



MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL DE
CINCO ESPECIES DE PASSIFLORA L.
(PASSIFLORACEAE)

Cristiana Koschnitzke

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

Marlies Sazima
12/03/93

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

Orientador: Profa. Dra. Marlies Sazima ^{OK}

Campinas - SP

1993

000015

Dedico este estudo a

Ursula Koschnitzke, minha mãe.

"Seja engrandecido

ó Deus da minha vida.

Tu és o Deus da minha salvação.

Es a minha rocha, a minha segurança;

meus lábios sempre te exaltarão."

AGRADECIMENTOS

Quero agradecer a todos que colaboraram direta ou indiretamente para que este trabalho se realizasse, em especial:

A Dra. Marlies Sazima por ter me dado a oportunidade de fazer o mestrado na área de biologia floral.

A Dra. Angela B. Martins, Dra. Eliana R.F. Martins e ao Dr. João Semir pela leitura crítica e sugestões dadas a esta dissertação.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa pela bolsa concedida.

Ao Dr. George J. Shepperd pela orientação nas observações dos tubos polínicos e também pelo auxílio com o "abstract".

Ao Dr. João Semir também pelas trocas de idéias e empréstimo de livros.

A todos professores do departamento de botânica (UNICAMP) que colaboraram de alguma maneira com este trabalho.

Ao Prof. João M.F. Camargo, Profa. Sulene N. Shima e a colega Inara pela identificação dos insetos.

A Andrea L. Franco, Maria Rosângela Sigrist e Silvana Buzato pelo auxílio no trabalho de campo e nas técnicas laboratoriais.

A Iara pela alegre companhia e dedicação. A Ellen pela ajuda no processo de identificação das vespas. Ao João Carlos e Tião pelas várias colaborações. A todos funcionários do departamento de botânica (UNICAMP). E a todos funcionários da Reserva Municipal de Santa Genebra.

Ao Paulo, Valéria, Júlio e Alan pela paciência diante das minhas dificuldades com o computador!

Ao Rodolfo, Rosângela e Andrea pela leitura parcial e sugestões feitas ao texto.

A Julie pelo auxílio no "abstract". Ao Fábio Vitta pelas indicações bibliográficas. E a Luciana Passos pelos dados fornecidos.

E finalmente a todos colegas pós-graduandos pela alegre convivência, principalmente àqueles que estiveram ao meu lado nos momentos mais difíceis...

INDICE

1. Resumo.....	1
2. Abstract.....	3
3. Introdução.....	5
4. Material e métodos.....	7
5. Resultados.....	12
5.1 Características morfológicas gerais de <i>Passiflora alata</i> Dryander, <i>P. amethystina</i> Mikan, <i>P. capsularis</i> L., <i>P. miersii</i> Mart. e <i>P. suberosa</i> L.....	12
5.2 Características de <i>Passiflora miersii</i>	13
5.2.1 Morfologia floral.....	13
5.2.2 Biologia floral.....	15
5.2.3 Sistema reprodutivo.....	18
5.2.4 Visitantes.....	19
5.3 Características de <i>Passiflora suberosa</i>	24
5.3.1 Morfologia floral.....	24
5.3.2 Biologia floral.....	26
5.3.3 Sistema reprodutivo.....	29
5.3.4 Visitantes.....	30
5.4 Características de <i>Passiflora capsularis</i>	35
5.4.1 Morfologia floral.....	35
5.4.2 Biologia floral.....	37
5.4.3 Visitantes.....	38

5.5	Características de <i>Passiflora amethystina</i>	39
5.5.1	Morfologia floral.....	39
5.5.2	Biologia floral.....	41
5.5.3	Visitantes.....	44
5.6	Características de <i>Passiflora alata</i>	46
5.6.1	Morfologia floral.....	46
5.6.2	Biologia floral.....	47
5.6.3	Visitantes.....	50
6.	Discussão.....	52
6.1	Morfologia floral.....	52
6.2	Biologia floral.....	57
6.3	Sistema reprodutivo.....	63
6.4	Visitantes.....	65
7.	Considerações finais.....	70
8.	Referências bibliográficas.....	73

1. RESUMO

Foi realizado o estudo comparativo sobre a morfologia e a biologia floral de cinco espécies de *Passiflora* (*P. alata*, *P. amethystina*, *P. capsularis*, *P. miersii* e *P. suberosa*), ocorrentes na Reserva Municipal de Santa Genebra. *Passiflora alata*, *P. amethystina* e *P. miersii* possuem flores com corona filamentosa de cor púrpura ao violeta, opérculo membranáceo que encobre a câmara nectarífera de formato campanulado. Florescem basicamente na estação chuvosa. Suas flores abrem no início da manhã e duram um dia, são perfumadas, a corona é um guia de néctar visual e olfativo, a concentração de açúcares do néctar mede de 31 a 41%, são autoincompatíveis e sua polinização é feita por abelhas de grande porte. As morfologias florais de *P. amethystina* e *P. miersii* são semelhantes, diferindo de *P. alata* por apresentarem no opérculo filamentos livres em sua parte superior. Em *P. alata* o opérculo é horizontal e denticulado. Estas características do opérculo exigem das abelhas um comportamento distinto durante as visitas. *Passiflora suberosa* possui flores inconspícuas, verde-amareladas, com corona de duas séries de filamentos, opérculo plicado e câmara nectarífera de formato anular. Floresce durante o ano todo. As flores abrem às 06:00h e duram apenas um dia, são inodoras, a concentração de açúcares do néctar é de 25%, são autocompatíveis e polinizadas por vespas. *Passiflora capsularis* possui flores brancas, com corona de uma série de filamentos, opérculo plicado e câmara nectarífera de formato anular. Floresce

de outubro a maio. As flores abrem às 00:30h e duram ca. 13 horas, são perfumadas, a concentração de açúcares do néctar é de 27%, são autocompatíveis e possivelmente polinizadas por mariposas. O opérculo plicado destas espécies permite que os visitantes tenham fácil acesso ao néctar. Baseando-se neste estudo, sugerimos que as espécies de *Passiflora* polinizadas por abelhas provavelmente representem o grupo ancestral do qual derivaram as espécies polinizadas por outros agentes polinizadores (lepidóteros, beija-flores, morcegos).

2. ABSTRACT

A comparative study of floral morphology and biology of five *Passiflora* species (*P. alata*, *P. amethystina*, *P. capsularis*, *P. miersii* and *P. suberosa*), was carried out in the Santa Genebra Forest Reserve, Campinas, São Paulo. *Passiflora alata*, *P. amethystina* and *P. miersii* have purple to violet flowers, variegated filamentose corona, membranous operculum and campanulate calix tube. These species blossom in the wet season. Their flowers open early in the morning and last about 12 hours; they have sweet odour; the corona is a nectar guide and the nectar sugar concentration ranges from 31 to 41%, they are allogamous and the main pollinators are large bees. *Passiflora amethystina* and *P. miersii* have similar floral morphology, but differ from *P. alata* in having a row of free filaments on the edge of the operculum. The operculum in *P. alata* is horizontally incurved and denticulate at the margin. These characteristics of the operculum require different behaviours from bees during their visits. *Passiflora suberosa* has inconspicuous green-yellowish flowers, with corona filaments in two series and a plicate operculum. Its flowers blossom during the whole year, opening at 06:00 a.m. and lasting about 12 hours. The odour is imperceptible and the nectar sugar concentration is 25%. They are self-compatible and the main pollinators are wasps. *Passiflora capsularis* has white flowers, with corona filaments in one series and a plicate operculum. Its flowers blossom from October to

lasting about 13 hours. They have a sweet scent and the nectar sugar concentration is 27%. They are self-compatible and are possibly pollinated by moths. The plicate operculum of these species allows easy access to nectar by the visitors. We suggest that bee pollinated *Passiflora* species are probably ancestral to species with other pollinators (lepidopterous, hummingbirds, bats).

3. INTRODUÇÃO

As angiospermas apresentam muitas famílias e gêneros que possuem ampla diversidade de formas florais. Esta diversidade pode ser interpretada como resultado da seleção natural, sendo um dos fatores seletivos o agente polinizador. Estas famílias e gêneros se utilizam de várias classes de animais para garantir a sua polinização (GRANT & GRANT, 1965).

A família Passifloraceae é nativa dos trópicos e subtropicais, principalmente da África e Américas. Apresenta cerca de 20 gêneros e 600 espécies (HEYWOOD, 1979). Os gêneros considerados mais primitivos são encontrados na África (HEYWOOD, 1979). No Brasil existem quatro gêneros: *Mitostemma*, *Dilkea*, *Tetrastylis* e *Passiflora* (CERVI, 1986). Entre os gêneros brasileiros *Passiflora* é o mais evoluído (BENSON *et al.*, 1975). Segundo KILLIP (1938), *Passiflora* é subdividido em 22 subgêneros. O subgênero *Astrophea* é considerado o mais primitivo e *Plectostemma* o mais evoluído (BENSON *et al.*, 1975). *Passiflora* possui o maior número de representantes, no Brasil existem cerca de 200 espécies (SEMIR & BROWN, 1975).

KNUTH (1904) observou que as espécies de *Passiflora* possuíam variações em sua estrutura floral, e supôs que os polinizadores também seriam diversificados, sendo que naquela época só se conheciam espécies de *Passiflora* polinizadas por abelhas e beija-flores. Posteriormente SAZIMA & SAZIMA (1978) registraram pela primeira vez, uma espécie de *Passiflora*, *P. mucronata*, polinizada por morcegos.

Vários estudos têm sido realizados sobre biologia floral e polinização de *Passiflora*. As espécies estudadas sob estes aspectos são: *P. alata* (JANZEN,1968; CAMILLO,1978; VARASSIN,1992); *P. edulis* (McGREGOR,1976; CORBET & WILLMER,1980; SAZIMA & SAZIMA,1989); *P. foetida* (JANZEN,1968; GOTTSBERGER *et al.*,1988); *P. incarnata* (MAY & SPEARS,1988); *P. mucronata* (SAZIMA & SAZIMA,1978); *Passiflora* sp. (PASSOS & VITTA,1992); *P. speciosa* (SIGRIST,1991) e *P. vitifolia* (JANZEN,1968; SNOW,1982).

Na Reserva Municipal de Santa Genebra foram estudadas cinco espécies de *Passiflora*: *P. alata* Dryand, *P. amethystina* Mikan, *P. capsularis* L., *P. miersii* Mart. e *P. suberosa* L.. Este trabalho tem o objetivo de estudar comparativamente a morfologia e a biologia floral destas cinco espécies, tendo em vista a sua diversidade floral e a polinização. Discutem-se as relações entre as diversas formas florais e o tipo de agente polinizador destas espécies de *Passiflora* e faz-se um esquema de possíveis tendências evolutivas sobre os tipos de polinização neste gênero.

