos se dispõem formando um arco e medem, respectivamente, $\bar{X} = 2,3$ cm (N = 15) e $\bar{X} = 2,6$ cm (N = 15) de comprimento. Os filetes apresentam cor lilás em quase toda sua extensão, destacando-se apenas a área basal branca, onde ocorrem diminutas glândulas pedunculadas, com cerca de 1mm de comprimento e de cor violeta. As anteras são roxas, com padrão monocromático para todas as flores da população. A base do conectivo possui um apêndice de cor lilás, pouco diferenciado da cor das anteras (Fig.10c). Nas plantas desta população, houve grande variação no índice de viabilidade do pólen com o máximo de 73,19% (N = 88) e mínimo de 20,46% (N = 88).

O gineceu é formado por ovário ínfero, pentacarpelar, pentalocular, com cerca de 1000 óvulos; o estilete é cilíndrico, violeta, com $\bar{X} = 25,61\text{mm}$ ($N = 25$; $\sigma = 2,29\text{mm}$) de comprimento; o estigma é capitado e está receptivo por volta das 4h30min.

Em dias ensolarados a antese da flor inicia-se entre 5h e 5h30min, ocasião em que o pólen está seco e em condições de ser liberado. Flores em antese possuem pétalas deflexas, área atrativa bem evidenciada, estilete posicionado abaixo dos estames e estigma à altura dos poros das anteras (Fig. 5c).

Nas manhãs com muita luminosidade, o horário de antese é muito regular e às primeiras horas da manhã, por volta das 7h, todas as flores foram visitadas, sendo que a taxa de polinização atingiu 100% ($N = 30$); por volta de 8h, as anteras estão praticamente sem pólen. Flores com anteras vazias continuam sendo visitadas até 11h. Neste horário, inicia-se o processo de alteração da posição dos estames, que, gradativamente, movimentam-se em direção ao centro da flor com os ápices das anteras voltados para várias direções (Fig. 13b). Tal mudança caracteriza a pós-antese. A abscisão das pétalas é lenta e inicia-se na parte da tarde, por volta das 16h (Fig. 4). Nos dias chuvosos ou nublados, o horário da antese é irregular e as anteras permanecem com as tecas umedecidas nas primeiras horas da manhã e o pólen não é liberado facilmente. As visitas das abelhas tornam-se irregulares, reduzindo a taxa de polinização, conforme análise dos estigmas. Nestes dias, o percentual de formação de frutos não ultrapassa 20%.

4.2.5. *Marcetia taxifolia*

As flores desta espécie são axilares, isoladas e ocorrem na parte superior dos ramos. O cálice é tetralaciniado e verde. A corola é dialipétala, tetrâmera, com diâmetro de $\bar{X} = 1,47\text{cm}$ (N = 25; $\sigma = 0,13\text{cm}$). As pétalas apresentam cor violeta (Fig. 5d), com grande variação de tonalidade entre as plantas da população, sendo esbranquiçados apenas dois indivíduos.

O androceu é constituído por oito estames dispostos em dois arcos concêntricos, localizando-se os quatro estames antepétalos externamente e os quatro antessépalos internamente, medindo, respectivamente, $\bar{X} = 0,9\text{cm}$ (N = 15) e $\bar{X} = 0,8\text{cm}$ (N = 15) de comprimento. Os filetes são filiformes e brancos (Fig. 7d). As anteras são de cor amarela intensa e brilhante (Fig. 10d), contrastando com as pétalas.

O gineceu tem ovário súpero, tetracarpelar, tetralocular e possui cerca de 160 óvulos. O estilete é filiforme, branco, com $\bar{X} = 9,97\text{mm}$ (N = 25; $\sigma = 0,56\text{mm}$) de comprimento e diminuta área estigmática (Fig. 7d).

Botões em pré-antese iniciam o processo de abertura em diferentes horários da manhã. Em virtude desta assincronia, uma planta pode, simultaneamente, apresentar botões em várias fases de abertura. O tempo de abertura dispendido por botão é variável, podendo levar poucas horas, ou demorar cerca de 24 horas. Botões semiabertos, mas com anteras interiorizadas, permanecem neste estágio por longo tempo. Tudo indica que as

condições climáticas, principalmente a umidade relativa do ar elevada, interferem no curso de abertura floral e que a exteriorização das anteras esteja subordinada a fatores abióticos.

Nos dias ensolarados, a abertura completa dos botões, com exteriorização das anteras e arranjo dos estames em arcos, ocorre em horários variáveis entre 6h e 8h30min. Entretanto, nos dias chuvosos e nublados a abertura completa dos botões pode ocorrer em horários mais tardios (entre 10h e 11h30min), ou então, não se completar, permanecendo os botões semi-abertos, em estado de latência, por 24 horas.

As flores desta espécie não são visitadas com regularidade, registrando-se baixa frequência de visitas em todos os episódios de floração e pequena quantidade de grãos de pólen aderidos nos estigmas (Fig. 15c). Em decorrência, flores com duração de 24h ou em pós-antese, muitas vezes, não estavam polinizadas e geralmente possuíam pólen ainda nas anteras.

Flores em antese apresentam pétalas levemente deflexas, estilete abaixo dos estames e estigma acima dos poros das anteras (Fig. 5d). A duração de antese da flor é de dois a três dias. No final da antese, as flores apresentam mudança no arranjo dos estames e na cor das anteras, diminuindo o contraste de cor. Os demais verticilos florais não mudam na fase de pós-antese. As anteras, ao longo de um período aproximado de cinco dias, mudam da cor amarela para laranja e para o vermelho (Figs. 3b e 4). Devido ao desenvolvimento floral assincrônico,

há flores em várias fases de vida na mesma planta.

Em plantas observadas à curta distância (a cerca de 1m), distinguem-se flores com anteras de cor amarela, laranja e vermelha (Fig. 3a,b). À longa distância (cerca de 10m), percebe-se grande mancha de cor violeta com pequenos pontos amarelos luminosos, correspondentes às anteras das flores em antese. As anteras laranjas e vermelhas das flores em pós-antese não são visualizadas. Esta expressão visual permite que se faça uma estimativa sobre a fase de floração de cada planta, bem como o grau de sincronia desta atividade, dentro da população.

4.2.6. *Rhynchanthera dichotoma*

As flores desta espécie são reunidas em inflorescências terminais do tipo racemo (Fig. 5e). O cálice é pentalaciniado e de cor verde. A corola é dialipétala, pentâmera, com $\bar{X} = 2,07\text{cm}$ ($N = 25$; $\sigma = 0,20\text{cm}$) de diâmetro e de cor lilás de diferentes tonalidades.

O androceu é formado por dez estames: cinco férteis e cinco estéreis. Os estaminódios são representados apenas por pequenos filetes, variáveis em tamanho e forma. Os estames férteis medem $\bar{X} = 1,0\text{cm}$ ($N = 15$) de comprimento e têm filetes de cor violeta intensa com apêndice na sua porção superior (Fig. 10e). As anteras se destacam pelas duas tecas volumosas, de cor amarela. Apresentam, na parte superior, uma expansão filiforme, com poro

muito pequeno no ápice. As cores contrastantes dos filetes e anteras conferem ao androceu uma área de atração (Fig.10e).

O gineceu é formado por ovário súpero, pentacarpelar, pentalocular, com cerca de 350 óvulos; o estilete tem coloração lilás clara, é cilíndrico, resistente, flexível e mede $\bar{X} = 14,26\text{mm}$ (N = 25) de comprimento. O estigma é pequeno, de aspecto vítreo e está receptivo por volta das 7h (Fig. 7e).

O horário de antese é variável ao longo do período de floração. Nos dias ensolarados, as flores abrem entre 7h e 8h e são visitadas a partir deste horário, porém, nos dias nublados, a antese começa por volta de 9h30min. Flores em antese têm estames localizados na região central, com as extremidades das anteras afastadas entre si e em diversas direções (Fig. 5e). O estilete deflexo posiciona-se abaixo dos estames, com o estigma acima dos poros das anteras (Fig. 10e).

Por volta das 12h, as flores entram em pós-antese e as anteras tornam-se amarronzadas. No final da tarde (após 16h), as flores se fecham, e as pétalas envolvem os órgãos reprodutivos (Fig. 13c), terminando a atividade floral (Fig. 4). Após 24 horas dá-se a abscisão das pétalas e dos estames.

4.2.7. *Pterolepis glomerata*

As flores desta espécie são isoladas, axilares e ocorrem somente na parte superior dos ramos. O cálice é verde, tetralaciniado. A parte ventral dos lacínios também é verde,

porém de um brilho intenso, entre as pétalas.

A corola é dialipétala, tetrâmera, de cor lilás (Fig. 5f) sendo a área basal verde brilhante. O diâmetro da corola é de $\bar{X} = 3,27\text{cm}$ ($N = 25$; $\sigma = 0,19\text{cm}$). O conjunto constituído pela parte visível dos lacínios, a área basal das pétalas e a base dos filetes e estiletos confere coloração verde brilhante à região central da flor, que, provavelmente, forma contraste com colorido das pétalas. Na população, ocorrem plantas com flores de diversas tonalidades de lilás.

O androceu é formado por oito estames, que se dispõem em dois arcos concêntricos, sendo quatro estames antepétalos, localizados externamente e quatro antessépalos, internamente, medindo respectivamente, $\bar{X} = 1,2\text{cm}$ ($N=15$) e $\bar{X} = 1,1\text{cm}$ ($N = 15$) de comprimento. Os filetes têm coloração verde clara e dispõem-se verticalmente na região central da flor (Fig. 10f). As anteras são predominantemente de duas cores, sendo de cor violeta nos estames maiores e amarela nos menores (Fig. 10f). Não obstante, registram-se flores só com anteras amarelas. Na população, a proporção entre flores com anteras dicromáticas e monocromáticas é da ordem de 8:1. Os apêndices dos conectivos são bem evidenciados e de cor amarela intensa e brilhante. As anteras constituem uma área atrativa e formam evidente contraste com as pétalas. O androceu emite odor agradável, sendo a localização do odor diferenciada entre as diversas partes dos estames, ocorrendo aroma fraco e doce nas anteras e forte e cítrico nos apêndices do conectivo.

O gineceu é formado por ovário súpero, tetracarpelar, tetralocular, tendo cerca de 400 óvulos. O estilete é cilíndrico e mede $\bar{X} = 10,21\text{mm}$ ($N = 25$; $\sigma = 1,13\text{mm}$) de comprimento, de coloração lilás com a região basal esverdeada. O estigma é capitado e está receptivo por volta das 4h30min, apresentando-se repleto de grãos de pólen às primeiras horas da manhã (Fig. 15b).

A antese inicia-se entre 4h30min e 5h e estende-se até cerca de 9h30min - 10h. Flores em antese têm estilete posicionado abaixo dos estames e estigma acima dos poros das anteras.

A espécie caracteriza-se pela sincronia da antese de todas as flores na população. No decorrer do ano, *P. glomerata* apresentou horário de antese praticamente constante e independente das variações climáticas e sazonais da restinga. Assim, nesta espécie, mesmo nas manhãs de temperaturas mais baixas (16°C - 18°C), com orvalho e baixa luminosidade, a antese tem horário regular. O processo de abscisão das pétalas e alteração da posição dos estames ocorre por volta das 10h30min (Fig. 4).

4.3. VISITANTES FLORAIS

As abelhas visitantes das espécies de *Melastomataceae* estão relacionadas na tabela 5. Destas, 18 espécies visitavam as flores coletando pólen, única recompensa floral oferecida por

estas plantas, e uma espécie de abelha *Trigona spinipes*, que pilhava, cortando os estames, danificando assim as flores visitadas. Estas abelhas pertencem a quatro famílias, são todas fêmeas, predominantemente poliléticas e solitárias.

Tabela 5 : abelhas visitantes das espécies estudadas na restinga de Maricá.

FAMÍLIA		Comprim. do corpo (mm)
<i>Anthophoridae</i>	<i>Centris flavifrons</i> (FABRICIUS)	25
	<i>Centris</i> (<i>Centris</i>) <i>nitens</i> LEPELETIER	12
	<i>C.</i> (<i>Melanocentris</i>) <i>obsoleta</i> MOURE	28
	<i>C.</i> (<i>Melanocentris</i>) <i>seabrai</i> MOURE	30
	<i>C.</i> (<i>Centris</i>) <i>varia</i> (ERICHSOHN)	13
	<i>Centris</i> sp.	—
	<i>Epicharis</i> (<i>Anepicharis</i>) <i>djeanii</i> LEPELETIER	27
	<i>E.</i> (<i>Xantepicharis</i>) <i>semiflava</i> LEPELETIER	23
	<i>Xylocopa</i> (<i>Megaxylocopa</i>) <i>frontalis</i> (OLIVIER)	32
	<i>X.</i> (<i>Schoenherria</i>) <i>macrops</i> LEPELETIER	19
	<i>X.</i> (<i>Neoxylocopa</i>) <i>ordinaria</i> SMITH	28
<i>Apidae</i>	<i>Eulaema</i> (<i>Apeulaema</i>) <i>nigrita</i> LEPELETIER	23
	<i>Euglossa cordata</i> L.	13
	<i>Bombus</i> (<i>Fervidobombus</i>) <i>brasiliensis</i> LEPELETIER	15
	<i>B.</i> (<i>Fervidobombus</i>) <i>morio</i> (SWEDERUS)	20
	<i>Melipona quadrifasciata anthidioides</i> (LEPELETIER)	12
	<i>Trigona</i> (<i>Trigona</i>) <i>spinipes</i> (FABRICIUS)	08
<i>Colletidae</i>	<i>Ptiloglossa</i> sp.	17
<i>Halictidae</i>	<i>Pseudaugochloropsis graminea</i> (FABRICIUS)	08

4.3.1. Atividades de Coleta e Sazonalidade dos Visitantes

A ocorrência de abelhas nas flores foi registrada ao longo do ano, verificando-se considerável variação na diversidade de espécies e no número de indivíduos nos quatro gradientes, entre a estação quente-chuvosa e a fria-seca (Tab. 6).

As comunidades de abelhas apresentaram composições diferentes nos quatro gradientes e houve grande variação no índice de frequência de visitas em cada gradiente (Fig. 16).

A atividade e a frequência relativa das abelhas visitantes das cinco espécies de *Melastomataceae* está relacionada na tabela 7.

Foi feita uma descrição do comportamento dos visitantes durante as estações climáticas nos quatro gradientes, assinalando-se a disponibilidade de recursos florais.

Tabela 6 : ocorrência das abelhas visitantes das espécies de *Melastomataceae* nos quatro gradientes (Restinga de Maricá).

GRADIENTES (*)	ESTAÇÃO QUENTE CHUVOSA (abelhas)	ESTAÇÃO FRIA SECA (abelhas)
I	<i>Bombus morio</i> ; <i>Centris flavifrons</i> ; <i>Eulaema nigrita</i> ; <i>Pseudaugochloropsis</i> <i>graminea</i> ; <i>Xylocopa frontalis</i> ; <i>X. macrops</i> ; <i>X. ordinaria</i> .	<i>X. ordinaria</i>
II	<i>B. morio</i> ; <i>C. flavifrons</i> ; <i>C. varia</i> ; <i>P. graminea</i> ; <i>X. frontalis</i> ; <i>X. macrops</i> ; <i>X. ordinaria</i> .	<i>X. ordinaria</i>
III	<i>B. brasiliensis</i> ; <i>B. morio</i> ; <i>Centris</i> <i>sp.</i> ; <i>C. flavifrons</i> ; <i>C. nitens</i> ; <i>C. obsoleta</i> ; <i>C. seabrai</i> ; <i>C. varia</i> ; <i>Epicharis dejeanii</i> ; <i>E. semiflava</i> ; <i>Euglossa cordata</i> ; <i>Eulaema nigrita</i> ; <i>Melipona quadrifasciata</i> ; <i>P. graminea</i> ; <i>Ptiloglossa sp.</i> ; <i>Trigona spinipes</i> ; <i>X. frontalis</i> ; <i>X. macrops</i> ; <i>X. ordinaria</i> .	<i>B. brasiliensis</i> ; <i>C. nitens</i> ; <i>C. varia</i> ; <i>X. frontalis</i> ; <i>X. ordinaria</i> .
IV	<i>E. cordata</i> ; <i>P. graminea</i> ; <i>X. ordinaria</i> .	<i>E. cordata</i>

(*) - Ocorrência das espécies de *Melastomataceae* nos quatro gradientes:

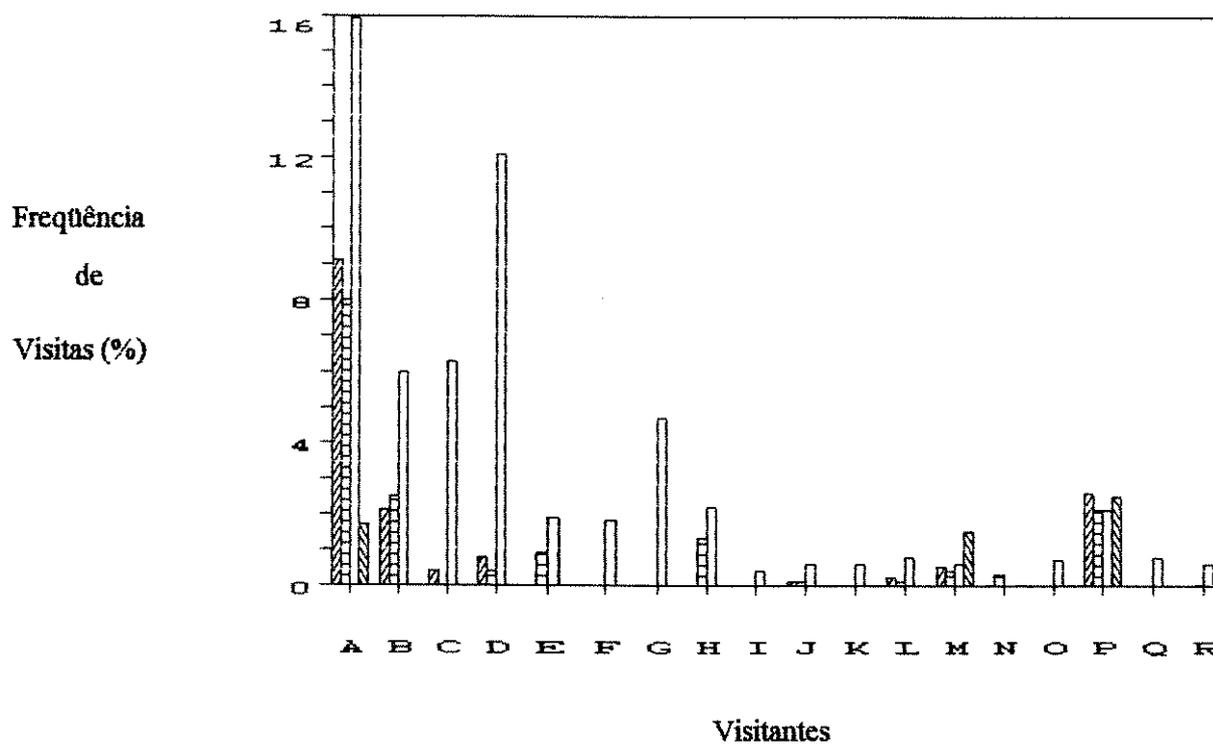
I) *Tibouchina reichardtiana*

II) *T. reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*

III) *T. reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *trichopoda*,
T. trichopoda var. *tibouchinoides*, *Marcetia taxifolia*,
Rhynchanthera dichotoma.

IV) *T. reichardtiana*, *Pterolepis glomerata*.

Figura 16 : frequência relativa das abelhas visitantes das espécies de *Melastomataceae* nos quatro gradientes (N = 1500 visitas).



