

Universidade Estadual de Campinas



FENOLOGIA, BIOLOGIA FLORAL, MECANISMO DE POLINIZAÇÃO E  
SISTEMA REPRODUTIVO DE DUAS ESPECIES SIMPATRICAS DE  
DICHORISANDRA (COMMELINACEAE)

MARIA ROSANGELA SIGRIST <sup>26</sup>

Este exemplar corresponde a redação final de  
tese defendida pela candidata Maria Rosângela  
Sigrist e aprovada pela Comissão Julgadora.

16/03/92

Marlies Szajma

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia, UNICAMP, como parte dos  
requisitos para obtenção do título de  
mestre em Ciências Biológicas, área de  
Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. MARLIES SAZIMA

Campinas - SP

1992

Si26f

16374/BC

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

A *Marlies Sazima* dedico  
este trabalho.

## AGRADECIMENTOS

Dentre as pessoas e instituições que possibilitaram a realização deste trabalho, desejo agradecer:

A Marlies Sazima pela orientação segura, apoio, amizade e confiança, bem como pela minha formação acadêmica;

A Dra. Eliana R. F. Martins, Dra. Rita de Cássia S. Maimoni-Rodella e Dr. Paulo Eugênio A. M. de Oliveira pelas leituras críticas do trabalho e valiosas sugestões apresentadas;

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo amparo financeiro, através de bolsa concedida e ao assessor científico deste trabalho pelos pareceres emitidos;

A Robert Faden e D.R. Hunt pela identificação das duas espécies de Dichorisandra;

Ao Prof. Camargo, a Georgina, Sílvia e Macário pela identificação das abelhas;

A Maria Eugênia C. Amaral e Fábio Fantazzini pelas fotos das flores de Dichorisandra spp. em luz U.V.; a Luciano Paganucci de Queiroz pelas fotos de tubo polínico;

A Paulo Dê Marco pela análise dos dados fenológicos;

A Lúcia Helena Piedade pelo auxílio nas escavações para determinação das estruturas de reprodução vegetativa;

Aos guardas (vigias) da Reserva de Santa Genebra: Roberto, Chico, Valdevino, Isidoro, Sílvio, José, Benedito;

Aos funcionários do Depto. de Botânica, UNICAMP: Iara, Lúcia, Carmen, Esmê, Jandira, Marina, João, Tião, Celso, Odília, Isaura, Benê, Edson, Ana Lu, Odete, José;

Aquele profs. do Depto. de Botânica, UNICAMP, que de algum modo contribuíram para a realização deste trabalho;

Ao pessoal do Museu de História Natural, UNICAMP: Helen, Fátima, Marcelo e Alvaro;

A W. Benson, Edivani e July pela leitura crítica do "abstract";

A todos aqueles que facilitaram o trabalho de campo, dando-me carona, dentre eles: Silvana, Cris, Eugênia, Carmen, Astrid, Simone, Patrícia, Helen, Mauro, Luciano;

Aos meus amigos Cris, Valéria, Eneida, Luciana, Eugênia, Alba, Déia, Pira, Andréa, Ritinha, Iara, Helen, Marinez, Giselda, Tereza, Ademir, Célia, Lígia, Héliida, Judity, Renata, João, Mônica, Priscila, Patrícia(s), Alexandre, Carmen, Márcia, Lúcia, Luiz, Edivani, João Semir, July, Paulo;

A Silvana Buzato pelo seu constante apoio, sugestões ao longo do trabalho e pela suaa valiosa amizade;

A minha mãe, Therezinha, pela minha formação escolar;

A Ana Cristina por me ouvir.

## INDICE

I. RESUMO .....	1
II. ABSTRACT .....	3
1. INTRODUÇÃO .....	5
2. MATERIAL E METODOS .....	8
3. RESULTADOS .....	16
3.1 <u>Dichorisandra incurva</u> Mart. ....	16
3.1.1 Descrição da planta .....	16
3.1.2 Dados fenológicos .....	21
3.1.3 Dinâmica de floração .....	23
3.1.4 Biologia floral .....	23
3.1.5 Sistema de reprodução .....	28
A. Reprodução assexuada .....	28
<i>Reprodução Vegetativa</i> .....	28
<i>Agamospermia</i> .....	28
B. Reprodução sexuada .....	29
<i>Experimentos de polinização</i> .....	29
<i>Crescimento de tubo polínico</i> .....	29
3.1.6 Visitantes .....	32
3.2 <u>Dichorisandra hexandra</u> (Aublet)Standley .....	42
3.2.1 Descrição da planta .....	42
3.2.2 Dados fenológicos .....	46
3.2.3 Dinâmica de floração .....	48
3.2.4 Biologia floral .....	48
3.2.5 Sistema de reprodução .....	53
A. Reprodução assexuada .....	53
<i>Reprodução vegetativa</i> .....	53
<i>Agamospermia</i> .....	53

B. Reprodução sexuada .....	53
<i>Experimentos de polinização</i> .....	53
<i>Crescimento de tubo polínico</i> .....	54
3.2.6 Visitantes .....	57
4. DISCUSSÃO .....	64
4.1 A planta .....	64
<i>Biologia floral</i> .....	64
<i>Fenologia</i> .....	67
4.2 Sistema Reprodutivo .....	70
<i>Reprodução assexuada</i> .....	70
<i>Reprodução sexuada</i> .....	71
4.3 Visitantes .....	76
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	83
6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	86

## RESUMO

O estudo comparativo da fenologia, biologia floral, mecanismo de polinização e sistema de reprodução de Dichorisandra incurva e D. hexandra (Commelinaceae) foi desenvolvido em mata secundária e semidecídua de Campinas, São Paulo, durante 1989 a 1991. As espécies são simpátricas, herbáceas, perenes e andromonóicas, com flores hermafroditas e funcionalmente masculinas reunidas em inflorescências do tipo cincino composto de monocásios helicóides. Nas duas espécies ocorre reprodução vegetativa através de rizomas. As flores abrem por volta das 0500h e murcham entre 1200-1300h, durando menos de 12 horas. D. incurva é semidecídua, tem hábito subarbuscivo e seus indivíduos apresentam distribuição agrupada. Floresce de novembro a abril, com pico de floração em janeiro/fevereiro. Suas flores, zigomorfas e inodoras, apresentam corola dialipétala branca. As anteras, amarelas e com deiscência por meio de pequena fenda apical introrsa, ocupam posição central na flor, em volta do gineceu. Nas flores hermafroditas, o estigma localiza-se acima do conjunto de estames, ao passo que nas funcionalmente masculinas, está abaixo e apresenta-se murcho e escuro. A andromonoicéia é bastante acentuada e parece reduzir a autogamia, nesta espécie que é autocompatível. O pólen é branco e pulverulento, sendo o único recurso oferecido aos visitantes. Dezesete espécies de abelhas das famílias Anthophoridae, Apidae e Halictidae foram observadas visitando as flores de D. incurva e coletando o pólen,

preferencialmente, por mecanismo de vibração. Dentre elas, Dithygater seabrai foi considerado o polinizador mais efetivo, pela sua frequência, comportamento de coleta, modo de forrageamento ("trapline") e tamanho. D. hexandra é decídua, tem hábito escandente e distribuição isolada dos indivíduos. O florescimento ocorre de fevereiro a abril, com maior quantidade de flores em março. Suas flores têm estrutura morfológica semelhante a de D. incurva, diferindo na coloração da corola e estames e na deiscência das anteras. Nesta espécie as pétalas são de cor azul-violeta com uma unha branca na base. As anteras, também de coloração azul-violeta, têm deiscência poricida. A andromonoiccia é pouco acentuada e, em contraste com D. incurva, a sua eficácia reprodutiva é baixa, podendo estar relacionada a seu sistema de reprodução autoincompatível. Dentre as quinze espécies de abelhas visitantes Euglossa melanotricha, E. cf. cordata e Trichocerapis sp., pelo comportamento e tamanho, são polinizadores eficientes de D. hexandra, embora Augochloropsis cupreola/Augochloropsis sp. e Pseudaugochloropsis graminea sejam mais frequentes. Apesar destas duas espécies de Dichorisandra terem a biologia e a morfologia floral semelhantes e serem visitadas por um espectro similar de espécies de abelhas, elas diferem quanto ao principal polinizador, sistema de reprodução e comportamento fenológico. Diferenças no período de florescimento, com conseqüente redução da sobreposição da floração, pode minimizar o fluxo interespecífico de pólen.

## ABSTRACT

The comparative study of phenology, floral biology, pollination mechanism and breeding system of Dichorisandra incurva e D. hexandra (Commelinaceae) was undertaken in secondary and semideciduous forest at Campinas, São Paulo, during 1989 to 1991. The species are sympatric, herbaceous, perennials and andromonoecious, with hermaphrodite and functional male flowers, clustered in cincinnus inflorescences composed of helicoid monochasium. Vegetative reproduction occurs in the two species through rhizomes. Flowers open about 0500h and wilt between 1200-1300h, lasting less than 12 hours. D. incurva is semideciduous, has a subshrub habit and plants present a clumped distribution. This species blossoms from November to April, with a flowering peak in January/February. Their flowers are zygomorphic and odorless and have a white dialipetal corolla. The anthers are yellow with a small apical introrse slit dehiscence and occupy a central position in flower around the gynoecium. In hermaphrodite flowers, the stigma protrudes beyond the anther cone, while in functional male flowers it is below and seems fade and dark. Andromonoecy is very accentuated and seems to reduce autogamy in this species, which is selfcompatible. The pollen is white and powdery, being the only resource offered to visitors. Seventeen bee species of the families Anthophoridae, Apidae and Halictidae families observed visiting D. incurva flowers and collecting pollen, mainly by buzz pollination. Dithygater seabraii was considered the most effective pollinator, because of its

frequency, collecting and foraging behavior ("trapline"), and body size. D. hexandra is deciduous, has a scandent habit and occurs as isolated individual. The flowering period is from February to April, with a flowering peak in March. Its flowers are similar in morphology to those of D. incurva, but differ in their corolla and stamens colour, and in anthers dehiscence. The petals in this species are violet-blue with a white claw the base. The anthers are also violet-blue and have poricidal dehiscence. The andromonoecy is less accentuated and, in contrast with D. incurva, it has a low reproductive efficacy, which may related with its self-incompatible breeding system. Among the fifteen bee species observed on these flowers, Euglossa melanotricha, E. cf. cordata and Trichocerapis sp., due to their behavior and body size body, were the most efficient pollinators of D. hexandra, although Augochloropsis cupreola/Augochloropsis sp. and Pseudaugochloropsis graminea were much more frequent. Although these two species of Dichorisandra have a similar floral morphology and biology, and are visited by a similar spectrum of bee species, they differ as to the principal pollinator, in breeding system and phenological behavior. Differences in flowering time, with consequent reduction in the overlapping of flowering, can minimize interespecific pollen flow.

## 1. INTRODUÇÃO

A polinização corresponde a uma interação entre os padrões de fluxo de pólen, estrutura genética das populações vegetais e comportamento de forrageamento dos polinizadores (Stiles, 1978). Vários são os fatores que influenciam o movimento do pólen, dentre eles, a densidade e a distribuição das plantas, as características estruturais do habitat ao redor e, em espécies polinizadas por animais, as respostas comportamentais dos polinizadores aos recursos naturais (Barret & Eckert, 1990).

A morfologia floral, a arquitetura da planta, os modelos fenológicos de florescimento e a diversidade dos sistemas sexuais dependem em parte do comportamento de forrageamento dos polinizadores (Waddington, 1983). O papel dos polinizadores torna-se mais relevante em espécies vegetais que não são autógamias, apomíticas e nem se utilizam exclusivamente de reprodução vegetativa (Pleasants, 1983), de modo que a biologia da polinização deve ser interpretada com base no sistema de reprodução (Baker, 1983).

Informações sobre a biologia reprodutiva fazem parte do conhecimento básico dos ecossistemas tropicais, mostrando-se importantes para o manejo e conservação dos recursos naturais (Kageyama, 1987). Da mesma forma, estudos de biologia floral baseados em características florais, como organização da inflorescência, disposição, textura e duração das flores, deiscência das anteras e recompensa floral, bem como o comportamento das plantas em seu ambiente, contribuem na

interpretação da biologia da polinização a nível de comunidade (Ramirez et al., 1990).

A família Commelinaceae compreende cerca de 47 gêneros e 730 espécies, ocorrendo em regiões tropicais, subtropicais e temperadas quentes (Owens, 1981), com poucos representantes na China e Japão, sul dos Estados Unidos e Austrália (Hutchinson, 1973). Recentemente Faden & Hunt (1991) propuseram uma nova classificação taxonômica para a família e incluíram Dichorisandra dentro da subtribo neotropical Dichorisandrinae. O gênero Dichorisandra Mikan possui aproximadamente 30 espécies na América do Sul, a maioria delas brasileiras e ocorrentes na Amazônia (Uittien, 1966; Jones & Jopling, 1972). O centro de diversidade do gênero é o Brasil, especialmente nos estados do Rio de Janeiro à Bahia (Robert Faden, com. por carta).

Knuth (1905) relata algumas informações sobre a biologia floral de espécies de Commelinaceae, referindo-se às estruturas florais e mencionando visitas de abelhas a uma das espécies. Abelhas parecem ser os principais polinizadores de espécies desta família (ver Faden, 1983; Simpson et al., 1986), embora moscas (Simpson et al., 1986; Deyrup, 1988) e grilos (Schuster, 1974) possam visitar e, eventualmente, polinizar as flores. De modo geral, membros de Dichorisandra têm sido pouco estudados, exceto algumas espécies em que é abordada a biologia reprodutiva (Owens, 1981; Boaventura & Mathes, 1987), a citogenética (Jones & Jopling, 1972) e a morfologia polínica (Poole & Hunt, 1980).

Neste trabalho é apresentado o estudo comparativo da fenologia, morfologia floral, sistema de reprodução, mecanismo de polinização e visitantes de Dichorisandra incurva Mart. e D. hexandra (Aublet) Standley (Commelinaceae). São duas espécies herbáceas, andromonóicas e simpátricas de mata mesófila semidecídua de Campinas, São Paulo. Além de ampliar o conhecimento sobre a biologia reprodutiva de espécies herbáceas, geralmente pouco conhecidas sob este aspecto, este trabalho objetiva também dar subsídios para estudos taxonômicos das espécies de Dichorisandra.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

As observações sobre a fenologia, biologia floral, mecanismo de polinização e reprodução de Dichorisandra incurva e D. hexandra foram feitas na mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo (c.22°49,47"S e 47°06,33"W), durante os anos de 1989, 1990 e parte de 1991. A Reserva, com área total de 250 ha, corresponde a um trecho de mata latifoliada tropical bastante alterada (Sazima, 1988) e que atualmente apresenta-se cercada por culturas de milho, cana-de açúcar, soja e hortaliças, bem como por um pequeno trecho de área urbanizada. A composição florística da mata é típica de matas semidecíduas do planalto paulista e, de acordo com um estudo florístico e fitossociológico realizado em 1 ha da mata (Jorge Yoshio Tamashiro, com. pess.), Leguminosae, Myrtaceae, Rubiaceae e Rutaceae são as famílias com maior riqueza florística sendo que, Meliaceae, Rubiaceae e Apocynaceae são as mais abundantes em espécies. Esta Reserva representa uma das poucas comunidades vegetais preservadas no município de Campinas e constitui refúgio para diversas espécies de animais das redondezas (Ivan Sazima, com. pess.), muitas delas (insetos, pássaros, mamíferos) importantes polinizadores de espécies vegetais, tanto nativas quanto cultivadas.

O clima da região é sazonal, com uma estação seca e fria (abril a setembro) e outra úmida e quente (outubro a março), seguindo o padrão climático geral para o interior do estado de São Paulo e que, segundo a classificação de Koeppen, é temperado mesotérmico com temperatura média do mês mais frio inferior a

18°C e do mês mais quente superior a 22°C (Setzer, 1966) (Figura 1). De acordo com Morellato et al. (1989), pode ser definida uma terceira estação, denominada transicional e que compreende os meses de setembro e outubro, quando são grandes as oscilações de temperatura, o comprimento do dia e há irregularidades no período das chuvas.

Durante a época de floração das duas espécies de Dichorisandra (dezembro a abril) foram efetuadas visitas periódicas semanais ao local de estudo, especialmente no período da manhã (0530-1200h). As observações fenológicas foram mensais e estenderam-se de janeiro de 1990 a outubro de 1991, excetuando-se agosto e outubro de 1990 e junho/julho e setembro de 1991.

Foram registradas informações sobre o padrão fenológico, a distribuição e o hábito das plantas, a ocorrência de reprodução vegetativa, a disposição das inflorescências nos ramos, a quantidade e os tipos de flores abertas em cada planta, diariamente, além da sequência de abertura das flores na inflorescência. Com relação à biologia das flores, os dados foram referentes ao horário e sequência de antese, duração da flor, receptividade do estigma, abertura das anteras e viabilidade do pólen.