4. MATERIAL E METODOS

As cinco espécies de *Passiflora* estudadas (*P. alata*, *P. amethystina*, *P. capsularis*, *P. miersii* e *P. suberosa*) fazem parte da vegetação da Reserva Municipal de Santa Genebra localizada no Distrito de Barão Geraldo, Campinas, São Paulo (c.22 49,47"S e 47 06,33"W). Trata-se de um remanescente de mata mesófila semi-decídua de planalto, com 250ha de área, cercada por diversas culturas (algodão, soja, milho, etc) e também por habitações urbanas. A mata vem sofrendo alguns problemas em relação ao "efeito de borda" (ação dos ventos, invasão maciça de espécies pioneiras, ação antrópica, etc.) por ser um fragmento de mata urbana (LEITAO FILHO,1992). Contudo, é uma área com grandes perspectivas de pesquisa devido à complexidade da estrutura da comunidade vegetal aí existente. Nesta reserva, até o momento, foram estudadas a biologia da polinização de 60 espécies vegetais em 20 famílias, distribuídas entre arbustos e lianas (SAZIMA *et al.*,1992).

O clima na área de estudo caracteriza-se basicamente por uma estação chuvosa e quente, de outubro a março, e outra seca e fria, de abril a setembro, que na classificação de Koeppen é do tipo Cwa.

As observações de campo foram realizadas de março de 1990 a junho de 1992. *Passiflora miersii* e *P. suberosa* foram intensamente estudadas durante este período, e as demais espécies somente nos últimos seis meses (dezembro a junho). A quantidade

de indivíduos estudados por espécie são: três de *P. alata*, um de *P. amethystina*, cinco de *P. capsularis*, treze de *P. miersii* e cerca de trinta e dois de *P. suberosa*. Todos estes indivíduos estão distribuídos pela borda da mata, apoiados sobre plantas herbáceas, arbustos e até sobre árvores, no caso de *P. alata*. Durante a época de floração as observações foram feitas diariamente. Foram coletados dados referentes ao período de floração e ao desenvolvimento das flores nos seguintes aspectos: horário de abertura, sequência, duração e término da antese; período de receptividade do estigma e da disponibilidade do pólen; horário, período de permanência e frequência das visitas às flores; recursos oferecidos aos visitantes, presença de odor e desenvolvimento dos frutos. A sequência da antese e o comportamento dos visitantes foram ainda registrados com tomadas fotográficas.

As características morfológicas das flores como: forma, tamanho, disposição dos elementos florais e localização do nectário foram examinados em material fresco ou fixado em álcool 70%, no laboratório. Esquemas da flor foram feitos a partir de diapositivos ou de flores frescas. As cores das flores foram determinadas com auxílio do guia de cores de KORNERUP & WANSCHER, (1963).

A receptividade do estigma foi verificada no campo, ou em laboratório, utilizando-se peróxido de hidrogênio (ZEISLER, 1938) e Sudam III glicerinado (JOHANSEN, 1940).

A viabilidade do pólen só foi determinada em *P. miersii* e *P. suberosa*. Foram utilizadas as técnicas de coloração de RADFORD

et al. (1974) com carmim acético e de ALEXANDER (1980) com verde malaquita/fucsina ácida. Para estas técnicas foi utilizado o pólen das anteras de dez flores. Uma vez corados, os grãos de pólen eram contados com auxílio de um contador, separando-se os grãos viáveis e os inviáveis em campos escolhidos de modo aleatório.

A quantidade e a concentração de açúcares no néctar foi obtida ensacando-se botões em pré-antese. No final da tarde do dia seguinte as flores foram coletadas e levadas para laboratório em caixa de isopor com gelo. O néctar foi retirado das flores com auxílio de microseringa para quantificá-lo e a seguir era colocado no refratômetro para medir a concentração de açúcares. Para concentrações acima do valor máximo medido pelo refratômetro e para quantidades insuficientes que não permitiam a medição, o néctar foi diluído em água destilada (1:1).

Para determinação do odor, várias flores de *P. suberosa* foram colocadas em recipientes de vidro fechados. Para detecção da presença de osmóforos, flores de todas as espécies, foram mergulhadas em solução aquosa de vermelho neutro (1:1000) durante dez minutos e posteriormente lavadas em água destilada, segundo VOGEL (1983).

Para determinar o número de grãos de pólen e de óvulos por flor foram coletados dez botões em pré-antese de *P. miersii* e *P. suberosa*. Os grãos de pólen foram corados com carmim acético, e contados segundo a técnica de CRUDEN (1977). Os óvulos foram separados e contados com auxílio do estereomicroscópio. Tanto os grãos de pólen como os óvulos foram contados com o auxílio de um

contador. O cálculo da proporção pólen/óvulo foi realizado segundo CRUDEN (1977).

Os experimentos para determinação do sistema reprodutivo foram feitos apenas em *P. miersii* e *P. suberosa* porque apresentavam maior número de indivíduos. Todos os botões a serem tratados, eram ensacados no dia anterior à antese. Para polinização cruzada e verificação de agamospermia, as flores eram emasculadas, e depois ensacadas. No dia da antese, as flores destinadas para verificação de agamospermia e para autopolinização espontânea não eram manipuladas. Para polinização cruzada o pólen de flores de indivíduos diferentes era transferido para o estigma de uma flor emasculada. Para autopolinização manual era utilizado o pólen da mesma flor ou de flores diferentes do mesmo indivíduo. Todas as flores permaneciam ensacadas após os tratamentos até o dia seguinte da antese. Algumas flores não ensacadas foram marcadas para serem analisadas como condições naturais.

Flores de polinização cruzada e autopolinização foram fixadas em FAA (Formol, Acido acético glacial e Alcool 70%) em intervalos de 12, 24 e 48 horas após a antese. Posteriormente, em laboratório, foram tratados segundo a técnica de MARTIN (1959) e observadas em microscópio de fluorescência para constatação de formação de tubos polínicos.

O estudo do comportamento dos insetos que visitaram as flores foi feito por meio de observações visuais diretas ou pela análise de fotografias. Estes insetos foram coletados com sacos plásticos; em seguida eram congelados, fixados a seco e medidos;

posteriormente foram identificados por especialistas.

Exsicatas das espécies estudadas de *Passiflora* foram depositadas no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas (UEC 27271, 27272, 27273, 27274) como espécimes testemunho. Os espécimes testemunho dos insetos visitantes foram depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas.

5. RESULTADOS

5.1 Características morfológicas gerais de *Passiflora alata*, *P. amethystina*, *P. capsularis*, *P. miersii* e *P. suberosa*

Estas espécies de *Passiflora* são trepadeiras herbáceas, que crescem nas bordas da mata ou em áreas abertas, raramente no interior da mata.

Suas flores são axilares ocorrendo aos pares em *P. capsularis* e *P. suberosa*, e nas demais espécies são solitárias. Os pedúnculos dispõem as flores em posição horizontal ou levemente inclinada em relação ao solo, com excessão de *P. alata* cujas flores são pendentes. São hermafroditas e diclamídeas, com exceção das de *P. suberosa* que não possuem pétalas (Fig 4A).

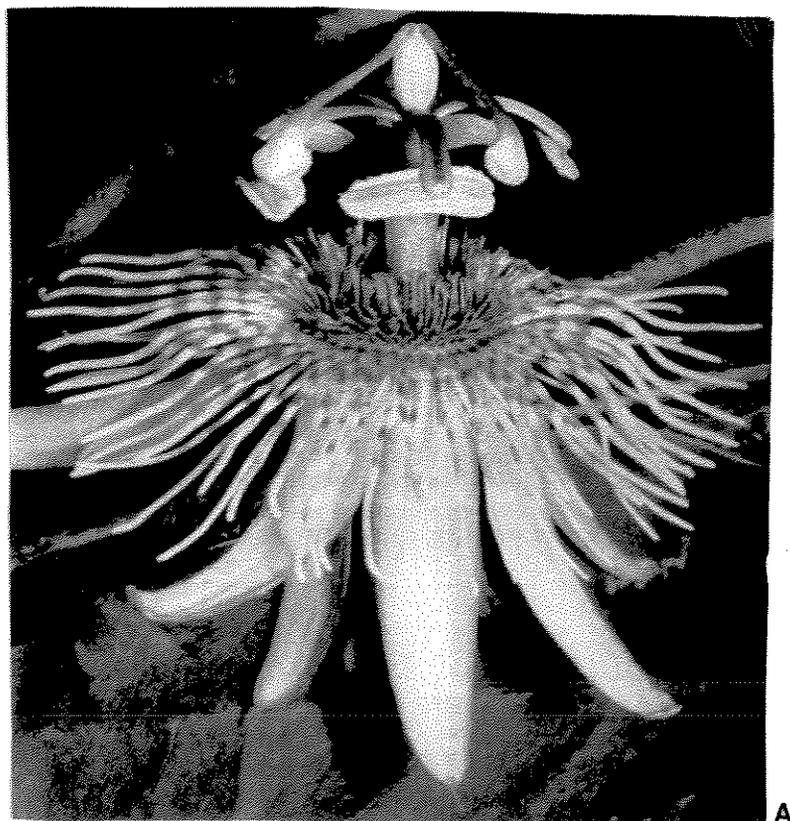
Possuem hipanto de formato plano em *P. suberosa*, em taça rasa em *P. capsularis*, e côncavo nas demais espécies. Em todas espécies o cálice é pentâmero e dialisépalo. *Passiflora alata*, *P. amethystina* e *P. miersii* apresentam aristas na região dorsal das sépalas. A corola é pântâmera e dialipétala, sendo as pétalas alternas às sépalas. A corona é formada por filamentos dispostos radialmente em séries concêntricas. O androginóforo é central, cilíndrico e reto, em cujo ápice estão inseridos cinco estames, dispostos radialmente. Os filetes são curtos e achatados; as anteras são dorsifixas, versáteis e apresentam deiscência longitudinal; os grãos de pólen são esféricos, a exina é reticulada e apresenta coloração amarela, com exceção dos de *P.*

P. capsularis que são brancos. No ápice do androginóforo se encontra o ovário que é 3-5 carpelar, unilocular, multiovulado e de placentação parietal. Os estiletos são clavados e cilíndricos, com exceção dos de *P. amethystina* que são achatados. Os estigmas são amplos, papilosos e secos. A câmara nectarífera encontra-se ao redor da base do androginóforo sobre o hipanto e coberta pelo opérculo.

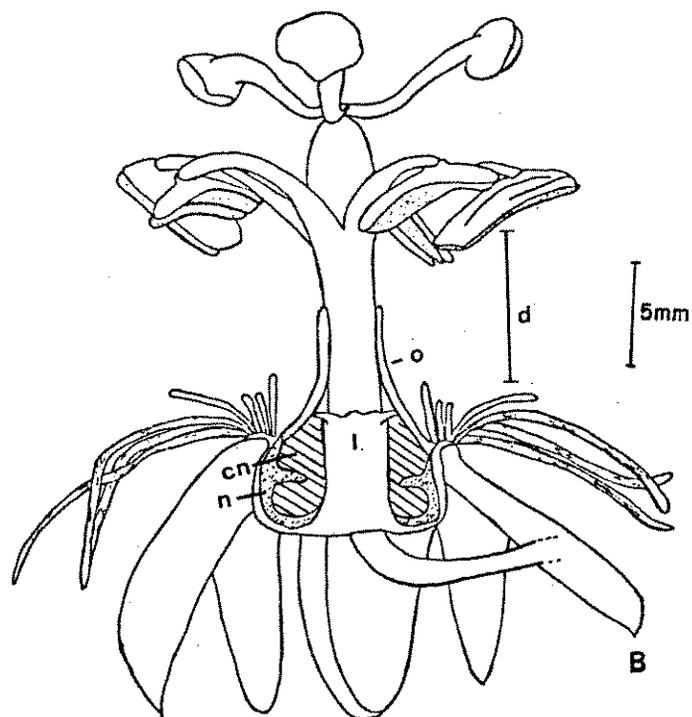
5.2 Características de *Passiflora miersii* Mart.