Gradientes :  -I  -II  -III  -IV

Abelhas visitantes :

- A - *Xylocopa ordinaria*; B - *X. macrops*; C - *X frontalis*;
 D - *Centris flavifrons*; E - *C. varia*; F - *C. seabrai*;
 G - *C. obsoleta*; H - *C. nitens*; I - *Centris sp.*;
 J - *Bombus morio*; K - *B. brasiliensis*; L - *Eulaema nigrita*;
 M - *Euglossa cordata*; N - *Melipona quadrifasciata*;
 O - *Epicharis dejeanii*; P - *Pseudaugochloropsis graminea*;
 Q - *Epicharis semiflava*; R - *Ptiloglossa sp.*

Tabela 7 : atividade e frequência relativa das abelhas visitantes das espécies de *Melastomataceae* na Restinga de Maricá.

Abelhas visitantes	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(f)
<i>Bombus brasiliensis</i>	-	Pi(1)	Pi(1)	Pp(1)	Pp(1)	-
<i>B. morio</i>	Po(1)	Po(1)	Po(1)	Pp(1)	Pp(1)	-
<i>Centris sp.</i>	Pp(1)	-	-	-	-	-
<i>C. flavifrons</i>	Pp(1)	Pp(3)	Pp(3)	Pp(1)	-	-
<i>C. nitens</i>	Pi(1)	Pi(1)	-	Pp(2)	-	-
<i>C. obsoleta</i>	Pp(1)	Pp(1)	Pp(3)	-	-	-
<i>C. seabrai</i>	Pp(1)	Pp(1)	Pp(3)	-	-	-
<i>C. varia</i>	Pi(2)	Pi(1)	Pi(1)	Pp(2)	Pp(1)	-
<i>Epicharis dejeanii</i>	Po(1)	Po(1)	Po(1)	-	Po(1)	-
<i>E. semiflava</i>	Pp(1)	Pp(1)	Pp(2)	-	-	-
<i>Euglossa cordata</i>	Pi(1)	Pi(2)	Pi(1)	Pp(1)	Pp(2)	Pp(3)
<i>Eulaema nigrita</i>	Po(1)	Po(1)	Po(1)	-	-	-
<i>Melipona quadrifasciata</i>	Pp(1)	Pp(1)	Pp(1)	-	-	-
<i>Pseudaugochloropsis graminea</i>	Pi(3)	Pi(3)	Pi(3)	Pi/Po (3)	Pi/Po (3)	Pi/Po (3)
<i>Ptiloglossa sp.</i>	Pp(1)	Pp(1)	Pp(1)	-	-	-
<i>Trigona spinipes</i>	-	Pred.	-	-	-	-
<i>Xylocopa frontalis</i>	Pp(2)	Pp(3)	Pp(3)	Pp(1)	-	-
<i>X. macrops</i>	Pp(2)	Pp(1)	Pp(2)	Pp(1)	Pp(1)	-
<i>X. ordinaria</i>	Pp(3)	Pp(3)	Pp(3)	Pp(2)	Pp(2)	Pp(2)

(a) *T. reichardtiana*; (b) *T. trichopoda* var. *trichopoda*;

(c) *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*; (d) *M. taxifolia*;

(e) *R. dichotoma*; (f) *P. glomerata*

Pp - Polinizador principal; Po - polinizador ocasional;

Pi - Pilhador; Pred. - Predador

Frequência relativa dos visitantes : (1) - raro (<1,0%);

(2) - comum (>1,0% e <10%); (3) - muito frequente (>10%).

Estação quente-chuvosa - Este período foi marcado pela intensa atividade de floração de quase todas as espécies, particularmente das de *Tibouchina* (Fig. 2), cujas fases de maior produção de flores ocorreram nesta época. A tabela 6 apresenta a relação de abelhas que coletavam pólen nos quatro gradientes, durante esta estação.

Gradientes I e II - A relação de abelhas visitantes de *T. reichardtiana*, único representante nas duas áreas, consta na tabela 6 e a atividade das abelhas nas flores está relacionada na tabela 7. Das abelhas polinizadoras desta estação, destacou-se *Xylocopa ordinaria*, como a mais importante, por estar presente durante toda a floração e pelo seu alto índice de frequência (Fig. 16). No gradiente I, durante todo período de observação, os indivíduos de *X. ordinaria* coletaram pólen apenas de *Tibouchina reichardtiana*, indicando constância nas suas visitas. No gradiente II, indivíduos de *X. ordinaria* incluíam, na sua rota de coleta, além de flores de *T. reichardtiana*, flores de *Chamaecrista ramosa* (Vog.) Irwin e Barn. var. *ramosa* (Caesalpinaceae). Estas abelhas coletavam pólen das duas espécies num só turno de coleta. Após análise do corpo de algumas destas abelhas, foi detectado pólen de *C. ramosa* na parte ventral da abelha e, principalmente, acumulado na escopa (Tab. 8). Foram registrados também grãos de pólen de *Chamaecrista ramosa* nos estigmas das flores de *T. reichardtiana* (Fig. 15a).

Tabela 8 : abundância relativa de pólen de *Melastomataceae* e outras espécies de plantas do local de estudo no corpo de sete espécies de abelhas, coletadas na estação chuvosa.

Abelhas visitantes	<i>Melastomataceae</i>		Outras espécies					
	Ventral	Dorsal	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
<i>Bombus morio</i>	(++)	-	-	(+)	(+)	-	-	-
<i>Centris flavifrons</i>	(+++)	(++)(a)	-	-	-	(++)	(++)	-
<i>C. flavifrons</i>	(+++)	-	(+)	-	-	-	(+++)	-
<i>C. obsoleta</i>	(+++)	-	-	-	-	-	(+++)	(+)
<i>C. seabrai</i>	(++)	-	(++)	-	-	-	(+++)	(+)
<i>C. varia</i>	(++)	-	-	-	(+)	-	(++)	-
<i>Epicharis semiflava</i>	(++)	-	-	-	-	-	(+++)	(++)
<i>Xylocopa ordinaria</i>	(+++)	-	-	-	(++)	-	-	(+)
<i>X. ordinaria</i>	(+++)	(++)(a)	-	-	(+)	-	-	(+)

(1) - *Senna sp.*; (2) - *Sauvagesia sp.*; (3) - *Chamaecrista sp.*; (4) - *Mimosa ceratonia*; (5) - *Malpighiaceae*; (6) - Não identificada - grãos de pólen esculpturados não provenientes de plantas porcidas.

(a) - visitantes de *T. trichopoda* var. *trichopoda*.

(+) - $C_p < 10$; (++) - $10 < C_p < 100$; (+++) - $C_p > 100$.

(C_p - Carga polínica)

Centris flavifrons e *X. frontalis* coletavam pólen de *T. reichardtiana*, nos gradientes I e II exclusivamente, nos primeiros meses de 1993. Nos anos anteriores de estudo, indivíduos destas espécies de abelhas não visitaram flores de *T. reichardtiana*. No gradiente I, as visitas de *C. flavifrons* foram restritas às plantas de *T. reichardtiana* próximas às populações

de *Peixotoa hispidula* Juss. (Malpighiaceae).

De acordo com o comportamento intrafloral de *Eulaema nigrita* e *Bombus morio* em visitas sucessivas a *T. reichardtiana*, estas abelhas foram polinizadoras, porém, sua participação no processo de polinização desta espécie foi considerada inexpressiva, dada a baixa frequência (Tab. 7).

Pseudaugochloropsis graminea, *Centris varia* e *C. nitens* foram pilhadoras de pólen. Contudo, as duas últimas espécies visitavam intensamente flores de *T. reichardtiana* apenas na população do gradiente II. No gradiente I, estas abelhas não visitavam flores de *T. reichardtiana*, embora permanecessem nas proximidades, coletando pólen e óleo de *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) e néctar de flores de diversas espécies.

Gradiente III - A composição das abelhas visitantes das *Melastomataceae* deste gradiente é apresentada na tabela 6. Esta composição foi alterada periodicamente ao longo da estação, registrando-se maior número e variedade de visitantes nos meses de janeiro- fevereiro. Durante a estação chuvosa as quatro espécies de *Melastomataceae*, que ocorrem neste gradiente (Tab. 6), produziram flores em abundância. Assim esta área se constitui numa excelente fonte de recursos para as abelhas. No entanto, estes recursos são variáveis, espacial e temporariamente, em decorrência da diversidade dos padrões fenológicos de floração das espécies (Fig. 2). As frequências relativas e a atividade destas abelhas no gradiente III são assinaladas, respectivamente, na tabela 7 e na figura 16.

Nos meses de outubro e novembro, a população de *T. reichardtiana*, com produção em massa de flores, foi visitada pelas seguintes abelhas: *Xylocopa ordinaria*, *X. macrops*, *X. frontalis* e *Centris* sp., que agiam como polinizadoras e pelas abelhas *Centris varia* e *Pseudaugochloropsis graminea*, que pilhavam as flores. *X. ordinaria* foi a abelha mais freqüente e, de um modo geral, iniciava as visitas.

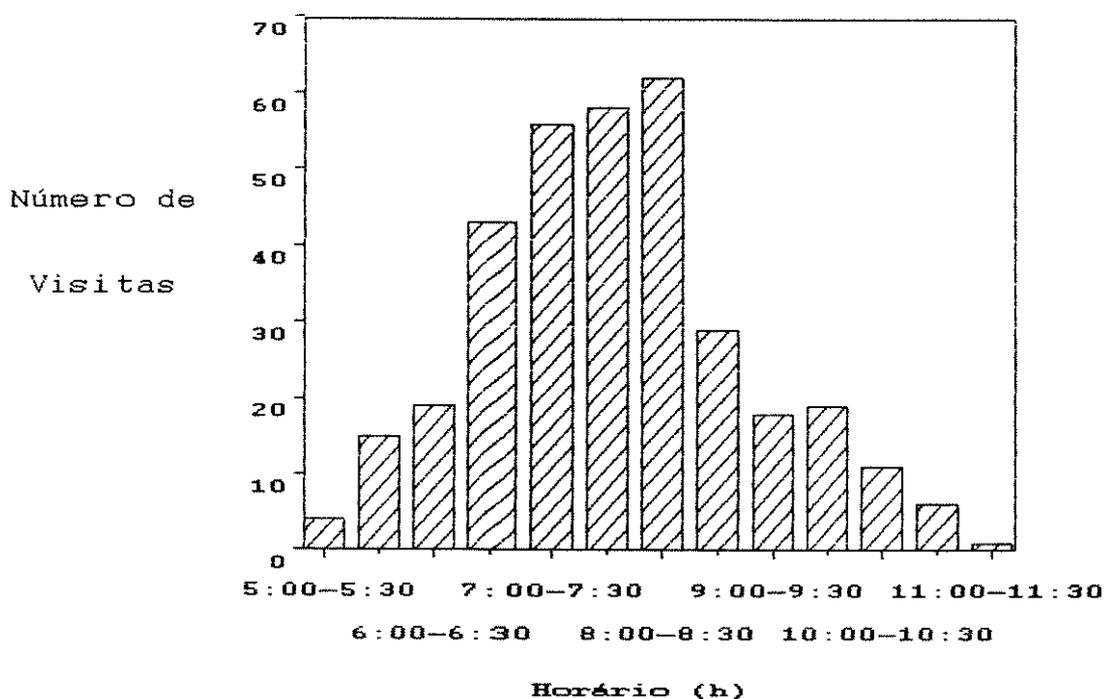
Marcetia taxifolia, no seu sétimo episódio de floração, (Tab. 3) foi polinizada por *C. varia*, *C. nitens*, *X. ordinaria*. *P. graminea* pilhava pólen, podendo tocar eventualmente nas áreas estigmáticas.

Nos meses de janeiro a março, durante toda floração de *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*, ocorreu a maior incidência de visitantes neste gradiente, tanto em número de indivíduos, quanto em espécies. Treze espécies de abelhas polinizadoras e cinco pilhadoras coletaram pólen desta variedade, que tornou-se a principal fonte de recursos para as abelhas do gradiente com aproximadamente 700 flores/dia.

As abelhas - *Bombus morio*, *Centris flavifrons*, *C. obsoleta*, *C. seabrai*, *Epicharis dejeanii*, *E. semiflava*, *Melipona quadrifasciata* e *Ptiloglossa* sp. foram identificadas como polinizadoras durante o pico de floração desta variedade, no gradiente III. Ocorreram também - *Bombus brasiliensis*, *Euglossa cordata*, pilhadoras de pólen das espécies de *Tibouchina* e polinizadoras de *Marcetia taxifolia*. Num só dia, no horário de 5h30min às 11h30min, ocorreram cerca de 300 visitas de abelhas

de várias espécies na área demarcada, com pico de visitas entre 7h e 8h (Fig. 17).

Figura 17 : freqüência de visitas em uma população de *Tibouchina trichopoda* var *tibouchinoides* no gradiente III ao longo de um período de seis horas.



De um modo geral, as abelhas visitavam, indistintamente, flores das espécies de *Tibouchina* no gradiente III (Tab. 9). Entretanto, a presença das abelhas *C. obsoleta*, *C. seabrai*, *E. semiflava*, *M. quadrifasciata* e *Ptiloglossa* sp. foi restrita ao período de floração de *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*,

durante a estação quente-chuvosa. As abelhas *C. obsoleta* e *E. semiflava* são sazonais na restinga, ocorrendo apenas durante a estação quente-chuvosa. As abelhas polinizadoras mais frequentes das espécies de *Melastomataceae* estudadas foram :

Tabela 9 : visitantes florais das espécies de *Tibouchina* simpátricas no gradiente III (anos: 1991- 1992). (Estação quente-chuvosa)

Espécie	Período de floração	Visitantes florais	Polinizadores efetivos
<i>T. reichardtiana</i>	out-fev	<i>X. ordinaria</i>	+
		<i>X. frontalis</i>	+
		<i>X. macrops</i>	+
		<i>Centris</i> sp.	+
		<i>C. varia</i>	-
		<i>P. graminea</i>	-
<i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i>	dez-abr	<i>X. ordinaria</i>	+
		<i>X. frontalis</i>	+
		<i>X. macrops</i>	+
		<i>C. flavifrons</i>	+
		<i>C. nitens</i>	-
		<i>C. obsoleta</i>	+
		<i>C. seabrai</i>	+
		<i>C. varia</i>	-
		<i>E. dejeanii</i>	+
		<i>E. semiflava</i>	+
		<i>E. cordata</i>	-
		<i>E. nigrita</i>	+
		<i>M. quadrifasciata</i>	+
<i>B. morio</i>	+		
<i>Ptiloglossa</i> sp.	+		
<i>P. graminea</i>	-		
<i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	jan-abr	<i>X. ordinaria</i>	+
		<i>X. frontalis</i>	+
		<i>C. flavifrons</i>	+
		<i>E. dejeanii</i>	+
		<i>E. cordata</i>	-
		<i>P. graminea</i>	-

C. flavifrons, *C. obsoleta*, *E. cordata*, *X. frontalis*, *X. macrops* e *X. ordinaria*.

No mês de abril, a variedade de abelhas diminuiu, restringindo-se às seguintes espécies: *B. brasiliensis*, *C. flavifrons*, *C. nitens*, *C. varia*, *E. cordata*, *X. frontalis*, *X. macrops*, e *X. ordinaria*. As abelhas *C. flavifrons*, *X. frontalis* e *X. ordinaria* eram as mais frequentes e que polinizavam as flores de *T. trichopoda* var. *trichopoda*.

No gradiente III, *Rhynchanthera dichotoma* e *Marcetia taxifolia* eram polinizadas por *C. varia*, *E. cordata*, *X. macrops* e *X. ordinaria*.

Durante a superposição da floração de *M. taxifolia* com as espécies de *Tibouchina*, as populações destas últimas espécies constituíam as primeiras áreas de coleta, porque eram visitadas, "preferencialmente", às primeiras horas da manhã. Por volta das 10h, as abelhas, ao iniciarem vôos de coleta, visitavam primeiro *M. taxifolia*, retornando, posteriormente, às flores das *Tibouchina*.

Gradiente IV - As abelhas visitantes de *Pterolepis glomerata* constam na tabela 6. *E. cordata* e *X. ordinaria* eram polinizadoras, enquanto *P. graminea* era pilhadora de pólen, mas ocasionalmente contata o estigma.

Estação fria-seca - Este período foi marcado pela baixa atividade de floração de quase todas as espécies, excetuando-se *Marcetia taxifolia*, que produzia periodicamente floração em

massa. Houve também acentuada redução de espécies de abelhas nos quatro gradientes. As abelhas que coletavam pólen das espécies de *Melastomataceae*, nestes gradientes, estão relacionadas na tabela 6 e sua atividade e frequência constam na tabela 7.

X. ordinaria era a única abelha nos gradientes I e II, sendo responsável por 100% das polinizações das flores de *T. reichardtiana* produzidas ao longo desta estação.

No gradiente III, *Bombus brasiliensis*, *Centris nitens*, *C. varia*, *Xylocopa frontalis* e *X. ordinaria* utilizavam os recursos florais de *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda* e *Rhynchanthera dichotoma*, que produziram flores continuamente, embora em pequena quantidade. No entanto, os recursos florais aumentavam, periodicamente, durante os episódios de floração em massa de *Marcetia taxifolia*. Assim, o padrão fenológico das espécies e variedades favoreceu as abelhas visitantes que dispunham de recursos florais, variáveis em escala espacial e temporal e de forma assistemática.

No gradiente IV, *Euglossa cordata* foi responsável pela polinização das flores de *Pterolepis glomerata*, durante esta estação.

4.3.2. Horário de Visitas

Os visitantes das flores das espécies de *Melastomataceae* estudados iniciam suas atividades às primeiras horas do dia, geralmente antes do nascer do sol. Até cerca de 9h30min, com temperatura não ultrapassando 32°C, as abelhas são freqüentes e apresentam intensa atividade de coleta de pólen. Em horários mais avançados e com temperatura elevada, em torno de 40°C, as abelhas são menos freqüentes nas áreas. Nos dias de condições favoráveis, no entanto, as visitas estendem-se por toda a manhã, encerrando-se por volta das 12h. Em dias desfavoráveis (chuvosos ou nublados), as visitas podem prolongar-se por quase todo o dia, registrando-se *Xylocopa ordinaria* em atividade de coleta de pólen de *T. reichardtiana* até as 16h15min.

Durante a estação quente-chuvosa há luminosidade já por volta de 4h30min - 5h. Neste horário, registrou-se *X. ordinaria* e *Euglossa cordata* coletando pólen de *Tibouchina reichardtiana* e *Pterolepis glomerata*, respectivamente. O horário de visita de cada espécie manteve-se constante durante toda a estação, excetuando-se nos dias chuvosos e nublados. Nos dias com menos luminosidade, houve mudanças nos horários das atividades das abelhas. Por exemplo, em 18/01/1993, a manhã foi chuvosa e nublada, começando a clarear por volta das 9h30min. Às 10h15min, as primeiras abelhas sobrevoaram as plantas de *T. reichardtiana*, sem efetuarem visitas. Às 12h45min, sem nuvens e com muita luminosidade, *T. reichardtiana* recebeu as primeiras

visitas de *X. ordinaria*. Particularmente nesse dia, as flores foram pouco visitadas e o índice de formação de frutos foi baixo, atingindo 30%. Estigmas desta espécie coletados à tarde e analisados apresentaram número reduzido de grãos de pólen.

Durante a estação fria-seca, as primeiras horas da manhã são caracterizadas pela presença de muito orvalho na vegetação e pela pouca luminosidade (sol nascendo entre 6h e 6h34min), condições que dificultam a liberação do pólen. Ao longo dessa estação, as abelhas iniciavam a coleta de pólen das *Melastomataceae* em torno de 6h - 8h.