Nos estudos fenológicos foram quantificados o número de folhas jovens, adultas e senescentes, botões e frutos presentes em três ramos escolhidos aleatoriamente na planta, além do número total de flores/planta no dia da amostragem. As seguintes fenofases foram caracterizadas: ~~brotação~~ - aparecimento dos primórdios foliares até folhas com lâmina delgada, brilhante, de

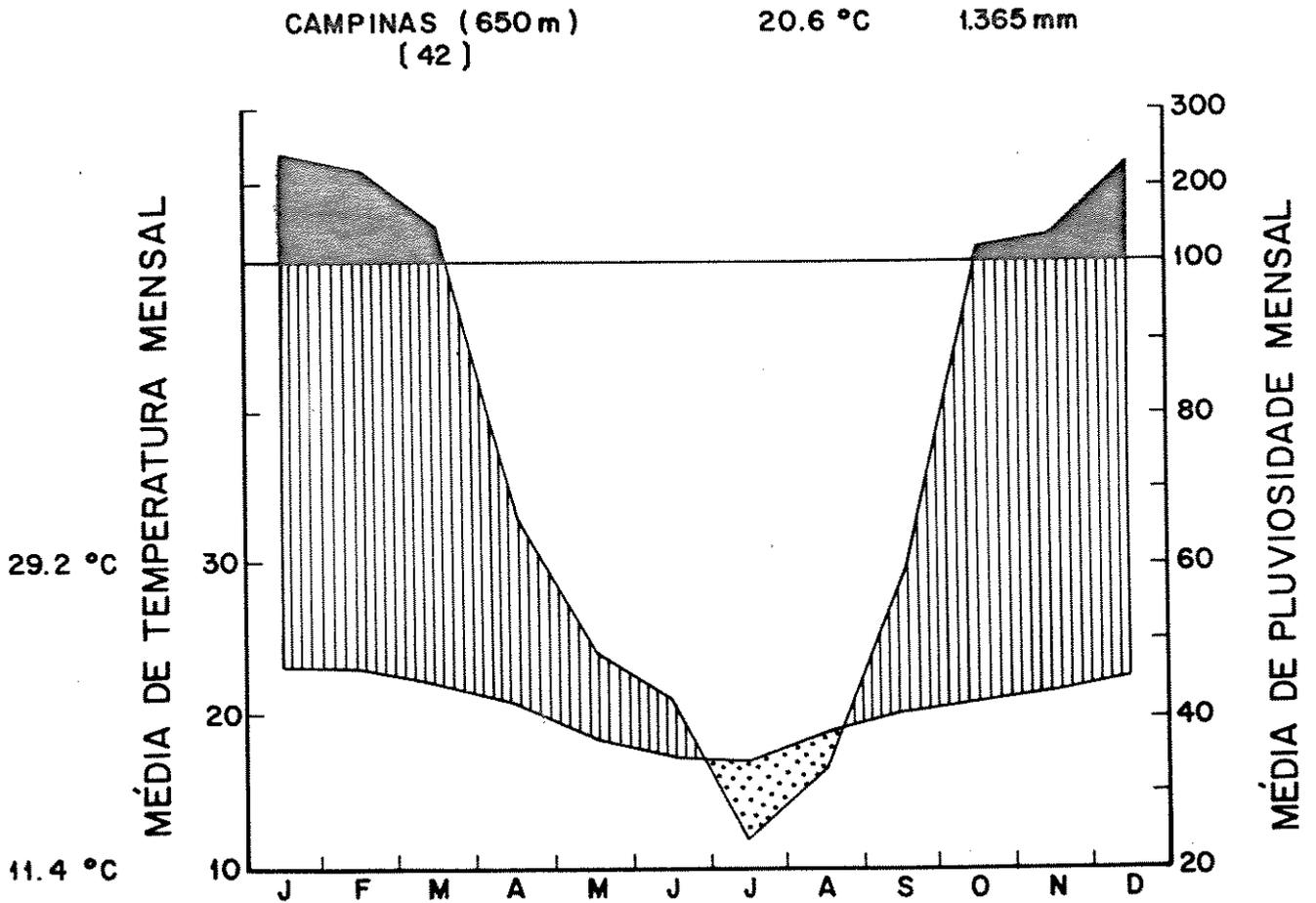


Figura 1. Diagrama climático, segundo Walter & Lieth (Santos, 1963) do município de Campinas, São Paulo, para um período de 42 anos, de acordo com os dados obtidos na Estação meteorológica do Instituto Agrônomo de Campinas.

coloração verde clara e com aproximadamente 3/4 do tamanho de uma folha adulta; folhas desenvolvidas - adultas, com tamanho e coloração características da espécie; senescência - queda total das folhas ou, quando estas persistiam, a lâmina foliar apresentava-se danificada, fungada ou ressecada, podendo haver mudança de coloração (amarela ou marron); floração, subdividida em: botão - início do desenvolvimento até a véspera da abertura, e flor - aberta, acessível ao visitante e/ou receptiva à polinização até a murcha; frutificação - frutos verdes e maduros, prontos para serem dispersos ou por vezes já abertos. A quantidade de plantas amostradas variou de 12 a 40 indivíduos (não marcados e escolhidos aleatoriamente) em D. incurva e 8 a 13 indivíduos (marcados) em D. hexandra.

A dinâmica da floração, para verificar a distribuição dos dois tipos de flores (hermafroditas e funcionalmente masculinas) no âmbito da população estudada, foi estimada a partir da contagem mensal, quinzenal ou semanal do número total de flores de cada tipo em 10 indivíduos de D. incurva, escolhidos aleatoriamente ao longo de uma trilha, e 6 a 12 indivíduos marcados de D. hexandra, durante 1990 e 1991. Nas duas espécies, a estimativa da variação dos dois tipos florais à nível de indivíduo foi efetuada contando-se, quinzenal ou semanalmente, as flores hermafroditas e funcionalmente masculinas de cinco plantas marcadas, durante os anos de 1989, 1990 e/ou 1991.

Os dados a respeito da estrutura da flor tais como forma, tamanho, aspecto do gineceu, bem como localização e tipo de alimento oferecido foram realizados em laboratório. A

coloração das diferentes partes florais em luz visível foi determinada segundo o guia de cores de Kornerup & Wanscher (1963).

Para a percepção de odor foram acondicionadas em recipiente de vidro cerca de cem flores de D. incurva e trinta de D. hexandra. A presença de osmóforos foi verificada em flores hermafroditas e funcionalmente masculinas, previamente ensacadas, e posteriormente imersas em solução aquosa de vermelho neutro 1:1000 (Vogel, 1983) durante 30 minutos e, logo após, lavadas em água destilada. Vapores de amônia foram utilizados na determinação do tipo de pigmento em flores de D. incurva (Vogel, 1983).

Com a finalidade de verificar propriedades de reflexão e/ou absorção de luz ultra-violeta, flores de ambas as espécies foram: (a) examinadas em câmara de luz UV nos comprimentos de onda 254 e 366nm; (b) fotografadas em preto e branco conforme método de Horovitz & Cohen (1972), modificado por Maria Eugênia Carvalho Amaral (com. pessoal), que utilizou lente de vidro óptico comum (Takumar, macro 100mm) e lente com filtro de vidro "Reicherdt", adaptado ao uso fotográfico e que permite a passagem de luz UV na faixa de 350 a 400nm.

A viabilidade do pólen foi determinada a partir de grãos corados por carmin acético (Radford et al., 1974) e pelo verde malaquita/fucsina-ácida (Alexander, 1980). Grãos de pólen de dez flores hermafroditas e dez funcionalmente masculinas de D. incurva e, seis flores hermafroditas e quatro funcionalmente masculinas de D. hexandra foram utilizadas no teste com carmin

acético. Na técnica de Alexander (1980) empregou-se grãos de pólen provenientes de oito flores hermafroditas e de sete funcionalmente masculinas de D. incurva e, de sete flores hermafroditas de D. hexandra. Para as duas espécies de Dichorisandra grãos de pólen de todas as anteras, de cinco flores hermafroditas e de seis funcionalmente masculinas, foram colocadas para germinar, separadamente, em solução de 2,5g de sacarose em 2% de gelatina (Souza, 1988) ou ágar a fim de verificar a presença de anteras que produzem, exclusivamente, grãos de pólen inviáveis.

A receptividade do estigma foi examinada utilizando-se água oxigenada (Zeisler, 1938) e Sudam III glicerinado (Johansen, 1940), além de observações da presença de exsudados na superfície estigmática à vista desarmada, sob lupa manual e/ou estereomicroscópio.

A ocorrência de reprodução vegetativa foi verificada fazendo-se escavações ao redor de plantas das duas espécies, para observar ligações entre indivíduos próximos por meio de estruturas vegetativas. Algumas plantas inteiras foram coletadas e parte das estruturas subterrâneas foram fixadas em FAA 50% e conservadas em álcool 70%; posteriormente foram feitos cortes anatômicos para definir o tipo de estrutura vegetativa (rizoma ou raiz).

O sistema reprodutivo das duas espécies de Dichorisandra foi testado através de polinizações manuais (autopolinizações e polinizações cruzadas) em flores hermafroditas, previamente ensacadas, emasculadas ou não; nestes

tratamentos o pólen foi transferido para o estigma com auxílio de estilete ou agulha. O pólen utilizado nas polinizações cruzadas xenogâmicas foi proveniente de flores cujas plantas distavam entre si, no mínimo, 1 km para D. incurva e 500m para D. hexandra. Alguns botões intactos e emasculados foram mantidos sem tratamento, após o ensacamento, a fim de verificar a ocorrência de autopolinização espontânea e agamospermia, respectivamente. Flores hermafroditas e funcionalmente masculinas foram marcadas para avaliar o desenvolvimento de frutos em condições naturais (controle). Em todos os tratamentos as flores foram etiquetadas com os dados dos experimentos e aquelas ensacadas foram descobertas três dias depois. O desenvolvimento dos frutos foi acompanhado semanal e/ou quinzenalmente, sendo contados após 25-35 dias. A eficácia reprodutiva (*sensu* Ruiz & Arroyo, 1978) foi determinada para cada espécie utilizando os resultados dos tratamentos de polinizações cruzadas (xenogâmia) e de controle.

Os estudos sobre o sistema reprodutivo foram complementados com observações sobre o crescimento de tubo polínico nos estiletos. Polinizações manuais (auto e cruzada) foram realizadas em gineceus colocados em placa de ágar e fixados, após as polinizações, em FAA 70%, a intervalos de 12, 24, 36 e/ou 48 horas. Posteriormente os gineceus foram analisados sob microscopia de fluorescência, em lâminas montadas segundo a técnica de Martin (1959). Para cada tratamento foram observados pelo menos três gineceus.

Material botânico de D. incurva (UEC 21605, 23102 e 24006) e D. hexandra (UEC 21604, 23103 e 24096) foi coletado,

sendo parte fixada em álcool 70% e parte herborizada e depositada no herbário do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetal da Universidade Estadual de Campinas.

O tipo e o comportamento dos animais visitantes às flores dessas espécies de Dichorisandra foram registrados pelo método de amostragem de sequências ("sequence sampling") e de todas as ocorrências ("all occurrence sampling") (c.f. Lehner, 1979), por meio de observações visuais diretas, com o auxílio de lupa e de fotografias (diapositivos a cores). Anotou-se o horário, a frequência e o resultado das visitas (polinização ou pilhagem). A duração da visita de algumas abelhas foi cronometrada. Os insetos visitantes foram coletados com auxílio de frascos plásticos, congelados em freezer e examinados em laboratório para verificar a localização e o tipo de pólen coletado. Posteriormente, foram fixados a seco, medidos, identificados e depositados na coleção do Depto. de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - Universidade de São Paulo (USP).

### 3. RESULTADOS

Dichorisandra incurva e Dichorisandra hexandra são espécies herbáceas, perenes e andromonóicas cujas populações estudadas ocorrem em áreas sombreadas da margem e dos caminhos que cortam a mata. Nestas duas espécies as plantas apresentam caule articulado, glabro, ereto ou curvado, com uma folha por nó. As folhas são simples, paralelinérveas e alternas, cuja bainha recobre parcial ou totalmente o entrenó. As flores estão reunidas em inflorescências terminais, do tipo cincino composto de monocásios helicóides.

#### 3.1 - Dichorisandra incurva Mart.

##### 3.1.1. Descrição da planta

As plantas de D. incurva geralmente formam agregados que podem conter até dez indivíduos e ocupar área de 4 a 10m<sup>2</sup>. Foram estudadas plantas de ca. de trinta e seis agregados que distam entre si desde poucos metros até ca. de 3 km. Junto a estes agregados ocorrem outras espécies herbáceas e arbustivas, sendo frequentes plantas de Urera sp. (Urticaceae), Hybanthus atropurpureus (Violaceae), Solanum spp. (Solanaceae), várias espécies de Rubiaceae, além de gramíneas e diversas trepadeiras.

Dichorisandra incurva tem caule ereto a curvado, com 1 a 2m de comprimento. Suas inflorescências apicais estão em

posição pendente, sendo que no início da floração cada ramo apresenta, no ápice, apenas uma inflorescência; ao longo da florada mais uma ou duas inflorescências podem se desenvolver no mesmo ápice. Assim, a quantidade de inflorescências, por planta, variou de 5 a 40, de acordo com a fase de floração.

Em D. incurva o eixo central da inflorescência mede 7-10cm de comprimento e pode conter 8 a 12 monocásios helicóides, cada um possuindo inicialmente 5-6 botões. Posteriormente, novos botões são formados, sendo que as flores iniciais, se não fertilizadas, caem e deixam cicatrizes na base de cada monocásio. No início da floração uma inflorescência pode apresentar 40-80 botões, com uma a três flores abrindo diariamente. Nesta espécie a quantidade diária de flores abertas por planta poucas vezes foi maior que 10. Entretanto, dentro de um agrupamento até 50 flores podiam ocorrer, diariamente. A quantidade de frutos por inflorescência variou de 1 a 9 ( $\bar{x} = 2$ ,  $N = 75$ ).

As plantas desta espécie apresentaram (1) inflorescências com flores hermafroditas e funcionalmente masculinas, nas quais as primeiras flores a abrir são hermafroditas, sendo que as funcionalmente masculinas abrem posteriormente; (2) inflorescências em que predominam as flores funcionalmente masculinas podendo ocorrer, eventualmente, uma ou duas flores hermafroditas no final da florada. Inflorescências com flores exclusivamente hermafroditas raramente foram observadas.

As flores hermafroditas e funcionalmente masculinas diferem basicamente quanto ao aspecto e tamanho do gineceu,

assemelhando-se nas demais características florais. Nos dois tipos florais os pedicelos são curtos (1-3mm de comprimento), esverdeados, fracamente pubescentes e que mantêm as flores em posição ereta em relação ao eixo da inflorescência.

O cálice dialissépalo é formado por três sépalas alternas às pétalas (Figura 2a). As sépalas são oblongo-lanceoladas, côncavas, esverdeadas, com face externa esparsamente pubescente e medem 8 a 9mm de comprimento. Em botão recobrem totalmente a corola e, após a abertura da flor, duas delas ocupam posição inferior em relação aos órgãos sexuais da flor e a outra, posição superior.

A corola é dialipétala e suas três pétalas são obovadas, brancas, de consistência ligeiramente carnosa e medem 9-13mm de comprimento. Duas pétalas são ligeiramente imbricadas e ocupam posição superior em relação às estruturas reprodutivas, sendo um pouco mais largas ( $x = 8\text{mm}$ ) que a outra pétala ( $\bar{x} = 7\text{mm}$ ), situada em posição inferior. Esta disposição tanto das pétalas, quanto das sépalas confere zigomorfia à flor (Figura 2a).

O androceu é composto por seis estames epipétalos, cuja disposição ao redor do gineceu também confere bilateralidade à flor (Figura 2a). Os filetes são brancos, carnosos e glabros, apresentando espessura e comprimento variáveis. As anteras são basifixas, largas na base, parecendo sempre estarem cheias de pólen, mesmo quando vazias (Figuras 2a a 2c). Possuem coloração amarela, paredes ligeiramente carnosas e abrem por meio de uma pequena fenda apical introrsa, que pode medir até 1/4 do

comprimento total da antera (Figuras 2a a 2c). Como os filetes, as anteras também variam quanto ao comprimento. Assim, nos três estames anteriores e mais externos, os filetes e as anteras medem, respectivamente, 4 e 3-4mm de comprimento; nos dois estames posteriores e opostos às pétalas superiores, os filetes têm ca. de 3mm de comprimento e as anteras são de tamanho semelhante ao dos três estames anteriores; no estame posterior e oposto à sépala superior o filete é nitidamente mais delgado e de comprimento semelhante ao da antera (ca. 1-2mm). Este último estame difere também quanto à orientação da fenda que está voltada para a pétala inferior, enquanto nos outros estames a fenda está direcionada no sentido das pétalas superiores (Figura 2a).

O gineceu, nas flores hermafroditas, tem ovário simples, súpero, trilocular, esverdeado e glabro, com ca. de 2mm de comprimento (Figura 2a e 2b), podendo apresentar 4-16 óvulos ( $\bar{x}$  = 11, N = 31). O estilete é branco, carnoso, ligeiramente encurvado e mede 4-7mm de comprimento. O estigma é papiloso, branco, úmido quando receptivo e situa-se, geralmente, acima do conjunto de anteras (Figura 2a). Nas flores funcionalmente masculinas, o gineceu apresenta, regra geral, coloração castanha, sendo enrugado e pequeno (Figura 2c), com ovário e estilete medindo 0,5mm e 0,5-2mm de comprimento, respectivamente. Nestas flores o estigma é seco e puntiforme.

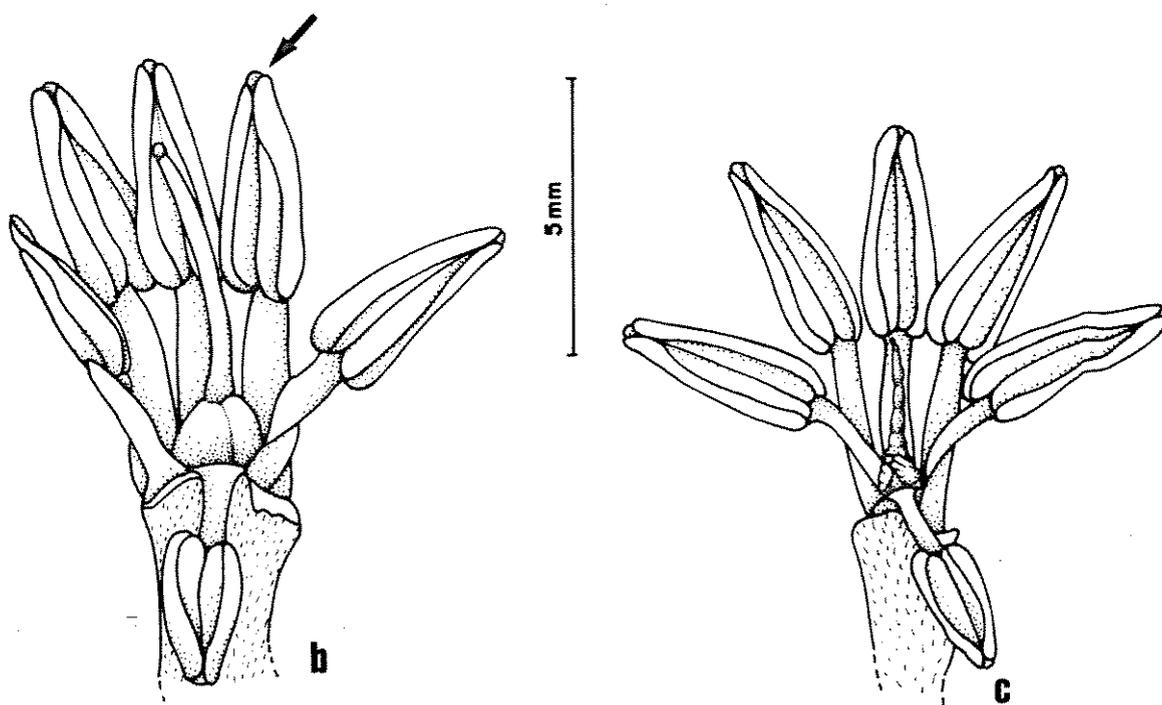


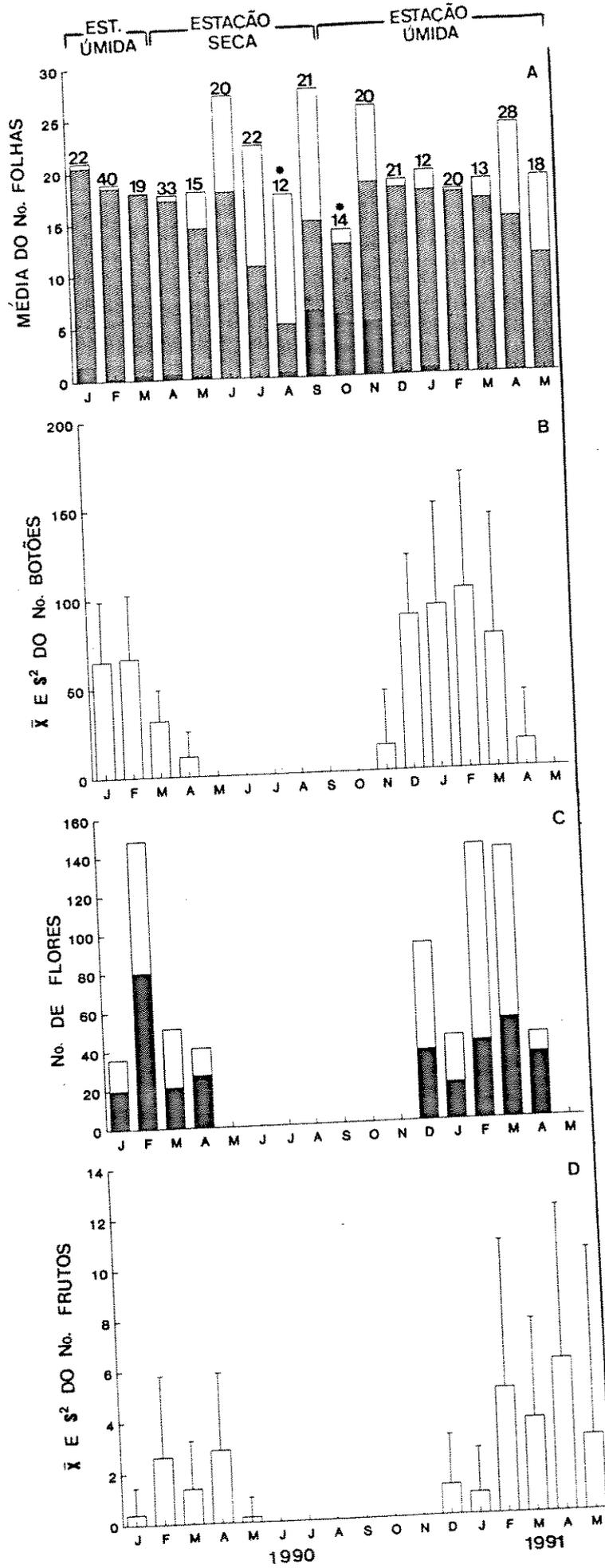
Figura 2. (a) Flor hermafrodita de *Dichorisandra incurva* na qual o estilete é ligeiramente curvado em direção às pétalas superiores e o estigma se localiza acima do conjunto estaminal. Esquema do gineceu e de parte do androceu de flores (b) hermafrodita e (c) funcionalmente masculina. Nesta espécie a liberação do pólen das anteras ocorre por meio de pequena fenda apical (seta em b). Em (c) o gineceu apresenta-se murcho e disforme com o estigma localizado abaixo da fenda das anteras.