5.2.1 Morfologia Floral

As flores de *P. miersii* possuem cerca de 5,0cm de diâmetro; as sépalas são oblongas, externamente verdes com margem arroxeadada e internamente brancas; as pétalas também são oblongas, brancas, translúcidas e de consistência membranácea (Fig 1A). A corona é formada por quatro séries de filamentos; os filamentos das duas séries externas são filiformes e as suas cores estão dispostas em listras concêntricas. A base destes filamentos inicia com uma listra de cor púrpura, seguida por listras brancas intercaladas por listras púrpuras que clareiam em direção à extremidade dos filamentos (Fig 1A). As duas séries centrais possuem filamentos ligeiramente eretos, filiformes e de ápice capitado, bifurcado ou até trifurcado, de cor violeta na maior parte, sendo o ápice esbranquiçado (Fig 1A). A distância entre a corona e os órgãos reprodutivos é de 0,85cm (Fig 1 B).



A



B

Figura 1. (A) Flor de *Passiflora niessii* na fase em que os estigmas estão posicionados de forma que possam ser contactados pelo polinizador. (B) Esquema do corte longitudinal da base da corola, indicando: distância entre a corola e os órgãos reprodutivos(d); opérculo filamentos(o) e a extremidade do límen(l) fechando a câmara nectarífera(cn) e o nectário(n).

O opérculo é membranáceo, subplicado e encurvado da sua base até a metade, e filamentosos na extremidade. Estes filamentos são justapostos ao androginóforo (Fig 1B), apresentam cor violeta escura e a extremidade esbranquiçada. O límen (tecido que delimita a câmara nectarífera internamente) é cupuliforme, tem a extremidade encurvada em direção ao opérculo, e sua margem é ondulada (Fig 1B). A câmara nectarífera é campanulada e o nectário encontra-se logo abaixo da base do opérculo, revestindo a câmara nectarífera até à base do límen, apresentando uma projeção anular em direção ao centro da câmara (Fig 1B).

O androginóforo mede do límen até a inserção dos filetes cerca de 1,0cm de altura, é de cor verde-clara com manchas arroxeadas. Os filetes e os estiletos possuem coloração semelhante à do androginóforo. Algumas vezes foram observadas flores com quatro estiletos. O estigma é circular e o ovário é ovóide, sendo glabro e de cor verde-clara. O fruto é elipsóide e suas sementes possuem testa reticulada e arilo amarelado. A quantidade de sementes no fruto maduro varia de 39 a 124.

5.2.2 Biologia floral

Passiflora miersii floresce de outubro a abril, sendo o pico de floração em janeiro e fevereiro. Cada ramo pode desenvolver cinco a seis botões em estádios diferentes de desenvolvimento. Os botões demoram cerca de quinze dias, a partir de seu surgimento nas axilas das folhas, até abrirem. Ocorre sincronia de

florescimento entre os indivíduos da população. A quantidade de flores abertas, por planta, variou de uma a onze, de acordo com o número de ramos.

No botão em pré-antese as anteras estão abertas e introrsas, e os estigmas estão receptivos e se encontram reunidos no ápice do botão. As flores abrem pela manhã entre 07:30 e 08:00h e duram cerca de onze horas. As sépalas e pétalas se desprendem iniciando pelo ápice e após trinta minutos estão voltadas para baixo em direção ao pedúnculo (Fig 2A). Simultaneamente ao desprendimento e posicionamento das sépalas, pétalas e corona as anteras passam de introrsas a extrorsas, num movimento rápido, devido à sua versatilidade. Após quinze minutos os filetes curvaram-se e as anteras estão voltadas paralelamente à corona (Fig 2A). Logo após o início da antese, os estiletes curvam-se lentamente de modo que os estigmas primeiro estão voltados para o exterior da flor (Fig 2A), e depois ocupam uma posição paralela à corona (Fig 2B). No final da movimentação dos estiletes, os estigmas se encaixam entre as anteras e se posicionam um pouco abaixo do nível destas (Fig 2C). Este deslocamento dos estigmas demora cerca de duas horas e meia, permanecendo assim durante quatro horas. Algumas vezes foi observado que um dos estigmas não se encaixa entre duas anteras, permanecendo apoiado sobre o dorso das tecas, não sendo assim contactado durante a polinização. O fechamento da flor inicia-se com a volta dos estigmas à posição apical que ocupavam no botão. As anteras murcham e descem introrsas em direção ao androginóforo. No final da tarde as sépalas e pétalas retornam à posição que ocupavam na fase de

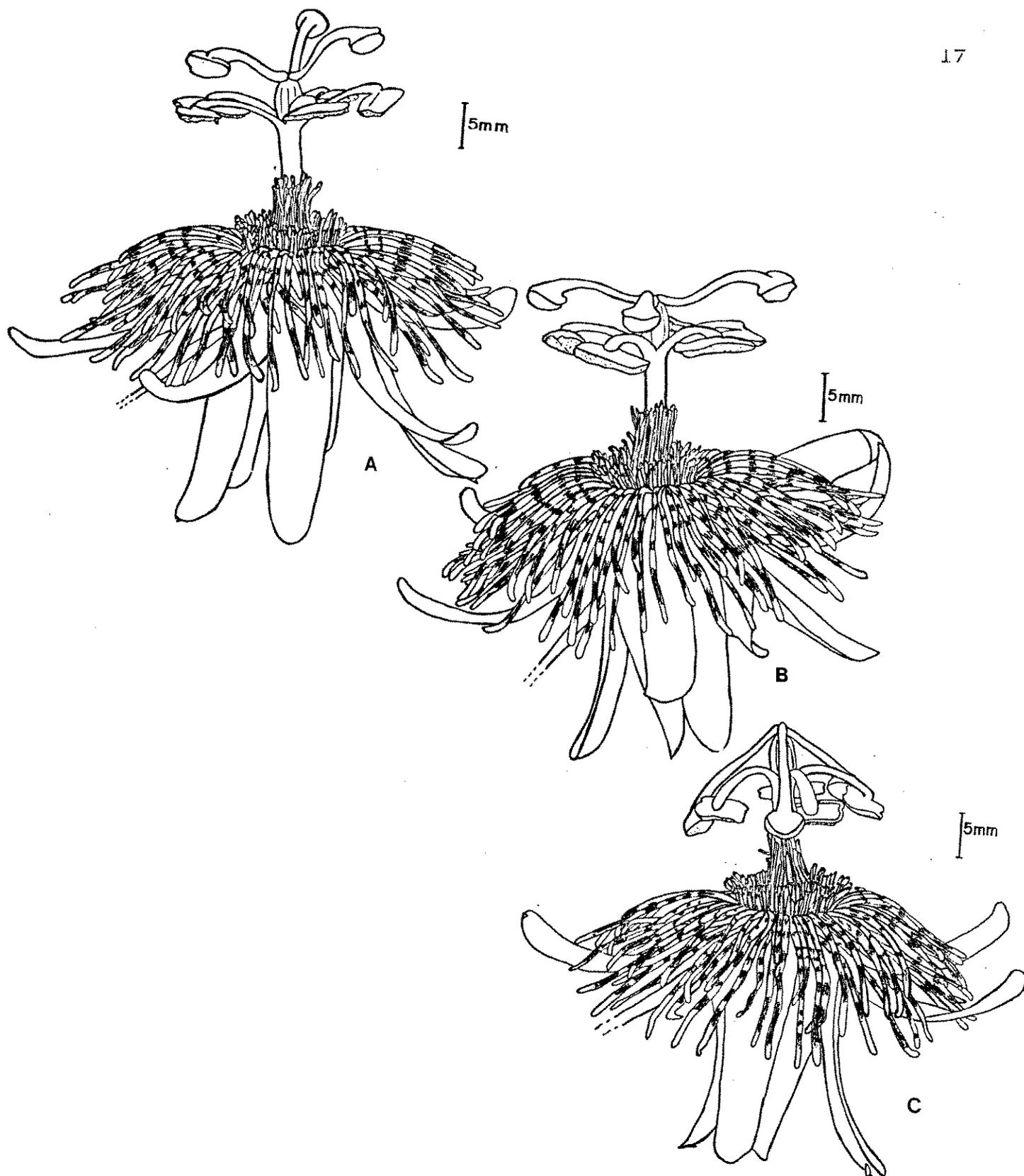


Figura 2. Esquema da sequência de abertura das flores de *Passiflora niessii*. (A) Trinta minutos após o início da antese, as anteras estão paralelas à coroa, e os estiletes estão se curvando. (B) Os estigmas ocupam uma posição paralela à coroa. (C) Os estigmas após duas horas e meia, estão posicionados um pouco abaixo do nível das anteras.

As flores apresentam odor agradável desde o início da antese até a murcha. No experimento com vermelho neutro os filamentos da coroa, as pétalas e a parte interna das sépalas coraram.

O néctar é produzido desde o início da antese, sendo o único recurso buscado pelos polinizadores. O volume máximo de néctar em flores no final da antese foi de 31ul, com concentração de açúcares variando entre 27 a 44% ($x=35\%$). O pólen apresenta 94% de viabilidade quando utilizado o carmim acético e 97% com o verde malaquita/fucsina ácida. O número de óvulos por flor foi em média 146 e os grãos de pólen 59425, sendo a razão pólen/óvulo de 407.

5.2.3 Sistema Reprodutivo

Os resultados dos tratamentos para verificação do sistema reprodutivo estão resumidos na tabela I. Em flores onde foram realizadas polinizações cruzadas, os tubos polínicos alcançaram os óvulos 48 horas após o cruzamento. Em flores autopolinizadas os grãos de pólen germinam no estigma, desenvolvem tubos polínicos ao longo dos estiletos, mas os tubos não alcançaram os óvulos. Com base nestes dados e da tabela I sugerimos que *P. miersii* é xenógama. O crescimento do ovário foi perceptível três dias após a antese da flor. O fruto não altera sua coloração durante o desenvolvimeto; amadurecendo em 56 dias.

Tabela I. Resultados dos tratamentos para verificar o sistema reprodutivo em flores de *Passiflora miersii* (N= número de flores tratadas, e de frutos formados).