4.3.3. Atividades dos Visitantes na Polinização - recepção de pólen e deposição no estigma.

Todas as abelhas visitantes das espécies de *Melastomastaceae* estudadas coletaram pólen, utilizando o comportamento de vibração. Durante as visitas, as abelhas apresentaram o seguinte comportamento: aproximavam-se da flor, direcionando-se para o seu centro, agarravam os filetes com o primeiro e o segundo pares de pernas e mantinham as antenas dirigidas para sua frente, em direção ao centro da flor (Fig. 18a). Simultaneamente, e em movimento rápido, pousavam sobre os estames, ocasião em que, devido ao seu peso, deslocavam a flor para baixo (Fig. 18b). A seguir, as abelhas prendiam os apêndices dos conectivos com as mandíbulas, dispendo as asas para trás e vibrando. A vibração é rápida, sendo acompanhado de



Figura 18 : abelhas polinizadoras - a) visita de *Xylocopa macrops* em flores de *Tibouchina trichopoda* var. *tibouchinoides* - notar a forma de pouso da abelha sobre o androceu; b) *X. ordinaria* em flores de *T. Trichopoda* var *tibouchinoides* evidenciando a flor invertida e posição das asas da abelha.

um som forte, perceptível a uma certa distância. Esta vibração, ao ser transmitida para o androceu, faz as anteras liberarem os grãos de pólen em forma de nuvens. A maior parte dos grãos de pólen é depositada na parte ventral das abelhas, entretanto outra parte dos grãos de pólen cai sobre a corola ou é levada por correntes de ar. Essa perda de grãos de pólen é muito acentuada quando *Centris varia* visita flores de *Tibouchina reichardtiana* às primeiras horas da manhã. As pequenas dimensões desta abelha não são favoráveis para receber a grande quantidade de grãos de pólen disponível nesse horário.

Abelhas de grande porte (3,2cm - 1,7cm), ao visitarem flores grandes como as das espécies de *Tibouchina*, recebiam pólen na região latero-ventral, na área tíbio-femural das pernas dianteiras e medianas. Em *T. trichopoda* var. *trichopoda*, os estames maiores podiam, em algumas visitas, liberar pólen sobre a área dorsal do abdômen das abelhas. Assim, somente na variedade *trichopoda*, os grãos de pólen podiam ser depositados nas regiões ventral e abdominal dos polinizadores. Quando abelhas de grande porte visitavam flores pequenas, como *Marcetia taxifolia*, *Pterolepis glomerata*, *Rhynchanthera dichotoma*, o pólen era depositado principalmente na região torácica-ventral. Assim, essas abelhas são potencialmente polinizadoras das espécies de *Melatomataceae* estudadas.

Abelhas de pequeno e médio porte (> 0,8cm, < 1,5cm) ao visitarem *M. taxifolia*, *P. glomerata* e *R. dichotoma*, recebem o pólen na região torácica e são, potencialmente, polinizadoras

dessas espécies. Essas abelhas são, regularmente, pilhadoras de pólen das espécies de *Tibouchina*.

Durante as visitas de qualquer uma das abelhas polinizadoras, os estigmas das flores das espécies de *Tibouchina* são friccionados nas regiões latero-ventrais das abelhas, áreas onde o pólen foi depositado. Essas regiões podem conter uma mistura de grãos de pólen das espécies de *Tibouchina*, uma vez que as abelhas visitavam as suas flores indiscriminadamente nos períodos de superposição da floração. Assim, quando o estigma de uma espécie de *Tibouchina* contactava a área que continha pólen, deveria receber pólen das demais. Entretanto, em algumas visitas, o estigma das flores de *T. trichopoda* var. *trichopoda* era friccionado sobre a região abdominal-dorsal das abelhas de grande porte, local onde apenas grãos de pólen dos estames maiores dessa variedade estavam depositados, não havendo possibilidade de mistura com pólen de *T. reichardtiana* ou de *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*. Estigmas de flores pequenas como de *M. taxifolia*, *P. glomerata* e *R. dichotoma*, eram contactados com a região torácica-ventral das abelhas.

Durante o contato, as papilas externas dos estigmas, com suas paredes engrossadas, resistiam aos impactos das vibrações das abelhas, mas funcionavam como "pincéis" retirando pólen do corpo do polinizador. Nessas papilas, havia adesão de grande número de grãos de pólen a cada visita (Figs. 15a e b). A secreção estigmática, já exteriorizada, participava da aderência dos grãos polínicos (Figs. 9a-b).

No corpo de algumas abelhas, foi verificada a localização e a distribuição do pólen dessas *Melastomataceae*. Os grãos de pólen dessas espécies são tão similares, tornando-se impraticável reconhecê-los, mesmo em nível genérico. Na tabela 5, está relacionada ocorrência de grãos de pólen das espécies de *Melastomataceae* e de outras famílias, em oito espécies de abelhas. Na maioria dessas abelhas, os grãos de pólen pertenciam a espécies de flores poricidas. Grãos de pólen da família *Malpighiaceae*, muito freqüentes nas espécies de *Centris* e *Epicharis*, também não foram identificados em nível genérico.

As visitas das abelhas a cada flor eram extremamente rápidas. A duração das visitas de *Centris flavifrons* a *Marcetia taxifolia* foi a mais curta ($\bar{X} = 0,31'$, $N = 10$), e a de *Xylocopa macrops* a flores de *Tibouchina trichopoda* var. *tibouchinoides*, a mais longa ($\bar{X} = 1,64'$, $N = 10$). Na tabela 10, são apresentadas algumas das abelhas mais importantes que visitam espécies de *Melastomataceae*, bem como a duração das visitas, o número de flores visitadas por planta e a quantidade de plantas visitadas. As primeiras horas da manhã, a maioria das abelhas coletava pólen de modo semelhante, visitando grande número de flores por planta, até 200 num só turno de visita. Nas plantas com floração em massa, como é o caso de *T. reichardtiana* e *T. trichopoda* var. *trichopoda*, as visitas intraplantas foram demoradas, de modo que a quantidade de plantas visitadas por turno de coleta foi baixo. Em *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*, as abelhas coletaram pólen num só aglomerado com dezenas de

Tabela 10 : atividade de coleta de abelhas visitantes das espécies de *Melastomataceae* na restinga de Maricá.

Visitantes	Duração da visita	N ^o de flores visitadas	N ^o de plantas visitadas	Espécie visitada
<i>Centris flavifrons</i>	1' 19"	30	*	C
<i>C. obsoleta</i>	4' 34"	88	*	C
<i>C. varia</i>	1' 58"	131	64	D
<i>C. varia</i>	1' 35"	109	52	D
<i>Xylocopa frontalis</i>	6' 04"	131	*	A
<i>X. frontalis</i>	1' 27"	30	01	A
<i>X. macrops</i>	2' 21"	32	*	C
<i>X. ordinaria</i>	2' 06"	28	07	A
<i>X. ordinaria</i>	8' 19"	136	*	A
<i>X. ordinaria</i>	11' 12"	212	01	B
<i>X. ordinaria</i>	2' 40"	57	23	D
<i>X. ordinaria</i>	06"	07	01	A

* - aglomerados

A - *Tibouchina reichardtiana*

B - *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda*

C - *Tibouchina trichopoda* var. *tibouchinoides*

D - *Marcetia taxifolia*

plantas, em seguida afastando-se da área. As abelhas visitantes de *M. taxifolia* apresentaram padrão de coleta caracterizado por alto fluxo de movimento interplanta (>23, < 64) e baixo intraplanta (>1, < 10).

Embora as abelhas visitantes das *Melastomataceae* estudadas colem pólen de forma similar, a abordagem às flores pode ocorrer de três modos diversos : 1) visita simples - a abelha faz uma única visita, coleta pólen e afasta-se da flor; 2) visitas repetidas - a abelha visita e coleta pólen duas a cinco vezes na mesma flor; 3) aproximação e afastamento - a abelha aproxima-se e afasta-se repetida e rapidamente das flores, sem coletar pólen. Este último modo ocorre com frequência às primeiras horas da manhã, sendo acentuado nos dias de condições desfavoráveis. Ocasionalmente, as abelhas se retiram sem visitar as flores. A maioria das abelhas polinizadoras de *Melastomataceae* coleta pólen em visitas simples. Em dias de condições desfavoráveis, às primeiras horas da manhã, elas coletam, combinando visitas simples e repetidas. As abelhas *Bombus morio*, *Eulaema nigrata* e *Euglossa cordata* coletam exclusivamente em visitas repetidas.

Abelhas pilhadoras coletam pólen também vibrando, mas segurando poucos estames de uma vez, ou somente um, como faz *Pseudaugochloropsis graminea*.

Em condições favoráveis, durante os vôos interflores, as abelhas realizam intensa atividade de limpeza do pólen, transferindo-o para as pernas traseiras, escopa ou corbícula.

Em dias de condições desfavoráveis as abelhas, depois de visitarem algumas flores, pousam sobre os ramos e realizam a atividade de limpeza, dando em seguida continuidade às coletas.

4.4. SISTEMA DE REPRODUÇÃO

4.4.1. Polinizações intra-específicas experimentais

Os resultados dos experimentos sobre o sistema de reprodução das espécies estudadas estão resumidos na tabela 11 A-F. Há grande similaridade no sistema reprodutivo destas espécies: não houve desenvolvimento de frutos a partir de autopolinizações espontâneas e nem nos experimentos sobre agamospermia. Nestes casos, os ovários não apresentaram desenvolvimento inicial e sofreram abscisão após cerca de 72 horas. De acordo com os experimentos sobre autopolinização manual (Tab. 11 A-F), todas as espécies são autocompatíveis. Nos experimentos de polinizações cruzadas, houve alto percentual de sucesso reprodutivo, variando de 65,21% em *Tibouchina trichopoda* var *tibouchinoides* a 82,60% em *T. trichopoda* var *trichopoda* e *Marcetia taxifolia* (Tab. 11 A-F). Nestes experimentos, os ovários começaram a se desenvolver após cerca de 72 horas nas três *Tibouchina* e após 48 horas em *Rhynchanthera dichotoma* e *Pterolepis glomerata*. Em *Marcetia taxifolia*, devido à prolongada pós-antese, os resultados dos testes são evidenciados após cinco dias.

Houve ainda elevado sucesso reprodutivo nos experimentos de polinizações em condições naturais - controle - em todas as espécies (Tab. 11 A-F). Esses resultados evidenciaram alta capacidade reprodutiva dessas plantas, destacando-se *T. trichopoda* var. *trichopoda*, cuja relação flor/fruto aproxima-se de um.

Tabela 11 : resultados experimentais sobre o sistema de reprodução das cinco espécies de *Melastomataceae* estudadas (n = número de flores utilizadas e frutos formados)

A - *Tibouchina reichardtiana*.

Experimento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autopolinização			
Espontânea	25	0	0
Manual	35	23	65,70
Polinização Cruzada (Xenogamia)	25	16	65,25
Emasculação (Agamospermia)	20	0	0
Controle (condições naturais)	54	41	75,90

B - *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda*

Experimento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autopolinização			
Espontânea	20	0	0
Manual	24	20	83,30
Polinização Cruzada (Xenogamia)	23	19	82,60
Emasculação (Agamospermia)	20	0	0
Controle (condições naturais)	25	23	92,00

 C - *Tibouchina trichopoda* var. *tibouchinoides*.

Experimento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autopolinização			
Espontânea	20	0	0
Manual	25	18	72,00
Polinização Cruzada (Xenogamia)	23	15	65,21
Emasculação (Agamospermia)	20	0	0
Controle (condições naturais)	25	16	64,00

 D - *Marcetia taxifolia*.

Experimento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autopolinização			
Espontânea	20	0	0
Manual	28	24	85,71
Polinização Cruzada (Xenogamia)	23	19	82,60
Emasculação (Agamospermia)	20	0	0
Controle (condições naturais)	40	20	50,00

 E - *Rhynchanthera dichotoma*.

Experimento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autopolinização			
Espontânea	0	-	-
Manual	25	17	68,00
Polinização Cruzada (Xenogamia)	25	18	72,00
Emasculação (Agamospermia)	20	0	0
Controle (condições naturais)	25	20	80,00

 F - *Pterolepis glomerata*.

Experimento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autopolinização			
Espontânea	20	0	0
Manual	20	13	65,00
Polinização Cruzada (Xenogamia)	20	14	70,00
Emasculação (Agamospermia)	20	0	0
Controle (condições naturais)	20	16	80,00

Estigmas de flores submetidas a testes geitonogâmicos e xenogâmicos mostraram que, nos dois casos, houve similaridade, tanto em relação ao tempo de germinação do pólen, cerca de 30min, quanto ao desenvolvimento dos tubos polínicos, situados na parte superior do estilete (Fig. 19). Neste caso, houve pouca probabilidade de competição entre pólen auto e cruzado. Nos experimentos, é necessário que as áreas estigmáticas sejam friccionadas, para que um maior número de grãos de pólen seja aderido.

A germinação dos grãos de pólen, em todas as espécies, foi rápida, havendo desenvolvimento dos tubos polínicos após 30min (Fig 19). O crescimento destes tubos foi acompanhado em estigmas de flores polinizadas manualmente e em condições naturais. Após uma hora, esses tubos apresentaram comprimento similar.

Em todos os frutos das cinco espécies estudadas,

resultantes de polinizações em condições naturais e de xenogamia, houve abortos de sementes. O número de sementes abortadas por cápsula foi muito variável.



Figura 19 : *Tibouchina reichardtiana* após a polinização: notar a emissão de tubos polínicos (setas).

4.4.2 Polinizações interespecíficas

Tibouchina reichardtiana, *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* são simpátricas, formando muitas vezes populações contíguas. Florescem em seqüência tendo, no entanto, períodos de superposição de floração. São polinizadas pelas mesmas espécies de abelhas que, regularmente, visitam estas flores num só turno de coleta (Tab. 12).

Tabela 12 : abelhas que visitavam as espécies de *Tibouchina* simpátricas nas populações do gradiente III.

Abelhas	(a)	(b)	(c)
<i>Centris flavifrons</i>	(+)	(++)	(+++)
<i>C. obsoleta</i>	(+)	(+)	(+++)
<i>C. seabrai</i>	(+)	(+)	(+++)
<i>Centris sp.</i>	(+)	-	-
<i>Epicharis dejeanii</i>	(+)	(+)	(+)
<i>E. semiflava</i>	(+)	(+)	(+++)
<i>Eulaema nigrita</i>	(+)	(+)	(+)
<i>Melipona sp.</i>	(+)	(+)	(++)
<i>Ptiloglossa sp.</i>	(+)	(+)	(++)
<i>Xylocopa frontalis</i>	(++)	(+++)	(+++)
<i>X. macrops</i>	(++)	(+)	(++)
<i>X. ordinaria</i>	(+++)	(+++)	(+++)

(a) *T. reichardtiana*; (b) *T. trichopoda* var. *trichopoda*;

(c) *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*;

Frequência relativa dos visitantes : (+) - raro (<1,0%);

(++) - comum (>1,0% e <10%); (+++) - muito freqüente (>10%).

As flores destas espécies são semelhantes em relação à morfologia, ao tamanho e à disposição dos órgãos sexuais. Este fato resulta na deposição dos grãos de pólen destas espécies na mesma área do corpo do polinizador, o que pode favorecer polinizações interespecíficas.

Tendo em vista estes fatos, foram realizados estudos comparativos sobre o comportamento das abelhas que visitavam as flores com corola e as sem corola (previamente retirada). Foi

verificado que as abelhas visitavam flores com ou sem corola de *T. reichardtiana* e *T. trichopoda* var. *trichopoda*. Em *T. reichardtiana*, houve 70% de formação de frutos e, em *T. trichopoda* var. *trichopoda*, 61,5% nas flores manipuladas e 90% e 80% respectivamente nas flores com corola. Em *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*, as flores manipuladas apresentaram 15% de formação de frutos e 83,3% nas flores com corola. Nesta variedade, as abelhas discriminaram as flores sem corola das com corola.

Para avaliar o grau de compatibilidade entre as espécies, foram feitas polinizações interespecíficas entre *T. reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* (Tab. 13). Dos seis experimentos, todos resultaram em frutos e sementes aparentemente viáveis. Foram obtidas plântulas resultantes de sementes dos diversos tipos de cruzamentos. Os frutos resultantes de polinizações híbridas desenvolveram-se dentro do padrão normal e, em todos, havia algumas sementes abortadas. Este fato foi assinalado para frutos resultantes de polinizações em condições naturais e nos obtidos a partir das polinizações intra-específicas experimentais (Tab.13).

Nos estigmas de flores submetidas a todos os tipos de cruzamentos interespecíficos, verificou-se que a germinação de pólen é alta, cerca de 75%.

O fluxo de pólen intraespecífico é mais intenso durante o pico de floração de cada espécie, porque as abelhas mantiveram,

Tabela 13 : cruzamentos interespecíficos experimentais realizados nas espécies de *Tibouchina*, simpátricas, na Restinga de Maricá.

Doador de pólen		Receptor de pólen	Flores testadas	Frutos formados	%
<i>T. reichardtiana</i>	X	<i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	30	13	43,33
<i>T. reichardtiana</i>	X	<i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i>	28	08	28,57
<i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	X	<i>T. reichardtiana</i>	25	19	76,00
<i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	X	<i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i>	23	20	86,95
<i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i>	X	<i>T. trichopoda</i> var. <i>trichopoda</i>	30	11	36,66
<i>T. trichopoda</i> var. <i>tibouchinoides</i>	X	<i>T. reichardtiana</i>	26	15	57,69

às primeiras horas da manhã, uma certa "preferência" pelas populações com mais abundância de recursos florais. Em horários mais avançados, as abelhas passavam a visitar populações com menor densidade floral, ocasionando fluxo de pólen interespecífico, quase sempre no sentido da espécie com maior para a com menor abundância de recursos florais.

4.4.3. Polinizações em condições naturais - efetividade dos polinizadores

Em todas as espécies, com exceção de *Marcetia taxifolia*, ocorreram visitas a todas as flores produzidas no dia, havendo 100% de polinização. A tabela 11 A-F apresenta a alta produção de frutos resultantes de polinizações naturais (controle) com extremos de 92% em *T. trichopoda* var. *trichopoda* e de 38% no sétimo episódio de *M. taxifolia*. Esta espécie floresceu várias vezes ao ano e a formação de frutos foi variável nos diversos eventos (Tab. 3). A intensa atividade de coleta de grãos de pólen por parte das abelhas manteve alta taxa de visitas diárias por planta, cerca de 30, registrando-se, para as espécies de *Tibouchina* cerca de 20 visitas diárias por flor.

Em *Marcetia taxifolia*, entretanto, nos estigmas de flores em pós-antese, podia não haver pólen ou ocorria em quantidades baixas, indicando que as flores desta espécie possivelmente são menos visitadas (Fig. 15c).

Para avaliar a eficiência do transporte de pólen pelas abelhas, foram utilizadas flores de *T. reichardtiana* por ser a espécie de maior ocorrência, com floração ao longo de todo o ano, e de fácil observação. A eficiência de *X. ordinária* na polinização de *T. reichardtiana* foi inferida de duas maneiras: 1- através do exame de 15 estigmas de flores visitadas apenas uma vez e nas quais foi verificada a aderência de grãos de pólen (Fig. 20); 2- pela obtenção de frutos resultantes de flores

visitadas apenas uma vez. De um total de 20 flores isoladas após a primeira visita, obtiveram-se 13 frutos, com sucesso reprodutivo de 65%; o controle (20 flores polinizadas em condições naturais) resultou em 70%. A eficiência do transporte de pólen por *Xylocopa ordinaria* foi ainda inferida através da primeira e única visita desta abelha a uma planta de *Tibouchina reichardtiana* com um total de 45 flores. Após a visita de *X. ordinaria*, as flores foram isoladas, obtendo-se como resultado desta única visita à planta, 12 frutos com 26% de sucesso reprodutivo.