### 3.1.2. Dados fenológicos

Os eventos fenológicos referentes a brotamento, senescência, floração e frutificação de D. incurva são apresentados na Figura 3. Nesta espécie a queda de folhas é parcial e ocorre durante toda a estação seca, especialmente a partir de junho até setembro (Figura 3A). O brotamento de folhas e ramos novos concentra-se principalmente no início da estação úmida (setembro a novembro), podendo suceder ou ocorrer simultaneamente à senescência das folhas (Figuras 1 e 3A).

A floração e frutificação ocorrem ao longo de toda a estação úmida (Figuras 3B a 3D). A floração é longa (ca. de seis meses - novembro a abril), e relativamente assincrônica, pois nem todas as plantas floresceram e frutificaram simultaneamente. No mês de outubro as primeiras inflorescências encontram-se em desenvolvimento e, em meados de novembro, aparecem os primeiros botões, que abrirão em dezembro. O pico de floração ocorre em janeiro e fevereiro (Figuras 3B e 3C).

Em dezembro podem ser observados os primeiros frutos, que demoram de 25-35 dias para desenvolver e expor as sementes. Nesta espécie as plantas apresentam grande quantidade de frutos verdes em fevereiro, que amadurecem e abrem principalmente em março e abril, no período de transição entre a estação úmida e seca (Figura 3D). A maior quantidade de frutos verificada em abril em relação a março, pode ser em decorrência da quantidade de plantas amostradas (Figura 3A e 3D).



### 3.1.3. Dinâmica de floração

Durante os dois anos de amostragem (1990 e 1991) a frequência de flores hermafroditas e funcionalmente masculinas na população estudada foi variável, tanto ao longo do período de floração como de um ano para outro (Figura 4). Não foi possível estabelecer uma relação direta entre a proporção dos dois tipos florais e parâmetros climáticos, como por exemplo temperatura e precipitação (Figura 4). A nível de indivíduo, a ocorrência de flores hermafroditas e/ou funcionalmente masculinas mostrou variação de acordo com a fase de floração (Figura 5), e pode estar refletindo o comportamento de abertura das flores nas inflorescências. A assincronia da floração propiciou a presença dos dois tipos florais ao longo de toda a florada, embora em proporções diferentes (Figuras 4 e 5).

### 3.1.4. Biologia floral

Em D. incurva a abertura das flores é sincrônica e inicia-se aproximadamente às 0500h, terminando depois de 30-60 minutos. No início da antese ocorre o afastamento lento das sépalas e pétalas e nesta ocasião as pequenas fendas apicais das anteras são visíveis e o estigma das flores hermafroditas está úmido e receptivo. O fechamento da flor, com simultâneo murchamento da corola, inicia-se por volta das 1100-1200h, terminando entre 1500-1600h. Variações nas condições climáticas podem modificar a duração destes eventos.

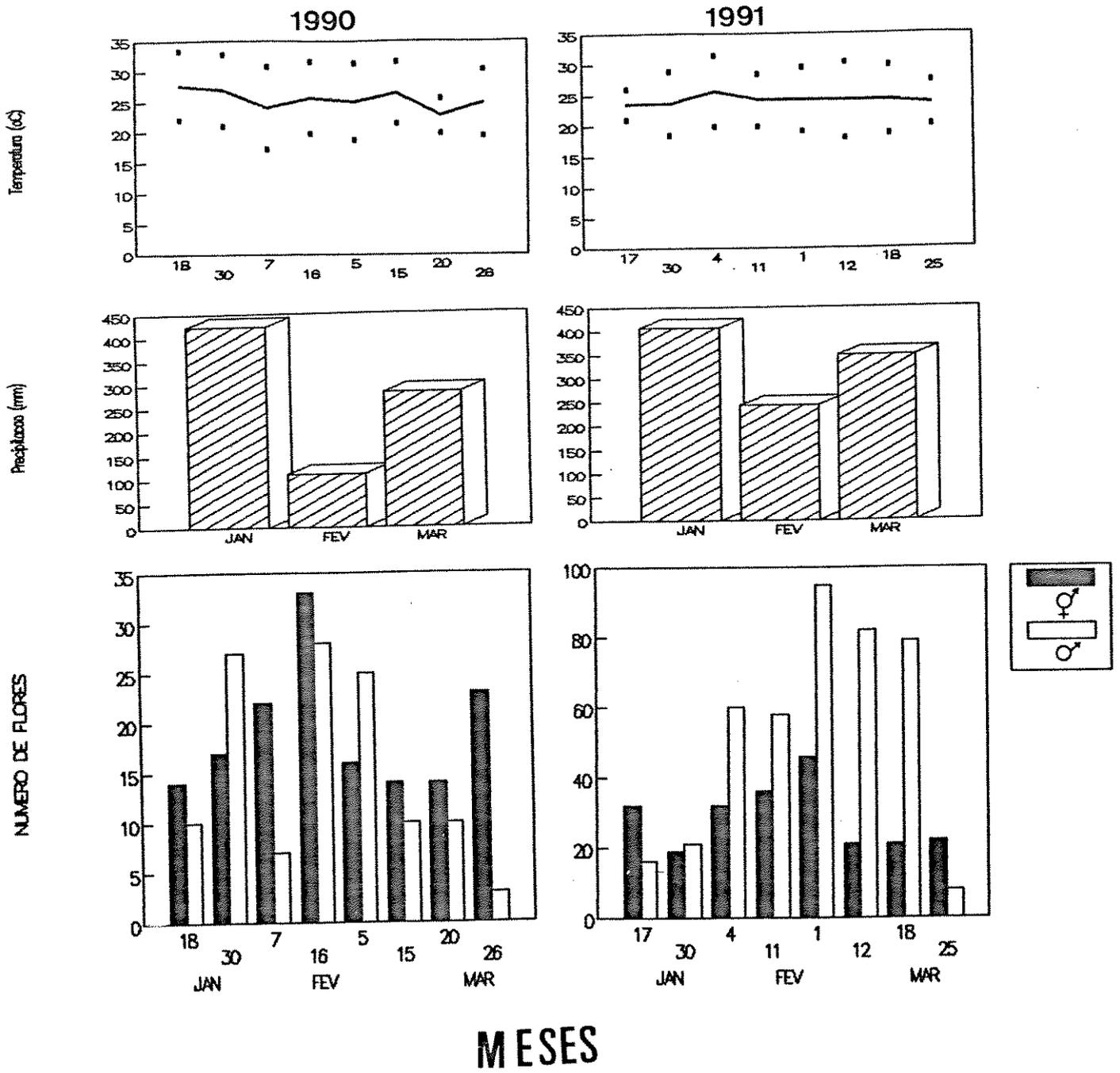
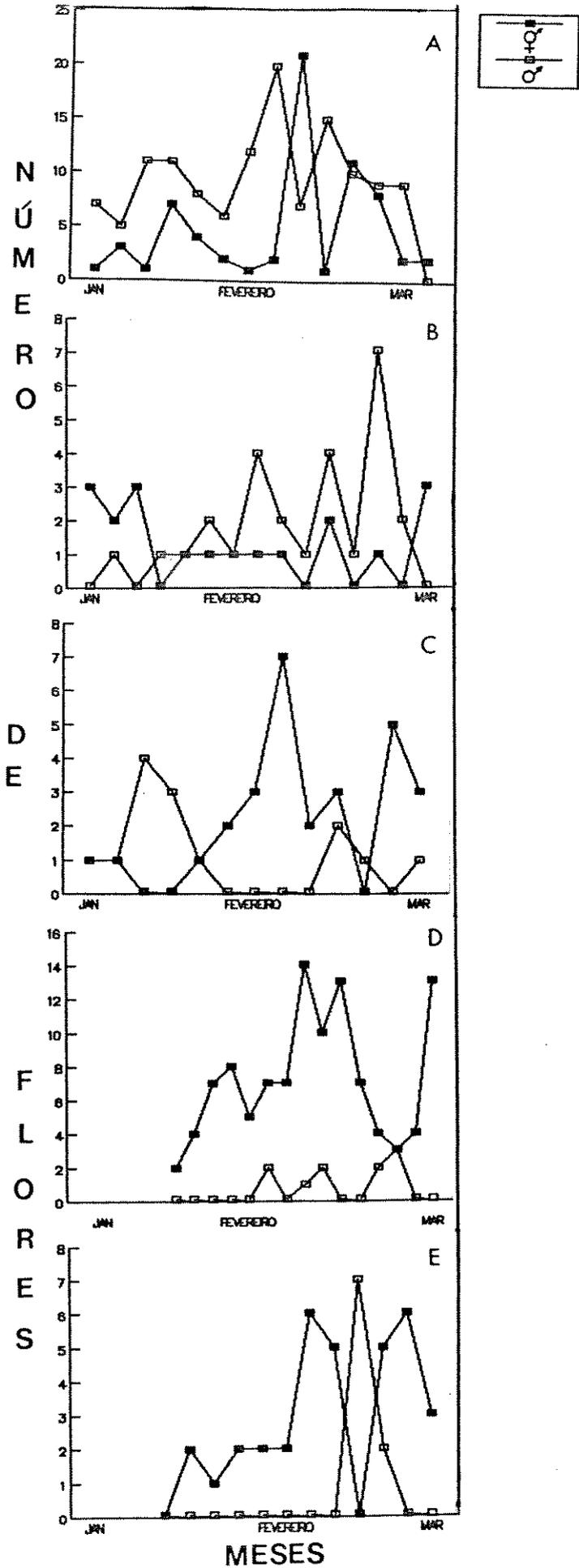


Figura 4. Padrão de distribuição de flores hermafroditas e funcionalmente masculinas de *Dichorisandra incurva*, durante 1990 e 1991, acompanhado dos registros de temperatura e precipitação obtidos neste período. A frequência dos dois tipos florais em dez plantas amostradas apresentou variação de um ano para outro.



O recurso oferecido pelas flores aos visitantes é o pólen, que é branco, brilhante, pouco ornamentado e se apresenta pulverulento logo após a abertura dos botões. Na coloração com carmin acético a viabilidade dos grãos de pólen das flores hermafroditas e funcionalmente masculinas foi, respectivamente, 98% e 97%. Pela coloração com verde malaquita/fucsina-ácida a viabilidade foi menor nos dois tipos florais: 96% nas flores hermafroditas e 95% nas funcionalmente masculinas. Na germinação com sacarose/ágar ou gelatina, grãos de pólen de todas as anteras germinaram, sendo que os tubos polínicos formavam densa rede, impossibilitando a quantificação do pólen viável por esse método.

Não foi percebido odor nas flores, bem como nenhum padrão específico de coloração pelo vermelho neutro que evidenciasse a presença de osmóforos.

No teste de pigmentação, as pétalas brancas submetidas ao vapor de amônia tornaram-se amareladas, especialmente nos bordos, evidenciando a presença de flavonóides.

Em câmara de luz ultravioleta nenhuma das partes florais refletiu luz U.V. nos comprimentos de onda testados. A flor hermafrodita fotografada com luz visível não filtrada e com filtro de luz para U.V. mostrou boa reflexão no gineceu e muito fracamente nas pétalas (Figura 6). Em algumas regiões das sépalas não ocorre reflexão de luz U.V., sendo que o "brilho" observado trata-se, provavelmente, de um fenômeno óptico conhecido por efeito espelho (Maria Eugênia Carvalho Amaral, com. pess.).

Quatro dias após o fechamento da flor verifica-se aumento no tamanho do ovário. As sépalas e, às vezes, o estilete

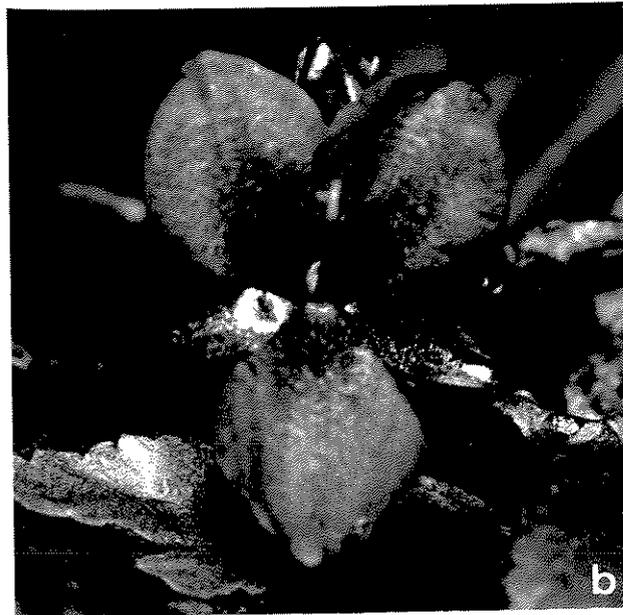
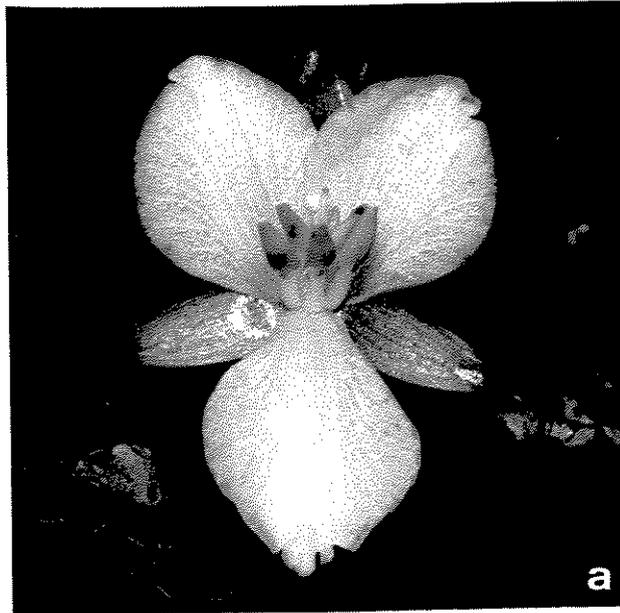


Figura 6. Flor hermafrodita de Dichorisandra incurva fotografada sob luz visível não filtrada (a) e luz ultravioleta, com filtro para luz visível (b).

seco, permanecem durante o desenvolvimento e o crescimento do fruto; simultaneamente há o engrossamento do pedicelo. O fruto é do tipo cápsula loculicida e possui coloração castanha quando maduro. O arilo da semente apresenta coloração pouco atrativa, cinza, creme ou castanha.

### 3.1.5. Sistema de reprodução

#### A. Reprodução Assexuada

##### *Reprodução Vegetativa*

A posição dos tecidos vasculares nos cortes anatômicos mostraram que nesta espécie ocorre reprodução vegetativa por meio de rizomas, através dos quais foi possível observar ligações entre algumas plantas de um mesmo agrupamento. Os rizomas foram encontrados principalmente a ca. de 10cm de profundidade e mediram de 20 a 60cm de comprimento.

##### *Agamospermia*

Dichorisandra incurva não apresenta agamospermia, uma vez que flores hermafroditas emasculadas não formaram frutos (Tabela I).

## B. Reprodução Sexuada

### *Experimentos de polinização*

A Tabela I contém os resultados das polinizações manual e espontânea realizadas em flores hermafroditas, a frutificação em condições naturais para os dois tipos de flores, além da eficácia reprodutiva (controle/polinização cruzada xenogâmica). Nesta espécie não formaram frutos as flores funcionalmente masculinas em condições naturais, nem as flores hermafroditas autopolinizadas espontaneamente e com polinização cruzada geitonogâmica, as quais demoravam 1 a 3 dias para cair, não tendo sido observado qualquer crescimento do ovário neste período. As flores hermafroditas em condições naturais e submetidas a polinizações cruzadas (xenogâmicas) com pólen dos dois tipos florais apresentaram taxas de frutificação semelhantes e aproximadamente três vezes maior que quando autopolinizadas manualmente (Tabela I). Dos três frutos resultantes de autopolinizações manuais (Tabela I), apenas um apresentou tamanho e aspecto semelhante àqueles obtidos nas polinizações cruzadas xenogâmicas.

### *Crescimento de tubo polínico*

Flores hermafroditas de D. incurva submetidas a autopolinização manual e polinizações cruzadas manuais (xenogâmica ou geitonogâmica) depois de 12 horas apresentam germinação do pólen no estigma, com crescimento dos tubos

polínicos até a metade e a base do estilete, respectivamente. Após 24 horas, enquanto nas flores autopolinizadas manualmente os tubos polínicos começavam a entrar no ovário, naquelas submetidas a polinizações cruzadas eles, geralmente, encontram-se próximos aos óvulos (Figura 7). Nas flores autopolinizadas os tubos polínicos atingem os óvulos após ca. 36 horas. Em todos os tratamentos grande quantidade de tubos polínicos cresce até a metade do estilete, tornando-se menos frequente na outra metade, de modo que poucos atingem o ovário e os óvulos.