TRATAMENTO	FLORES(N)	FRUTOS(N)	SUCCESSO(%)
Polinização cruzada	5	3	60
Autopolinização			
.Espontânea	4	0	0
.Manual			
..mesma flor	5	0	0
..flores diferentes	6	0	0
Emasculação(Agamospermia)	5	0	0
Condições naturais	27	14	51

5.2.4 Visitantes

As abelhas foram os visitantes mais frequentes em *Passiflora miersii*. Em ordem decrescente de frequência são: *Xylocopa brasilianorum* e *X. suspecta*, *Epicharis flava*, *Eulaema nigrita*, *Plebeia droryana* e *Trigona spinipes*.

As duas espécies de *Xylocopa* visitaram as flores durante todo período de floração. Estas abelhas sobrevoam a planta antes das flores abrirem, principalmente quando no dia anterior havia

várias flores na planta. Visitam todas as flores do agrupamento sem sequência determinada ou podem visitar somente algumas flores, dando preferência às que se encontram mais ao alto. As primeiras visitas duram até vinte e dois segundos, as visitas posteriores duram de cinco a nove segundos, sendo irregulares os intervalos entre as visitas. A abelha se aproxima de maneira direta, paira em frente à flor, a seguir pousa sobre a corona de modo que a parte frontal da cabeça se encontra próxima ao androginóforo (Fig 3). Com o primeiro par de pernas a abelha afasta os filamentos do opérculo que estão justapostos ao androginóforo, conseguindo assim ter acesso à câmara nectarífera (Fig 3). Nesta postura e enquanto retira o néctar, a abelha contacta com o dorso do tórax os órgãos reprodutivos da flor (Fig 3). Com frequência, a abelha se desloca sobre a corona dando a volta na flor, contactando assim outras anteras e estigmas. Até três indivíduos de *Xylocopa* foram observados visitando, simultaneamente, as flores de um mesmo agrupamento. Foram observadas visitas desde o início da antese até às 14:30h. Quando havia outra abelha ou vespa, as espécies de *Xylocopa* não pousavam na flor.

Epicharis flava visitou as flores de *P. miersii* durante todo o período de floração, porém em frequência menor que as espécies de *Xylocopa*. Visitaram as flores desde o início da antese. O padrão de comportamento de visitas às flores foi semelhante ao das espécies de *Xylocopa*. Entretanto suas visitas são mais demoradas durando de 23 a 29 segundos.

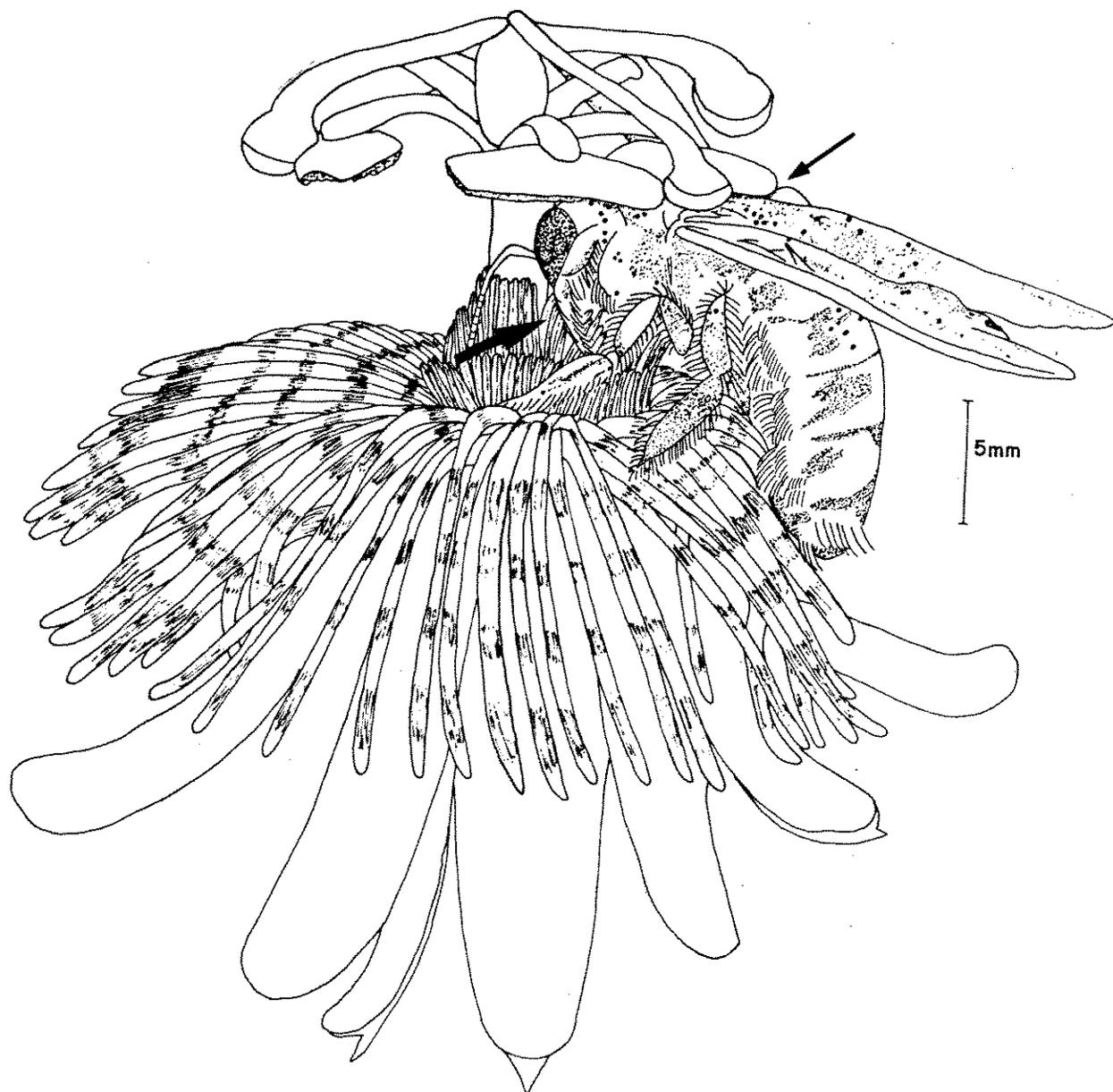


Figura 3. Esquema da flor de *Passiflora niessii* sendo visitada por *Xylocopa*. A abelha afasta com o primeiro par de pernas os filamentos justapostos ao androginóforo (seta), e contacta os órgãos reprodutivos com o dorso do tórax (seta).

Abelhas macho de *Eulaema nigrita* também visitaram as flores de *P. miersii* durante todo o período de floração. Suas visitas são rápidas e o padrão de comportamento na flor difere um pouco das outras abelhas. Ao visitar uma flor, a abelha pousa sobre a corona, de modo que a cabeça se encontre próxima ao androginóforo; afasta os filamentos do opérculo com o primeiro par de pernas e num movimento rápido ergue a cabeça e introduz sua língua longa na câmara nectarífera. Ao fazer este movimento a abelha desloca ligeiramente as anteras e/ou estigmas que estão acima de sua cabeça.

A altura das abelhas, *Xylocopa brasilianorum*, *X. suspecta*, *Epicharis flava* e *Eulaema nigrita* quando pousadas, varia entre 0,9-1,1cm. Esta altura é adequada para contactar os órgãos reprodutivos da flor (Fig 3) enquanto a abelha toma o néctar ou se desloca sobre a corona. Deste modo realizam polinização nototribica. Estas abelhas retiram quase todo o pólen de todas as flores que visitam logo nas primeiras horas da antese, quando os estigmas ainda não estão no nível das anteras. Nas visitas subsequentes, quando os estigmas estão em posição adequada para serem contactados, as abelhas possuem no dorso do seu tórax muito pólen, provavelmente de várias flores de indivíduos diferentes, realizando a polinização cruzada.

Plebeia droryana foi observada nos meses de janeiro e fevereiro. Até três indivíduos coletavam pólen, simultaneamente, em um agrupamento de flores. As visitas duram em média 10 segundos. Pousam na parte dorsal da antera e dirigem-se à parte ventral, onde o pólen está exposto. Agarradas às tecas com os

últimos pares de pernas, coletam o pólen com o primeiro par.

Trigona spinipes foi observada nas flores de *P. miersii* coletando pólen, destruindo partes florais e tomando néctar. Até quatro indivíduos, simultaneamente, podiam pilhar a mesma flor. Vários indivíduos foram vistos atuando em flores próximas. As visitas duram cerca 40 segundos. No início da antese pousam sobre a corona e percorrem-na; deslocam-se também sobre os órgãos reprodutivos dirigindo-se às anteras para coletar pólen. Coletam todo o pólen de determinada antera até mesmo os restos que caem sobre a corona. Entre uma visita e outra levantam vôo para transferir o pólen, retornando em seguida à mesma flor ou a outras próximas. Não conseguem afastar os filamentos do opérculo para alcançar o néctar, assim cortam os filamentos e a base do opérculo para chegar à câmara nectarífera. Indivíduos de *T. spinipes* atacam as outras espécies de abelhas que pretendem visitar as flores.

Raras vezes foram observadas vespas visitando as flores de *P. miersii*. Pousam sobre a corona com a ponta do abdômen recurvado para a periferia da flor. Contactam os órgãos reprodutivos da flor com o dorso do tórax quando se deslocam sobre a corona, e com as pernas traseiras quando se agarram aos órgãos reprodutivos para tomada do néctar. Não possuem altura suficiente para tocar os órgãos reprodutivos quando pousadas sobre a corona. Demoram várias horas visitando flores da mesma planta, voltando muitas vezes às mesmas flores.

5.3 Características de *Passiflora suberosa* L.

5.3.1 Morfologia Floral

As flores de *P. suberosa* possuem cerca de 1,5cm de diâmetro. As sépalas são ovado-lanceoladas, creme-esverdeadas, com indumento esparso externamente, e glabras, internamente (Fig 4A). A corona é formada por duas séries de filamentos, a externa possui filamentos filiformes creme-esverdeados, eretos da sua base até a metade e na parte restante são amarelados e recurvados para o exterior da flor. Na série interna os filamentos também são filiformes, de cor magenta, com ápice capitado e esbranquiçado (Fig 4A). A distância entre a corona e os órgãos reprodutivos é cerca de 0,36cm (Fig 4B).

O opérculo (Fig 4B) é membranáceo, plicado, branco com listas verticais de cor magenta, a margem é fimbriada e branca. O límen (Fig 4B) é anular, branco com pontuações de cor arroxeadas, sendo a margem fimbriada e branca. A câmara nectarífera é anular, limitada pelo límen internamente, sobre o hipanto plano e recoberta pelo opérculo (Fig 4B). O androginóforo apresenta base anular; desta base até a inserção dos filetes mede cerca de 0,3cm de altura, é de cor verde com manchas arroxeadas (Fig 4A). Os filetes e os estiletos são esverdeados. Várias vezes foram observadas flores com quatro estiletos e uma flor com cinco. Os estigmas são esféricos e brancos. O ovário é globoso, glabro e esverdeado.