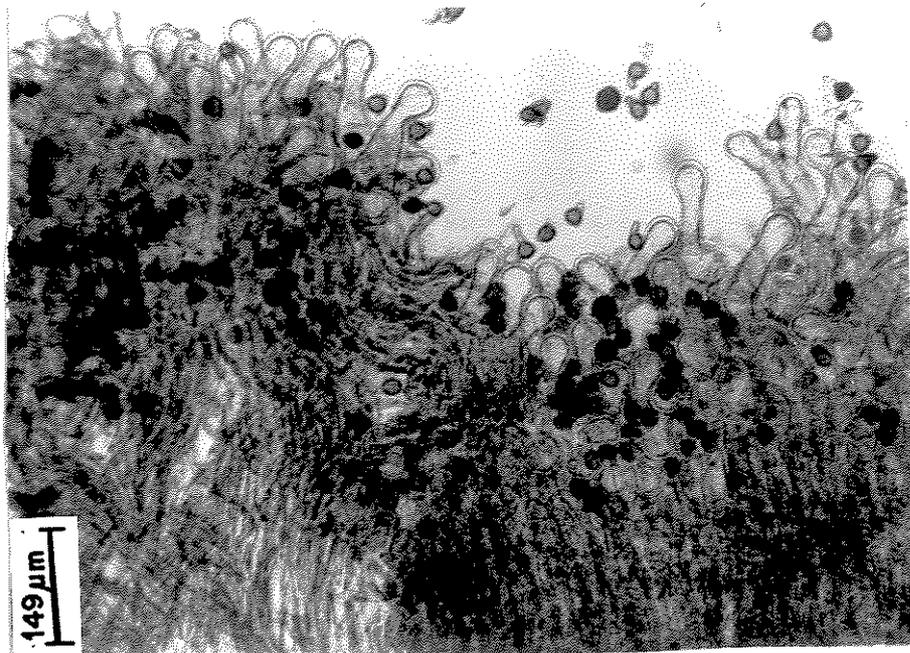


Figura 20 : *Tibouchina reichardtiana* evidenciando grãos de pólen aderidos ao estigma após uma única visita.

As flores das espécies estudadas apresentam hercogamia e este mecanismo, de um modo geral, dificulta a autopolinização. Durante as visitas, o estigma contata o polinizador no momento que pousam sobre os estames, ou seja, a fase de recepção precede a de doação de pólen, garantindo polinizações cruzadas. Ocasionalmente, as abelhas coletam pólen em visitas repetidas (duas ou mais visitas sucessivas à mesma flor), podendo resultar em autopolinização.

Considerando que as espécies são autocompatíveis, pode-se admitir que, excetuando-se o caso supramencionado, polinizações em condições naturais são xenogâmicas e geitonogâmicas, cuja ocorrência depende do padrão de floração de cada espécie e do comportamento dos polinizadores.

5. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

5.1. FENOLOGIA

As espécies estudadas apresentam atividades fenológicas diferenciadas, registrando-se quatro padrões de floração: sazonal, episódica, longa e contínua. Em outras espécies de *Melastomataceae*, os padrões fenológicos também são diversos, no entanto, o tipo sazonal é o mais freqüente, (CHILTY, 1980; MORI & PIPOLY, 1984; MORELLATO, 1991).

A divergência no período de floração de espécies afins, mesmo com períodos de sobreposição, permite que elas coabitem a mesma área e compartilhem os mesmos polinizadores (BROWN & KODRIC-BROWN, 1979; BAWA, 1983; MACIOR, 1983; ARMBRUSTER & HERZIG, 1984). Esse fator deve favorecer a coexistência, no gradiente III, das quatro espécies de *Melastomataceae*, cujas populações podem ser contíguas e/ou mistas. Assim, a fenologia deve atuar como mecanismo de isolamento entre essas espécies, uma vez que elas utilizam os mesmos polinizadores e convergem em relação à morfologia floral e ao sistema de polinização.

Na restinga, a maioria das espécies estudadas floresce na estação com o mais alto índice pluviométrico, temperaturas elevadas e muita luminosidade às primeiras horas da manhã, o que está de acordo com OPLER *et al.* (1976 e 1980), que consideram os fatores climáticos como responsáveis, pelo início da atividade de floração de muitas espécies. No entanto, a fenologia da floração pode estar sob influência de muitos outros fatores: competição entre polinizadores (LEVIN & ANDERSON, 1970;

MOSQUIN, 1971; CAMPBELL, 1985), relações filogenéticas (KOCHMER & HANDEL, 1986) e densidade populacional (SCHMITT, 1983; LYONS & MULLY, 1992). Para LEVIN (1978 a), a floração deve ocorrer em época propícia para cada espécie, de forma que haja melhor aproveitamento da otimização do esforço reprodutivo, caracterizado pela utilização máxima de polinizadores e dispersores de sementes e pela perda mínima de frutos e de sementes por herbivoria. Desta maneira, as causas que provocam variação nas atividades de floração são pouco conhecidas, muitas vezes controversas e devem constituir áreas ricas de investigação (PRIMACK, 1985).

Na restinga, o surgimento do maior número de indivíduos e de espécies de abelhas visitantes das *Melastomataceae* estudadas ocorreu, igualmente, na estação chuvosa. Assim, a adequabilidade de polinizadores de uma região pode ter influências de fatores bióticos e abióticos (JANZEN, 1967; BAWA, 1983). As condições climáticas da restinga, durante toda estação chuvosa, favorecem a atividade de coleta às primeiras horas da manhã e estas características são de importância ecológica para espécies que apresentam síndrome de polinização vibrátil (THORP & ESTES, 1975). Notadamente na época quente-chuvosa, a produção de flores de cada espécie é alta e a estação é considerada pico da floração de quase todas as *Melastomataceae* estudadas.

T. reichardtiana, *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *M. taxifolia*, bem como muitas outras espécies da restinga de Maricá (Wilma T. Ormond, obs. pessoal), florescem mais de uma vez ao ano, caracterizando a floração múltipla (GENTRY, 1974) ou episódica (BULLOCK *et al.*, 1983). Floração episódica parece ser

de ocorrência comum em plantas tropicais, uma vez que foi registrada em 64% dos arbustos e arvoretas e 20% das árvores da floresta úmida tropical (OPLER *et al.*, 1980).

M. taxifolia se diferencia das demais espécies por florescer várias vezes, registrando-se a ocorrência de até sete episódios num ano. Nesta espécie, em relação à floração episódica, destacaram-se três pontos considerados de importância ecológica para sua polinização: 1- produção de flores em massa; 2- curto período de floração de cada evento; 3- sincronia da floração na maioria dos episódios. A interação destes fatores resulta em alta densidade floral, significando que centenas de milhares de flores devem ser polinizadas num curto período de tempo, o que caracteriza a floração em massa (AUGSPURGER, 1980; ORMOND *et al.*, 1991). Esse padrão de floração leva frequentemente à polinização oportunista, onde numerosos visitantes florais forrageiam nas plantas na população (BAWA *et al.*, 1985). Não obstante, as relações entre *M. taxifolia* e seus visitantes não apresentaram qualquer indício de oportunismo, pelo contrário, esta espécie foi a menos visitada. Em *M. taxifolia*, houve o maior sucesso reprodutivo nas polinizações manuais do que no controle, e a ausência de pólen em estigmas de flores em pós-antese indicaram que a escassez de polinizadores foi, por conseguinte, fator limitante na produção de frutos.

A ocorrência sistemática dessa baixa frequência de visitas poderia comprometer o sucesso reprodutivo, caso a espécie apresentasse um só período de floração. Pode-se entender a existência de vários episódios anuais como resposta da pressão seletiva a situações de imprevisibilidade de polinizações.

Entretanto, no que concerne às várias florações episódicas de *M. taxifolia*, duas questões são levantadas: 1- a alta taxa de alocação de recursos em cada episódio; 2- a carência de visitantes numa floração em massa, quando abelhas estão ativas na área. Pode-se considerar a floração episódica desta espécie como estratégia de "bet-hedging" (GENTRY, 1974; BAWA & WEBB, 1984; ANTONOVICS *et al.*, 1988), em que são assegurados pequenos sucessos reprodutivos em cada episódio. Com efeito, supõe-se que a produção baixa de frutos num dado episódio, devido à ação de polinizadores e fluxo de pólen interespecífico - interferência reprodutiva - (veja ARMBRUSTER & HERZIG, 1984), possa ser compensada nos demais episódios. O somatório de todos os frutos formados nos sete eventos fenológicos resulta na produção de um número imensurável de sementes, ao longo do ano. Em particular, *M. taxifolia* apresenta um dos maiores índices de germinação entre todas as plantas da restinga (ORMOND *et al.*, 1991). Dispersão episódica de sementes pode ser também uma das vantagens desta floração, uma vez que a seleção natural pode atuar sobre o tempo de frutificação, favorecendo a época de germinação e estabelecimento de plântulas (LEVIN & KERSTER, 1974; BULLOCK *et al.*, 1983).

A fenologia das espécies de *Tibouchina*, ao ser comparada nas duas estações, mostrou que, nos períodos de superposição da floração, podem ocorrer polinizações interespecíficas e possíveis hibridações. A simpatria ocorre no gradiente III em que coabitam *T. reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* e no gradiente II, em uma pequena população de *T. reichardtiana* e *T. trichopoda* var.

tibouchinoides. Na estação quente-chuvosa, as polinizações heteroespecíficas que ocorrem no gradiente III são atenuadas pela atividade fenológica que, temporariamente, isola as duas espécies, pois florescem em seqüência, mas com períodos de superposição, que deve ser o resultado de forças seletivas para aumentar a atração floral entre espécies simpátricas (BAWA, 1983; RICHARDS, 1986). Esta seqüência de floração pode estabelecer uma relação mutualística, pois a floração contígua é fundamental para sobrevivência e reprodução de polinizadores (WASER & REAL, 1979). Nesse contexto, ressalta-se o papel das espécies de *Tibouchina*, que, com suas florações em massa, aumentam consideravelmente o recurso nutritivo - pólen, tornando-o disponível para a comunidade de abelhas, por um período de cinco meses. Enquanto *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* fornecem pólen para as abelhas que coletam exclusivamente no gradiente III, *T. reichardtiana* supre as abelhas que coletam pólen em praticamente todos os ambientes da restinga, por ter maior amplitude ecológica e grande produção de flores nas várias populações monoespecíficas. Em suma, a floração sazonal de *T. reichardtiana* se reveste de máxima importância, porque, por um lado, assegura polinizações intraespecíficas, garantindo a integridade da espécie, por outro, permite que o pólen fique disponível para a apifauna local que desenvolveu comportamento especializado de coleta de pólen das anteras poricidas. Particularmente, as atividades fenológicas de *T. reichardtiana* beneficiam as espécies de *Xylocopa*, seus principais polinizadores.

Na estação fria-seca, há acentuada diminuição na produção de flores, salvo nos episódios de *M. taxifolia*, registrando-se ainda, redução nas comunidades de abelhas. Nesse período, as espécies de *Tibouchina* estão isoladas espacialmente, uma vez que no gradiente III, apenas a população de *T. trichopoda* var. *trichopoda* produz flores, enquanto que, nos demais ambientes, as floras são produzidas pelas populações monoespecíficas de *T. reichardtiana*. Esses fatos fenológicos diminuem a probabilidade de ocorrências de polinizações interespecíficas, que, de acordo com LEVIN (1978 a) constitui um caso de isolamento sazonal e pode ser resultado da seleção contra hibridação.

A interação dos diversos padrões de floração dessas espécies determina, na restinga, ao longo do ano, uma produção contínua de flores e conseqüentemente de pólen para abelhas. Assim, a diversidade dos padrões de floração numa comunidade pode ser atribuída, em parte, a influências dos animais (JANZEN, 1971; BAKER, 1973), uma vez que a maioria das plantas tropicais depende dos mesmos, no mínimo, numa fase do seu ciclo biológico (FRANKIE *et al.*, 1976). Como exemplo dessas interações, destacam-se as espécies com anteras poricidas, que são entomófilas obrigatórias e, ainda, apresentam sistema de polinização especializado (BUCHMANN, 1983). Essas espécies, durante seu processo seletivo, tiveram seus polinizadores restritos, praticamente, a um grupo de abelhas que coleta pólen, utilizando o método vibratório (LINSLEY, 1958; VOGEL, 1978), caracterizando, conseqüentemente, uma relação especializada entre plantas hospedeiras e polinizadores (WASER & REAL, 1979; BUCHMANN, 1983).

A manutenção contínua desta categoria de flores num ecossistema deve ser de interesse evolutivo a esse grupo de abelhas, pois o pólen constitui alimento indispensável para sua prole (BUCHMANN, 1983). Em particular na restinga, evidencia-se a importância da família *Melastomataceae* por compreender o maior número de espécies poricidas e por assegurar a continuidade na oferta de pólen, embora com períodos alternados de alta e baixa produção deste alimento. As demais espécies poricidas também contribuem para o aumento desse recurso no decorrer do ano (LIMA *et al.*, 1989). Os períodos de floração das espécies poricidas, ao longo do ano, mostram interdependência entre as mesmas, pois cada espécie constitui um elo temporal na cadeia alimentar das abelhas. De acordo com a diversidade de cada ecossistema, há diferentes organizações no modelo de cadeia alimentar em nível de polinização (GILBERT, 1980).

Na restinga, a maioria das espécies melitófilas tem flores com os seguintes recursos florais: néctar, pólen, óleo e resina, que garantem a sobrevivência da comunidade de abelhas e da prole das mesmas no ecossistema. Somente o conhecimento da fenologia da floração das espécies, com diferentes recompensas, pode revelar a natureza organizacional desses elos na cadeia alimentar das abelhas (GILBERT, 1980).

Neste estudo, verificou-se que a floração dessas espécies de *Melastomataceae* garantiu a manutenção de recursos nutritivos para a prole de 18 espécies de abelhas, que por sua vez atuam na polinização de pelo menos 70% das plantas melitófilas da restinga (LIMA *et al.*, 1989; ORMOND *et al.*, 1993).

5.2. BIOLOGIA FLORAL

As espécies estudadas apresentam flores estruturalmente similares: cálice gamossépalo, corola dialipétala, androceu atrativo com anteras grandes e liberando pólen através de um poro, ovário multiovulado, estilete resistente e estigma com dois tipos de papilas. A maioria destas características foi registrada para outras espécies de *Melastomataceae* (LAROCA, 1970; BUCHMANN & BUCHMANN, 1981; RENNER, 1984, 1989, 1990).

As espécies estudadas possuem grão de pólen liso, pequeno e seco - características encontradas na maioria das plantas poricidas (LINSLEY & CAZIER, 1963; BUCHMANN, 1983; RENNER, 1990). O pólen é produzido em abundância, sendo a única recompensa floral oferecida aos visitantes. Durante toda a antese, o pólen não é exposto, permanecendo disponível somente às abelhas que vibram as flores. A liberação do pólen ocorre em forma de nuvem, fenômeno bem descrito por BUCHMANN *et al.*, 1977; BUCHMANN & HURLEY, 1978.

O androceu dessas espécies compreende dois grupos de estames, os quais se diferenciam apenas pelo tamanho, o que, teoricamente, seria adequado à deposição do pólen em diferentes locais do polinizador. Excetuando-se *Tibouchina trichopoda* var. *trichopoda* cujos grãos de pólen são depositados ocasionalmente sobre a região dorso-abdominal dos polinizadores, nas demais espécies, são depositados na área ventral. Assim, o tamanho diferenciado dos estames não representa nenhum mecanismo de separação de pólen nos polinizadores, da mesma forma, como em muitas outras espécies poricidas (DULBERGER, 1981; VOGEL, 1978;

BUCHMANN, 1983). Vale assinalar que, em todas as espécies estudadas, o pólen é fértil, não se registrando diferenças funcionais das anteras, como citado por VOGEL (1978) para algumas espécies de *Melastomataceae*.

As anteras das espécies estudadas apresentam diminutos poros apicais, por onde o pólen, por período prolongado, é liberado gradativamente, ocasionando sucessivas visitas à mesma flor. Neste caso, a restrição da remoção de pólen por cada polinizador maximiza a dispersão do pólen, intensificando a fase de recepção dos mesmos pelo estigma, favorecendo a multipaternidade (LLOYD & YATES, 1982). Particularmente nos casos de espécies multiovuladas, como as aqui estudadas, o padrão de visitas favorece a quantidade de pólen no estigma e garante maiores índices de fertilização.

Portanto, as diversas adaptações morfológicas e funcionais do androceu das espécies com anteras poricidas favorecem a polinização do tipo vibrátil (THORP & ESTES, 1975; BUCHMANN *et al.*, 1977; BUCHMANN & HURLEY, 1978; BUCHMANN, 1983). Na maioria das espécies com esse tipo de polinização, as anteras são resistentes, vistosas, muito coloridas e, de um modo geral, consideradas grandes (VOGEL, 1978). As anteras das *Melastomataceae* estudadas, mesmo estando vazias, mantêm-se ainda túrgidas e atrativas, aparentando ocorrência e abundância de pólen, o que também foi registrado para outras espécies com anteras poricidas por VOGEL (1978). Tal fato evidencia o papel desempenhado pelas anteras no sistema de atração das flores e constitui importante estratégia, porque, nessa categoria de plantas, os visitantes coletam pólen sem nenhuma inspeção

visual, diferindo, assim, da forma de coleta de flores com as anteras rimosas (BUCHMANN & CANE, 1989).

O androceu dessas espécies é muito colorido, destacando-se principalmente pela variação e tonalidade das cores, e intensidades luminosas das anteras. Assim, em *Tibouchina reichardtiana* e em *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* são de cor roxa; em *Rhynchanthera dichotoma* e *Marcetia taxifolia*, amarelas; em *Pterolepsis glomerata*, amarelas e lilases; e em *T. trichopoda* var. *trichopoda*, de várias cores. Essas cores correspondem a diferentes faixas de comprimento de onda no espectro luminoso percebido pelas abelhas (KEVAN, 1978; KEVAN & BAKER, 1983). Considerando o papel das anteras no sistema de polinização vibrátil e a similaridade da morfologia floral dessas espécies, admite-se que a diversidade de cores das anteras atue como fator de seleção, produzindo para cada espécie um padrão distinto de atração e, mesmo no caso de espécies afins, como em *Tibouchina* spp., registram-se áreas específicas de contraste de cor em luz visível. Essas áreas relacionam-se diretamente com a orientação à curta distância dos polinizadores e são quase sempre formadas pelas anteras ou parte das mesmas. Os estames são responsáveis pela emissão de odor, detectando-se, nas espécies estudadas, fragrância fraca e adocicada, excetuando-se *P. glomerata*, cujo odor é cítrico. Odor adocicado é emitido, com frequência, por outras espécies poricidas (BUCHMANN *et al.*, 1977; PINHEIRO *et al.*, 1988; RENNER, 1989), que, em muitos casos, é atribuído ao pólen (BUCHMANN *et al.*, 1977; DOBSON, 1987, 1988).

Os apêndices nos conectivos dos estames, nos quais os visitantes apóiam suas mandíbulas durante as visitas, são

atrativos e eliminam odor forte em *P. glomerata*, e, em *T. reichardtiana*, são bem desenvolvidos, brancos, brilhosos, podendo, inclusive, ser considerados estruturas que mimetizam abundância de pólen. VOGEL (1978) e RENNER (1989) evidenciam algumas estruturas com essas características para outras espécies com flores-pólen.