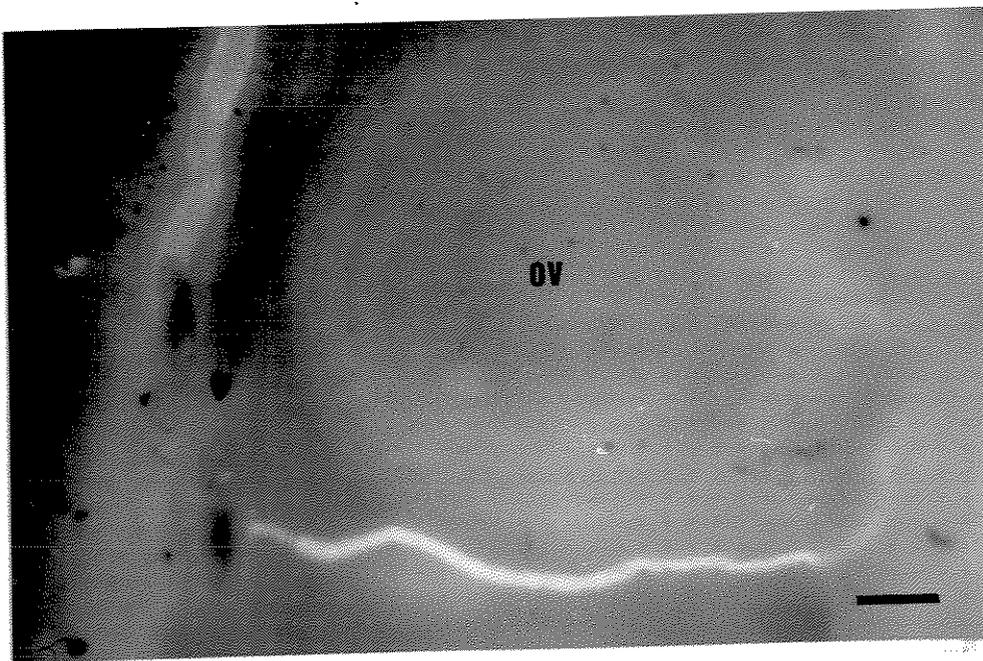


Figura 7. Tubo polínico em flor hermafrodita de *D. incurva*, 24 horas após polinização cruzada (geitonogâmica). Nesta fase o tubo penetrou no ovário e encontra-se abaixo do óvulo (ov). Fato semelhante foi observado em flores após polinizações cruzadas (xenogâmicas). Barra= 10mm (Foto: Luciano Paganucci de Queiroz).

Tabela I. Resultados dos experimentos de polinização manual, espontânea, em condições naturais e agamospermia em flores de Dichorisandra incurva.

TRATAMENTO	FLORES (N)	FRUTOS (N)	SUCESSO (%)
<b>Autopolinização - Flor HERMAFRODITA</b> (pólen da mesma flor)			
1. Manual	26	3	11,5
2. Espontânea	24	0	0
<b>Polinização cruzada - Flor HERMAFRODITA</b>			
1. Pólen da mesma planta: (testar geitonogamia)			
1.1 - Pólen de flor HERMAFRODITA	2	0	0
2. Pólen de plantas diferentes: (testar xenogamia)			
2.1 - Pólen de flor HERMAFRODITA	22	7	32
2.2 - Pólen de flor MASCULINA	10	3	30
<b>Agamospermia - Flor HERMAFRODITA</b> (emasculação)	20	0	0
<b>Condições naturais</b> (controle)			
Flor HERMAFRODITA	53	23	43
Flor MASCULINA	44	0	0
<b>Eficácia reprodutiva</b> (controle/polinização cruzada xenogâmica)			
Flor HERMAFRODITA com pólen de flor HERMAFRODITA	(43/32) = 1,34		
Flor HERMAFRODITA com pólen de flor MASCULINA	(43/30) = 1,43		

### 3.1.6. Visitantes

As flores de Dichorisandra incurva foram visitadas por abelhas pertencentes às famílias Apidae, Anthophoridae e Halictidae. As espécies de abelhas visitantes estão listadas na Tabela II, juntamente com o seu tamanho (comprimento do corpo), frequência de visita e período em que foram observadas visitando as flores. Praticamente todas as abelhas observadas vibraram os estames para coletar o pólen contido no interior das anteras, concentrando suas visitas no período da manhã (0700-1100h).

Dithygater seabrai (Figura 8) foi bastante eficiente no forrageamento e na coleta de pólen das flores de D. incurva, sendo também a mais frequente. Esta espécie inicia suas visitas a partir das 0530h, quando as flores ainda se encontram em processo de antese. D. seabrai apresentou pico de visitação entre 0600-0700h, com último registro de visita às 1030h. Durante as primeiras visitas a abelha "inspeciona" os ramos da planta, pairando defronte às flores e, algumas vezes pousando sobre os estames, sem no entanto coletar pólen. Nas visitas subsequentes, a partir das 0600h, a inspeção não mais ocorre e a abelha passa a coletar pólen. Os intervalos entre as visitas foram bastante irregulares, variando de cinco minutos a aproximadamente, uma hora e vinte e um minutos. Por vezes mais de um indivíduo desta espécie foi observado visitando as flores de um mesmo agrupamento.

D. seabrai visita as flores de D. incurva do seguinte modo: em voo, a abelha aproxima-se da flor e pousa diretamente

Tabela II. Espécies de abelhas visitantes às flores de Dichorisandra incurva, comprimento do corpo, frequência e período de visita nos anos de 1989 a 1991.

FAMILIA	comprimento do corpo (mm)	frequência de visita (N)	MESES DE FLORAÇÃO		
			JAN	FEV	MAR
ANTHOPHORIDAE					
<u>Dithygater seabrai</u> Moure & Michener <sup>1</sup>	14	49	-----		
<u>Trichocerapis</u> sp. <sup>1</sup>	13	11	-----		
<u>Epicharitides obscura</u> Friese <sup>1</sup>	13	15		-----	
<u>Paratetrapedia</u> (P.) sp. <sup>6</sup>	9	14	-----		
<u>Exomalopsis</u> (E.) sp. <sup>7</sup>	8-10	08	-----		
<u>Ceratinula</u> spp. <sup>5</sup>	4-5	21		-----	
HALICTIDAE					
<u>Pseudaugochloropsis graminea</u> Fab. <sup>1</sup>	10-12	48	-----		
P. aff. <u>sordicus</u> Vachal <sup>6</sup>	10-12	13		-----	
<u>Augochloropsis cupreola</u> Ckll. <sup>1</sup>	9-10	50	-----		
<u>Augochloropsis</u> sp.1	12		-----		
<u>Augochlora</u> spp. <sup>2</sup>	7-9	28		-----	
<u>Augochlorella michaelis</u> Vachal <sup>2</sup>	6-7	18	-----		
<u>Chloralictus</u> sp.1 <sup>4</sup>	4-6	10	-----		
APIDAE					
<u>Euglossa</u> sp. <sup>3</sup>	13-14	03		-----	
<u>Plebeia droryana</u> Friese <sup>4</sup>	4-5	03	-----		

1 1989 a 1991; 2 1989/1990; 3 1990/1991; 4 1989 e 1991; 5 1989; 6 1990; 7 1991

sobre o conjunto de estames, com a cabeça direcionada para as pétalas superiores (Figura 8). Em seguida, agarra-se à base das anteras ou filetes com o auxílio das mandíbulas e dos três pares de pernas, envolvendo geralmente todos os estames. Neste momento os esternitos ventrais do tórax e parte dos esternitos abdominais contactam os poros das anteras e/ou o estigma; parte do abdômen fica encurvado, tocando o conectivo das anteras (Figura 8). Após adotar tal posição na flor, a abelha inicia o movimento de vibração que, transmitido às anteras, promove a liberação do pólen na forma de "nuvem". Este pólen adere a todo o corpo do animal, especialmente à porção ventral do tórax e abdômen. Após vibrar várias vezes, durante o qual é emitido um forte zumbido, audível e com a duração de ca. de 1 seg., a abelha sai da flor e, em voo pairado defronte a ela, faz a limpeza do corpo, transferindo o pólen para a escopa. A seguir a abelha retorna à flor repetindo o comportamento de visita descrito acima. Após retornar duas a três vezes a abelha abandona a flor, que geralmente não mais visita. D. seabrai pode permanecer numa mesma flor de 1 a 7 seg. ( $\bar{x} = 4$ ,  $N = 15$ ). Quando na flor, após vibrar várias vezes, o inseto pode ainda fazer movimento de rotação ao redor do conjunto de estames, mudando sua posição inicial em relação às pétalas superiores. Em uma sequência de visitas às flores de um dado agrupamento, a abelha não retorna, de modo geral, a uma flor visitada anteriormente. Após visitar geralmente todas as flores de um agrupamento (20-50 flores) a abelha abandona o local, podendo visitar agrupamentos próximos.



Figura 8. Dithygater seabrai visitando flor hermafrodita de Dichorisandra incurva. A abelha agarra-se aos estames, contactando com a porção ventral do tórax e parte do abdômen as fendas das anteras e o estigma.

Trichocerapis sp., Epicharitides obscura e Euglossa sp. abelhas de tamanho equivalente ao de Dithygater seabrai, visitaram as flores de modo semelhante a esta abelha. Trichocerapis sp. (Figura 9) visitou as flores a partir das 0700h, com pico de visitaçãõ entre 0700-0800h e última visita registrada às 0925h. Durante 1991 Trichocerapis sp. foi particularmente frequente em um agrupamento de D. incurva. Em uma ocasião, após coletar pólen em flores de D. incurva e D. hexandra, respectivamente, esta espécie se dirigiu a plantas próximas de Commelina sp., cujas anteras têm deiscência longitudinal, onde tentou coletar o pólen "vibrando". Epicharitides obscura nos anos de 1989 e 1990 foi observada visitando um único agrupamento de D. incurva onde visitava preferencialmente flores de uma espécie arbustiva de Solanum, situada nas imediações. Entretanto, em 1991 esta abelha foi frequente em vários outros agrupamentos de D. incurva, bastante distantes uns dos outros. Euglossa sp. visitou esporadicamente as flores, durante fevereiro de 1990 e março de 1991.

Pseudaugochloropsis graminea (Figura 10), também bastante frequente nas flores de D. incurva, inicia suas visitas por volta das 0700h, sendo ativa durante todo o período da manhã, principalmente entre 0800-0900h, com último registro de visita às 1230h. Augochloropsis cupreola e Augochloropsis sp.1, por serem morfológicamente bastante semelhantes, tiveram suas frequências de visitas somadas, dada a dificuldade de identificá-las no campo. Estas duas espécies foram observadas visitando as flores também a partir das 0700h, com pico de visitaçãõ entre 1000-1100h



Figura 9. Trichocerapis sp. ao coletar pólen em flor de Dichorisandra incurva. Note a grande quantidade de pólen acumulada na escopa da abelha (seta).

e o último registro de visita por volta das 1200h. O comportamento de visita às flores é semelhante nas três espécies: após se aproximar da flor, a abelha pousa sobre as anteras ou, às vezes, sobre a corola, de onde caminha até o androceu, geralmente, com a cabeça orientada para as pétalas superiores (Figura 10a). Em seguida, agarra-se à base ou porção mediana das anteras com o auxílio dos três pares de pernas e as mandíbulas. Neste momento, a porção ventral do tórax encobre os poros das anteras e a do abdômen contacta o conectivo dos estames anteriores (Figura 10a). Após adotar esta posição na flor, a abelha inicia o movimento de vibração emitindo um som relativamente fraco, de 1 a 2 seg. de duração. O pólen, liberado em forma de "nuvem", adere principalmente à porção ventral do tórax e do abdômen da abelha. Simultaneamente ao movimento de vibração, a abelha pode "ordenhar" as anteras, espremendo-as com as mandíbulas, da base para o ápice. Após vibrar várias vezes, a abelha realiza movimento de rotação sobre o grupo de estames, mudando sua posição em relação às pétalas superiores, quando então retorna a vibrar. Quando os estames se encontram distantes uns dos outros a abelha vibra dois a quatro estames por vez (Figura 10a). Depois de repetir várias vezes comportamento de coleta de pólen a abelha procede a limpeza do corpo: prende-se nas anteras (Figura 10b) ou, raramente, à margem das pétalas superiores com o auxílio das mandíbulas e do primeiro par de pernas e, com o auxílio das pernas medianas recolhe o pólen femural, tibial e abdominal (Figura 10b). Para limpar a cabeça e a parte anterior do tórax, segura-se à base das anteras com o



Figura 10. (a) Pseudogochloropsis graminea ao coletar pólen em anteras de flor funcionalmente masculina de Dichorisandra incurva. Nesta ocasião a abelha agarra-se firmemente às anteras, espremendo-as; (b) P. graminea limpando e recolhendo pólen da porção posterior do corpo.

terceiro par de pernas e com os dois pares de pernas, anteriores e medianas, realiza a limpeza. Ao visitar uma flor hermafrodita nem sempre contacta o estigma, mas quando o contacto ocorre, dá-se com os esternitos torácicos e abdominais e, às vezes, com o fêmur e a tíbia das pernas medianas e posteriores. Estas abelhas podem permanecer de 5 seg. a 1 min. e 10 seg. numa flor ( $\bar{x}$  = 30 seg., N = 84) e, geralmente, visitam todas as flores da planta, mesmo as visitadas anteriormente. Depois de visitar cinco a dez flores sucessivamente, as abelhas pousam sobre um ramo ou folha e novamente fazem a limpeza do corpo ou permanecem paradas. Após tempo variável retomam as visitas, geralmente não se afastando do local. Por vezes P. graminea abandona o agrupamento visitado e se desloca para agrupamentos próximos, distantes 1 a 5 metros. Para A. cupreola e Augochloropsis sp.1 este comportamento não foi verificado. Algumas vezes indivíduos de A. cupreola e Augochloropsis sp.1 foram observados caminhando constantemente sobre as folhas de D. incurva sem, no entanto, visitar as flores. Nestas ocasiões o inseto distendia a língua e, durante o deslocamento, "lambia" a superfície foliar.

Dentre as outras espécies de Halictidae Pseudaugochloropsis aff. sordicus visitou esporadicamente as flores durante 1990 e apresentou comportamento de coleta semelhante a P. graminea. Augochlora spp. e Augochlorella michaelis visitaram as flores em 1989 e 1990 e, por serem de menor tamanho, vibravam uma a duas anteras por vez e raramente contactaram o estigma. Estas abelhas podiam permanecer até dez minutos na mesma flor. A. michaelis algumas vezes coleta também o

Pólen "caído" sobre as anteras e a corola, com auxílio do primeiro e segundo pares de pernas ("catação"). Chloralictus sp.1 poucas vezes vibrou para coletar o pólen. Esta abelha coletava o pólen contido na entrada das anteras, ou o pólen "disperso" sobre a corola ou estames, resultante da visita de abelhas vibradoras de maior porte. Ceratinula spp. e Plebeia droryana coletaram pólen por catação do mesmo modo que Chloralictus sp.1, exceto que P. droryana antes de armazenar o pólen nas corbículas, o transfere inicialmente para a porção ventral do tórax e, posteriormente para o terceiro par de pernas.

Paratetrapedia (P.) sp. e Exomalopsis (E.) sp. coletaram o pólen por meio de vibração, semelhante às espécies maiores de Halictidae, sendo observadas durante 1990 e 1991, respectivamente. Exomalopsis (E.) sp., visitou a partir das 0700h, sendo frequente visitas de vários indivíduos a um único agrupamento de D. incurva; permanecia nas flores entre 9 seg. a 1 min. e cinco seg. ( $\bar{x} = 27$ ,  $N = 5$ ), mas poucas vezes contactava o estigma.

Abelhas do tipo Xylocopa ou Bombus algumas vezes pousavam sobre as flores, mas ao iniciar o comportamento vibratório, caíam, abandonando imediatamente o local.

As abelhas visitantes não demonstraram preferência entre as flores hermafroditas ou funcionalmente masculinas.

Além de abelhas, duas espécies de moscas foram observadas nas flores de D. incurva. Após pousarem sobre a corola ou anteras, estes dípteros caminhavam e, simultaneamente, lambiam estas estruturas. Eventualmente passavam por sobre o estigma.

### 3.2 - Dichorisandra hexandra (Aublét) Standley

#### 3.2.1. Descrição da planta

Neste estudo foram utilizados ca. de quinze indivíduos de Dichorisandra hexandra que crescem, geralmente, isolados e distam entre si desde 5m até aproximadamente 4km. As plantas têm caule frágil, com 1 a 3m de comprimento, e hábito escandente, utilizando como suporte ramos baixos de espécies arbóreas e arbustivas, como Mimosa sp. (Leguminosae), Gallipia jasminiflora (Rutaceae), Croton sp. (Euphorbiaceae), Celtis iquanaea (Ulmaceae), bem como ramos secos e lianas. No ápice de cada ramo há apenas uma inflorescência, ereta, e que apresenta uma bráctea fina na base do pedúnculo. De acordo com a fase de floração a quantidade de inflorescências, por planta, pode variar de 5 a 60.

Em D. hexandra o eixo central da inflorescência pode alcançar até 10cm de comprimento e conter entre 5 e 19 monocásios helicóides, cada um com 3-4 botões. No total ocorrem de 15-50 botões por inflorescência, abrindo diariamente 1 a 3 botões. Em contraste com D. incurva, as plantas de D. hexandra geralmente apresentam grande quantidade de flores abertas por dia (Figuras 14A a 14C). A quantidade de frutos por inflorescência, no final da floração, variou de 1 a 16 ( $\bar{x} = 5$ ,  $N = 48$ ).

D. hexandra também é andromonóica, apresentando inflorescências com os dois tipos florais, nas quais as flores funcionalmente masculinas são, regra geral, em menor quantidade. Entretanto, ao contrário de D. incurva, em D. hexandra

inflorescências com flores exclusivamente hermafroditas foram comuns, sendo rara a ocorrência de inflorescências com flores predominantemente masculinas.

Os dois tipos florais de D. hexandra encontram-se, geralmente, em posição ereta em relação ao eixo da inflorescência e têm pedicelos curtos (1-3mm de comprimento), verdes e mais pubescentes que os das flores de D. incurva. As flores são zigomorfas e diferem basicamente quanto ao aspecto e tamanho do gineceu.

O cálice é formado por três sépalas livres, semelhantes entre si e alternas às pétalas (Figura 11a). As sépalas têm formato oblongo-lanceolado e são côncavas, esverdeadas, ligeiramente carnosas, externamente pubescentes e medem 8 a 10mm de comprimento. Uma delas ocupa posição superior em relação às estruturas reprodutivas e as outras duas, posição inferior.

A corola dialipétala é constituída por três pétalas ligeiramente obovadas, membranáceas, com 10-15mm de comprimento, de coloração azul-violeta com uma unha branca na base (Figura 11a). Semelhante ao que ocorre nas flores de D. incurva, duas das pétalas são imbricadas e ocupam posição superior em relação às estruturas reprodutivas, enquanto a outra ocupa posição inferior. As duas pétalas superiores são ligeiramente mais largas ( $\bar{x} = 9\text{mm}$ ) que a pétala inferior ( $\bar{x} = 7\text{mm}$ ).