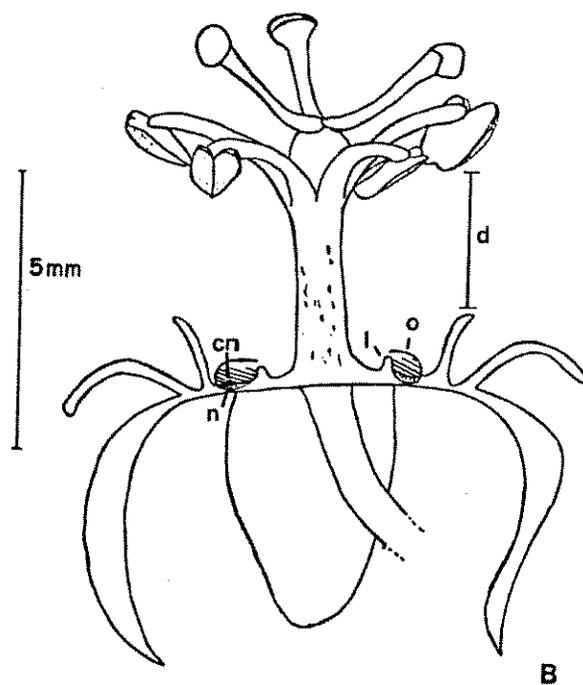


Figura 4. (A) Flor de *Passiflora suberosa* na fase em que os estigmas estão abaixo do nível das anteras. A formiga *Camponotus crassus* ao visitar a flor para tomar néctar, não contacta os órgãos reprodutivos. (B) Esquema do corte longitudinal da base da corola, indicando: distância entre a corola e os órgãos reprodutivos(d); opérculo(o) e o limen(l) abrigando a câmara nectarífera (cn) e o nectário(n).

O fruto é de formato globoso, de cor púrpura escura. As sementes possuem testa reticulada e arilo transparente. A média do número de sementes por fruto maduro é de 18, variando de 1 a 29 sementes por fruto.

5.3.2 Biologia Floral

Passiflora suberosa floresce e frutifica durante o ano todo, apresentando picos de maior produção de flores, intercalados a períodos com menos flores. Os botões demoram cerca de 15 dias a partir de seu surgimento nas axilas das folhas, até abrirem. Durante os meses de inverno ocorre um declínio no número e no tamanho de flores e de frutos. No pico de floração, os indivíduos de grande porte podem apresentar de duas a sete flores num mesmo dia. Muitas vezes, as flores estão escondidas pela folhagem e estão pouco evidentes.

No botão em pré-antese, as anteras estão fechadas e introrsas e os estigmas estão receptivos e, se encontram reunidos no ápice. As flores abrem no período da manhã entre 06:00 e 07:00h e duram apenas um dia. A antese se caracteriza pelo desprendimento lento das sépalas, a partir do ápice do botão; após duas horas as sépalas estão totalmente voltadas em direção ao pedúnculo (Fig 5A). Simultaneamente ao desprendimento das sépalas as anteras passam de introrsas a extrorsas, num movimento rápido, devido à sua versatilidade. Após duas horas, os filetes estão curvados e as anteras estão orientadas paralelas à corona;

na maioria das vezes, o pólen está exposto (Fig 5A). Em dias frios e úmidos as tecas demoram mais tempo para abrir. Logo após a antese os estiletes se curvam lentamente de modo que os estigmas, primeiro estão voltados para o exterior da flor (Fig 5B), e depois ocupam uma posição paralela à corona e abaixo das anteras (Fig 5C). Este movimento dura de quatro a cinco horas e os estigmas permanecem nesta posição cerca de duas horas. A murcha da flor caracteriza-se pela volta dos estigmas à posição que ocupavam no botão. As anteras murcham e descem introrsas em direção ao androginóforo. No início da noite, as sépalas também retornam a posição que ocupavam na fase de botão.

As flores não possuem odor perceptível ao olfato humano. Entretanto, o hipanto entre as duas séries de filamentos e algumas porções na parte apical dos filamentos internos coraram uniformemente com o vermelho neutro.

O néctar é produzido desde o início da antese. O volume máximo de néctar em flores no final da antese foi de 5µl, com concentração de açúcares variando entre 22 a 28% ($x=25\%$). O pólen apresentou 92% de viabilidade utilizando-se o carmim acético e, de 95%, utilizando-se o verde malaquita/fucsina ácida.

O número médio de grãos de pólen por flor é de 5197, e o de óvulos é de 20, de modo que a proporção pólen/óvulo é de 259.

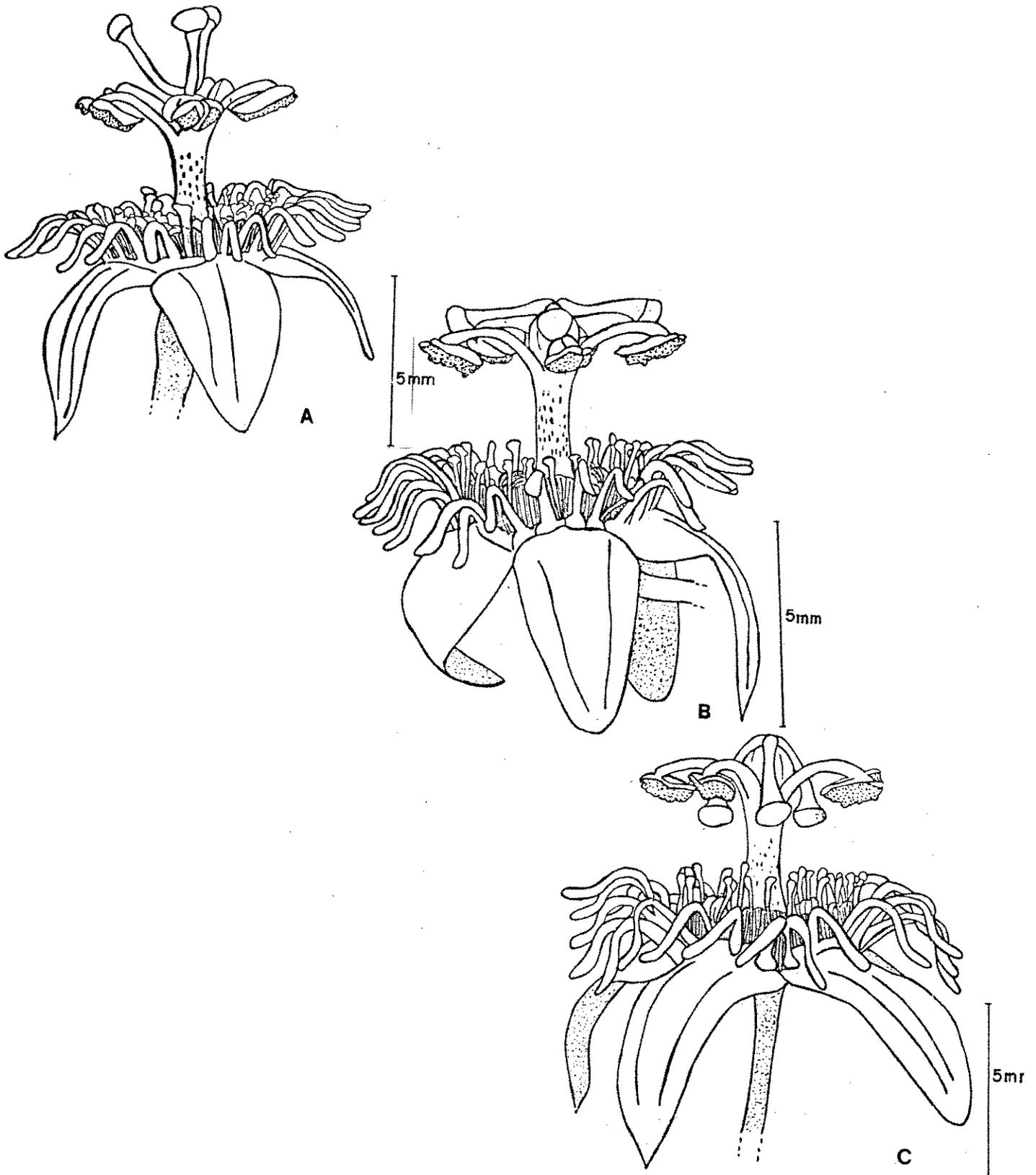


Figura 5. Esquema de seqüência de abertura das flores de *Passiflora suberosa*. (A) Duas horas após o início da antese, os estigmas ainda estão voltados para o ápice e as anteras estão deiscentes e voltadas para a coroa. (B) Os estiletes vão se curvando lentamente e (C) após quatro a cinco horas os estigmas estão abaixo do nível das anteras.

5.3.3 Sistema Reprodutivo

Os resultados dos tratamentos sobre o sistema reprodutivo estão resumidos na tabela II. Nas flores em que foram feitas polinizações cruzadas os tubos polínicos penetram nos óvulos 48 horas após o cruzamento. Em flores autopolinizadas foi verificado que 48 horas após os tubos polínicos desenvolveram-se apenas até o ovário. A formação de frutos em flores autopolinizadas (Tab. II) indica que *P. suberosa* é autocompatível. O crescimento do ovário foi perceptível três dias após a antese da flor. Depois de 25 a 40 dias o fruto amadurece tornando-se púrpura escuro.

Tabela II. Resultados dos tratamentos para verificar o sistema reprodutivo em flores de *Passiflora suberosa* (N=número de flores tratadas, e de frutos formados).

TRATAMENTO	FLORES(N)	FRUTOS(N)	SUCESO(%)
Polinização Cruzada	12	11	91
Autopolinização			
.espontânea	15	10	66
.manual			
..mesma flor	6	4	66
..flores diferentes	10	9	90
Emasculação(Agamospermia)	11	0	0
Condições Naturais	17	9	52

5.3.4 Visitantes

As flores de *P. suberosa* foram visitadas por vespas, abelhas de pequeno porte e formigas. As espécies visitantes de *P. suberosa* são listadas na tabela III.

As duas espécies de vespas citadas foram observadas visitando as flores de *P. suberosa* (Tabela III), durante os meses de março a maio, no horário de 09:00 às 15:00h. Ao visitarem uma flor, pousam sobre a corona (Fig 6), nas sépalas ou até sobre folhas próximas. Para tomarem néctar as vespas ficam com a cabeça entre a corona e os órgãos reprodutivos, podendo contactá-los e realizar a polinização (Fig 6). Deslocam-se sobre a corona à procura de outra posição para tomar néctar, nesta ocasião podem também contactar os órgãos reprodutivos com a parte lateral do tórax. Neste caso, se os estigmas ainda não estiverem posicionados abaixo da anteras, poderá haver polinização (Fig 6). As visitas a uma flor podem durar até 60 segundos ou, às vezes, vários minutos. As vespas limpam a cabeça com o primeiro par de pernas, retirando o pólen ali depositado, levando-o às partes bucais.

As abelhas *Plebeia droryana* e *Augochlorella michaelis* retiravam o pólen diretamente das anteras, ocasião em que podem contactar os estigmas, quando passam de uma antera para outra. Além da coleta do pólen, também tomavam néctar.