Nas *Melastomataceae* estudadas, o androceu relaciona-se com o sistema de atração, caracteriza a fase de antese através da disposição dos estames e é responsável pela manutenção e forma de liberação do recurso floral.

O padrão de movimentação dos estames durante o período de abertura e de toda atividade da flor, constitui fato importante da biologia floral das espécies estudadas. O deslocamento do estilete, passando de central e ereto à posição deflexa, é fundamental para que os polinizadores possam ter acesso a todos os estames, de modo que a parte feminina é protegida do impacto dos visitantes de grande porte. Com efeito, flores em antese são caracterizadas por uma disposição típica do androceu e do estilete que estabelece uma relação anteras/estigma adequada à polinização.

A similaridade do sistema de polinização destas espécies, particularmente no que concerne à interação flor/polinizador, decorre de alguns aspectos morfológicos e funcionais do androceu, como: 1. estruturação e resistência dos estames, os quais servem de pouso para os visitantes; 2. arranjo espacial do androceu e posição adequada das anteras, permitindo pouso eficiente do polinizador; 3. anteras longas, flexíveis, em forma de foice, com certa versatilidade, propiciando um mecanismo do

tipo "catapulta" (veja DULBERGER, 1981).

Nessas espécies de *Melastomataceae*, a abertura dos poros das anteras ocorre nos botões em pré-antese, sendo um fenômeno aparentemente dissociado da perda de líquido das tecas, e não considerado como a deiscência das anteras, que é um processo de dessecação (FAHN, 1974; SCHMID, 1976; EDWARDS & JORDAN, 1992). A perda d'água das anteras é um mecanismo pouco conhecido, mas considerações físicas sobre deiscência indicam que a desidratação decorre de um gradiente líquido estabelecido entre várias partes das anteras, filamentos e receptáculo floral, além da perda de água para o ar atmosférico (HESLOP-HARRISON, 1979 a,b; SCHMID, 1976; SCHMID & ALPERT, 1977). Segundo BUCHMANN (1983), há carência de informações sobre o processo de deiscência das anteras poricidas, assinalando a importância da realização de trabalhos experimentais e de estudos sobre anatomia ecológica das anteras. Nas *Melastomataceae* estudadas, a perda d'água pelas tecas é imprescindível, não só para deixar o pólen seco e pronto para ser liberado, como também provocar intumescimento do conectivo, causando interferência na morfologia das anteras. Investigações sobre a morfologia interna das anteras e sobre a interação conectivo/teca, mostrando o potencial hídrico nas fases de pré-antese, antese e pós-antese, devem esclarecer tanto o mecanismo da perda d'água, quanto o estado "ótimo" de secura das tecas, para que o pólen dessas *Melastomataceae* seja liberado.

Nas espécies estudadas, o estigma é fortemente friccionado pelos polinizadores, isso porque as fases de deposição e recepção de pólen ocorrem, caracteristicamente, sob impacto dos

movimentos vibratórios realizados pelas abelhas. As estruturas estigmáticas dessas espécies apresentam papilas externas engrossadas, adaptadas à polinização vibrátil, registradas também para outras espécies com anteras poricidas: *Cassia didymobotrya* L e *C. auriculata* (DULBERGER, 1981), *Chamaecrista ramosa* (Vog.) Irwin e Barn. var. *ramosa* (PINHEIRO *et al.*, 1988), todas com esse tipo de polinização.

Sob o ponto de vista morfológico, os estigmas das espécies estudadas são pequenos e resistentes, mas flexíveis, compreendendo uma parte externa, com função de captação de pólen, e outra interna, formada por papilas delgadas e imersas na secreção mucilaginosa, diretamente relacionada com a germinação e o crescimento de tubos polínicos. Aspectos fisiológicos dessas funções são mostrados, detalhadamente, nos trabalhos de WATANABE (1955, 1961) e de HESLOP-HARRISON (1987).

A síndrome de polinização vibrátil desenvolveu-se independentemente em muitos grupos não relacionados taxonomicamente e, no curso evolutivo, componentes florais de cada espécie foram sofrendo adaptações morfológicas e fisiológicas, ocasionando melhor desempenho de suas funções (VOGEL, 1978; BUCHMANN, 1983). As numerosas pesquisas desenvolvidas sobre tal síndrome abordam, de forma sistemática, os aspectos funcionais e morfológicos do androceu, atrativos florais, características do pólen e comportamento forrageiro dos polinizadores (MEEHAM, 1886; WILLE, 1963; SALINAS & SANCHEZ, 1977; BUCHMANN, *l.c.*; RENNER, 1986/1987, 1989). Nestes estudos, as investigações sobre os estigmas são extremamente limitadas e na grande maioria há apenas informações relativas ao tamanho das

áreas estigmáticas.

Mecanismos de captação de pólen pelos estigmas das espécies poricidas devem ser criteriosamente examinados, ressaltando os fatores que interagem e garantem a apreensão e a fixação desses grãos de pólen, considerando-se que são pequenos, lisos e secos, isto é, totalmente desprovidos dos meios de fixação que são comumente citados para a maioria das plantas com os demais tipos de polinização biótica: exina esculturada e presença de "pollenkitt" (CHESSE, 1981; DOBSON, 1989).

Embora pouco estudados, os efeitos das interações eletrostáticas resultantes de cargas elétricas foram citadas como facilitadoras da transferência de pólen entre anteras e abelhas (CORBET *et al.*, 1982; BUCHMANN, 1983; ERICKSON & BUCHMANN, 1983).

Qualquer que seja o fator que atue no processo de fixação de pólen, quer seja de natureza físico-química, quer eletrostática, ou outros, é fundamental que os grãos de pólen adiram às áreas estigmáticas, de modo que, em visitas subseqüentes, mesmo sob impacto de fricção, não haja perda dos grãos. A substância mucilaginosa secretada pelos estigmas e as paredes engrossadas das papilas devem desempenhar função importante na aderência dos grãos de pólen. Além do mais, o exsudato estigmático das espécies estudadas deve ter também ação protetora, no que se concorda com BAKER *et al.*, (1977), pois os estigmas ficam completamente expostos durante toda a antese e muitas vezes submetidos a temperaturas elevadas, secura do ar, excessiva radiação solar, chuvas, etc.. Não obstante, há sucesso na maioria das polinizações, mesmo em tais condições

desfavoráveis, o que evidencia a ação protetora da substância mucilagínosa que envolve o conjunto pólen/estigma, facultando a continuidade do processo fisiológico. Fatos como a ocorrência das polinizações às primeiras horas da manhã e a rapidez do processo de germinação de pólen (emissão e crescimento dos tubos polínicos) podem ser considerados estratégias que favorecem o sucesso reprodutivo dessas espécies. A interação desses fatores faz com que os tubos polínicos alcancem a área estigmática interna e os tecidos de transmissão em horários de baixa intensidade de radiação solar. Esse fato é importante, pois protege os núcleos espermáticos da ação dos raios solares, principalmente porque esses grãos de pólen são quase desprovidos de "pollenkitt", substância considerada como protetora da ação dos raios U.V. (DOBSON, 1989).

Assim, as interações pólen/estigmas mostram diferentes graus de adaptações estruturais e funcionais na captação e germinação de pólen, garantindo a eficiência da polinização (CHESLOP-HARRISON, 1975). Para este autor as adaptações podem funcionar como barreiras de cruzamento e devem ser importantes no controle de cruzamentos interespecíficos. Os estigmas das espécies estudadas, particularmente *Tibouchinas*, são tão similares em relação à morfologia e às características fisiológicas, que permite assinalar a ausência de qualquer mecanismo específico no processo de polinização.

Portanto, estigmas pequenos, resistentes e com estruturas auxiliares mecanicamente adequadas para reter o pólen e a presença de secreção mucilagínosa podem ser respostas a pressões seletivas para melhor apreensão e fixação dos grãos de pólen na

polinização vibrátil dessas espécies. Estigmas de flores polinizadas se destacam pela imensurável quantidade de pólen germinando. Sem dúvida, essa é uma condição indispensável já que todos apresentam ovários multiovulados. No estudo desenvolvido por CRUDEN (1977), o índice máximo de fecundação ocorre quando para cada óvulo é depositado um número de grãos de pólen variável de 2 a 6. Valores semelhantes a estes foram também registrados para *Cassia didymobotrya* e *C. auriculata* por DULBERGER (1981). De acordo com a estimativa de CRUDEN (1977), a polinização das espécies estudadas implica na aquisição de um alto número de grãos de pólen. Para se compreender o aspecto funcional da polinização, cita-se como exemplo *T. trichopoda* var. *trichopoda*, que com cerca de 2000 óvulos terá todos os óvulos fecundados, isto é, alcançará o maior êxito da sua fecundação, se o estigma fizer apreensão de um número de grãos de pólen compreendido entre 4000 a 12000. A captação de um número tão alto de grãos de pólen deve ocorrer somente num sistema que tenha assegurado a eficiência da polinização (LEVIN & BERUBE, 1972 ; SILANDER & PRIMACK, 1978; MOTTEN *et al.*, 1981). Nas *Melastomataceae* estudadas, tal eficiência baseia-se na interação de fatores morfológicos e funcionais como: 1. estigma estruturalmente adaptado à aderência e fixação de um número alto de grãos de pólen, por visita; 2. mecanismo gradativo de liberação de pólen ocasionando revisitações à mesma flor; 3. não-sinalização da ausência da recompensa floral, garantindo a continuidade das visitas por todo o período de antese. Este último fato evidencia a existência de um ritmo de atividade de antese, garantindo que flores funcionalmente atrativas, mesmo

sem recompensa floral, sejam visitadas. VOGEL (1978) aborda essa questão e denomina o período de "engano". Desta forma, o período de atividade floral corresponde ao de atividade das abelhas, o qual encerra-se por volta das 12 h e este é o horário de mais altas temperaturas na restinga. De acordo com BUCHMANN (1983) e RENNER (1989), essas temperaturas são desfavoráveis à atividade das abelhas que coletam pólen por processo vibratório.

Flores em pós-antese das espécies estudadas apresentam diferenças tão acentuadas entre si, que permitem a separação em três grupos, assim constituídos : 1- *Tibouchina reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* e *P. glomerata* - onde a abscisão das pétalas ocorre concomitante ao término da antese, encerrando-se, assim, toda atividade envolvida no processo de polinização. A perda das pétalas acarreta uma mudança drástica na atração à longa distância, com forte interferência no padrão visual da planta e até mesmo na área de ocorrência. 2- *M. taxifolia* e *T. trichopoda* var. *trichopoda* - em que, no decorrer da pós-antese, observam-se mudanças de coloração das estruturas que compõem as áreas de contraste de cor. Estas são áreas críticas na orientação dos visitantes e, ao se tornarem avermelhadas, são imperceptíveis às abelhas, uma vez que essa cor não é visualizada por elas (KEVAN & BAKER, 1983; FAEGRI & PIJL, 1971). O processo ecológico envolvido com as mudanças florais relacionadas com a orientação dos polinizadores é mostrado por GORI (1983). *M. taxifolia* e *T. trichopoda* var. *trichopoda* mantêm, na mesma planta, flores em antese e pós-antese, sendo que em *M. taxifolia* cada flor em pós-antese permanece até cinco dias na planta. Embora essas mudanças

florais sejam percebidas a curta distância, talvez não o sejam a distâncias maiores. Dessa forma, a permanência das pétalas poderá manter o "display", funcionando como um mecanismo de atração visual a longas distâncias. 3- *Rhynchanthera dichotoma* - nessa espécie a pós-antese compreende reorganização floral, com as pétalas envolvendo os estames e tornando as flores inacessíveis aos visitantes. Informações sobre mudanças florais na pós-antese semelhantes às registradas nas espécies estudadas constam nos trabalhos de GOTTSBERGER (1971); JONES & BUCHMANN (1974); EISIKOWITCH & LAZAR (1987); PELLMYR (1988).

5.3. VISITANTES FLORAIS

5.3.1. Atividades de coleta e sazonalidade dos visitantes

O comportamento de coleta das 18 espécies de abelhas visitantes das *Melastomataceae* estudadas indica sua efetividade como vetores de pólen em níveis intra e interespecíficos. Essas abelhas manipulam eficientemente anteras poricidas, movimentam-se entre as plantas e, de um modo geral, contatam as áreas estigmáticas. As abelhas, embora pertencentes a grupos taxonômicos diversos, mostram convergência em relação ao processo de coleta de pólen, cujo acesso é fortemente limitado por pequenos poros das anteras. Essas espécies de abelhas fazem parte do grupo de visitantes, que vibram, ao contrair os músculos indiretos de voo, quando em contato com os estames e

essa vibração faz expulsar, com impulso energético, os grãos de pólen das anteras (MICHENER, 1962; WILLE, 1963; LINSLEY & CAZIER, 1963; THORP & ESTES, 1975; BUCHMANN *et al.*, 1977; BUCHMANN & HURLEY, 1978; BUCHMANN, 1983).

As espécies de abelhas registradas neste estudo, compreendem um grupo importante da apifauna local, conforme levantamento dos principais visitantes florais das espécies vegetais da restinga de Maricá (LIMA *et al.*, 1989; ORMOND *et al.*, 1993) e no presente trabalho. No entanto, a inexistência de inventários da apifauna desse ecossistema impossibilita-nos o uso de parâmetros, relacionados com a diversidade e densidade da comunidade de abelhas. Mesmo MICHENER (1979), no seu levantamento e distribuição de abelhas nos diversos continentes, não faz referência à região da costa brasileira, quando assinala as áreas de ocorrência dessas abelhas.

Das abelhas que coletam pólen das espécies estudadas, 61% são solitárias. Destas, 55% são os principais polinizadores das *Melastomataceae*. As abelhas polinizadoras com maiores índices de frequência (*Xylocopa ordinaria*, *X. frontalis*, *X. macrops*, *Centris flavifrons*, *C. obsoleta* e *Epicharis semiflava*) são todas solitárias e também são polinizadoras de outras espécies de *Melastomataceae*, em diversas regiões do Brasil (LAROCA, 1970; RENNER, 1984, 1986/1987).

X. ordinaria é o principal polinizador das espécies de *Melastomataceae*, não só por sua alta frequência em todos os gradientes, mas ainda por estar presente nos diversos períodos de floração de cada espécie. Segundo MACIOR (1983), quando uma espécie de abelha é muito frequente num ambiente, ela deve

visitar um maior número de espécies vegetais.

A redução drástica do número de espécies e de indivíduos de abelhas visitantes das *Melastomataceae* na estação fria-seca faz de *X. ordinaria* um dos principais responsáveis pela polinização de *T. reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *R. dichotoma*. Neste período, num só turno de coleta de pólen, os polinizadores visitam muitas plantas de cada espécie e, conseqüentemente, aumenta a taxa de cruzamentos xenogâmicos, o que sem dúvida influencia a estrutura genética das populações de espécies vegetais (LEVIN, 1978 b; LEVIN, 1979; LEVIN & KERSTER, 1974).

As espécies de *Xylocopa* visitam as plantas, tanto nos períodos de alta como nos de baixa produção de flores de *Melastomataceae*, não sendo, portanto, dependentes de densidade floral. Nesse aspecto, as espécies de *Xylocopa* diferem de outros polinizadores principais, como, por exemplo, *Centris flavifrons*, *C. obsoleta*, *C. seabrai* e *Epicharis dejeanii* e *E. semiflava*, que ocorrem, exclusivamente, nos períodos de abundância de flores. Portanto, as atividades de coleta das espécies de *Xylocopa* são relevantes para a biologia da reprodução das *Melastomataceae*, uma vez que garantem, nos diversos ambientes da restinga, a produção de frutos por toda a floração.

Na restinga, as abelhas solitárias constituem o grupo com maior diversidade de espécies e são os principais polinizadores, não só das *Melastomataceae*, mas também de quase todas as espécies com flores poricidas, das flores de óleo e de muitas espécies nectaríferas desse ambiente (Maria Celia B. Pinheiro,

obs. pessoal). Essa categoria de abelhas ocorre com muita frequência nas regiões tropicais quentes e secas (LINSLEY, 1958). É preciso que se investiguem os fatores evolutivos e ecológicos responsáveis pela manutenção dessa comunidade de abelhas na restinga, para melhor compreender a sua relação com os grupos de plantas acima assinalados, sobretudo as espécies poricidas. Segundo DOBSON (1987, 1988), as relações entre abelhas solitárias e flores-pólen resultam de pressões seletivas, e a seleção das diversas fontes de pólen, por estas abelhas, foi importante processo de evolução.

Das abelhas sociais visitantes das *Melastomataceae* estudadas (39% ao todo), 75% são polinizadoras ocasionais, com participação inexpressiva nas polinizações de todas as espécies. Somente *Euglossa cordata* é polinizadora principal, pois visita *Pterolepsis glomerata* durante toda a sua floração.

As abelhas poliléticas, que coletam pólen de várias fontes, (LINSLEY, 1958; FAEGRI & PIJL, 1971) são os mais importantes polinizadores das espécies estudadas e também da maioria das plantas poricidas (THORP & ESTES, 1975; EICKWORT & GINSBERG, 1980; BUCHMANN, 1983; RENNER, 1989). Dentre as abelhas poliléticas *Xylocopa ordinaria* se sobressai por ser visitante de 75% das plantas poricidas da restinga (Maria Celia B. Pinheiro, obs. pessoal). Segundo HAYDAK (1970), a utilização de várias fontes de pólen por estas abelhas é vantajosa, porque garante diferentes valores nutritivos para a prole. Pólen é um suprimento protéico para o desenvolvimento larvar (BUCHMANN, 1986) e importante para a prole das abelhas solitárias (HEINRICH, 1975). *Epicharis semiflava* e *Centris obsoleta* são

sazonais e mostram padrão de coleta diferente das demais abelhas nos seguintes aspectos: 1- são ativas por um período aproximado de dois meses; 2- coletam pólen quase que exclusivamente das populações de *Tibouchina*, particularmente da var. *tibouchinoides*. Essas abelhas transportam apenas grãos de pólen das espécies de *Tibouchina*, ou seja grãos de pólen "puros" que, de acordo com GRANT (1950), é o transporte de grãos de pólen de uma só fonte de flores poliníferas, o que é indicativo de comportamento oligolético (veja CRUDEN, 1972; EICKWORT & GINSBERG, 1980). No entanto, a falta de informações básicas sobre o hábito alimentar de abelhas em grande parte de sua vida torna difícil a conceituação de abelhas poliléticas e oligoléticas (THORP, 1979). Não obstante, abelhas sazonais geralmente apresentam hábito alimentar muito restrito (LINSLEY, 1958).

A comprovação de que a maioria das abelhas visitantes das *Melastomataceae* transporta grãos de pólen de várias espécies poricidas - transporte de pólen "misto" (GRANT, 1950) - somada a observações sobre atividade de coleta das abelhas leva-nos a concordar com as afirmações de ARMBRUSTER & HERZIG (1984) e de HEINRICH (1975, 1979), de que abelhas poliléticas podem apresentar diferentes modos de coleta : inconstância, constância facultativa e estratégia de "major" e "minor", respectivamente abelhas coletando em espécies com grandes densidades florais, às primeiras horas da manhã, e em espécies com pequenas densidades florais, em horários mais tardios (HEINRICH, 1976 b).