O androceu é constituído por seis estames epipétalos, localizados no centro da flor, praticamente envolvendo o gineceu. Os estames apresentam diferentes tamanhos em decorrência de variação no comprimento dos filetes, que são brancos, carnosos e

glabros (Figura 11a). Assim, nos três estames anteriores, mais externos, os filetes medem ca. de 3mm de comprimento, nos dois estames posteriores, opostos às pétalas superiores, ca. de 2mm e no estame posterior, oposto à sépala superior, 1-0,5mm de comprimento. As anteras são basifixas, lanceoladas, largas na base, ligeiramente curvas e medem 3 a 5mm de comprimento (Figura 11). Entretanto, diferente de D. incurva, as anteras desta espécie têm paredes finas e membranáceas, deiscência poricida e tecas de coloração azul-violeta com conectivos brancos (Figuras 11a). Nesta espécie de Dichorisandra os poros de todas as anteras estão orientados para as pétalas superiores.

Nas flores hermafroditas o ovário é súpero, trilobado (Figura 11b), esverdeado e/ou violeta, fracamente pubescente e com 1 a 2mm de comprimento e pode apresentar 6-18 óvulos ( $\bar{x}$  = 14, N = 30). O estilete é branco e/ou de cor violeta, um pouco encurvado e mede 5 a 6mm de comprimento. O estigma é papiloso, úmido, branco ou violeta e fica situado, geralmente, acima do conjunto de estames (Figuras 11a e 11b). Nas flores funcionalmente masculinas o ovário é branco, por vezes enrugado, mede ca. de 0,5mm de comprimento e apresenta óvulos de formato irregular, não individualizados. Nestas flores o estilete é mais curto que o das hermafroditas (ca. 0,5-4mm de comprimento) de modo que o estigma está situado abaixo das anteras (Figura 11c). Em algumas plantas o gineceu das flores funcionalmente masculinas apresenta-se seco e com coloração ligeiramente marron ou castanha.

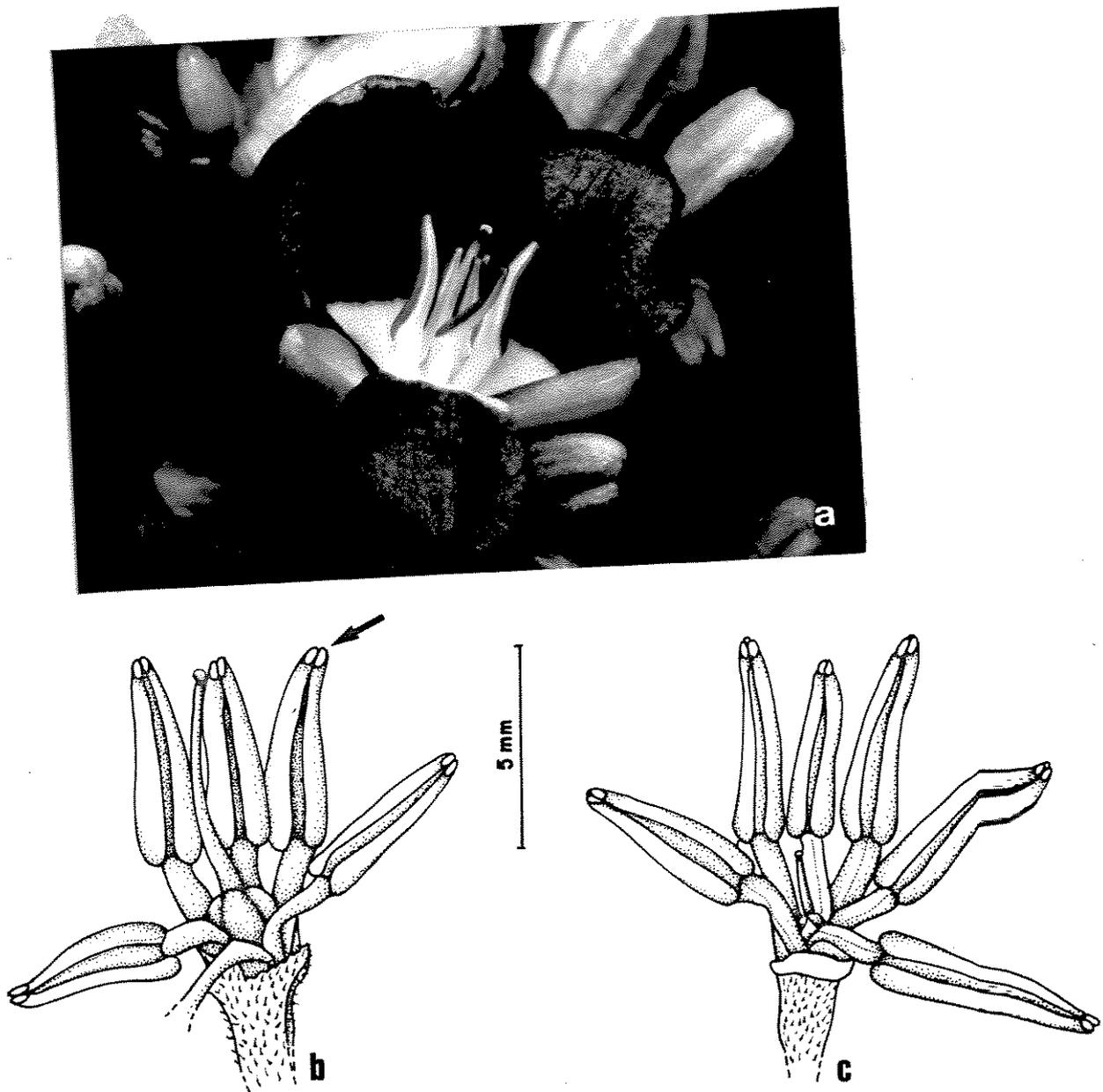


Figura 11. (a) Flor hermafrodita de Dichorisandra hexandra, na qual o estigma está situado acima dos estames e as anteras são deiscentes por meio de poros apicais (seta de b). Esquema de parte das estruturas reprodutivas de (b) flor hermafrodita e (c) flor funcionalmente masculina de D. hexandra. Compare o tamanho e o aspecto do gineceu nos dois tipos de flores (em b o estame mais interno, oposto à sépala superior foi retirado).

### 3.2.2. Dados fenológicos

O padrão fenológico de D. hexandra é apresentado na Figura 12. Nesta espécie a rebrota e produção de folhas/ramos novos ocorre durante a segunda metade da estação úmida, principalmente em janeiro e fevereiro (Figuras 1 e 12A). Em abril/maio (início da estação seca), após floração e frutificação, ocorre a senescência e a queda total das folhas, perdendo a planta, após julho, sua parte aérea (Figura 12A). Portanto, D. hexandra tem a produção e queda de folhas concentradas em determinada época do ano (estação úmida e parte da estação seca, respectivamente), permanecendo ca. de 5 meses (estação seca) sem folhas ou ramos (Figura 12A).

O florescimento desta espécie ocorre na segunda metade da estação úmida e a frutificação no início da estação seca (Figuras 1, 12B a 12D). A floração dura ca. de 4 meses, com desenvolvimento das primeiras inflorescências ocorrendo no mês de janeiro. Em fevereiro e março verifica-se maior quantidade de botões e flores, respectivamente (Figuras 12B e 12C). Em D. hexandra a floração é mais sincrônica em relação à D. incurva, porém o florescimento e frutificação nesta espécie também não é simultâneo entre seus indivíduos.

Como em D. incurva, os frutos em D. hexandra demoram de 25-35 dias para crescer e maturar. Nesta espécie o pico de frutificação ocorre em abril e a dispersão dos frutos em final de abril e meados de maio (Figura 12D).

1997-1998

1999-2000

1997-1998

1999-2000

1997-1998

1999-2000

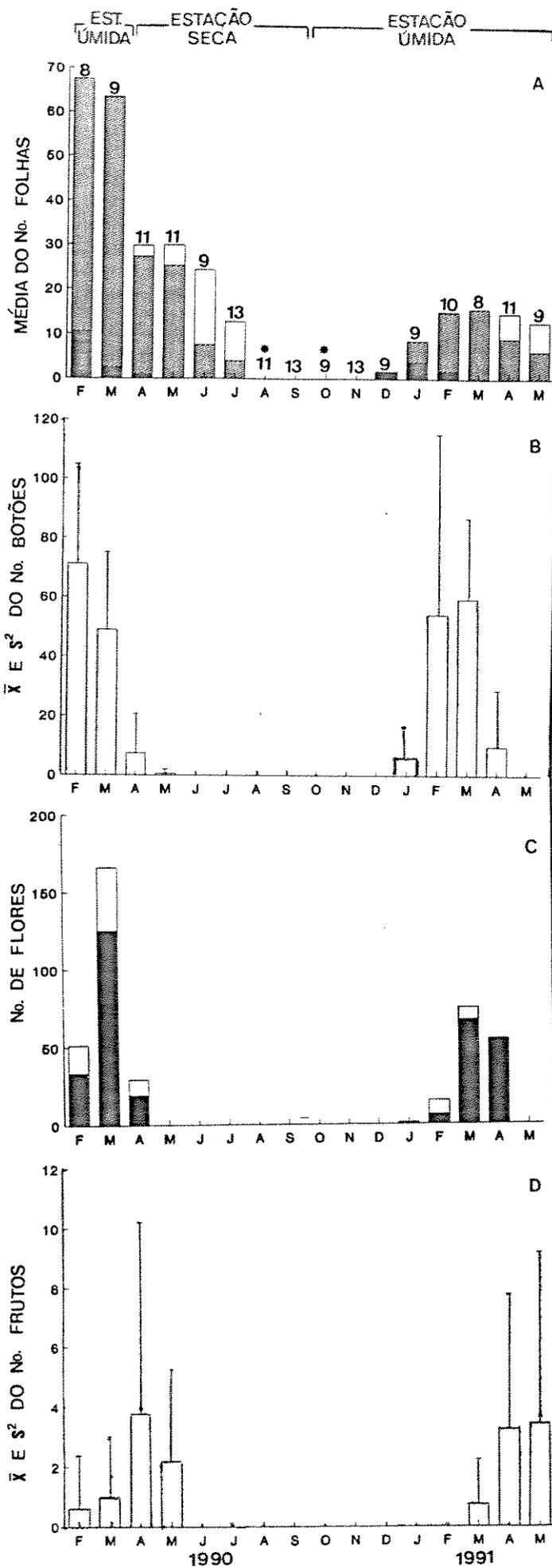
1997-1998

1999-2000

1997-1998

1999-2000

Figura 12. Fenologia de Dichorisandra hexandra. (A) Média do número de folhas jovens (área cheia = brotamento), adultas (área hachurada = folhas desenvolvidas) e senescentes (área vazia = senescência) por indivíduo. Acima das colunas está o número de plantas amostradas durante cada mês; † = dados de meses amostrados em 1991. Os gráficos (B) e (D) apresentam a média (barra) e a variância (traço) do número de botões e frutos, por indivíduo, respectivamente. O número total de flores hermafroditas (barra cheia) e funcionalmente masculinas (barra vazia) são apresentados em (C).



### 3.2.3. Dinâmica de floração

Ao longo do período de floração de D. hexandra, a quantidade diária de flores hermafroditas presentes na população foi sempre superior a de flores funcionalmente masculinas, tanto em 1990 quanto em 1991 (Figura 13). Como em D. incurva, nesta espécie também é difícil estabelecer uma relação entre temperatura e precipitação e o padrão de distribuição dos dois tipos florais ao longo da florada (Figura 13). As flores funcionalmente masculinas foram mais frequentes principalmente no início da florada (Figuras 13 e 14). Padrão semelhante pôde ser observado em onze, de treze plantas monitoradas na população durante os 3 anos de estudo (Figura 14). Entretanto, a nível de indivíduo a frequência dos dois tipos florais variou de ano para ano. Algumas plantas que continham no ano anterior apenas flores hermafroditas, no ano seguinte apresentaram também flores funcionalmente masculinas (Figura 14A).

### 3.2.4. Biologia floral

As flores de D. hexandra abrem ao amanhecer, por volta das 0515h. O processo de abertura é sincrônico, dura ca. de 45-60 minutos e caracteriza-se pelo afastamento e o posicionamento lento das sépalas e das pétalas. Nesta ocasião os poros das anteras estão abertos e o estigma, nas flores hermafroditas, apresenta-se úmido e receptivo. As flores duram ca. de oito a dez

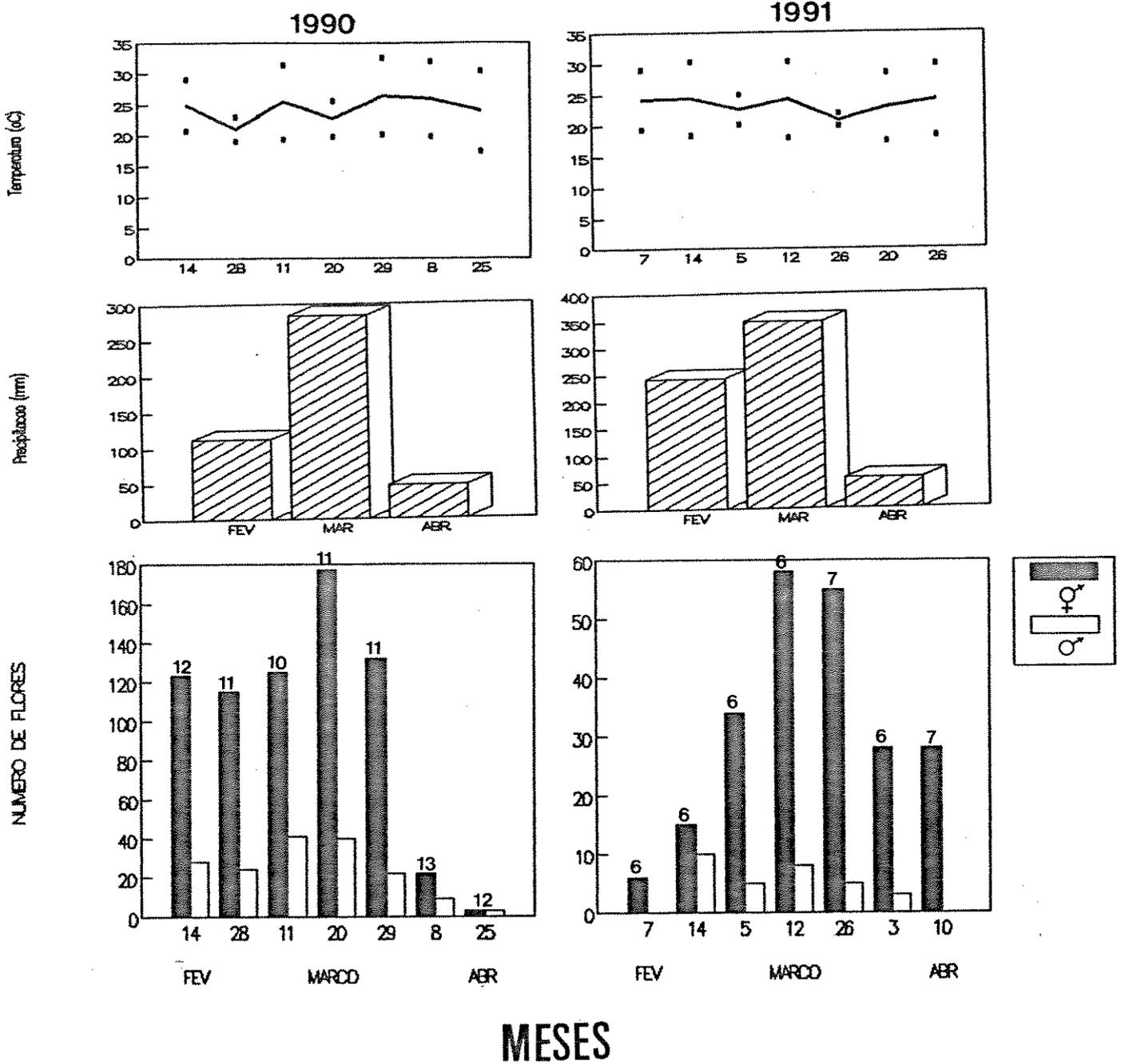
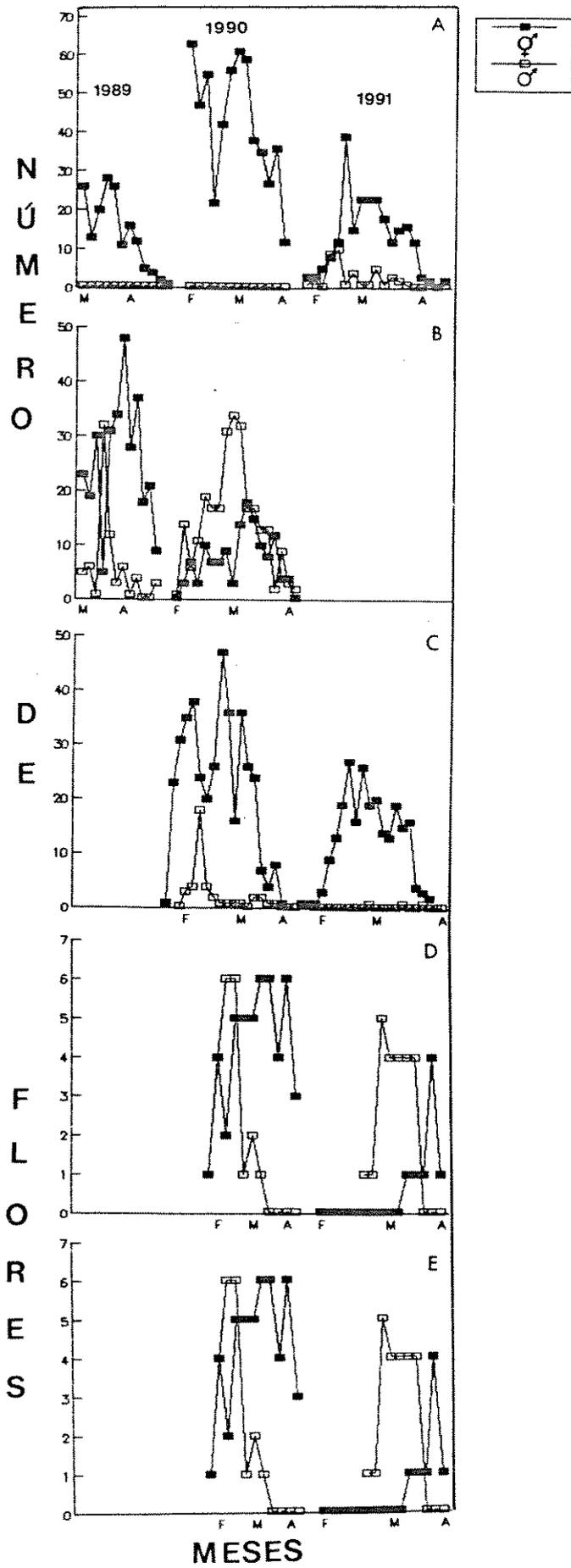


Figura 13. Frequência de flores hermafroditas e funcionalmente masculinas de *Dichorisandra hexandra*, durante 1990 e 1991, juntamente com a temperatura (máxima, média e mínima) e precipitação registradas durante o período de estudo. Ao longo das duas floradas a quantidade de flores hermafroditas foi superior à de flores funcionalmente masculinas. Os números presentes acima de cada coluna correspondem à quantidade de plantas amostradas no período.



horas dependendo das condições climáticas. A murcha e o fechamento da flor iniciam entre 1100-1200h e podem demorar até quatro horas para terminar.