Figura 6. Visita de vespa à flor de *Passiflora suberosa*. Notar a quantidade de pólen depositado sobre a cabeça e região lateral do tórax.

Tabela III. Espécies visitantes e os recursos procurados em flores de *Passiflora suberosa*

ESPECIES	RECURSO
Vespas	
<i>Mischocyttarus interjectus</i>	Néctar
Eumenidae sp.1	Néctar
Abelhas	
<i>Plebeia droryana</i>	Néctar e Pólen
<i>Augochlorella michaelis</i>	Néctar e Pólen
Formigas	
<i>Camponotus crassus</i>	Néctar
<i>Iridomyrmex</i> sp.	Néctar
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	Néctar
<i>Pheidole</i> sp.	Néctar

Plebeia droryana visitou as flores de *P. suberosa* nos meses mais úmidos e quentes, principalmente no horário de 10:30 às 15:00h. Estas abelhas pousam sobre a corona e deslocam-se até as anteras, ou às vezes pousam diretamente sobre as anteras.

Permanecem sobre as anteras e, com o primeiro par de pernas, retiram o pólen. Após coletarem certa quantidade de pólen, transferem-no para o terceiro par de pernas. Esta transferência é feita em voo próximo à flor ou enquanto as abelhas estão pousadas sobre a corona e as anteras. Recolhem todo o pólen de uma flor em poucos minutos, até o pólen caído sobre a corona. Também visitam as demais flores que estão próximas. Para tomar néctar pousam sobre a corona e com a parte frontal da cabeça dirigida para o androginóforo introduzem as peças bucais entre as dobras do opérculo. Durante esta atividade as abelhas não contactam os órgãos reprodutivos, uma vez que são muito pequenas. Duas ou três abelhas desta espécie podem estar forragendo simultaneamente o mesmo grupo de flores. Mesmo depois de retirado todo o pólen, voltam várias vezes às flores inspecionando as anteras e a câmara nectarífera. Após às 14:00h, é comum as anteras estarem totalmente sem pólen.

Augochlorella michaelis foi observada desde as primeiras horas de antese das flores de *P. suberosa*, quando o pólen ainda não estava exposto. Também coletam todo o pólen disponível.

Apesar de possuírem altura menor do que a necessária para contactar os órgãos reprodutivos, ao tomarem néctar, às vezes, podem inclinar-se de tal modo que os contactam com o dorso do tórax.

As formigas foram os visitantes mais frequentes nas flores de *P. suberosa* (Tabela III). Foram observadas visitas durante toda a floração. As visitas às flores ocorrem desde o início da antese até o murchamento. Estas formigas frequentemente

percorrem as partes vegetativas da planta, ocasião em que podem se utilizar dos nectários extra-florais. Percorrem o pedúnculo ou passam do caule ou das folhas diretamente para a flor. Na flor andam sobre as sépalas, a corona e a base anular do androginóforo. As formigas frequentemente investigam demoradamente as extremidades capitadas dos filamentos internos. Ao tomar néctar permanecem sobre a corona (Fig 4A) ou sobre a base anular do androginóforo. Introduzem seu aparelho bucal entre as dobras do opérculo e desta maneira conseguem alcançar o néctar. Ao tomar néctar raramente contactam os órgãos reprodutivos por apresentarem pequenas dimensões (Fig 4A). Algumas vezes as formigas foram vistas andando sobre filetes e estiletos, ocasião em que podem contactar as anteras e os estigmas. O tempo e a frequência das visitas são irregulares. Numa planta pode-se observar uma formiga ou até sete, simultaneamente, no caso de formigas pequenas, como *Pheidole* sp. e *Iridomyrmex* sp..

As flores de *P. suberosa* são pouco visitadas por qualquer tipo de inseto, sendo as formigas as mais frequentes, seguidas pelas visitas de abelhas de pequeno porte e por último pelas vespas.

5.4 Características de *Passiflora capsularis* L.

5.4.1 Morfologia Floral

As flores de *P. capsularis* possuem cerca de 3,0cm de diâmetro; as sépalas são linear-lanceoladas, verde-claras e pilosas externamente, e esbranquiçadas e glabras, internamente (Fig 7A). As pétalas são lanceoladas, brancas e translúcidas nas margens e de textura macia (Fig 7A). A corona é formada por uma série única de filamentos filiformes, que são brancos, rijos e eretos até dois terços de sua extensão e possuem as extremidades orientadas para o exterior da flor (Fig 7A). A distância entre a corona e os órgãos reprodutivos é de 0,45cm (Fig 7B). O opérculo (Fig 7B) é membranáceo, plicado, transparente, densamente pubérulo na margem. O límen (Fig 7B) é anular, alargado no ápice, densamente pubérulo e de consistência esponjosa, com sulcos perpendiculares à câmara nectarífera. A câmara nectarífera é anular, limitada pelo límen internamente e coberto pelo opérculo. O nectário apresenta uma pequena saliência mediana (Fig 7B). O androginóforo apresenta uma base anular, a partir desta base até a inserção dos filetes o androginóforo mede cerca de 0,7cm de altura, é de cor amarela até a metade, sendo verde-claro no restante (Fig 7B). Os filetes são verde-claros e os estiletos esverdeados, tornando-se de cor rosada próximo ao estigma. Os estigmas são esféricos, amarelados e às vezes rosados. O ovário é piloso, esverdeado e anguloso. O fruto apresenta formato elipsóide.

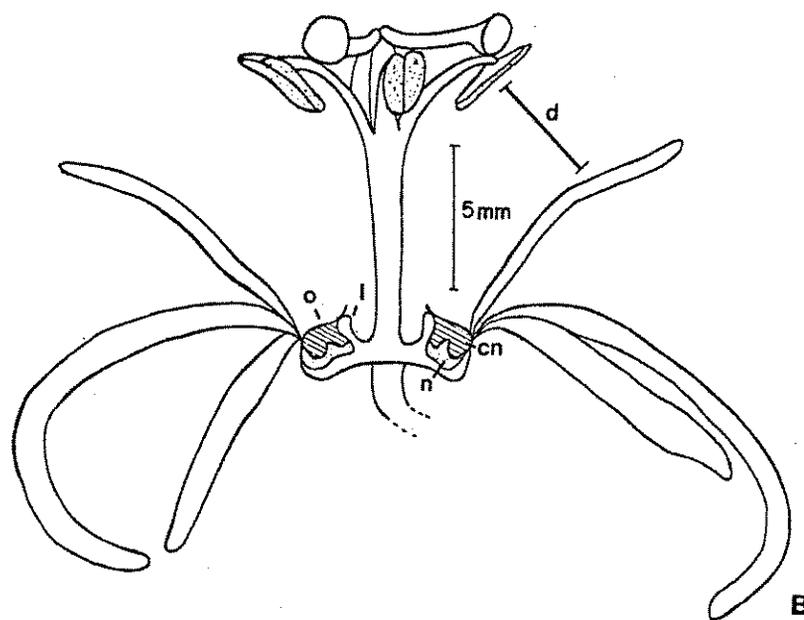


Figura 7. (A) Flor de *Passiflora capsularis* na fase em que a posição dos órgãos reprodutivos favorece o contato com os polinizadores. (B) Esquema do corte longitudinal da base da corola, indicando: distância entre a corola e os órgãos reprodutivos (d); opérculo (o) e o limen (l) limitando a câmara nectarífera (cn); e o nectário (n).

5.4.2 Biologia Floral

Passiflora capsularis floresce de outubro a maio, apresentando maior pico de floração em janeiro e fevereiro. Durante o pico de floração podem ocorrer até quinze flores no mesmo dia em plantas grandes. Os botões demoram cerca de 15 dias, a partir de seu surgimento nas axilas das folhas, até abrirem.

No botão em pré-antese, as anteras estão abertas e introrsas e os estigmas estão receptivos e se encontram reunidos no ápice. As flores abrem no início da madrugada, às 00:30h pode-se observar as sépalas separando-se pela base dando uma aparência estufada ao botão. Esta separação vai aumentando em direção ao ápice do botão, até que por volta da 01:00h as pontas das sépalas se soltam. As sépalas e pétalas permanecem eretas por algum tempo, tornando-se horizontais lentamente. Somente às 03:15h as sépalas e pétalas estão suficientemente afastadas do androginóforo permitindo que as anteras passem de introrsas para extrorsas. As 04:15h as sépalas e pétalas estão em posição horizontal e assim permanecerão até o início do fechamento da flor (Fig 7). Desde o início da antese os estigmas são deslocados lentamente para baixo. As 04:30h encontram-se um pouco acima das anteras (Fig 7), posição em que permanecerão até às 11:00h quando a flor começa a fechar. Nesta ocasião os estigmas retornam ao ápice da flor, as anteras murcham e voltam-se em direção ao androginóforo e as sépalas e pétalas voltam a enconbrir as estruturas reprodutivas. As 13:00h a flor está fechada completamente.

A flor possui suave aroma de baunilha. Com o vermelho neutro cerca de dois-terços da parte basal dos filamentos coram-se, permanecendo sem corar desta região para a extremidade. As pétalas coram totalmente e as sépalas apenas internamente. O néctar é produzido desde a antese até o final da manhã. O volume máximo de néctar foi de 26µl, com concentração de açúcares de 27%. Foram feitos alguns tratamentos de autopolinização manual ocorrendo a formação de frutos, indicando que *Passiflora capsularis* é autocompatível.

O crescimento do ovário foi perceptível três dias após a antese da flor e o fruto demora em média 54 dias para amadurecer.

5.4.3 Visitantes

Foram encontradas escamas de mariposas aderidas aos estigmas de várias flores desta *Passiflora*. Durante o dia foi observada a visita de coleópteros, formigas e hemípteros que pilhavam o néctar, não contactando os órgãos reprodutivos. Abelhas Halictidae foram observadas retirando pólen das anteras, na manhã seguinte à antese.

5.5 Características de *Passiflora amethystina* Mikan

5.5.1 Morfologia Floral

As flores de *P. amethystina* medem cerca de 4,5cm de diâmetro; as sépalas são oblongas, sendo externamente de cor verde e internamente levemente lilases; as pétalas também são oblongas, levemente lilases e de consistência membranácea (Fig 8A). A coroa é formada por quatro séries de filamentos, nas duas séries externas os filamentos são liguliformes atenuados em direção do ápice; são de cor violeta escuro no primeiro terço, próximo à sua base; brancos com manchas lilases no segundo terço e violeta claro no último terço, isto é, na sua extremidade distal (Fig 8A). As duas séries centrais são formadas por filamentos mais curtos, filiformes, eretos e de cor violeta escuro; a série mais externa tem filamentos com ápice espatulado, orientados em direção ao exterior da flor (Fig 8A). A série mais interna tem filamentos eretos e de ápice capitado, são eretos e mais finos que a outra série de filamentos (Fig 8A). A distância entre a coroa e os órgãos reprodutivos é de 1,1cm (Fig 8B).