As atividades de coleta de pólen das abelhas nos vários gradientes mostraram as dificuldades de conceituar constância

floral de uma dada espécie de abelha. Além do mais, constância floral, como citada, para a maioria das espécies de abelhas (GRANT, 1950; LINSLEY, 1958) é assunto controverso (WADDINGTON, 1983) e deve relacionar-se com aspectos ecológicos e fisiológicos desses insetos e de seus ambientes (HEINRICH, 1976 a, b, 1979; THORP, 1979). Todo esse aspecto pode ser observado no comportamento de *X. ordinaria*, que, no gradiente I, limitava suas coletas a flores de *T. reichardtiana*, mesmo em presença de flores de outras espécies poricidas; no gradiente II, durante um voo, visitava indistintamente *T. reichardtiana* e *Chamaecrista ramosa*; no gradiente III, a ocorrência de quatro espécies de *Melastomataceae* florescendo simultaneamente dificulta uma avaliação sobre a constância floral das abelhas, principalmente em se tratando das espécies de *Tibouchina*. Mesmo assim, neste gradiente, considerou-se que as abelhas, inclusive *X. ordinaria*, regularmente priorizavam suas coletas, visitando, às primeiras horas da manhã, as espécies com as maiores densidades florais e, em horários mais avançados, visitavam as espécies com as menores densidades florais, conforme comportamento descrito por HEINRICH (1976 b, 1979).

A composição das populações dos visitantes das *Melastomataceae* estudadas mostrou grande variação nos diversos gradientes, principalmente entre as estações quente-chuvosa e fria-seca, com registros de variações também nas diversas populações monoespecíficas de *T. reichardtiana*. Assim, essas variações, registradas em escala espacial e temporal, foram semelhantes às obtidas por HERRERA (1988). O autor chama atenção para os riscos de generalizações das relações planta /

polinizador, quando observações são feitas apenas em um único local.

O maior número de espécies de abelhas visitantes das *Melastomataceae* foi registrado, na estação quente-chuvosa, no gradiente III e o menor, nos gradientes I, II e IV, durante a estação fria-seca. No verão, 12 espécies de abelhas polinizadoras estão presentes no gradiente III, visitando principalmente as espécies de *Tibouchina*, enquanto que na estação fria, neste mesmo gradiente, o número de espécies de abelhas polinizadoras varia de um a três. Considerando que cada abelha tem sua própria atividade de coleta, os polinizadores exercem, de forma diferenciada, influências sobre o fluxo de pólen em níveis intra e inter-planta (LEVIN, 1978 b; 1979; SCHMITT, 1983), e conseqüentemente, sobre o sistema de reprodução da espécie vegetal. Portanto, os polinizadores diferem, entre si, em relação à eficiência da polinização, na freqüência da taxa de polinizações cruzadas (HERRERA, 1988) e na distância em que o pólen é dispersado (LEVIN, 1978 b; LEVIN & KERSTER, 1974). As interferências de diferentes polinizadores sobre a eficiência da polinização de cada espécie vegetal é assunto pouco explorado (WASER & PRICE, 1983), mas SCHMITT (1983) e SCHEMSKE & HORVITZ (1984) mostram as conseqüências dos diferentes tipos de polinizações, que podem afetar o número e a constituição genética das sementes de uma espécie.

5.3.2. Horário de visitas

As abelhas visitantes das espécies estudadas iniciam suas

visitas predominantemente antes do nascer do sol, fato registrado para a maioria dos visitantes das espécies porcidas (LINSLEY & CAZIER, 1963; THORP & ESTES, 1975; BUCHMANN, 1983). Na restinga, por todo o verão, *Xylocopa ordinaria*, no gradiente I, visitando *Tibouchina reichardtiana*, e *Euglossa cordata*, no gradiente IV, visitando *Pterolepis glomerata*, são as primeiras abelhas a coletarem pólen, iniciando suas atividades por volta das 4h 50min. No gradiente III, *Centris flavifrons*, *C. obsoleta*, *Epicharis djeanii*, *E. semiflava*, *Xylocopa macrops* e *X. frontalis* iniciam suas atividades de coleta de pólen em torno de 5h30min. Dada a eficácia dos polinizadores, comprovada pelo sucesso reprodutivo da maioria das espécies estudadas, destacam-se as primeiras visitas como importantes no processo de fertilização dessas espécies, pelo menos em termos quantitativos. A luminosidade, às primeiras horas da manhã, é geralmente o mais importante prognóstico do horário de início das visitas. Constitui fato comprovado que as condições climáticas interferem nas atividades de coleta de visitantes florais (LINSLEY & CAZIER, 1963; ARROYO *et al.*, 1982, 1985) e também na deiscência das anteras e na forma de liberação do pólen (SABLON, 1985; FAHN, 1974; PINHEIRO *et al.*, 1988; PINHEIRO *et al.*, 1991). Em dias de céu claro, com muita luminosidade, a coleta de pólen às primeiras horas da manhã torna-se tão propícia, que, por volta das 6h, 100% das flores foram visitadas e, entre 7h e 8h, as anteras encontram-se quase vazias. Nesse horário, já há tubos polínicos desenvolvidos crescendo ao longo do tecido de transmissão. Particularmente no verão, quando as flores ficam em antese nos períodos do dia com temperatura acima

de 40°C, as atividades de coleta se iniciam muito cedo. Isso impede que os grãos de pólen expostos nas áreas estigmáticas tenham seus conteúdos citoplasmáticos submetidos a radiações luminosas excessivas, evitando qualquer dano aos núcleos espermáticos (DOBSON, 1989). Portanto, esse padrão de coleta de pólen, e a conseqüente ocorrência dos altos índices de polinização nas espécies estudadas antes do nascer do sol, pode ser considerado, também, uma estratégia de proteção ao pólen.

Na restinga, em decorrência das diferenças climáticas nas duas estações, há variação no horário de visitas ao longo do ano, em torno de três a quatro horas. Mas, nas *Melastomataceae* estudadas, independente da variação assinalada, as abelhas iniciam suas coletas de pólen com temperatura oscilando entre 18°C e 20°C. Este fato pode ser favorável tanto para as abelhas, pela sua capacidade de termorregulação (HEINRICH, 1972, 1975) como para o sucesso reprodutivo das plantas, uma vez que a temperatura exerce efeito sobre o crescimento dos tubos polínicos (veja VASIL, 1987; TOWNSEND, 1971).

5.3.3. Atividades dos visitantes na polinização-recepção de pólen e deposição no estigma

As abelhas de grande porte, coletando pólen por processo de vibração, são polinizadoras em potencial de qualquer uma das espécies estudadas. A eficiência da coleta de pólen de espécies poricidas, compreendendo vibração de flores especializadas, foi investigada por BUCHMANN & HURLEY (1978); BUCHMANN (1983); BUCHMANN & CANE (1989).

Quando as abelhas coletam pólen das flores das *Melastomataceae*, pousam sobre o androceu, e a eficácia das visitas depende da forma do pouso das abelhas. Se pousa sobre todos os estames, a coleta de pólen dá-se pela totalidade das anteras, sendo assegurada, com êxito, a fase de recepção de pólen. O estilete permanece sob o visitante e, como consequência da curvatura do estilete, o estigma contata o polinizador, recebendo grande quantidade de pólen. Essas visitas são extremamente vantajosas, porque há maximização da coleta de pólen e, ao mesmo tempo, garante a eficiência da polinização. Segundo JANZEN (1977) e THOMSON & PLOWRIGHT (1980), forças seletivas operam, de forma especial, garantindo que os polinizadores se posicionem de modo preciso sobre as flores, aumentando a eficiência na polinização. Se a abelha pousa em alguns estames, os demais, juntamente com o estilete, são deslocados para cima e permanecem afastados da abelha durante toda a visita. Nesse caso, não há recepção de pólen pelo estigma. Essas visitas são consideradas desvantajosas, porque, por um lado, reduzem a coleta de pólen e, por outro, não favorecem a polinização. Com efeito, a forma precisa de pouso das abelhas polinizadoras das espécies de *Melastomataceae*, mesmo pertencentes a diferentes grupos filogenéticos, mostra que as flores dessas espécies estão sob pressão seletiva para proteger seus recursos florais, garantindo que a coleta de pólen que também resulta em polinização seja a mais produtiva para seus polinizadores, o que está de acordo com o princípio do "mais efetivo polinizador" (STEBBINS, 1970).

As abelhas de pequeno e médio porte, ao visitarem flores de

espécies de *Tibouchina*, pousam apenas sobre alguns estames e enquadram-se no conceito de pilhadores (*sensu* INOUE, 1980). Essas abelhas, visitando *M. taxifolia*, *P. glomerata* e *R. dichotoma*, pousam sobre todos os estames e são polinizadoras. *P. graminea*, por ser muito pequena, não contata o estigma regularmente, sendo principalmente pilhadora. A relação entre adequabilidade de recompensa floral e tamanho de visitantes aqui registrada para as espécies de *Melastomataceae* foi também mostrada em espécies de *Dalechampia* (ARMBRUSTER & HERZIG, 1984; ARMBRUSTER & STEINER, 1992).

5.4. SISTEMA DE REPRODUÇÃO

5.4.1. Polinizações intra-específicas e interespecíficas experimentais

Nas espécies estudadas, a produção de frutos dos diversos experimentos de polinizações manuais foi similar à obtida nas polinizações em condições naturais, excetuando em *Marcetia taxifolia*. Nesta espécie, o fator limitante da produção de frutos de polinizações em condições naturais parece estar relacionado com a ausência de visitas ou com a baixa apreensão de grãos de pólen pelo estigma, o que a diferencia das demais espécies.

O número de frutos obtidos nos experimentos de autopolinização e polinização cruzada nas espécies estudadas foi semelhante, indicando que tais espécies são autocompatíveis. Em

espécies autocompatíveis, de um modo geral, os índices de autofertilização e fertilização cruzada são variáveis e influenciados pelos padrões fenológicos das plantas, atividades dos polinizadores (FRYXELL, 1957; MOTTEN & ANTONOVICS, 1992) e que caracterizam um sistema de cruzamento misto (RICHARDS, 1986).

Segundo SOLBRIG (1970), nas espécies autocompatíveis, de um modo geral, o percentual de polinizações cruzadas é muito baixo, variando no decorrer de todo o período de floração, de planta para planta e de população para população.

Segundo RENNER (1986/1987;1989;1990), GROSS (1993) e GOLDENBERG (1994), a família *Melastomataceae* caracteriza-se pela grande diversidade no seu sistema de reprodução, ocorrendo espécies autocompatíveis e auto-incompatíveis, e, ainda, casos de agamospermia e hibridações entre espécies simpátricas. Isto indica que diferentes mecanismos evolutivos operam nesta família. Para BOHS (1991), esses mecanismos podem ser esclarecidos mediante estudos sobre o sistema de reprodução e possíveis ocorrências de hibridações.

As polinizações manuais interespecíficas entre *Tibouchina reichardtiana*, *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* resultaram em frutos com percentuais variáveis, ocorrendo os menores índices nos cruzamentos entre *Tibouchina reichardtiana* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* e os maiores, entre *T. trichopoda* var. *trichopoda* e *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*. A obtenção de plântulas na F1, a partir de sementes resultantes de hibridações, indica ausência de barreiras pré-zigóticas entre as espécies de *Tibouchina*.

As *Melastomataceae* estudadas se destacaram pelo sucesso reprodutivo, avaliado pelo alto índice de formação de frutos resultantes de polinizações em condições naturais e experimentais. A eficiência da polinização foi comprovada pela análise dos estigmas, pela formação de frutos a partir de uma só visita e pela taxa de 26% de frutos formados por uma planta visitada apenas uma vez. Durante a antese, as flores eram visitadas várias vezes, o que aumentou potencialmente o número de grãos de pólen, resultando uma múltipla paternidade. Neste caso, os estigmas apresentam sobrecarga de grãos de pólen, o que favorece a competição entre os microgametófitos intensificando os mecanismos de seleção sexual e influenciando a qualidade esporofítica (JANZEN, 1977; STEPHENSON & BERTIN, 1983; SPIRA *et al.*, 1992). Mas, sobretudo, frutos das espécies simpátricas das *Tibouchina*, estigmas podem receber grãos de pólen : auto, cruzado, intra e interespecífico, formando sementes geneticamente distintas, isto é, resultantes de autofertilização, fertilização cruzada e hibridação, cujas progênes terão vários biotipos. Segundo WASER & PRICE (1983) a heterogeneidade do pólen recebido pelas flores e o sucesso reprodutivo entre duas plantas, no que concerne à fertilização e à viabilidade da progênie, podem estar relacionados com a similaridade genética entre os parentais (LEVIN, 1978 a, b) que, ainda, podem ser influenciados pela organização estrutural das plantas, densidade floral, tamanho da população e número de sementes (LEWIS, 1979; SOLBRIG, 1970). Estes fatores, associados ao comportamento de coleta de grãos de pólen dos polinizadores e padrões fenológicos da floração, interferem nas

polinizações e, conseqüentemente, nos índices de fertilização, os quais influenciam a estrutura genética das populações (LEVIN & KERSTER, 1971, 1974; LOVELESS & HAMRICH, 1984).

Nas espécies estudadas, admite-se que o maior número de sementes formadas seja resultante de autofertilização, pelo fato de as espécies serem autocompatíveis, as polinizações serem eficientes e os polinizadores efetuarem visitas demoradas a uma planta. Em visitas intraplantas, preferencialmente, há ocorrência de autofertilização e o efeito de fluxo de pólen é insignificante (LEVIN, 1978 b; LEVIN & KERSTER 1974). O potencial para autofertilização associa-se ao movimento de pólen que é restrito nas populações (EHRlich & RAVEN, 1969) e, certamente, deve interferir nos processos evolutivos das espécies (HANDEL, 1978). O sistema de cruzamento das espécies estudadas, com taxas semelhantes de autofertilização e fertilização cruzada, deve influenciar a estrutura genética das populações, o que só pode ser avaliado mediante investigações sobre a dispersão das sementes, variabilidade das progênies, densidade e tamanho das populações e diversidade genética entre e dentre populações (RICHARDS, 1986; LEVIN, 1978 a,b; SOLBRIG, 1979). Mas pode-se considerar que o sistema alternativo apresentado pelas espécies estudadas é vantajoso, pois com as autofertilizações produz-se progênies com maior adaptabilidade, e com as fertilizações cruzadas produz-se progênies variáveis com maior flexibilidade e menor adaptabilidade, podendo ocupar diferentes ambientes (veja SOLBRIG, 1970; 1976; 1979; RICHARDS, 1986).

5.4.2. Polinizações em condições naturais - efetividade dos polinizadores

As relações das abelhas, com cada uma das espécies estudadas, resultaram em alguns padrões de movimentação - visitas intraplantas demoradas e visitas extensivas interplantas - que são de importância básica para o fluxo de pólen e, conseqüentemente, para o sistema de cruzamento de cada espécie. A influência do comportamento de coleta dos polinizadores sobre a estrutura genética das populações das plantas tem sido amplamente abordada por LEVIN (1978 b; 1979), SCHMITT (1983); RICHARDS (1986).

Durante a floração sazonal de *Tibouchina reichardtiana* e *T. trichopoda* var. *trichopoda*, as abelhas, por um determinado período, são constantes a uma planta com alta densidade floral, coletando em até 80% de suas flores por visita, em seguida se dirigem para outra planta dessa espécie mais próxima. Neste caso, a área de coleta é restrita, o fluxo de pólen é predominantemente intraplanta, com alta probabilidade de ocorrência de geitonogamia e percentual baixo de xenogamia. Deve-se, ainda, destacar a eficiência dos polinizadores dessas *Tibouchina*, onde frutos são formados a partir de uma só visita floral. A xenogamia possivelmente ocorre nas primeiras flores visitadas em cada planta. LEVIN & BERUBE (1972) e RICHARDS (1986) citaram que a quase totalidade dos grãos de pólen recebidos numa flor é depositada nas primeiras flores visitadas, geralmente não passando da quinta flor. AUGSPURGER (1980), estudando a fenologia e reprodução de uma espécie com floração

em massa, estimou em 10% o percentual de polinizações cruzadas por turno de visita. Portanto, o sistema de cruzamento de uma dada espécie pode ser influenciado pelas atividades dos polinizadores e pelas densidades florais (HANDEL, 1983), o que deve ocorrer com *T. reichardtiana*, que nos mais variados ambientes da restinga, apresenta populações que se diferenciam pela densidade e pelas atividades fenológicas ao longo do ano e por serem visitadas por diversas espécies de abelhas. Segundo SCHMITT (1983) e HERRERA (1988), cada população de planta interage de forma diferenciada com o "pool" de polinizadores, produzindo diferentes fluxos de pólen. Por conseqüência, conhecer a extensão do fluxo de pólen entre e dentre populações de *T. reichardtiana* constitui tarefa complexa, mas é de importância fundamental para estudos relacionados com a estrutura de reprodução e também para a compreensão da variabilidade fenotípica registrada nesta espécie.

Durante o período de floração longa de *T. reichardtiana* e *T. trichopoda* var. *trichopoda*, quando há baixa produção de flores e floração assincrônica, as abelhas visitam as poucas flores de cada planta, realizando intenso movimento entre as plantas. Com esse padrão de visitas, o fluxo de pólen ocorre sobretudo interplanta, aumentando a xenogamia. Nessa ocasião, o número de plantas visitadas por vôo é maior, implicando numa rota de coleta mais extensa, o que caracteriza um comportamento similar ao do tipo "trapline" (JANZEN, 1971). Por conseguinte, a dispersão de pólen é aumentada, uma vez que é transportado para um maior número de indivíduos cruzantes em potencial, o que vai resultar num aumento de área de vizinhança genética de cada

espécie (CAMPBELL, 1985). Portanto, em populações com baixa densidade floral, ocorre maior dispersão de pólen e menor incidência de autofertilização (LEVIN & KERSTER, 1974). Restrições no fluxo de pólen entre populações interferem na sua estrutura genética (HANDEL, 1983; LEVIN & KERSTER, 1974).

A organização estrutural de *Tibouchina trichopoda* var. *tibouchinoides*, formando aglomerados de plantas com alta densidade local, favorece os vôos regulares e em seqüência das abelhas, visitando plantas contíguas. Nesse tipo de organização, as abelhas visitam poucas flores por planta, e seus vôos às plantas mais próximas são curtos. Esse padrão de visita limita o fluxo de grãos de pólen, que praticamente permanece restrito aos aglomerados dessas plantas. Por toda a floração, cada planta produz um número constante e relativamente baixo de flores com maior probabilidade de ocorrência de xenogamia. Nessas polinizações, entretanto, o pólen advém de plantas vizinhas próximas, com o risco de o fluxo genético limitar-se a esses aglomerados, o que poderia resultar em endogamia, já foi registrado para outras famílias por LEVIN & KERSTER (1974); BEATTIE & CULVER (1979); HANDEL (1983). Populações com essas características podem sofrer diferenciações na sua estrutura genética, a menos que a dispersão por sementes alcance longas distâncias (SCHMITT, 1980). Dispersão de sementes é de importância básica para a geração parental (LEVIN, 1978 a; HANDEL, 1983) e, quando restrita, produz a agregação de progênies afins e endogamia, o que pode ocasionar subdivisão genética intrapopulacional (LOVELESS & HAMRICK, 1984). Assim, nos aglomerados das plantas de *T. trichopoda* var.

tibouchinoides, há probabilidade de os indivíduos mais próximos serem geneticamente afins, caso a dispersão seja a curta distância.

A ocorrência de alto percentual de grãos de pólen inviáveis em algumas plantas e a uniformidade fenotípica na totalidade das plantas da população estudada diferenciam *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* das demais espécies. Variações na variabilidade de grãos de pólen de algumas espécies agamospérmicas de *Melastomataceae* foram também registradas por GOLDENBERG (1994). Essas questões são deixadas em aberto para análises posteriores. Apenas um conhecimento das relações de afinidades genéticas entre as plantas dos aglomerados pode esclarecer sobre a estrutura populacional dessa variedade.