D. hexandra oferece apenas pólen como recurso para seus visitantes. O pólen é branco, pulverulento após a antese, brilhante e com parede pouco esculpurada, assemelhando-se bastante ao de D. incurva. No teste com carmin acético a viabilidade do pólen nas flores hermafroditas e funcionalmente masculinas foi de 94% e 92%, respectivamente, ao passo que nos grãos de pólen de flores hermafroditas corados pelo verde/malaquita a viabilidade foi menor, em torno de 90%. Em todas as anteras verificou-se a presença de grãos de pólen férteis quando germinados em sacarose/ágar ou gelatina.

As flores desta espécie de Dichorisandra aparentemente não emitem odor e, como em D. incurva, parecem não apresentar osmóforos.

Em câmara de luz ultra-violeta foi observada reflexão de luz U.V. apenas nos conectivos das anteras, principalmente em comprimento de onda de 366nm. Em fotografias da flor hermafrodita com padrão de luz visível e com filtro de luz U.V. evidenciou-se reflexão especialmente na porção azul-violeta das pétalas e nos estames, como mostra a Figura 15.

O crescimento do ovário nesta espécie é perceptível a partir do quarto dia após o fechamento da flor. Durante o desenvolvimento do fruto as sépalas e o estilete permanecem e ocorre engrossamento do pedicelo. O fruto é do tipo cápsula loculicida, sendo externamente brilhante e de coloração vinácea.

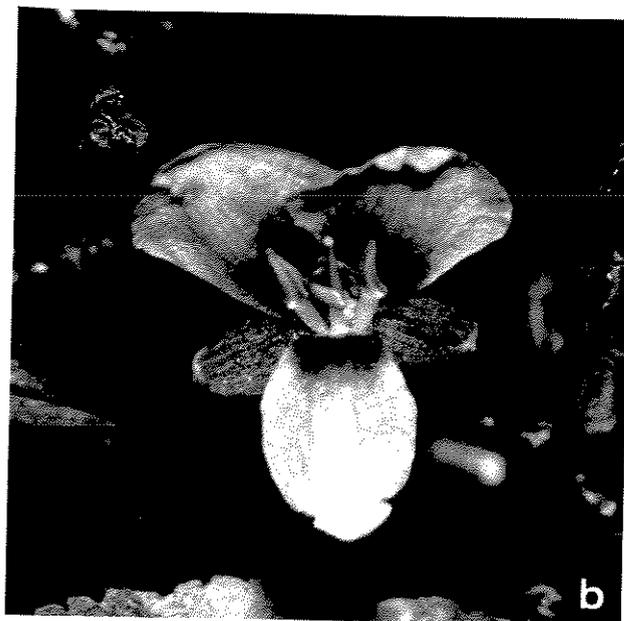


Figura 15. Flor hermafrodita de *Dichorisandra hexandra* fotografada sob luz visível não filtrada (a) e luz ultravioleta, com filtro para luz visível (b).

Ao abrir expõe as sementes que apresentam arilo carnososo, de coloração que varia do amarelo ao alaranjado.

### 3.2.5. Sistema de reprodução

#### A. Reprodução Assexuada

##### *Reprodução Vegetativa*

Esta espécie de Dichorisandra apresentou reprodução vegetativa através de rizomas horizontais, que ocorrem até 30cm abaixo do solo e alcançam ca. de 30 a 40cm de comprimento. Entretanto, não foram observadas ligações entre indivíduos próximos através destas estruturas. Nestes rizomas, a presença de cicatrizes de ramos caídos em anos anteriores pode dar uma idéia do número de anos que a planta já floresceu.

##### *Agamospermia*

Como em D. incurva, D. hexandra não forma frutos via agamospermia (Tabela III).

#### B. Reprodução Sexuada

##### *Experimentos de polinização*

A Tabela III contém os resultados da formação de frutos nos experimentos de polinização manual e espontânea e em condições naturais, bem como a eficácia reprodutiva observada

para a espécie no local de estudo. As polinizações controladas mostram que D. hexandra apresenta sistema reprodutivo fortemente xenógamo, uma vez que só houve formação de frutos em polinizações cruzadas xenogâmicas. As flores hermafroditas autopolinizadas manualmente caíram após 2-3 dias, não havendo crescimento do ovário. Naquelas flores submetidas a polinizações cruzadas geitonogâmicas, apenas em duas observou-se aumento no tamanho do ovário, as quais caíram após 7 dias. Flores funcionalmente masculinas não formaram frutos em condições naturais.

#### *Crescimento de tubo polínico*

As flores hermafroditas autopolinizadas manualmente de D. hexandra apresentaram após 12 horas grande quantidade de tubos polínicos germinando sobre o estigma e crescendo até a metade do estilete; a partir daí os tubos foram menos frequentes, sendo que poucos alcançaram o ovário. Nestas flores os tubos polínicos após 36 horas atravessaram o ovário e atingiram o óvulo (Figura 16), apesar de não formarem frutos nos experimentos de autopolinização manual (Tabela III). Em flores funcionalmente masculinas autopolinizadas, o pólen não germina sobre a superfície estigmática. Em flores hermafroditas nas quais foram realizadas polinizações cruzadas, também foi possível observar depois de 36 horas os tubos polínicos crescendo até o óvulo.



Figura 16. Tubo polínico em flor hermafrodita de Dichorisandra hexandra, autopolinizada manualmente e fixada 36 horas após a polinização. A seta indica a posição do óvulo, não visualizado na foto por estar em outro plano focal. Barra= 10mm. (Foto: Luciano Paganucci de Queiroz).

Tabela III. Resultados dos tratamentos para verificar o sistema de reprodução de Dichorisandra hexandra.

TRATAMENTO	FLORES (N)	FRUTOS (N)	SUCESSO (%)
<b>Autopolinização - Flor HERMAFRODITA (pólen da mesma flor)</b>			
1. Manual	36	0	0
2. Espontânea	39	0	0
<b>Polinização cruzada - Flor HERMAFRODITA</b>			
1. Pólen da mesma planta: (testar geitonogamia)			
1.1 - Pólen de flor HERMAFRODITA	23	0	0
1.2 - Pólen de flor MASCULINA	01	0	0
2. Pólen de plantas diferentes: (testar xenogamia)			
2.1 - Pólen de flor HERMAFRODITA	32	21	65,6
2.2 - Pólen de flor MASCULINA	20	07	35
<b>Agamosperma - Flor HERMAFRODITA (emasculação)</b>	15	0	0
<b>Condições naturais (controle)</b>			
Flor HERMAFRODITA	44	8	18
Flor MASCULINA	32	0	0
<b>Eficácia reprodutiva (controle/polinização cruzada xenogâmica)</b>			
Flor HERMAFRODITA com pólen de flor HERMAFRODITA	(18/65,6) = 0,27		
Flor HERMAFRODITA com pólen de flor MASCULINA	(18/35,0) = 0,50		

### 3.2.6. Visitantes

As quinze espécies de abelhas pertencentes às famílias Apidae, Anthophoridae e Halictidae que visitaram as flores de D. hexandra são apresentadas na Tabela IV. A tabela contém também o comprimento do corpo e a frequência de visita de cada espécie, bem como o período em que foram observadas nas flores desta Dichorisandra. A maioria das abelhas também retira o pólen das anteras vibrando-as, de modo semelhante ao verificado nas flores de D. incurva.

Euglossa melanotricha, E. cf. cordata, Euplusia violacea, Trichocerapis sp., Thygater sp. e Epicharitides obscura são as abelhas de grande porte que visitaram de modo efetivo as flores desta espécie de Dichorisandra.

E. melanotricha (Figura 17) E. cf. cordata e Trichocerapis sp. foram as mais frequentes, tendo sido observadas ao longo do período de floração (Tabela IV). Iniciavam suas visitas a partir das 0700h; as duas espécies de Euglossa visitaram mais ativamente as flores entre 0900-1000h, enquanto Trichocerapis sp. foi mais frequente no período de 0800-0900h, principalmente no ano de 1991. Durante as primeiras visitas estas abelhas "inspecionavam" as inflorescências, em vôos frontais e pairados, antes de iniciarem a coleta de pólen. Nas visitas posteriores tal "inspeção" não mais ocorria, sendo que as flores eram, geralmente, visitadas numa sequência mais ou menos definida. Após as visitas numa determinada planta abandonavam o local. Em uma ocasião, E. melanotricha após visitar

Tabela IV. Espécies de abelhas visitantes às flores de Dichorisandra hexandra, comprimento do corpo, frequência e período de visitas (1989, 1990 e 1991).

FAMILIA Espécie	comprimento do corpo (mm)	frequência de visita (N)	MESES DE FLORAÇÃO		
			FEV	MAR	ABR
APIDAE					
<u>Euglossa melanotricha</u> Moure <sup>1</sup>	14	16	-----		
<u>E. cf. cordata</u> Lin. <sup>1</sup>	12-13	12	-----		
<u>Euplusia violacea</u> Blanchard <sup>2</sup>	15-17	04	-----		
<u>Eufriesea auriceps</u> Friese <sup>5</sup>	20	01		-----	
<u>Plebeia droryana</u> Friese <sup>3</sup>	4-5	03	-----		
ANTHOPHORIDAE					
<u>Trichoceranis</u> sp. <sup>1</sup>	13	19	-----		
<u>Thygater</u> sp. <sup>1</sup>	12-14	06	-----		
<u>Epicharitides obscura</u> Friese <sup>3</sup>	13	05		-----	
<u>Paratetrapedia</u> (P.) sp. <sup>4</sup>	9	04	-----		
HALICTIDAE					
<u>Augochloropsis cupreola</u> Ckll. <sup>1</sup>	9-10	324	-----		
<u>Augochloropsis</u> sp.1	12		-----		
<u>Augochloropsis notophos</u> <sup>2</sup>	9	05	-----		
<u>Pseudaugochloropsis graminea</u> Fab. <sup>1</sup>	10-12	102	-----		
<u>P. aff. sordicus</u> Vachal <sup>1</sup>	10-12	03		-----	
<u>Chloralictus</u> sp.1 <sup>3</sup>	4-6	10	-----		

1 1989 a 1991; 2 1989/1990; 3 1989; 4 1990; 5 1991



Figura 17. Euglossa melanotricha visitando flor de Dichorisandra hexandra. Ao coletar pólen a abelha agarra todo o conjunto de estames, segurando-se à base das anteras com as mandíbulas, mantendo as asas fechadas. A seta indica a corbicula da abelha com pólen úmido, provavelmente misturado com néctar.

sucessivamente ca. de cinco flores, interrompeu sua coleta de pólen para realizar a limpeza do corpo. Durante a limpeza pendurou-se à margem de uma folha com auxílio das mandíbulas e primeiro par de pernas. Thygater sp. e Euplusia violacea foram pouco frequentes; suas primeiras visitas ocorriam a partir das 0800h. Epicharitides obscura foi observada em apenas uma planta durante março de 1989, visitando preferencialmente flores de uma espécie de Malpighiaceae, que ocorria nas proximidades. Quanto ao comportamento de coleta do pólen nas flores, assemelharam-se ao de Dithygater seabrai em Dichorisandra incurva.

As abelhas Halictidae, Augochloropsis cupreola e Augochloropsis sp.1 (Figura 18) foram os visitantes mais frequentes às flores de D. hexandra. Do mesmo modo que em D. incurva a frequência de visita de ambas foi computada em conjunto pois durante as observações de campo não foi possível distingui-las, dada a sua grande semelhança morfológica. A outra espécie de Halictidae mais frequente foi Pseudaugochloropsis graminea que, como as duas espécies de Augochloropsis, visitou as flores durante o período de floração (Tabela IV). Estes halictídeos iniciavam suas atividades por volta das 0700h, com pico de visitação entre 0800-0900h. Em visitas às flores, estas espécies de Halictidae apresentaram comportamento de coleta de pólen semelhante ao descrito para estas abelhas ao visitarem flores de D. incurva. A limpeza do pólen do corpo podia ser feita ainda na flor (Figura 18). Estes halictídeos raramente se afastavam da planta após as visitas; permanecendo pousados por algum tempo sobre uma folha ou substrato qualquer das imediações e após tempo



Figura 18. Augochloropsis cupreola realizando a limpeza do corpo em flor hermafrodita de Dichorisandra hexandra. Note como a abelha se prende à margem das pétalas superiores com as mandíbulas e primeiro par de pernas, e com o auxílio das pernas medianas recolhe o pólen da porção posterior do corpo.

variável retomavam as visitas. Em determinada planta mais de um indivíduo podia ser observado visitando flores, ocorrendo por vezes encontros agonísticos que resultavam em expulsão de um dos indivíduos.

Augochloropsis notophos, Pseudaugochloropsis aff. sordicus e Chloralictus sp.1 visitaram esporadicamente as flores de D. cf. hexandra. As duas primeiras espécies tiveram comportamento de visita às flores semelhante ao de A. cupreola e P. graminea em D. incurva. Entretanto, A. notophos por ser pequena, coletou pólen de uma a duas anteras de cada vez e raramente contactou o estigma de flor hermafrodita. Chloralictus sp.1 apresentou como principal comportamento de coleta a catação, sendo que raramente vibra as anteras, e quando o faz, a vibração é quase imperceptível. Esta espécie raramente contacta o estigma; este contato ocorre apenas quando a abelha coleta o pólen presente sobre as papilas estigmáticas.

Paratetrapedia (P.) sp. e Eufriesea auriceps também coletaram pólen por mecanismo de vibração, porém não foram realizadas observações suficientes para descrição detalhada dos seus comportamentos. Plebeia droryana ocorreu apenas em fevereiro de 1989, visitando as flores de maneira semelhante ao de Chloralictus sp.1 diferindo apenas quanto ao modo de armazenar o pólen nas corbículas.

Abelhas de grande porte do tipo Bombus ou Xylocopa (19-22mm) eventualmente tentavam visitar as flores, mas geralmente ao pousarem sobre a flor caíam, provavelmente dado ao seu peso e tamanho.

Como em D. incurva, nesta espécie as abelhas visitantes aparentemente não discriminavam nenhum dos dois tipos florais.

Apenas cinco das espécies de abelhas que visitaram as flores de D. hexandra não foram observadas em flores de D. incurva: Euplusia violacea, Thygater sp., Eufriesea auriceps, Augochloropsis notophos e talvez uma das espécies de Euglossa. Das abelhas que visitaram as flores de D. incurva, Dithygater seabrai, Augochlora spp., Augochlorella michaelis, Exomalopsis (E.) sp. e Ceratinula spp., não ocorreram nas flores de D. hexandra (Tabela II). Desta forma, os visitantes de D. incurva e D. hexandra sobrepueram-se em 59% e 74%, respectivamente, sendo que o polinizador de D. incurva, Dithygater seabrai, não foi observado visitando as flores de D. hexandra.

#### 4. DISCUSSÃO

##### 4.1. A planta

###### *Fenologia*

Quanto ao comportamento fenológico Dichorisandra incurva e Dichorisandra hexandra diferem, principalmente, em relação ao padrão de atividade vegetativa, sendo que D. incurva apresenta semideciduidade enquanto D. hexandra é decídua (cf. terminologia utilizada por Morellato et al., 1989).

Nestas duas espécies a queda de folhas é mais acentuada na estação seca e a deficiência hídrica parece ser a principal responsável por este fato. A deficiência hídrica é apontada por Morellato (1991) como o mais importante fator associado à queda de folhas na Reserva de Santa Genebra (RSG). Nos trópicos sazonais, a precipitação é citada como o principal fator de influência dos padrões fenológicos, sendo a temperatura e o fotoperíodo considerados como reguladores e indutores de crescimento e reprodução (Bawa, 1983).

A precipitação também pode ser a responsável pela rebrota, especialmente em D. hexandra cujo rebrotamento ocorre durante a estação úmida. Em espécies decíduas da RSG, Morellato (1991) considerou a precipitação como o principal responsável pela rebrota. No caso de D. incurva, além da precipitação provavelmente outros fatores, como a temperatura e o fotoperíodo, podem estar atuando na rebrota das folhas. De acordo com

Morellato (1991) o aumento do fotoperíodo e/ou a elevação da temperatura seriam os indutores da rebrota nas espécies arbóreas semidecíduas da RSG cujo brotamento tem início na estação seca (agosto/setembro), mesmo na ausência de chuva. Reich & Borchert (1984) consideram a queda de folhas outro fator indutor do brotamento a qual reduziria a perda de água da planta por transpiração, havendo assim melhor aproveitamento da água disponível para a reidratação dos ramos sem folhas e para a produção de brotos ainda na estação seca. Este último fator também pode ser responsável pela rebrota dos novos ramos de D. incurva, pois nesta espécie a queda de folhas antecede ou ocorre simultaneamente à rebrota.

A diferença no padrão de decíduidade entre D. incurva e D. hexandra é importante, à medida que provoca variação na duração do florescimento e frutificação das duas espécies, ocasionando redução da sobreposição de floração e um ligeiro deslocamento do pico de florescimento. Com isso pode haver uma diminuição do fluxo interespecífico de pólen entre as duas espécies que, embora não tenham o principal polinizador em comum, são visitadas por um espectro similar de espécies de abelhas. De acordo com Frankie et al. (1983), ligeira variação na fenologia da floração parece ser um dos fatores importantes na determinação dos movimentos interplantas das abelhas de grande porte ( $\geq 12$ mm de comprimento). Do ponto de vista das abelhas, o somatório do período de floração das duas espécies de Dichorisandra coloca à disposição maior quantidade de pólen durante praticamente toda a estação úmida. Aspecto semelhante foi verificado por Gentry

(1974) em seis espécies simpátricas de Arrabideae (Bignoniaceae) do Panamá e Costa Rica que apresentavam picos de florescimento deslocados. Gentry (1974) levantou a hipótese de que este fato promoveria, ao longo do ano, aumento no recurso (néctar) para os polinizadores destas bignoniáceas.

Apesar de diferenças no período de florescimento, D. incurva e D. hexandra florescem por um tempo relativamente longo, apresentando um padrão de floração semelhante ao tipo "cornucópia", descrito por Gentry (1974) para Bignoniaceae. O tipo "cornucópia" de floração é o mais comum entre as bignoniáceas, e espécies com este padrão atraem um amplo espectro de polinizadores, incluindo abelhas Euglossinae, diversas Anthophoridae e Halictidae. Segundo Gentry (1974) no padrão "cornucópia" a sazonalidade é importante e torna possível a utilização de diferentes espécies de plantas por um mesmo grupo de polinizadores, como ocorre nestas espécies de Dichorisandra.