O opérculo é membranáceo, subplicado e encurvado da sua base até a metade, e filamentoso na extremidade (Fig 8B). Estes filamentos estão justapostos ao androginóforo e são achatados lateralmente; possuem cor violeta escuro e suas extremidades são esbranquiçadas (Fig 8A). Na parte interna basal destes filamentos há uma membrana fina, branca, sanfonada com um sulco

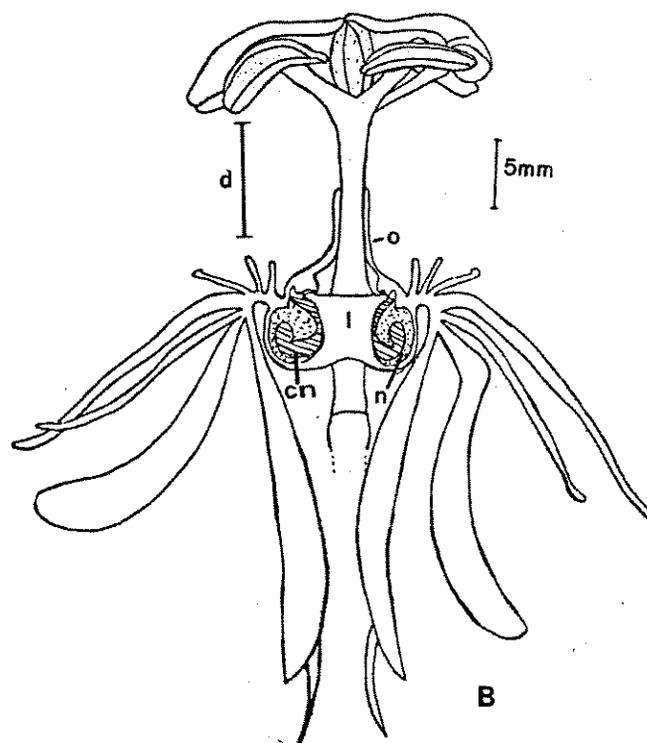
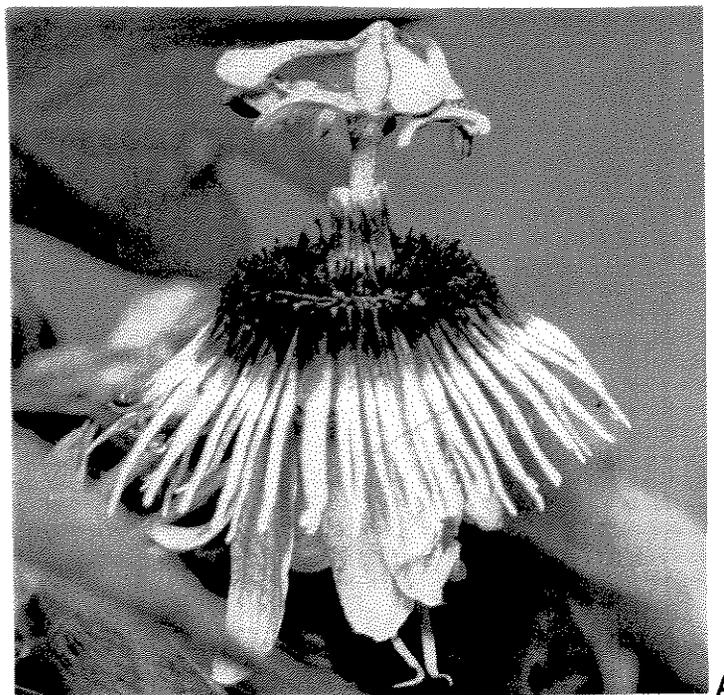


Figura 8. (A) Flor de *Passiflora amethystina* na fase em que os estigmas estão se posicionando ao nível das anteras. (B) Esquema do corte longitudinal da base da corola, indicando: distância da corola aos órgãos reprodutivos (d); opérculo filamentoso (o) com a estrutura interna que se encaixa na extremidade do limen (l); câmara nectarífera (cn); e nectário (n).

mediano anular, que se encaixa perfeitamente na extremidade do límen (Fig 8B). O límen é cupuliforme, e sua extremidade é encurvada em direção ao opérculo (Fig 8B). A câmara nectarífera é campanulada e o nectário encontra-se logo abaixo da base do opérculo, revestindo a câmara nectarífera e terminando na base do límen, possuindo uma projeção recurvada para dentro da câmara nectarífera (Fig 8B). O androginóforo mede, do límen até a inserção dos filetes, cerca de 1,4cm de altura, é esbranquiçado na base tornando-se esverdeado com manchas de cor púrpura-avermelhadas próximo aos filetes. Os filetes e estiletos são esverdeados com manchas de cor púrpura. Foi observado uma flor com quatro estiletos. O estigma é circular. O ovário é ovóide, piloso e de cor verde-clara.

5.5.2 Biologia Floral

Passiflora amethystina floresceu de abril a junho, e não apresentou pico de floração definido. Desde março formaram-se botões mas estes tornavam-se escuros e caíam. Os botões demoram cerca de 15 dias desde seu surgimento na axila das folhas, até abrirem.

No botão em pré-antese as anteras são introrsas, deiscentes e os estigmas estão receptivos e se encontram reunidos no ápice. As flores abrem pela manhã entre 08:30 e 09:00h. As sépalas começam a se soltar pelo ápice do botão. Após 30 minutos as sépalas e pétalas estão orientadas para baixo em direção ao

sépalas e pétalas as anteras passam de introrsas a extrorsas, num movimento rápido, devido à sua flexibilidade, e após dez minutos os filetes estão curvados e com as anteras orientadas paralelamente à corona devido à curvatura dos filetes (Fig 9A). Logo após a antese os estiletos curvam-se lentamente de modo que os estigmas primeiro estão voltados para o exterior da flor (Fig 9A) e depois ocupam uma posição paralela à corona (Fig 9B); uma hora e meia após o início da antese, os estigmas estão posicionados um pouco abaixo do nível das anteras (Fig 9C). Algumas vezes foi observado que um dos estigmas não se encaixava entre duas anteras, permanecendo apoiado sobre o dorso das tecas, não sendo assim contactado durante a polinização.

A flor possui odor agradável desde o início da antese até o dia seguinte, quando murcha. O néctar é produzido desde o início da antese. O volume máximo de néctar encontrado em flores no final da antese foi de 37 μ l, com concentração de açúcares de 41%. Não foi constatada a formação de frutos em condições naturais mesmo nas flores em que foi observada a visita de abelhas.

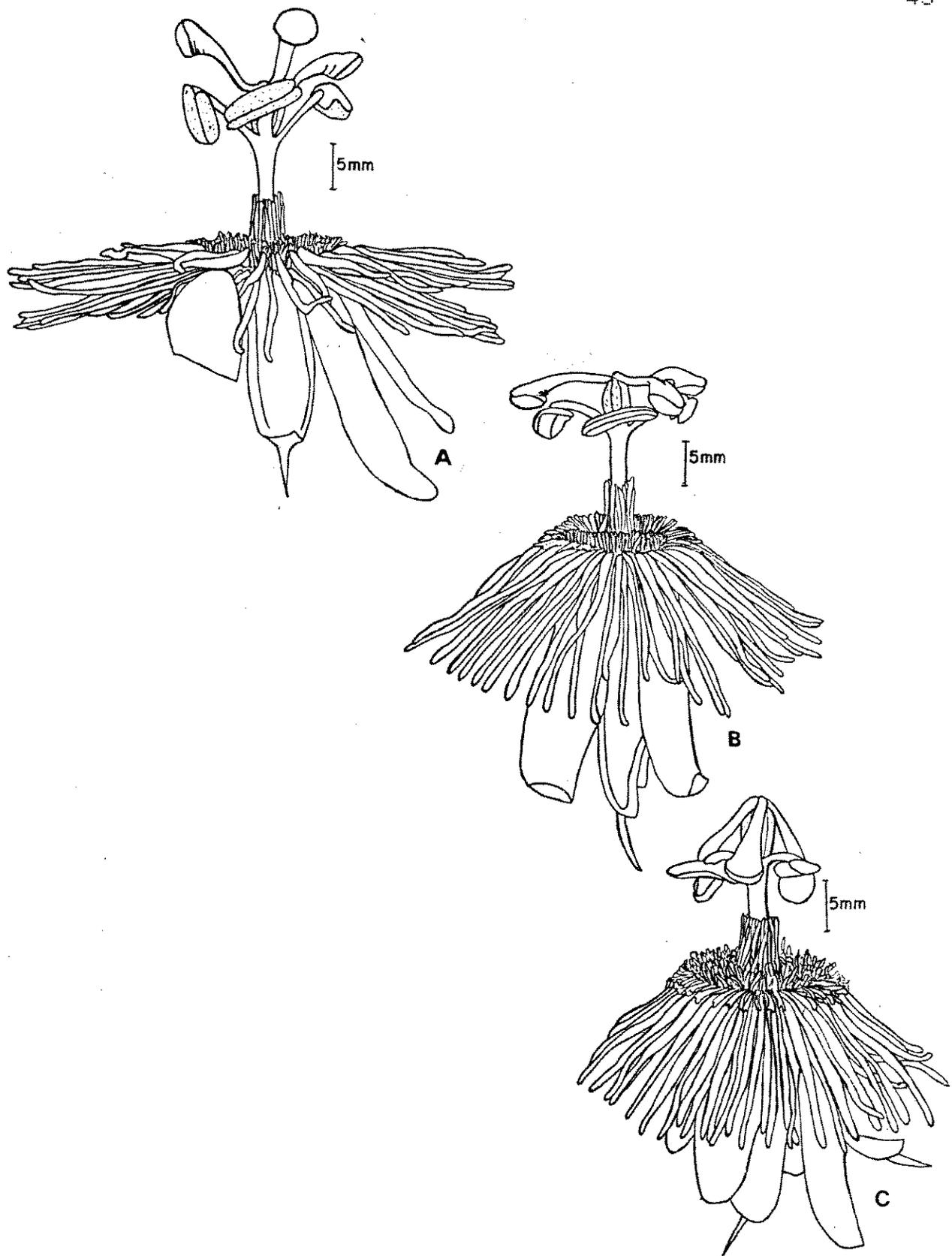


Figura 9. Esquema da sequência de abertura das flores de *Passiflora amethystina*. (A) Trinta minutos após o início da antese estão paralelas à coroa e os estigmas estão voltados para o exterior da flor. (B) Os estigmas estão paralelos a coroa. (C) Uma hora e meia após o início, os estigmas estão posicionados um pouco abaixo das anteras.

5.5.3 Visitantes

Em flores de *P. amethystina* foram observadas algumas visitas de *Xylocopa* sp., de *Centris* sp. e de *Eulaema nigrita*.

Xylocopa sp. apresenta padrão de comportamento semelhante ao descrito em flores de *Passiflora miersii*. Suas visitas ocorreram após às 10:20h, quando a flor apresentava os estigmas um pouco abaixo do nível das anteras, fase adequada para o contato das abelhas com os estames e estigmas (Fig 10A).