O padrão de movimentação das abelhas visitantes de *Marcetia taxifolia* é caracterizado pelo freqüente deslocamento entre as plantas. Nessa espécie, o grau de constância de cada abelha a uma planta com alta densidade floral é pequeno e o percentual de flores visitadas pode ser inferior a 0,5% por planta.

Espécies autocompatíveis com floração em massa apresentam alto índice de geitonogamia e, portanto, redução de fluxo gênico (AUGSPURGER, 1980).

Em *M. taxifolia*, o fluxo de pólen é predominantemente interplanta, apesar da sua floração em massa. Num só turno de coleta de pólen, uma abelha pode visitar muitas plantas, até 60, mas poucas flores por planta são visitadas. Neste caso, há maior ocorrência de xenogamia. O modo de visita dessas abelhas deve estar relacionado com alguns aspectos ecológicos das populações. Os seguintes fatores : aglomerados monoespecíficos

com alta densidade local, ausência de espaços desnudos e uniformidade na altura da maioria das plantas podem interferir no comportamento de coleta das abelhas. Nos episódios sincrônicos de floração, a população de *M. taxifolia* ocupando área de grande extensão e altura similar, forma verdadeiros tapetes de flores, favorecendo vôos contínuos das abelhas, o que está de acordo com as observações de RICHARDS (1986), que assinala que abelhas em atividade de coleta voam a uma altura constante.

Em *R. dichotoma*, a produção de flores por planta é baixa e as abelhas num só vôo movimentam-se entre as diversas plantas da população. Nesta espécie, entretanto, as abelhas visitam, de um modo geral, todas as flores de uma planta, voando sempre para as plantas vizinhas mais próximas. Este comportamento dos polinizadores durante toda floração determina, na população, uma situação de equilíbrio entre o percentual de geitonogamia e xenogamia.

P. glomerata, com reprodução vegetativa, forma clones cujas extensões e limites são desconhecidos e, por esta razão, não se pode avaliar a movimentação dos polinizadores, se entre ou dentre os clones. Mas na estação quente-chuvosa, como a produção diária de flores é alta, as abelhas visitam flores muito próximas. Neste caso, o fluxo de pólen intraclonal é alto, com maior probabilidade de geitonogamia. Na estação fria-seca, o número de flores produzidas por dia é baixo e as abelhas visitam flores distantes. O fluxo de pólen interclonal é intenso com probabilidade de xenogamia.

As observações efetuadas permitiram-nos avaliar a influência dos padrões de movimentação das abelhas, no sistema

de cruzamento das *Melastomataceae* estudadas. Assim, pode-se detectar que, na estação quente-chuvosa, as espécies produzem muitas flores, a maioria das visitas é intraplanta e há maior probabilidade de ocorrência de geitonogamia; no período frio-seco, com baixa produção de flores, as abelhas movem-se de planta a planta efetuando mais xenogamia.

5.4.3. Mecanismos de isolamento entre as espécies de *Melastomataceae* estudadas

Tibouchina reichardtiana, *T. trichopoda* var. *trichopoda*, *T. trichopoda* var. *tibouchinoides*, *Marcetia taxifolia* e *Rhynchanthera dichotoma* ocorrem no gradiente III, em populações contíguas, circunstância considerada por LEVIN (1978 a) como ausência de isolamento ecológico. Excetuando *T. reichardtiana*, as demais espécies são, praticamente, restritas a áreas alagadiças temporariamente. Além do mais, essas espécies apresentam a mesma síndrome de polinização, oferecem o mesmo recurso floral aos seus visitantes e ainda compartilham os mesmos polinizadores. A coexistência destas espécies e a similaridade dos diversos aspectos da ecologia da polinização referidos levaram-nos a investigar os possíveis mecanismos de isolamento entre as espécies, ou seja, os possíveis recursos que evitavam ou atenuavam as interferências reprodutivas (veja ARMBRUSTER & HERZIG, 1984), ou mesmo aqueles mecanismos que no curso da evolução operaram, garantindo a integridade genética de cada espécie (LEVIN, 1978 a).

Os possíveis mecanismos de isolamento para as espécies em

questão são :

1 - Fenologia da floração - Os diversos padrões da floração registrados para essas espécies resultam, muitas vezes, numa separação parcial dos seus períodos de floração. Por esta ocasião, a polinização de cada espécie é favorecida, porque o fluxo de pólen intraespecífico é aumentado. Particularmente para as *Tibouchina*, que, apesar de alguns períodos de sobreposição da floração, apresentam estratégias fenológicas que ocasionam separação dos picos. Assim, durante os períodos de maiores produções de flores de cada espécie, as abelhas são mais constantes, havendo maior garantia de polinização intraespecífica. Fatos semelhantes foram registrados para o gênero *Arrabidaea*, com várias espécies florescendo ao longo do ano e com picos de floração bem espaçados (GENTRY, 1974). Para SCHMITT (1983), possíveis efeitos de fluxos de grãos de pólen interespecíficos podem ser atenuados no decorrer das trocas sazonais, quando ocorrem mudanças na composição e densidade floral de cada espécie. Sem dúvida, a fenologia constitui fator importante de isolamento entre as espécies de *Melastomataceae* estudadas, mas sobretudo entre as *Tibouchina*.

2 - Densidade floral - Entre duas ou mais espécies coexistentes, florescendo simultaneamente, diferenças quantitativas na produção de flores fazem com que, nas primeiras horas da manhã, as abelhas colem preferencialmente nas populações da espécie com maior densidade floral e, em horários mais avançados, visitem espécies com menor densidade floral. Este padrão de visitas muito freqüente nas populações simpátricas de *Tibouchina* foi investigado com detalhe por HEINRICH (1979), assinalando que

polinizadores que apresentam esse comportamento podem reduzir o fluxo de pólen interespecífico, garantindo qualidade e quantidade de pólen para plantas da mesma espécie (CAMPBELL, 1985).

Tal fato é especialmente importante para as espécies de *Tibouchina* que são simpátricas.

3 - Morfologia floral - Apesar da similaridade da morfologia floral das espécies estudadas, elas se diferenciam, principalmente, em relação ao tamanho e à disposição dos estames e estilete. Nas flores das *Tibouchina*, os estames são maiores e grãos de pólen são depositados na região abdominal-ventral de seus polinizadores, ocorrendo, assim, uma mistura de pólen interespecífico. Em *Marcetia taxifolia* e *Rhynchanthera dichotoma*, os estames são menores e os grãos de pólen são depositados na região torácica ventral dos polinizadores, havendo novamente, mistura de pólen interespecífico. Segundo MACIOR (1983), a deposição do pólen em áreas distintas no corpo dos polinizadores constitui, também, fator de isolamento entre espécies, principalmente simpátricas ou coexistentes. Nas *Tibouchina* a mistura dos grãos de pólen na mesma região do corpo dos polinizadores indica que outros mecanismos devem atuar fortemente na separação destas espécies.

4 - Horário de antese - Nas espécies com flores poricidas, a antese inicia-se predominantemente antes ou ao nascer do sol, característica da síndrome de polinização vibrátil (THORP & ESTES, 1975; BUCHMANN et al., 1977). No entanto, cada espécie estudada tem horário específico para iniciar suas atividades florais. Assim, nas *Tibouchina*, embora a abertura floral ocorra

antes do nascer do sol, a polinização destas espécies inicia-se com diferença de até 30 minutos. *T. reichardtiana* é a primeira a apresentar flores em antese, seguida, respectivamente, por *T. trichopoda* var. *tibouchinoides* e *T. trichopoda* var. *trichopoda*. A variação no horário de antese e a intensa polinização às primeiras horas da manhã são pequenos mecanismos de isolamento entre as *Tibouchina* porque aumenta, temporariamente, as polinizações intraespecíficas e reduz o fluxo de pólen interespecífico. Em *R. dichotoma*, a antese inicia-se em horários mais avançados, entre 7h30min e 8h30min. As flores de *M. taxifolia* têm atividades assíncronas, iniciando a antese em diferentes horas do dia e, assim, se diferenciam não só das demais *Melastomataceae* como da maioria das espécies poricidas (THORP & ESTES, 1975; BUCHMANN *et al.*, 1977; BUCHMANN, 1983). Esta mesma situação foi registrada para *Ouratea cuspidata* (St. Hil.) Engler, espécie poricida da restinga com flores em antese em diferentes horários do dia (COSTA *et al.*, 1993). OPLER *et al.* (1975) também registra a periodicidade em horários de antese para algumas espécies de *Cordia*, na Costa Rica.

As diferenças assinaladas nos horários de antese tornam-se mais acentuadas nos episódios de floração da estação fria-seca, período que, na restinga, não é favorável para coleta de pólen às primeiras horas da manhã. Assim, estas pequenas diferenças registradas nas atividades florais das *Melastomataceae* torna possível que a mesma comunidade de abelhas polinize essas espécies, assegurando temporariamente o transporte de pólen intraespecífico. LEVIN (1978 a) enfatiza que separações de recursos nutritivos na escala temporal constituem mecanismo de

isolamento das espécies que partilham polinizadores, podendo favorecer a polinização de duas ou mais espécies que florescem simultaneamente na mesma área. Tal fato reduz as competições por polinizadores e favorece o sucesso reprodutivo da espécie vegetal. As relações de competições por polinizadores e entre polinizadores foram estudadas por MOSQUIN (1971); HEINRICH (1975, 1976 b, 1981); ARMBRUSTER & HERZIG (1984), em outros grupos vegetais.

Os mecanismos de isolamento apresentados não impedem o fluxo de grãos de pólen interespecífico, mas devem contribuir bastante para sua redução, com um correspondente aumento no fluxo de grãos de pólen intraespecífico. Esses mecanismos devem ser complementares, operando em diferentes níveis da pré-polinização.

Embora tenha sido possível obter frutos com sementes viáveis nas hibridações experimentais, só foi acompanhado o desenvolvimento na F1 até o estágio de plântula. Por isso não pudemos determinar se há ocorrência de outros mecanismos pós-zigóticos de isolamento.

6. RESUMO

A fenologia, a biologia floral e a reprodução de *Tibouchina reichardtiana* Cogn., *T. trichopoda* (DC.) Baill. var. *trichopoda*, *T. trichopoda* (DC.) Baill. var. *tibouchinoides* (DC.) Cogn., *Marcetia taxifolia* (St.Hil.) DC., *Rhynchanthera dichotoma* (Desr.) DC. e *Pterolepis glomerata* (Rottb.) Miq. (Melastomataceae) foram estudadas na restinga de Maricá, Estado do Rio de Janeiro, no período de 1990 a 1993. Quatro padrões fenológicos de floração foram detectados: sazonal, longo, episódico e contínuo. O padrão de cada espécie foi caracterizado pelo grau de sincronia entre a floração das plantas da população, pela densidade floral e pela extensão do período de floração. O pico de floração da maioria das espécies ocorreu na estação chuvosa.

Nestas *Melastomataceae*, o androceu é muito atrativo e a liberação do pólen ocorre por pequenos poros terminais. O estigma é pequeno, resistente e compreende uma parte externa com função de aderência do pólen e outra interna formada por papilas delgadas, diretamente relacionada com a germinação e crescimento do tubo polínico.

Nessas espécies, a polinização é do tipo vibrátil. As suas flores foram visitadas por 18 espécies de abelhas que são predominantemente poliléticas. As vibrações das abelhas são necessárias não só para liberação do pólen, como também para sua aderência no estigma. O pólen de todas as anteras é usado na polinização e na nutrição da prole das abelhas visitantes.

Segundo a taxa de visitação das abelhas nos diversos

gradientes estudados, foi verificada a ocorrência do maior número de visitantes no gradiente III, durante a estação quente-chuvosa.

Xylocopa ordinaria foi considerado o polinizador mais importante da maioria das espécies estudadas.

A disponibilidade do pólen para os visitantes das cinco espécies estudadas, nas diversas formações vegetais da restinga e ao longo do ano, representa uma fonte de alimento previsível para a prole da comunidade de abelhas.

Todas as espécies estudadas são autocompatíveis e se destacam pela eficácia da polinização e pelo alto sucesso reprodutivo. Apresentam sistema de reprodução misto, admitindo-se predomínio de autofertilização. A taxa de autofertilização e fertilização cruzada de cada espécie é determinada pelo comportamento forrageiro dos polinizadores e pela produção diária de flores. Nos períodos de floração em massa, quando as visitas intraplantas são demoradas, deve haver maior incidência de geitonogamia. Nos períodos de baixa produção de flores diária, os polinizadores visitam um maior número de plantas num só turno de coleta de pólen, ocasionando mais xenogamia.

As espécies de *Tibouchina*, que ocorrem no gradiente III, são simpátricas, apresentam morfologia floral similar e compartilham os mesmos polinizadores. O pólen dessas espécies é depositado na mesma região do corpo do polinizador.

A obtenção de plântulas na F1 resultantes de sementes de cruzamento interespecífico evidencia a ausência de barreiras

pré-zigóticas entre as espécies de *Tibouchina*. O fluxo de pólen intraespecífico é resultante da constância floral e da estratégia forrageira dos polinizadores.

7. ABSTRACT

The phenology, floral biology and reproduction of *Tibouchina reichardtiana* Cogn., *T. trichopoda* (DC.) Baill. var. *trichopoda*, *T. trichopoda* (DC.) Baill. var. *tibouchinoides* (DC.) Cogn., *Marcetia taxifolia* (St.Hil.) DC., *Rhynchanthera dichotoma* (Desr.) DC. and *Pterolepis glomerata* (Rottb.) Miq. (*Melastomataceae*) were studied in the restinga of Marica, Rio de Janeiro, from 1990 to 1993. Four floral phenological patterns were detected: seasonal, long, episodic and continuous. Each pattern was characterised by the amount of synchronous blooming, the duration of each blooming, and floral density. The majority of species studied had its blooming peak within the rainy season.

These *Melastomataceae* release their pollen through terminal pores, and their androecium seems to be very attractive to bees. Their stigma is small, hard, with an external portion (for the adherence of pollen) and an internal, papillate part (directly related to the germination and development of pollen tube).

Flowers were visited by 18 species of predominantly polylectic bees. Pollen liberation occurs by bee vibration, which is also necessary for its adherence to the stigma. Bee visitation rate increased in gradient III during the rainy season. *Xylocopa ordinaria* seems to be the principal pollinator for the majority of plants studied. Pollen availability for visitors represents a continuous source of food for bee's

communities in the restinga.

All species studied are self-compatible with considerable pollination efficiency, and high reproductive success; they use mixed reproduction systems, predominantly self-fertilization. The rate between self-fertilization and cross-fertilization of each species is determined by pollinator feeding behavior, and by flower daily production. During "mass" blooming periods, when intraplant visits are longer, the frequency of geitonogamy increases. In lower flower production periods, pollinators visit a higher number of plants in a given collecting round, raising the frequency of xenogamy.

Sympatric species of *Tibouchina* show similar floral morphology, and share the same pollinators, which gather pollen in correlated body regions.

F1 Seedlings originated by interspecific crossbreeding prove the absence of pre-zygotic barriers within *Tibouchina* species. Floral constancy and pollinator's feeding strategy warrant the intraspecific pollen flow.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, M.P., 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. *Stain Technology* 55 (1) : 13-18.
- ANTONOVICS, J., ELLSTRAND, N.C., & BRANDON, R., 1988. Genetic variation and environment variation : expectations and experiments. In : L.D. Gottlieb & S. Jain (eds.). *Plants Evolutionary Biology*. Chapman and Hall Ltd., London, p. 275-303.
- ARAUJO, D.S.D. de & HENRIQUES, R.P.B., 1984. Análise florística das restingas do Estado do Rio de Janeiro. In: L.D. de Lacerda, D.S.D. de Araujo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.). *Restingas: Origem, Estrutura, Processos*. CEUFF, Niterói, p. 159-193.
- ARMBRUSTER, W.S. & HERZIG, A.L., 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panamá. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 1-6.
- ARMBRUSTER, W.S. & STEINER, K., 1992. Pollination ecology of four *Dalechampia* species (Euphorbiaceae) in northern Natal South Africa. *Amer. J. Bot.* 79 (3) : 306-313.
- ARROYO, M.T.K., ARMESTO, J.J. & PRIMACK, R.B., 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of

Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Pl. Syst. Evol.* 149 : 187-203.

ARROYO, M.T.K., PRIMACK, R. & ARMESTO, J., 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69 (1) : 82-97.

AUGSPURGER, C.K., 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34 (3) : 475-488.

BAKER, H.G., 1973. Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forest. In: E.J. Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (eds.). *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p. 145-160.

BAKER, H.G., BAKER, I. & OPLER, P.A., 1977. Stigmatic exudates and pollination. In: N.B.M. Brantjes & H.F. Linskens (eds.). *Pollination and Dispersal*. University of Nijmegen, Netherlands, p. 47-60.

BAWA, K.S., 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York,

p. 394-410.

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. *Amer. J. Bot.* 72 (3) : 346-356.

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. *Amer. J. Bot.* 71 (5) : 736-751.

BEATTIE, A. J. & CULVER, D. C. , 1979. Neighborhood size in *Viola*. *Evolution* 33 (4) :1226-1229.

BOHS, L. , 1991. Crossing studies in *Cyphomandra* (Solanaceae) and their systematic and evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 78 (12) : 1683-1693.

BORGES, H. B. N. , 1990. *Biologia Reprodutiva de Quatro Espécies de Melastomataceae*. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, 102 p. , il.

BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A. , 1979. Convergence, competition and mimicry in a temperate community of hummingbird - pollinated flowers. *Ecology* 60 (5) : 1022-1035.

- BUCHMANN, S.L., 1983. Buzz pollination in Angiosperms. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 294-309.
- BUCHMANN, S.L., 1986. Vibratile pollination in *Solanum* and *Lycopersicon*: A look at pollen chemistry. In: D'Arcy W.G. (ed.). *Solanaceae Systematic and Biology*. Columbia University Press, p. 237-252.
- BUCHMANN, S.L. & BUCHMANN, M.D., 1981. Anthecology of *Mouriri myrtilloides* (Melastomataceae : Memecyleae), an oil flower in Panamá. *Reproductive Botany, Supplement to Biotropica* 13 (2) : 7-24.
- BUCHMANN, S.L. & CANE, J.H., 1989. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. *Oecologia* 81 : 289-294.
- BUCHMANN, S.L. & HURLEY, J.P., 1978. A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. *J. Theor. Biol.* 72 : 639-657.
- BUCHMANN, S.L., JONES, C.E. & COLIN, L.J., 1977. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *S. xanti* (Solanaceae) in southern California. *Wasmann J. Biol.* 35 (1) : 1-25.
- BULLOCK, S.H., BEACH, J.H. & BAWA, K.S., 1983. Episodic

- flowering and sexual dimorfism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rica rain forest. *Ecology* 64 (4) : 851-861.
- CAMPBELL, D.R., 1985. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. *Evolution* 39 (2) : 418-431.
- CARMO, M.A.M., & LACERDA, L.D., 1984. Liminologia de um brejo de dunas em Maricá - RJ. In: L.D. de Lacerda, D.S.D. de Araujo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.). *Restingas: Origem, Estrutura, Processos*. CEUFF, Niterói, p. 453-458.
- CORBET, S.A., BEAMENT, J. & EISIKOWITCH, D., 1982. Are eletrostatic forces involved in pollen transfer? *Plant, Cell and Environment* 5 :125-129.
- CORREIA, M.C.R., ORMOND, W.T., PINHEIRO, M.C.B. & LIMA, H.A., 1993. Estudo da biologia floral de *Clusia criuva* Camb. Um caso de mimetismo. *Bradea* 24 (6) : 209-219.
- COSTA, C.M.C. de S., ORMOND, W.T. & MOÇO, M.C. de C., 1993. Contribuição ao estudo da biologia da reprodução e floral de *Ouratea cuspidata* (St. Hil.) Engl. In: XLIV Congresso Nacional de Botânica. São Luís, Maranhão. *Resumos* 2, p. 294.
- CRUDEN, R.W., 1972. Pollination biology of *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae) with comments on the evolution of oligolectic bees. *Evolution* 26 : 373-389.