A maior assincronia de floração verificada em D. incurva em comparação com D. hexandra pode ser decorrência do período de floração mais longo da primeira. Segundo Bawa (1983) em espécies que florescem por longos períodos, as oportunidades para cruzamentos não são tão limitadas ao tempo como naquelas com pequenos períodos de florescimento, de modo que a seleção para alto grau de sincronia poderia ser fraca. Assincronia de floração intraespecífica também pode aumentar a taxa de polinização cruzada no início ou no final da florada, quando a quantidade de flores disponível ao polinizador é menor, forçando-o a visitar maior número de agrupamentos ou plantas, elevando assim a taxa

de polinização cruzada. Zimmerman (1987) verificou que em Polemonium foliosissimum (Polemoniaceae) maior taxa de polinização cruzada ocorreu durante o final da florada, quando muitos indivíduos apresentavam relativamente poucas flores.

### *Biologia floral*

Em Dichorisandra incurva e D. hexandra as flores assemelham-se bastante quanto à morfologia e à biologia floral. Diferem basicamente na cor da flor e na deiscência das anteras. As características florais destas duas espécies concordam com a síndrome da melitofilia, definida por Faegri & van der Pijl (1979) e, em especial, com a da polinização vibrátil ou "buzz pollination", definida por Buchmann (1983), assim denominada por recordar o zumbido audível provocado pelo comportamento intrafloral da abelha ao vibrar as anteras durante sua visita à flor. A deiscência apical das anteras, seja por poro, como em D. hexandra, ou por pequena fenda, como em D. incurva, é um caráter fundamental na coleta de pólen por vibração. Neste sistema de polinização, o direcionamento da liberação do pólen e sua alocação em partes definidas do corpo do inseto, fazem com que ele seja bastante eficiente, havendo pouca perda de pólen (Buchmann, 1983). Apesar de haver outros modos de coletar o pólen de plantas cujas anteras têm deiscência por fendas ou poros, como a "ordenha" e a "catação", a vibração, entretanto, é o processo mais eficiente (Wille, 1963). Outras características citadas por Buchmann (1983) para a polinização vibrátil ajustam-se bem às

duas espécies de Dichorisandra, tais como: longos períodos de floração, abundância de flores, abertura diária de flores que, geralmente, duram menos de um dia, flores pequenas, situadas no ápice dos ramos, bem como anteras coloridas, basifixas, não versáteis, largas, túrgidas e aparentemente sempre cheias, mimetizando abundância de pólen. Esta característica denominada de "pollen dummies" por Buchmann (1983) desempenha importante papel na atração das abelhas polinizadoras, além de resultar em aumento de polinizações cruzadas, pois as abelhas também visitam as flores cujo pólen foi retirado em visitas anteriores. Ainda de acordo com Buchmann (1983), neste tipo de antera o pólen está protegido tanto do acesso de "ladrões de pólen" quanto dos efeitos nocivos dos raios ultravioletas, o que explica o fato do pólen em flores poricidas ser geralmente branco ou de cor creme. Pólen seco, pulverulento, praticamente sem adesivos lipídicos e com exina pouco esculpura, como presente nas duas espécies de Dichorisandra, são atributos importantes no processo de liberação do pólen pelas anteras durante a vibração do inseto, bem como na atração do pólen, através de forças eletrostáticas, ao estigma e ao corpo da abelha (Buchmann & Hurley, 1978; Erickson & Buchmann, 1983; Buchmann, 1985; Corbet et al., 1988).

Em D. incurva e D. hexandra o estigma úmido é papiloso difere de estigmas secos e puntiformes, comum em espécies com anteras poricidas, nas quais estas características do estigma facilitariam a ligação do pólen através de forças eletrostáticas (ver Erickson & Buchmann, 1983). Entretanto, nestas duas espécies de Dichorisandra a presença de exsudados na superfície

estigâmica parece favorecer a aderência do pólen ao estigma. Segundo Owens & Kimmins (1981), em membros da família Commelinaceae as superfícies estigâmicas são geralmente úmidas, com secreções que frequentemente inundam os estigmas.

Entre as características de flores polinizadas por abelhas que vibram, ainda é atributo importante a corola branca contrastando com as anteras amarelas, em D. incurva, ou corola de cor azul-violeta com padrões de reflexão de luz U.V., em D. hexandra (Buchmann, 1983). De acordo com Buchmann (1980) é comum a pouca ou nenhuma reflexão de luz U.V. em flores brancas, como ocorre em D. incurva. A ausência de odor nas flores de D. incurva e D. hexandra divergem do que foi estabelecido por Faegri & van der Pijl (1979) para flores melitófilas. Entretanto, na síndrome de polinização por vibração as flores podem ser inodoras ou apresentar odor fraco, de difícil percepção (Buchmann, 1980; 1983).

Dichorisandra incurva e D. hexandra, como é comum em espécies com anteras poricidas, oferecem apenas pólen como recurso aos seus visitantes, estando portanto incluídas na classificação de Vogel (1978) para flores-pólen. Nesta classificação Vogel (1978) coloca Dichorisandra no tipo floral "Solanum", caracterizado por apresentar poucas anteras e ser estritamente melitófilo, e enquadra Dichorisandra ao lado de outros gêneros de simetria radial. Uma vez que D. incurva e D. hexandra têm flores zigomorfas, neste aspecto estas duas espécies diferem do estabelecido por Vogel (1978) para Dichorisandra, bem como do relatado por Boaventura & Mathes (1987) para

Dichorisandra thyrsiflora, que consideram ter simetria radial. Dentro do "tipo-Solanum" Vogel (1978) considera as flores zigomorfas como as mais especializadas. Portanto, considerando este aspecto pode-se sugerir que D. incurva e D. hexandra estejam dentro do grupo das espécies mais especializadas do gênero.

#### 4.2. Sistema reprodutivo

##### *Reprodução assexuada*

Reprodução assexuada em D. incurva e D. hexandra ocorre apenas via reprodução vegetativa, uma vez que nenhuma das espécies formaram frutos por agamospermia. Reprodução vegetativa pode ser encontrada na maioria das herbáceas perenes (Richards, 1986), sendo frequente em monocotiledôneas (Tomlinson, 1970). Nas duas espécie de Dichorisandra a reprodução vegetativa se faz através de rizomas, que não chegam a exceder um metro de comprimento. Apesar de rizomas terem pequena capacidade de multiplicação e dispersão (cf. Richards, 1986), favorecendo a formação de agrupamentos, a distribuição agrupada das plantas de D. incurva provavelmente não se deve apenas a estes órgãos subterrâneos. Certamente alguns indivíduos devem ser provenientes da germinação de sementes, que caem no solo após a abertura do fruto. No caso de D. hexandra os rizomas parecem não ser importantes como órgãos de reprodução vegetativa, uma vez que a formação de agrupamentos nesta espécie foi rara. Em D. hexandra

os rizomas, por serem estruturas que conferem proteção subterrânea e que contém reservas alimentares (cf. Richards, 1986), seriam importantes na "hibernação" da planta durante a estação seca, além de fornecer nutrientes para a rebrota na estação úmida.

### *Reprodução sexuada*

Embora D. incurva apresente frutificação via autopolinização e seja geneticamente autocompatível (SC), ela pode ser considerada uma espécie predominantemente alógama, pois apenas um dos frutos obtidos por autopolinização apresentou tamanho similar àqueles de polinização cruzada xenogâmica. Além disso, nesta espécie o tubo polínico de flores autopolinizadas demorou mais tempo para atingir o ovário e óvulos que nas flores submetidas a polinizações cruzadas (geitonogâmicas e xenogâmicas). D. hexandra é alógama e parece apresentar autoincompatibilidade (SI) do tipo ação tardia, recentemente descrita por Seavey & Bawa (1986) e na qual o sítio de rejeição do tubo polínico ocorre dentro do ovário. Seavey & Bawa (1986) dividem os sistemas de SI de ação tardia em quatro categorias (duas pré-zigóticas e duas pós-zigóticas) e D. hexandra parece não se encaixar na categoria pré-zigótica/inibição ovariana, na qual o tubo polínico incompatível não chega a atingir o óvulo. Segundo Owens (1981), em Commelinaceae ocorre SI do tipo gametofítica, sendo comum a rejeição do tubo polínico ao nível do estigma, próximo ou na base da papila estigmática. Owens (1981)

verificou ainda SC e SI em duas espécies de Dichorisandra, e na espécie SI, após 24 horas, a rejeição do tubo polínico ocorreu no estilete. Entretanto, Owens (1981) afirma a necessidade de uma análise mais refinada do material das duas espécies, para se chegar a uma conclusão mais segura.

Nas duas espécies de Dichorisandra não ocorre autopolinização espontânea e alguns fatores podem estar agindo nesta prevenção, como por exemplo, a deiscência das anteras por poros ou fendas, não sendo o pólen liberado "espontaneamente", bem como a posição do estigma situado acima das anteras (hercogamia). Com base nisso, considero que as duas espécies de Dichorisandra sejam preferencialmente alógamas, necessitando de polinizador para realizar o fluxo de pólen, mesmo via autopolinização. Resultados semelhantes foram obtidos por Boaventura & Mathes (1987) para Dichorisandra thyrsiflora que se reproduz, predominantemente, por fecundação cruzada.

A eficácia reprodutiva de Dichorisandra incurva foi alta, provavelmente pelo fato desta espécie ser SC, "aproveitando" também as autopolinizações e polinizações cruzadas geitonogâmicas. Ruiz & Arroyo (1978) afirmam que a alta eficácia reprodutiva verificada em espécies SC, é devida à capacidade para autogamia. Com relação a D. hexandra, os resultados de eficácia reprodutiva obtidos com base nos resultados de polinizações cruzadas xenogâmicas sugerem que o sucesso de produção de frutos desta espécie na natureza é baixo e que suas plantas têm recursos suficientes para produzir mais frutos do que aqueles formados em condições naturais. Vários são os fatores que poderiam estar

agindo na redução da eficácia reprodutiva de D. hexandra, dentre eles, (1) autopolinizações e polinizações geitonogâmicas nas quais há um grande gasto de pólen e redução da área efetiva da superfície estigmática e (2) polinizadores ineficazes, como no caso das espécies de Halictidae, que realizam muito transporte de pólen intra-planta. Estes dois fatores são apontados por Oliveira & Sazima (1990) como sendo os principais responsáveis pela baixa eficácia reprodutiva observada em duas espécies SI de Kielmeyera (Guttiferae).

Para as duas espécies de Dichorisandra a longa florada pode ser um fator promotor de polinização cruzada à medida que eleva o período de tempo disponível para o polinizador visitar as flores, aumentando as chances de polinizações cruzadas. Bawa (1983) argumenta que florescer por longo período de tempo traria uma série de vantagens: (1) permitiria um melhor controle por parte da planta no investimento relativo entre flores e frutos; (2) em populações xenógamas, poderia aumentar as chances de fertilização de um grande número de polinizações, ao mesmo tempo que seria capaz de receber doadores de pólen de grande número de genótipos; (3) reduziria o risco de perda do esforço reprodutivo, resultante de condições climáticas ruins ou falta de polinizadores.

D. incurva e D. hexandra são espécies andromonóicas, cujas flores funcionalmente masculinas têm como função primária a produção de pólen. Andromonoícia é um sistema sexual complexo, que pode ter evoluído do hermafroditismo, pela presença de remanescentes de bissexualidade nas flores masculinas (Solomon,

1986). Segundo Symon (1979) a andromonoiccia seria o primeiro passo na evolução da monoiccia, androdioiccia, ou dioiccia. Dentro da família Commelinaceae andromonoiccia pode ser encontrada em outros gêneros, como por exemplo em Aneilema (Faden, 1991). Boaventura & Mathes (1987) observaram em Dichorisandra thyrsoflora plantas com flores de estiletes longos ou curtos, sendo que as últimas não formaram frutos. Este fato sugere a ocorrência de andromonoiccia em D. thyrsoflora, embora os autores (Boaventura & Mathes, 1987), não denominem funcionalmente masculinas as flores com estiletes curtos.

Em D. incurva a andromonoiccia é mais acentuada que em D. hexandra, pois na primeira as flores masculinas foram verificadas durante toda a florada e em grande proporção durante o pico de floração. Com base na quantidade de flores masculinas, ocorre andromonoiccia "pronunciada" em D. incurva e "pouco pronunciada" em D. hexandra (cf. Whalen & Costich, 1986). Este fato sugere que as flores masculinas têm importância diferencial para cada uma das espécies, sendo mais relevante em D. incurva.

Andromonoiccia em D. incurva pode ser vantajosa, pois as flores masculinas parecem contribuir na atração e manutenção do polinizador, durante a longa florada. Segundo Bawa & Beach (1981), flores masculinas em espécies andromonóicas destinam-se apenas à atração dos polinizadores e dispersão do pólen. Lloyd (1979) sugeriu que na presença de flores masculinas a apresentação floral pode ser aumentada pelo acréscimo da quantidade de flores, o que elevaria o período total de presença do pólen, representando um aumento no número de visitas e na

probabilidade do pólen ser removido. Nesta espécie de Dichorisandra que é SC, pelo fato de boa parte das flores serem masculinas, pode haver redução da taxa de autopolinização uma vez que estas flores não formam frutos. Este argumento foi usado por Heithaus et al. (1974) ao estudar a espécie andromonóica e SC Bauhinia pauletia (Leguminosae). Outro fator de redução da autogamia em D. incurva pode ser a presença em algum momento da floração, de plantas com flores unicamente masculinas, de modo que apenas parte da população tem possibilidade de autopolinização, ao passo que todas as plantas têm possibilidade de participar de polinizações cruzadas. A ocorrência de plantas "masculinas" e "hermafroditas", em adição às plantas andromonóicas, simula androdioicicia. Comportamento semelhante foi observado na espécie andromonóica Solanum palinacanthum (Solanaceae) por Coleman & Coleman (1982), que sugerem este sistema permitir um aumento da taxa de polinização cruzada, além de possibilitar uma distribuição mais equilibrada do esforço reprodutivo envolvido na produção de sementes, desde que cada indivíduo é um produtor de semente em potencial. Coleman & Coleman (1982) ressaltam que uma vantagem deste sistema -sobre o androdioicicismo é que cada indivíduo pode contribuir com genes, tanto através do pólen, quanto do óvulo.

As flores masculinas produzidas durante a longa florada de D. incurva podem representar também redução nos gastos energéticos da planta, uma vez que a produção de flores masculinas pode ser energeticamente e nutricionalmente mais econômicas que flores hermafroditas (veja Solomon, 1986). Segundo

Ruiz & Arroyo (1978) esterilidade feminina em grande parte da inflorescência, previne gastos energéticos desnecessários para o desenvolvimento inicial dos frutos, grande parte dos quais não chega a maturar, sendo abortados posteriormente.

Em D. hexandra a autoincompatibilidade garante a redução da autogamia de modo que o andomonoicismo não deve ser tão importante como em D. incurva. Desta maneira, a andromonoicicia pouco pronunciada aumenta a proporção de flores hermafroditas e o potencial de formação de frutos por polinização cruzada em D. Hexandra.

Como nos agrupamentos de D. incurva, a presença de grande quantidade de flores/planta em D. hexandra, pode ser importante não só na atração, mas também no aumento do recurso para o polinizador. Nestas duas espécies, como as flores não fornecem néctar, a abundância de pólen é fundamental para estimular os visitantes. Para D. hexandra, espécie SI, este caráter parece ser muito importante, tendo em vista a necessidade de manter um bom número de polinizadores especializados assegurando a polinização cruzada.

#### 4.3. Visitantes

Os visitantes às flores de D. incurva e D. hexandra são abelhas que apresentaram, geralmente, comportamento intrafloral vibratório. Tal vibração é produzida pela contração e relaxamento da musculatura indireta do voo e, ao ser transmitida ao androceu, promove a expulsão do pólen em forma de "nuvem" (Buchmann, 1983).

Dentre as abelhas vibradoras, aquelas com porte entre 12-15mm das famílias Apidae e Anthophoridae visitaram de modo mais rápido e eficiente as flores destas Dichorisandra. Estas abelhas, além do tamanho adequado à morfologia das flores resultando em contacto frequente e simultâneo com anteras e estigma, não permaneciam numa só planta e, geralmente, visitavam vários outros indivíduos da mesma espécie. Frankie et al. (1983) estabeleceram várias características para espécies de floresta da Costa Rica polinizadas por abelhas de médio-grande porte (> 12mm de comprimento), dentre elas; flores diurnas, relativamente grandes, zigomorfas, coloridas, com antese ao amanhecer e duração de apenas um dia, atributos estes presentes nestas duas espécies de Dichorisandra. Abelhas de grande porte são muitas espécies de Anthophoridae, Apidae e Colletidae, que apresentam além do grande porte do corpo, comportamento e necessidades alimentares semelhantes (Frankie et al., 1983).

O tamanho do polinizador com relação ao tamanho das flores das duas espécies de Dichorisandra parece ser um carácter bastante importante, pois o visitante não pode ser tão pequeno que não chegue a contactar as anteras e estigma simultaneamente, nem grande demais, como por exemplo espécies de Xylocopa ou Bombus. Oliveira-Filho & Oliveira (1988) mencionam a importância do tamanho adequado da abelha na polinização de Solanum lycocarpum e Oliveira & Sazima (1990) ressaltam que o sucesso na polinização de duas espécies não poricidas de Kielmeyera deve aumentar com o aumento do corpo do visitante.

Dentre os visitantes às flores de D. incurva, Dithygater seabrai foi a abelha mais frequente, a mais eficiente na coleta do pólen e no forrageamento, além de ser a primeira a visitar as flores, logo após a antese. Deste modo, esta abelha pode ser considerada o polinizador mais efetivo de D. incurva no local de estudo. Euglossa melanotricha, E. cf. cordata e Trichocerapis sp., das abelhas de maior porte, foram as mais frequentes em flores de D. hexandra, sendo consideradas como os principais polinizadores desta espécie na Reserva de Santa Genebra. As duas espécies de Euglossa, bem como Dithygater seabrai e Trichocerapis sp. parecem apresentar estratégia de forrageamento "trapline" ao visitar as flores destas Dichorisandra sendo possível, em algumas ocasiões, "prever" o momento e a planta que determinada abelha visitaria. O padrão de forrageamento "trapline" foi descrito por Janzen (1971) e nele as abelhas forrageam, aparentemente, por longas distâncias e visitam repetidamente as mesmas plantas ao longo de uma rota de alimentação. Janzen (1971) observou tal comportamento em espécies de Euglossine (Euglossa, Euplusia e Eulaema), mas frisa que abelhas de grande porte pertencentes a outras famílias, provavelmente, também exibem comportamento "trapline". Buchmann (1980) considera fêmeas de Euglossa imperialis como polinizadores de Xiphidium caeruleum (Haemodoraceae), cujas flores têm dimensões semelhante às de Dichorisandra spp. e as anteras apresentam pequenas fendas apicais. De modo geral, abelhas de grande porte movem-se regularmente entre plantas floridas da mesma espécie, este comportamento sendo importante, especialmente

para aquelas espécies obrigatoriamente xenógamas, como é o caso de D. hexandra. Segundo Janzen (1971) comportamento "trapline" promove polinização cruzada entre plantas com baixa densidade populacional. Portanto, este comportamento pode favorecer polinização cruzada em D. hexandra, cuja população na área de estudo é pelo menos duas vezes menor que a de D. incurva.