- CRUDEN, R.W., 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31 : 32-46.
- DAU, L., 1960. Microclimas das restingas do Sudeste do Brasil. I. Restinga interna de Cabo Frio. *Separata dos Arquivos do Museu Nacional*, 50 : 79-134.
- DOBSON, H.E.M., 1987. Role of flower and pollen aromas in host - plant recognition by solitary bees. *Oecologia* 72 : 618-623.
- DOBSON, H.E.M., 1988. Survey of pollen and pollenkitt lipids - chemical cues to flowers visitors? *Amer. J. Bot.* 75 (2) : 170-182.
- DOBSON, H.E.M., 1989. Pollenkitt in plant reproduction. In: J.H. Bock & Y.B. Linhart (eds.). *The Evolutionary Ecology of Plants*. Westview Press, London, p. 227-246.
- DULBERGER, R., 1981. The flower biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). *Amer. J. Bot.* 68 (10) : 1350-1360.
- EDWARDS, J. & JORDAN, J.R., 1992. Reversible anther opening in *Lilium philadelphicum* L. (Liliaceae): a possible means of enhancing male fitness. *Amer. J. Bot.* 79 (2) : 144-148.

- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H., 1969. Differentiation of populations - gene flow seems to be less important in speciation than the neo-Darwinians thought. *Science* 165 : 1228-1232.
- EICKWORT, G.C. & GINSBERG, H.S., 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Ann. Rev. Entomol.* 25 : 421-446.
- EISIKOWITCH, D. & LAZAR, Z., 1987. Flower change in *Oenothera drummondii* Hooker as a response to pollinators visits. *Bot. J. Linn. Soc.* 95 : 101-111.
- ERICKSON, E.H. & BUCHMANN, S.L., 1983. Electrostatics and pollination. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 173-184.
- ESTABROOK, G.F., WINSOR, J.A., STEPHENSON, A.G. & HOWE, H.F., 1982. When are two phenological patterns different? *Bot. Gaz.* 143 (3) : 374-378.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der, 1971. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford, XII + 291p., il.
- FAHN, A., 1974. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford, IX + 611p., il.

- FENSTER, C.B. & SORK, V.L., 1988. Effect of crossing distance and male parent on in vivo pollen tube growth in *Chamaecrista fasciculata*. *Amer. J. Bot.* 75 (12) : 1898-1903.
- FORBES, H.O., 1882. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. *Nature* 26 : 386.
- FRANKIE, G.W., 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In: L.E. Gilbert & P. H. Raven (eds.). *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin, Texas, p. 192-209.
- FRANKIE, G. W., OPLER P.A. & BAWA, K.S., 1976. Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64 : 1049-1057.
- FRYXELL, P.A., 1957. Mode of reproduction of higher plants. *Bot. Rev.* 33 (3) : 135-233.
- GENTRY, A.H., 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6 (1) : 64-68.
- GILBERT, L.E., 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: M.E. Sould & B.A. Wilcoy (eds.). *Conservation Biology. An Evolutionary - Ecology Perspective*. Massachusetts, p. 11-33.

- GOLDENBERG, R., 1994. *Estudos sobre a Biologia Reprodutiva de Espécies de Melastomataceae de Cerrado em Itirapina, SP.* Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, V + 80p., il.
- GORI, D.F., 1983. Post-pollination phenomena and adaptive floral changes. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 31-49.
- GOTTSBERGER, G., 1971. Colour change of petals in *Malva viscosa* flowers. *Acta Bot. Neerl.* 20 (4) : 381-388.
- GRANT, V., 1950. The flower constancy of bees. *Bot. Rev.* 16 : 379-398.
- GROSS, C.L., 1993. The breeding system and pollinators of *Melastome affine* (Melastomataceae); a pioneer shrub in tropical Australia. *Biotropica* 25 (4) : 468-474.
- HANDEL, S.N., 1978. Self-compatibility in *Carex plantaginea* and *C. platyphylla* (Cyperaceae). *Bul. of the Torrey Bot. Club* 105 (3) : 233-234.
- HANDEL, S.N., 1983. Pollination ecology, plant population structure and gene flow. In: L. Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, Florida, p. 163-211.

HAY, J.D.; HENRIQUES, R.P.B. & LIMA, D.M., 1981. Quantitative comparisons of dune and foredune vegetation in restinga ecosystems in the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 41 (3) : 655-662.

HAYDAK, M. H., 1970. Honey bee nutrition. *Ann. Rev. Ent.* 15 : 143-156.

HEINRICH, B., 1972. Temperature regulation in the bumblebee *Bombus vagans*: a field study. *Science* 175 : 185-187.

HEINRICH, B., 1975. Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6 : 139-170.

HEINRICH, B., 1976 a. Flowering phenologies: bog woodland and disturbed habitats. *Ecology* 57 : 890-899.

HEINRICH, B., 1976 b. The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Monogr.* 46 : 105-128.

HEINRICH, B., 1979. "Majoring" and "Minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology* 60 (2) : 245-255.

HEINRICH, B., 1981. The energetics of pollination. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68 : 370-378.

- HEITHAUS, E.R., 1974. The role of plant-pollinator interaction in determining community structure. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 : 675-691.
- HENRIQUES, R.P.B., ARAUJO, D.S.D. de & HAY, J.D., 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebús, RJ.. *Revta Brasil. Bot.* 9 : 173-189.
- HENRIQUES, R.P.B., MEIRELLES, M.L. & HAY, J.D., 1984. Ordenação e distribuição de espécies das comunidades vegetais na praia da restinga da Barra de Maricá, RJ. *Revta. Brasil. Bot.* 7 : 27-36.
- HERRERA, C.M., 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35 : 95-125.
- HESLOP-HARRISON, J., 1975. The physiology of the pollen grain surface. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 190 : 275-299.
- HESLOP-HARRISON, J., 1979 a. An interpretation of hydrodynamics of pollen. *Amer. J. Bot.* 66 (6) : 737-743.
- HESLOP-HARRISON, J., 1979 b. Pollen walls as adaptive systems. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66 : 813-829.
- HESLOP-HARRISON, J., 1987. Pollen germination and pollen - tube

- growth. In: K.L. Giles & J. Prakash (eds.). *Pollen: Cytology and Development*. Academic Press, Orlando, Florida, International Review of Cytology, vol. 107, p. 1-70.
- HESSE, M., 1981. Pollenkitt and viscin threads: their role in cementing pollen grains. *Grana* 20 : 145-152.
- HILTY, S.L., 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12 (4) : 292-306.
- INOUE, D.W., 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61 (5) : 1251-1253.
- JANZEN, D.H., 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21 : 620-637.
- JANZEN, D.H., 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171 : 203-205.
- JANZEN, D.H., 1977. A note on optimal mate selection by plants. *Am. Nat.* 111 : 365-371.
- JOHANSEN, D.A., 1940. *Plant Microtechnique*. Mc. Graw-Hill Book Company, New York, XI + 523p., il.

- JONES, C.E. & BUCHMANN, S.L., 1974. Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. *Anim. Behav.* 22 : 481-485.
- KEVAN, P.G., 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: A.J. Richards (ed.). *The Pollination of Flowers by Insects*. Academic Press, London, p. 51-82.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G., 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* 28 : 407-453.
- KOCHMER, J.P. & HANDEL, S.N., 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* 56 (4) : 303-325.
- LAROCA, S., 1970. Contribuição para o conhecimento das relações entre abelhas e flores: Coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceae. *Rev. Floresta* 2 : 69-74.
- LEITE, C. de O., 1990. *Biologia da Reprodução de Allagoptera arenaria (Gomes) O. Kuntze (Diplothemium maritimum Mart.) - Palmae*. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas- Botânica. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, XVI + 80p., il.
- LEVIN, D.A., 1978 a. The origin of isolating mechanisms in

flowering plants. In: M.K. Hecht, W.C. Steere & B. Wallace (eds.). *Evolutionary Biology*. vol. 11. Plenum Publishing, New York, p. 185-317.

LEVIN, D.A., 1978 b. Pollinator behaviour and the breeding structure of plant populations. In: A.J. Richards (ed.) *The Pollination of Flower by Insects*, Academic Press, London, p. 133-150.

LEVIN, D.A., 1979. Pollinator foraging behavior: genetic implications for plants. In: O.T. Solbrig, J. Jain, G.B. Johnson & P.H. Raven (eds.). *Topics in Plant Population Biology*. Columbia Univ. Press, New York., p. 131-156.

LEVIN, D.A. & ANDERSON, W.W., 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104 (939) : 455-467.

LEVIN, D.A. & BERUBE, D.E., 1972. *Phlox* and *Colias*: the efficiency of a pollination system. *Evolution* 26 : 242-250.

LEVIN, D.A. & KERSTER, H.W., 1971. Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. *Am. Nat.* 105 (944) : 345-354.

LEVIN, D.A. & KERSTER, H.W., 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7 : 139-220.

- LEWIS, D., 1979. *Sexual Incompatibility in Plants*. (The Institute of Biology's Studies in Biology 110). Edward Arnold., London 60p., il.
- LIMA, H. A. de, PINHEIRO, M. C. B., ORMOND, W. T., JESUS, S. R. S. de & BARBOSA, A. A., 1989. Recompensas florais das plantas da restinga de Maricá, RJ, Brasil. In: XL Congresso Nacional de Botânica, Cuiabá, Mato Grosso. *Resumos* 1, p.101.
- LINSLEY, E. G., 1958. The ecology of solitary bees. *Hilgardia* 27 (19) : 543-599.
- LINSLEY, E. G. & CAZIER, M. A., 1963. Further observations on bees which take pollen from plants of genus *Solanum*. *Pan Pacif. Ent.* 39 (1) : 75-82.
- LLOYD, D. G. & YATES, J. M. A., 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Walenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36 (5) : 903-913.
- LOVELESS, M. D. & HAMRICK, J. L., 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15 : 65-95.
- LYONS, E. E. & MULLY, T. W., 1992. Density effects on flowering phenology and mating potential in *Nicotiana glauca*. *Oecologia*

91 : 93-100.

MACIOR, L.M., 1983. The pollination dynamics of sympatric species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 70 (6) : 844-857.

MEEHAM, T., 1886. On the fertilization of *Cassia marilandica*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 38 : 314-318.

MICHENER, C.D., 1962. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Rev. Biol. Trop.* 10 (2) : 167-175.

MICHENER, C.D., 1979. Biogeography of the bees. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66 : 277-347.

MORELLATO, L.P.C., 1991. *Estudo da Fenologia de Árvores, Arbustos e Lianas de uma Floresta Semidecídua no Sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, XXII + 176p., il.

MORI, S.A. & PIPOLY, J.J., 1984. Observations on the big bang flowering of *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). *Brittonia* 36 (4) : 337-341.

MOSQUIN, T., 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22 : 398-402.

- MOTTEN, A.F. & ANTONOVICS, J., 1992. Determinants of outcrossing rate in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 79 (4) : 419-427.
- MOTTEN, A.F., CAMPBELL, D.R. & ALEXANDER, D.E., 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology* 62 (5) : 1278-1287.
- MUELLER, F., 1883. Two kinds of stamens with different function in the same flower. *Nature* 27 : 364-365.
- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W., 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7 (4) : 234-247.
- 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.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G., 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68 : 167-188.
- ORMOND, W.T., CASTELLS, A.R.C., & PINHEIRO, M.C.B., 1978.

- Ecologia da reprodução de *Ludwigia leptocarpa* (Nutt) Hara (Onagraceae). *Bol. Mus. Nac. N.S. Bot.* 48 : 1-11.
- ORMOND, W.T., PINHEIRO, M.C.B., LIMA, H.A. de, CORREIA, M.C.R. & CASTRO, A.C. de, 1991. Sexualidade das plantas da Restinga de Maricá, RJ. *Bol. Mus. Nac. N.S. Bot.* 87 : 1-24.
- ORMOND, W.T., PINHEIRO, M.C.B., LIMA, H.A., CORREIA, M.C.R. & PIMENTA, M.L., 1993. Estudo das recompensas florais das plantas da Restinga de Maricá-Itaipuaçu, RJ. I -Nectaríferas. *Bradea*, vol. 6 (21) : 179-195.
- PELLMYR, O., 1988. Bumblebee bees (Hymenoptera - Apidae) assess pollen availability in *Anemopsis macrophylla* (Ranunculaceae) through floral shape. *Ann. Ent. Soc. Am.* 81 (5) : 792-797.
- PIMENTA, M.L., 1992. *Biologia da Reprodução de Sagittaria lancifolia* L. subsp. *lancifolia* - Alismataceae. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Botânica / Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, XII + 89p., il.
- PINHEIRO, M.C.B., ORMOND, W.T., LEITE, C. de O. & LIMA, H.A. de, 1988. Ecologia da polinização de *Chamaecrista ramosa* (Vog.) Irwin e Barn var. *ramosa*. *Rev. Brasil. Biol.* 48 (4) : 665-672.

- PINHEIRO, M. C. B., ORMOND, W. T., LIMA, H. A. de, CORREIA, M. C. R. & PIMENTA, M. L., 1991. Estudo do amido no pólen das Angiospermae. *Bol. Mus. Nac. N.S. Bot.* 86 : 1-22.
- PRIMACK, R. B., 1980. Variation in the phenology of natural populations of Montane shrubs in New Zealand. *J. Ecology* 68 : 849-862.
- PRIMACK, R. B., 1985. Patterns of flowering phenology in 42 communities, populations, individuals and single flowers. In: J. White (ed.) *The Population Structure of Vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, p. 571-593.
- RENNER, S. S., 1984. Pollination and breeding systems in some central amazonian Melastomataceae. *Les Colloques d'INRA* 21 : 275-280.
- RENNER, S. S., 1986/1987. Reproductive biology of *Bellucia* (Melastomataceae). *Acta Amazonica* 16/17 (n^o único) : 197-208.
- RENNER, S. S., 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76 : 496-518.
- RENNER, S. S., 1990. Reproduction and evolution in some genera of neotropical Melastomataceae. *Mem. of the New York Botanical Garden* 55 : 143-152.

RICHARDS, A.J., 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin, London, XIV + 529p., il.

SÁ, C.F.C. de, 1990. Aspectos florísticos e fisionômicos da Restinga de Ipitangas- Reserva ecológica de Jacarepiá / Saquarema- RJ. In: XLI Congresso Nacional de Botânica, Fortaleza, Ceará. *Resumos*, p.229.

SABLON, M.L. Du, 1885. Rechercher sur la structure et la déhiscence des anthères. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 7 (sér. 1) : 97-134.

SALINAS, A.O.D. & SÁNCHEZ, M.S., 1977. Biología floral del genero *Cassia* en la region de los Tuxtlas, Vera Cruz. *Boletim de la Sociedad Botanica de Mexico* N^o 37, 52p.

SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ C.C., 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225 : 519-521.

SCHMID, R., 1976. Filament histology and anther dehiscence. *Bot. Journal of the Linnean Soc.* 73 : 303-315.

SCHMID, R. & ALPERT, P.H., 1977. A test of burck's hypothesis realing anther dehiscence to nectar secretion. *New Phytol.* 78 : 487-498.

SCHMITT, J., 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* 34 (5) : 934-943.

SCHMITT, J., 1983. Density - dependent pollinator foraging phenology and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. *Evolution* 37 (6) : 1247-1257.

SILANDER, J. A. & PRIMACK, R. R., 1978. Pollination intensity and seed set in the evening Primorose (*Oenothera fruticosa*). *The Amer. Midland Naturalist* 100 (1) : 213-216.

SILVA, J. G. & OLIVEIRA, A. S., 1989. A vegetação da restinga no município de Maricá-RJ. *Acta Bot. Bras.* (Supl.) 3 (2) : 253-272.

SILVA, J. G. da & SOMNER, G. V., 1984. A vegetação de restinga na Barra de Maricá, RJ. In: L. D. de Lacerda, D. S. D. de Araujo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.). *Restingas: Origem, Estrutura, Processos*. CEUFF, Niterói, p. 217-224.

SILVA, M. B. R. da, 1991. Fitossociologia da Vegetação Lenhosa da Restinga em Maricá, Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Botânica / Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, XIII + 147p., il.

- SNOW, D.W., 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15 : 274-281.
- SOLBRIG, O.T., 1970. *Principles and Methods of Plant Biosystematics*. Macmillan Co., London XIII + 226p., il.
- SOLBRIG, O.T., 1976. On the relative advantages of cross and self-fertilization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63 : 269-276.
- SOLBRIG, O.T., 1979. A cost-benefit analysis of recombination in plants. In: O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson & P.H. Raven (eds.). *Topics in Plant population biology*. Columbia University Press, New York, p. 114-130.
- SPIRA T.P., SNOW, A.A., WHIGHAM, D.F. & LEAK, J., 1992. Flower visitation, pollen deposition and pollen-tube competition in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae). *Amer. J. Bot.* 79 (4) : 428-433.
- STEBBINS, G.L., 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms I: Pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1 : 307-326.
- STEIN, B.A. & TOBE, H., 1989. Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionary implications. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76 (2) : 519-531.

- 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/Flórida Inc. p. 110-149.
- SUGUIO, K. & TESSLER, M.G., 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil : Origem e nomenclatura. In: L.D. de Lacerda, D.S.D. de Araujo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.). *Restingas : Origem, Estrutura, Processos*. CEUFF, Niterói, p. 15-25.
- THOMSON, J.D. & PLOWRIGHT, R.C., 1980. Pollen carryover, nectar rewards and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecologia* 46 : 68-74.
- THORP, R.W., 1979. Structure, behavioral and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66 : 788-812.
- THORP, R.W. & ESTES, J.R., 1975. Intrafloral behavior of bees on the flowers of *Cassia fasciculata*. *J. Kansas Ent. Soc.* 48 (2) : 175-184.
- TODD, J.E., 1882. On the flowers of *Solanum rostratum* and *Cassia chamaecrista*. *Am. Nat.* 16 : 281-287.

- TOWNSEND, C.E., 1971. Advances in the study of incompatibility. In: J. Heslop-Harrison (ed.). *Pollen : Development and Physiology*, Butterworth, London Butterworths. p. 281-309.
- ULE, E., 1901. Die vegetation von Cabo Frio an der küste von Brasilien, Engler, *Bot. Jahrb.* 28 : 511-528.
- VASIL, I.K., 1987. Physiology and culture of pollen. In: K.L. Giles & J. Prakash (eds.). *Pollen : cytology and development*. Academic Press, Orlando, Florida. International Review of Cytology, vol. 107, p. 127.-165.
- VOGEL, St., 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. 89-96.
- WADDINGTON, K.D., 1983. Floral-visitation-sequences by bees: models and experiments. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 461-473.
- WASER, N.M., 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species : A review of evidence. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 277-293.

WASER, N.M. & PRICE, M.V., 1983. Optimal and actual outcrossing in plants and the nature of plant-pollinator interaction. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 341-359.

WASER, N.M. & REAL, L.A., 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281 : 670-672.

WATANABE, K., 1955. Studies on the germination of grass pollen I- Liquid exudation of the pollen on the stigma before germination. *Bot. Mag. Tokyo* 68 (800) : 40-44.

WATANABE, K., 1961. Studies on the germination of grass pollen II- Germination capacity of pollen in relation to the maturity of pollen and stigma. *Bot. Mag. Tokyo* 74 : 131-137.

WILLE, A., 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Rev. Biol. Trop.* 11 (2) : 205-210.