Dentre as outras abelhas de porte grande, Trichocerapis sp. e Epicharitides obscura em flores de D. incurva e Thygater sp. e Euplusia violacea em D. hexandra, pelas frequências de visita são aqui considerados como polinizadores eventuais destas duas espécies de Dichorisandra. Epicharitides obscura, devido ao seu tamanho, também poderia ser polinizador de flores de D. hexandra, mas como foi observada poucas vezes em apenas uma planta desta espécie torna-se difícil atribuir uma função a ela. As abelhas de porte muito grande como Xylocopa sp. ou Bombus sp. certamente não são de tamanho adequado para visitar flores das espécies de Dichorisandra estudadas, o mesmo podendo ser aplicado a Eufriesea auriceps em D. hexandra, que além da grande dimensão corporal foi muito lenta ao voar. Entretanto, segundo Boaventura & Mathes (1987) Bombus sp. foi considerado polinizador de Dichorisandra thyrsoflora, cujas flores são maiores que as das espécies aqui estudadas.

O comportamento de Trichocerapis sp. de vibrar as anteras não porcidas de Commelina sp., após visita às flores de D. incurva e D. hexandra foi observado por Buchmann (1985) em outras espécies plantas. Buchmann (1985) denominou isto de "transferência de comportamento" ("behavioral carryover"), mas

não definiu sua causa. Comportamento vibratório de abelhas em flores não poricidas, porém não do tipo "behavioral carryover", foi observado por Oliveira & Sazima (1990) em flores tipo pincel de Kielmeyera e por mim em Campomanesia quaviroba (Myrtaceae), cujos estames numerosos e pequenos também não são poricidas. Segundo Oliveira & Sazima (1990) comportamento vibratório em flores "tipo pincel" pode ser o melhor modo de coletar pólen, permitindo visitas mais curtas a maior quantidade de flores, dentro de um determinado período de tempo.

As abelhas Halictidae, Augochloropsis cupreola, Augochloropsis sp.1 e Pseudaugochloropsis graminea apesar de apresentarem alta frequência de visitas nas duas espécies de Dichorisandra, chegando a ser os visitantes mais frequentes às flores de D. hexandra, parecem ser menos eficientes que as abelhas de maior tamanho na coleta do pólen pois demoravam mais tempo/flor, nem sempre contactavam simultaneamente anteras e estigmas e, geralmente, permaneciam nas imediações das plantas visitadas. Este último comportamento destas Halictidae pode ter uma série de implicações, dependendo do funcionamento do sistema de reprodução da espécie vegetal. Para D. hexandra, uma espécie xenógama e SI, o comportamento dos halictídeos de visitar predominantemente as flores de uma mesma planta, não parece ser vantajoso, se considerarmos que este comportamento pode promover altas taxas de autopolinização e polinização cruzada geitonogâmica, porém baixa taxa de polinização cruzada xenogâmica. Com base nestes dados não são considerados como bons vetores de pólen de D. hexandra, apesar da alta frequência de

visitas. No caso de D. incurva que apresenta autocompatibilidade e distribuição das plantas preferencialmente agrupada, estas Halictidae parecem ser importantes polinizadores, realizando, principalmente autopolinizações e polinizações cruzadas geitonogâmicas e, algumas vezes, polinizações cruzadas xenogâmicas dentro do agrupamento e entre agrupamento, à curta distância. Um exemplo deste comportamento é a abelha Pseudaugochloropsis graminea, visitante bastante comum às flores na área de estudo, sendo considerada como um polinizador importante de D. incurva. As outras duas espécies, Augochloropsis cupreola e Augochloropsis sp.1, são aqui considerados como polinizadores eventuais, pois não apresentaram alta frequência de visitas. De acordo com Oliveira & Sazima (1990) pequenas abelhas (< 12mm) foram polinizadores menos efetivos nas espécies de Kielmeyera pois tocavam ocasionalmente o estigma, tendendo a coletar muito pólen de cada flor e fazendo poucos vôos interplantas. O mesmo foi observado por Oliveira-Filho & Oliveira (1988) em flores de Solanum lycocarpum. Apesar disso, Frankie et al. (1983) comentam que quando as espécies de grande porte são escassas em uma área e as de pequeno porte abundantes, estas últimas podem servir como polinizadores. Isto também pode ser considerado para as duas espécies de Dichorisandra.

As outras espécies de abelhas visitantes, Pseudaugochloropsis aff. sordicus e Paratetrapedia (P.) sp. podem ser considerados como pilhadores em flores de D. hexandra e polinizadores ocasionais de D. incurva. Augochloropsis nothophos (em D. hexandra), Augochlora spp., Augochlorella michaelis e

Exomalopsis (E.) sp. (em D. incurva), são consideradas como pilhadores de pólen, por vibrarem uma ou duas anteras por vez e, geralmente, não contactarem os estigmas em flores hermafroditas. Exomalopsis sp. apresentou comportamento similar em flores de Solanum lycocarpum (Oliveria-Filho & Oliveira, 1988). As abelhas de menor tamanho, Chloralictus sp.1, Ceratinula spp. e Plebeia droryana que fizeram a coleta de pólen basicamente por "catação" podem ser pilhadores quando coletam pólen sobre os estigmas. Comportamento de "catação" é comum entre algumas abelhas que visitam flores com anteras poricidas (Buchmann, 1983).

As moscas observadas visitando as flores de Dichorisandra sp. raramente contactam o estigma, e quando o fazem coletam o pólen contido da superfície estigmática, podendo neste caso ser considerados como pilhadoras. Deyrup (1988) relata a polinização de duas espécies de Commelinaceae não poricidas, Commelina erecta e Tradescantia roseolens, pela mosca Bombylidae Poecilognathys punctipennis.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dichorisandra incurva e D. hexandra são espécies simpátricas, andromonóicas, melitófilas, de polinização vibrátil e polinizadas por abelhas de médio/grande porte (12-15mm). Assemelham-se principalmente quanto à morfologia (exceto coloração da corola e estames e deiscência das anteras) e biologia floral e apresentam grande parte dos visitantes em comum, embora não tenham como principal polinizador a mesma espécie de abelha. Diferem em vários aspectos, dentre eles no padrão de distribuição dos indivíduos, agrupado *versus* isolado; no padrão de atividade vegetativa, semidecíduo *versus* decíduo, e no período de florescimento, com conseqüente redução da sobreposição da floração; na eficácia reprodutiva, alta *versus* baixa, provavelmente como conseqüência de D. hexandra ser SI e D. incurva SC; no padrão de andromonoicéia, bastante pronunciada em D. incurva, por vezes simulando androdioicéia, e que parece ser importante para esta espécie, em decorrência do seu maior período de floração, com provável diminuição do custo de produção, e do seu sistema de reprodução autógamo, com redução da autopolinização. Diferenças fenológicas e de polinizadores entre as duas espécies tornam-se importantes, na medida que podem minimizar o fluxo interespecífico de pólen.

Com relação ao papel desempenhado pelas duas espécies de Dichorisandra na comunidade da Reserva de Santa Genebra (RSG), suponho que seja importante, uma vez que as duas espécies fornecem o recurso pólen para as abelhas visitantes durante

praticamente toda a estação úmida. Tal importância poderia ser melhor avaliada através de maiores informações sobre a biologia das abelhas da Reserva.

Dentro da família Commelinaceae, Dichorisandra é um gênero neotropical e um dos menos estudados, tanto à nível taxonômico quanto sob o aspecto de biologia reprodutiva. Faden (1983) menciona que, mesmo dentro da família, estudos sobre a biologia das espécies são escassos e assinala algumas possíveis causas: (1) presença de poucas espécies nas regiões temperadas, (2) taxa dentro da família são frequentemente difíceis de identificar, mesmo à nível de gênero, (3) as flores têm vida curta e as plantas são frequentemente encontradas em estado vegetativo. Segundo Faden (1983) há uma grande diversidade na morfologia floral de elementos da família, de modo que mais estudos podem trazer interessantes informações sobre novas síndromes de polinização em Commelinaceae.

No gênero Dichorisandra a deiscência das anteras é uma característica pela qual este gênero pode ser separado de Siderasis (Robert Faden, com. por carta). Ao analisar material herborizado de D. incurva Robert Faden (com. por carta) decidiu que as anteras desta espécie apresentavam deiscência longitudinal, pois quando reidratadas anteras com deiscência por fendas apicais, aparentam ter deiscência longitudinal. Buchmann (1980) menciona a importância e a necessidade da determinação da deiscência de anteras sempre através da análise de flores frescas. Buchmann (1983) relata que a determinação de espécies poricidas deve-se basear também em estudos anatómicos detalhados

e/ou através de observações do modo de polinização no campo.

O presente estudo mostra que o modo de polinização de Dichorisandra incurva e D. hexandra é semelhante e está diretamente relacionado ao tipo de deiscência das anteras (fenda e poro), apresentando síndrome de polinização característica deste tipo de morfologia. Deste modo, concorda também com o encontrado para o gênero Dichorisandra, que tem como importante característica taxonômica a presença de anteras poricidas. Entretanto, as duas espécies estudadas divergem em importantes aspectos, como o padrão de distribuição dos indivíduos, comportamento fenológico, sistema de reprodução e principal polinizador, sugerindo que as mesmas possam estar respondendo de modo diferente aos fatores abióticos e bióticos do ambiente. Neste aspecto D. incurva parece levar certa vantagem sobre D. hexandra na área de estudo pois ocorre em maior densidade, apresenta alta eficácia reprodutiva e aproveita-se primeiro das espécies de abelhas polinizadores da Reserva.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALEXANDER, M.P. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. *Stain Technol.*, 33(1): 13-18.
- BAKER, H.G. 1983. An outline of the history of anthecology or pollination biology. In: Real, L. (ed.): *Pollination biology*. Academic Press, Inc., California, p.7-28.
- BARRET, S.C.H. & ECKERT, C.G. 1990. Current issues in plant reproductive ecology. *Isr. J. Bot.*, 39(1-2): 5-12.
- BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.): *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold Inc., New York. p. 394-410.
- BAWA, K.S. & BEACH, J.H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 68(2): 254-274.
- BOAVENTURA, Y.M.S. & MATHES, L.A.F. 1987. Aspectos da biologia da reprodução em plantas ornamentais cultivadas no estado de São Paulo. I - Dichorisandra thyrsiflora Mikan (Commelinaceae). *Acta Bot. Bras.*, 1(2): 189-199.

- BUCHMANN, S.L. 1980. Preliminary anthecological observation on Xiphidium caeruleum Aubl. (Monocotyledonae: Haemodoraceae) in Panama. J. Kans. Entomol. Soc., 53(4): 685-699.
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in Angiosperm. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.): Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold Inc., New York. p. 73-113.
- BUCHMANN, S.L. 1985. Bee use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. J. Kans. Entomol. Soc., 58(3): 517-525.
- BUCHMANN, S.L. & HURLEY, J.P. 1978. A biphysical model for buzz pollination in Angiosperms. J. Theor. Biol., 72(4): 639-657.
- COLEMAN, J.R. & COLEMAN, M.A. 1982. Reproductive biology of an andromonoecious Solanum (S. palinacanthum Dunal). Biotropica, 14(1): 69-75.
- CORBET, S.A.; CHAPMAN, H. & SAVILLE, N. 1988. Vibratory pollen collection and flower form: bumble-bees on Actinidia, Symphytum, Borago and Polygonatum. Funct. Ecol., 2(2): 147-155.
- DEYRUP, M.A. 1988. Pollen-feeding in Poecilognathus punctipennis (Diptera - Bombyliidae). Florida ent., 71(4): 597-605.

- ERICKSON, E. & BUCHMANN, S. 1983. Eletrostatics and pollination. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.): Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold Inc., New York. p.173-184.
- FADEN, R.B. 1983. Isolating mechanisms among five sympatric species of Aneilema R.Br. (Commelinaceae) in Kenya. *Bothalia*, 14(3-4): 997-1002.
- FADEN, R.B. 1991. The morphology and taxonomy of Aneilema R.Brown (Comelinaceae) *Smithson. Contrib. Bot.*, 76: 1-166.
- FADEN, R.B. & HUNT, D.R. 1991. The classification of the Comelinaceae. *Taxon*, 40(1): 19-31.
- FAEGRI, K. & van der PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. 3ed., Pergamon Press, London. 254pp.
- FRANKIE, G.W.; HABER, W.A.; OPLER, P.A. & BAWA, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.): Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold Inc., New York. p.173-184.
- GENTRY, A.H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 61(3): 728-759.

- HEITHAUS, E.R.; OPLER, P.A. & BAKER, H.G. 1974. Bat activity and pollination of Bauhinia pauletia: plant-pollinator coevolution. *Ecology*, 55(2): 412-419.
- HOROVITZ, A. & COHEN, Y. 1972. Ultraviolet reflectance characteristics in flowers of crucifers. *Am. J. Bot.*, 59(7): 706-713.
- HUTCHINSON, J. 1973. The families of flowering plants. 3ed. Clarendon Press, London. 968pp.
- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171: 203-205.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. 1ed., McGraw-Hill Book Company, New York. 523pp.
- JONES, K. & JOPLING, G. 1972. Chromosomes and classification of the Commelinaceae. *Bot. J. Linn. Soc.*, 65(2): 129-162.
- KAGEYAMA, P.Y. 1987. Conservação "in situ" de recursos genéticos de plantas. *I.P.E.F.*, 35: 7-37.
- KNUTH, P. 1905. Handbuch der Blütenbiologie. Engelmann, Leipzig.
- KORNERUP, A. & WANSCHER, J.H. 1963. Taschenlexikon der Farben. Sadolin & Holmblad A/S, Kopenhagen. 242pp.

- LEHNER, P.N. 1979. Handbook of ethological methods. Garland STPM Press, New York. 403pp.
- LLOYD, P.G. 1979. Paternal strategies of angiosperms. *New Zealand J. Bot.*, 17(4): 595-606.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technol.*, 34: 125.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua do sudeste do Brasil. Tese de mestrado em biologia (ecologia), Universidade Estadual de Campinas. 176pp.
- MORELLATO, L.P.C.; RODRIGUES, R.R.; LEITÃO FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev. Bras. Bot.*, 12: 85-98.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. & SAZIMA, M. 1990. Pollination biology of two species of Kielmeyera (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. *Plant Syst. Evol*, 172(1-4): 35-49.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & OLIVEIRA L.C.A. 1988. Biologia floral de uma população de Solanum lycocarpum St.Hill. (Solanaceae) em Lavras, MG. *Rev. Bras. Bot.*, 11(1/2): 23-32.

- OWENS, S.J. 1981. Self-incompatibility in the Commelinaceae. *Ann. Bot.*, 47(5): 567-581.
- OWENS, S.J. & KIMMINS, F.M. 1981. Stigma morphology in Commelinaceae. *Ann. Bot.*, 47(6): 771-783.
- PLEASANTS, J.M. 1983. Structure of plant and pollinators communities. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.): *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold Inc., New York. p.375-393.
- POOLE, M.M. & HUNT, D.R. 1980. Pollen morphology and the taxonomy of the Commelinaceae: an exploratory survey. *American Commelinaceae: VIII. Kew Bull.*, 34(4): 639-660.
- RADFORD, A.E.; DICKINSON, W.C.; MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Tow Publ., New York. 891pp.
- RAMIREZ, N.G.C.; HOKCHE, O.; SERES, A. & BRITO, Y. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la guayana venezolana. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 77(2): 383-397.
- REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.*, 72(1): 61-74.

- RICHARDS, A.J. 1986. Plant breeding systems. Georg Allen & Unwin (Publishers) Ltd., London, UK. 529pp.
- RUIZ, T.Z. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10(3): 221-230.
- SANTOS, R.S.B. 1963. Klimadiagramm - Weltatlas de H. Walter e H. Lieth. *Rev. Bras. Geogr.*, 25: 119-129.
- SAZIMA, I. 1988. Um estudo comparativo da biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. *Mem. Inst. Butantan (São Paulo)*, 50(3): 83-99.
- SCHUSTER, J.C. 1974. Saltatorial orthoptera as common visitors to tropical flowers. *Biotropica*, 6(2): 138-140.
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *Bot. Rev.*, 52(2): 195-219.
- SETZER, J. 1966. Atlas climático e ecológico do Estado de São Paulo. Comissão Interestadual da Bacia do Paraná-Uruguai e Centrais Elétricas de São Paulo, São Paulo. 61pp.
- SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L. & DIERINGER, G. 1986. Reproductive biology of *Tinantia anomala* (Commelinaceae). *Bull. Torrey Bot. Club.*, 113(2): 149-158.

- SOLOMON, B.P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy: resource investment in male and hermaphrodite flowers of Solanum carolinense (Solanaceae). *Am. J. Bot.*, 73(8): 1215-1221.
- SOUZA, V.A. 1988. Manejo e viabilidade de pólen de Eucalyptus spp. Tese de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luís de Queiroz, Universidade de São Paulo.
- STILES, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Am. Zool.*, 18(4): 715-727.
- SYMON, D.E. 1979. Sex forms in Solanum (Solanaceae) and role of pollen collecting insects. In: Hawkes, J.G.; Lester, R.N. & Skelding, A.D. (eds): *The biology and taxonomy of Solanaceae*. Academic Press, Inc., London. p.385-397.
- TOMLINSON, P.B. 1970. Monocothyledons - Towards and understanding of their morphology and anatomy. In: Preston, R.D. (ed.): *Advances in botanical research*. Academic Press Inc. Ltd., London. p.207-293.
- UITTIEN, H. 1966. Commelinaceae. In: Pulle, A. (ed.): *Flora Suriname* (Leiden), 1(1): 197-212.
- VOGEL, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: Richards, A.J. (ed.): *The pollination of flowers by insects* (Linnean Soc. Symp. Series Nº 6). p.89-96.

- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophylic pollination. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. & Ziegler, H. (eds.) Physiology plant ecology III. Springer-Verlag, Berlin, p.560-624.
- WADDINGTON, K.D. 1983. Foraging behavior of pollinators. In: Real, L. (ed.): Pollination biology. Academic Press, Inc., California. p.213-239.
- WHALEN, M.D. & COSTICH, D.E. 1986. Andromonoecy in Solanum. In: D'Arcy, W.G. (ed.): Solanaceae. Biology and Systematics. Columbia University Press, New York. p.284-302.
- WILLE, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from Cassia flowers. Rev. Biol. Trop., 11(2): 205-210.
- ZEISLER, M. 1938. Ueber die Abgrenzung der eigentlichen Narbenflaeche mit der Hilfe von Reaktionen. Beih. bot. Zbl., 58: 308-318.
- ZIMMERMANN, M. 1987. Reproduction in Polemonium: factors influencing outbreeding potencial. Oecologia (Berl.), 72(4): 624-632.