Centris sp. também foi observada após às 10:20h. Pousam sobre a corona e a percorrem rapidamente. Com a cabeça orientada para o androginóforo, e com auxílio do primeiro par de pernas, afastam os filamentos do opérculo justapostos ao androginóforo e introduzem a língua na câmara nectarífera. Não contactam os órgãos reprodutivos durante a visita devido às pequenas dimensões da abelha (Fig 10B).

A única visita de *Eulaema nigrita* foi de uma abelha macho e ocorreu às 10:40h. Pairou defronte à flor, pousou sobre a corona e com auxílio do primeiro par de pernas raspou os filamentos centrais mais curtos da corona, possivelmente coletando substâncias odoríferas. Não contactou os órgãos reprodutivos durante esta visita.



A



B

Figura 10. (A) Visita de *Xylocopa* sp. à flor de *Passiflora amethystina*. Esta abelha possui o tamanho adequado para contactar os órgãos reprodutivos enquanto toma néctar. Notar a quantidade de pólen no dorso do seu tórax. (B) Visita de *Centris* sp. à mesma flor. Notar que as dimensões desta abelha não favorecem o contato com os órgãos reprodutivos.

5.6 Características de *Passiflora alata* Dryander

5.6.1 Morfologia Floral

As flores de *P. alata* possuem cerca de 10,0cm de diâmetro. As sépalas são carnosas, oblongas, de ápice côncavo e obtuso. As duas sépalas mais externas são totalmente verdes externamente e as demais são verdes com margem esbranquiçada; internamente todas são avermelhadas (Fig 11A). As pétalas também são carnosas, oblongas de ápice côncavo e obtuso, sendo externamente brancas com manchas arroxeadas externamente e internamente são avermelhada (Fig 11A). A corona é formada por quatro séries de filamentos; as duas séries externas são eretas e se dispõem a maneira de um tubo. Seu colorido é dado por listras de cores diferentes intercaladas; são dez listras brancas intercaladas, com listras lilases até violeta, do ápice para a base dos filamentos (Fig 11A). A primeira série externa possui filamentos filiformes e, a segunda, filamentos subulados, ambas terminando em extremidades enroladas. Na terceira série os filamentos são pequenos, aculeados (Fig 11B), esbranquiçados, com manchas vermelhas irregulares. Na quarta série os filamentos são pequenos, filiformes (Fig 11B), avermelhados em sua base, e esbranquiçados com pontuações avermelhadas na sua porção mediana e no ápice. A distância entre as anteras e a corona é de cerca de 0,8cm e dos estigmas à corona é de cerca de 0,5cm. O opérculo é membranáceo, horizontal e denticulado próximo à margem (Fig

11B), branco com uma mancha avermelhada concentrica em sua porção mediana. Os denticulos possuem manchas avermelhadas no ápice. A margem do opérculo é encurvada para o límen (Fig 11B). O límen é cupuliforme. A margem do opérculo se encaixa logo abaixo da extremidade do límen. A câmara nectarífera é campanulada. O nectário reveste toda a câmara nectarífera até a base do límen (Fig 11B). O androginóforo mede, do límen até a inserção dos filetes, cerca de 2,2cm de altura, é esverdeado e possui várias saliências dispostas em um anel logo acima do límen (Fig 11B). Os filetes são verdes com manchas avermelhadas. Os estiletos são de cor arroxeadas-claras com manchas avermelhadas. O estigma é arredondado com margem irregular, sendo bipartido no ápice. O ovário é obovado, glabro e esverdeado. O fruto apresenta formato obovóide.

3.6.2 Biologia Floral

Passiflora alata floresceu de janeiro a junho, apresentando pico de floração em fevereiro. O botão demora cerca de 15 dias desde que se forma na axila da folha, até abrir. Várias flores abrem no mesmo dia, por indivíduo. Em geral as flores estão bem altas entre a folhagem de árvores e arbustos.

Nos botões as duas sépalas mais externas se desprendem no dia anterior à antese. Nesta fase as anteras estão abertas e

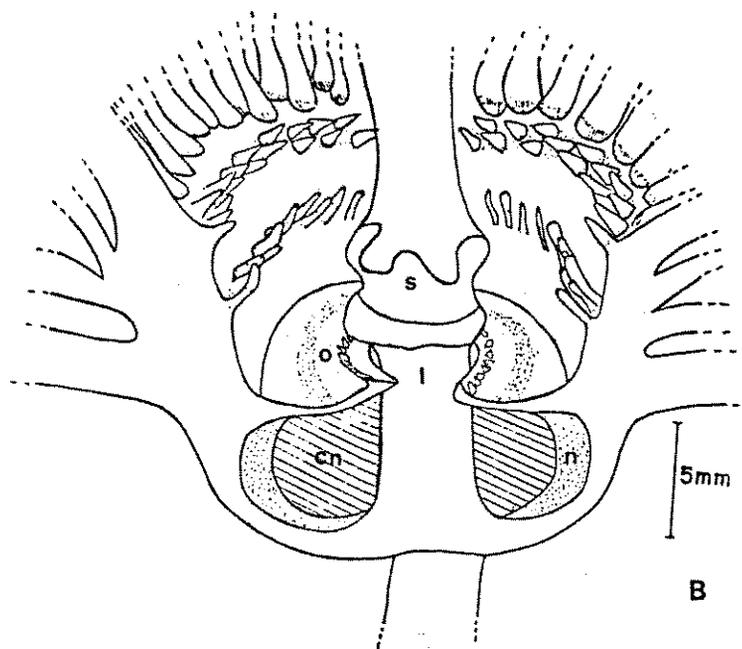


Figura 11. (A) Flor de *Passiflora alata*, os filamentos externos da coroa formam um tubo de formato ligeiramente côncavo. (B) Esquema do corte longitudinal da base da corola, indicando: opérculo horizontal (o) que se encaixa no limen (l); cobrindo a câmara nectarífera (cn) e o nectário (n). Acima do limen está o anel de saliências do androgínóforo (s).

introrsas e os estigmas estão receptivos e reunidos no ápice do botão. As anteras tornam-se extrorsas e voltadas paralelamente aos filamentos externos da corona. Os estiletos se curvam de modo a posicionar os estigmas acima das anteras, e voltados paralelamente aos filamentos da corona. A flor dura um dia, iniciando a fase de murcha por volta das 17:00h.

A flor exala odor forte e agradável desde o início da antese. No experimento com o vermelho neutro, apesar da coloração escura da flor, foi verificado que as partes internas das pétalas e os filamentos externos se coram. O néctar é produzido desde o início da antese e sua concentração de açúcares é cerca de 31%. O pólen apresenta 94% de viabilidade quando utilizado o carmin acético e 99,5% com o verde malaquita/fucsina ácida.

5.6.3 Visitantes

As abelhas que visitaram as flores de *Passiflora alata*, foram: *Epicharis flava*, *Xylocopa* sp., *Acanthopus exellens*, *Centris labrosa*, *Centris* sp. e *Augochlora* sp.

Todas as abelhas aproximavam-se das flores de *P. alata* de maneira indireta, voando em zigue-zague próximo ao "tubo" de filamentos externos da corona.

Epicharis flava e *Xylocopa* sp. foram as espécies que mais visitaram as flores de *P. alata*, sendo muito frequentes nas primeiras horas da manhã. Estas abelhas pairam em frente à flor, pousam sobre a extremidade interna dos filamentos da corona e se deslocam pela parte interna do "tubo" da corona em direção ao opérculo. Outras vezes, pousam sobre os filamentos da corona e sobem pelo lado externo; uma vez na base dos filamentos passam por entre os filamentos para o interior da flor. Próximo ao opérculo, empurram o androginóforo com a frente da cabeça na região do anel de saliências, deslocando-o ligeiramente para o lado oposto, formando um pequeno espaço, por onde a abelha alcança o néctar. Para sair do "tubo" de filamentos se deslocam de costas para a saída do "tubo" e depois voam. Tanto ao entrar quanto ao sair, contactam com o dorso do tórax ou com as asas, os órgãos reprodutivos. As visitas duram de 10 a 74 segundos.

Centris labrosa e *Centris* sp. também foram observadas nas primeiras horas da manhã visitando as flores de *P. alata*. O comportamento de entrada na flor até o opérculo é semelhante ao descrito para *E. flava* e *Xylocopa* sp., apenas não contactam os

órgãos reprodutivos por apresentarem dimensões menores.

Quando existiam várias flores num determinado local, observou-se muitas abelhas que voavam agitadamente próximo ao agrupamento de flores, apresentando comportamento agonístico.

Acanthopus excellens foi vista por volta das 10:00h visitando *P. alata*. Entra na flor de modo semelhante ao das demais abelhas e contacta os órgãos reprodutivos. Sua visita foi muito mais demorada que as de *E. flava* e *Xylocopa* sp..

Augochlora sp. coleta pólen das anteras. Pousa diretamente sobre os órgãos reprodutivos e, para alcançar as anteras ou sair da flor, pode eventualmente contactar os estigmas.

6. DISCUSSÃO

6.1 MORFOLOGIA FLORAL

Segundo a morfologia floral, as cinco espécies de *Passiflora* estudadas podem ser separadas em dois grupos básicos que correspondem taxonomicamente a dois subgêneros distintos. *Passiflora miersii*, *P. amethystina* e *P. alata* pertencem ao subgênero *Granadilla* (Medic.) Mast. (KILLIP, 1938) e constituem um grupo com flores vistosas, cores variando do púrpura ao violeta, corona com muitas séries de filamentos listrados e câmara nectarífera bem protegida pelo opérculo. *Passiflora capsularis* e *P. suberosa* pertencem ao subgênero *Plectostemma* Mast. (KILLIP, 1938) e constituem um outro grupo com flores inconspícuas, cores opacas, corona com poucas séries de filamentos e câmara nectarífera exposta devido ao opérculo plicado e ao hipanto plano.

Diversas características das flores do primeiro grupo (*P. alata*, *P. amethystina* e *P. miersii*), estão de acordo com a síndrome de melitofilia descrita por FAEGRI & VAN DER PIJL (1980). Estas flores são relativamente grandes, com uma plataforma de pouso e apoio aos visitantes, cores vivas, guias de néctar, odor agradável e néctar abrigado, embora não muito profundamente. *Passiflora amethystina* e *P. miersii* possuem a corona com muitos filamentos centrais curtos conferindo uma aparência aveludada a esta estrutura devido à reflexão da luz. Segundo (FAEGRI & VAN

DER PIJL (1980), a aparência aveludada encontrada em determinadas flores está associada à uma superfície áspera que garante um pouso seguro as abelhas que as visitam. Os filamentos externos pendentes em forma de tubo em *P. alata*, provocam um efeito de profundidade que estimula as abelhas a pousar e a procurar o néctar. As abelhas também associam as cores violeta, azul e púrpura, que ocorrem nestas flores, com a existência de recurso alimentar (WADDINGTON, 1983).

Apesar de não existir uma síndrome bem definida para flores polinizadas por vespas, algumas características de *P. suberosa* são semelhantes às descritas para flores cuja polinização é feita por vespas. Estas características são as seguintes: flores pequenas com cores opacas (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1980) e corola rasa com néctar disponível a visitantes de aparelho bucal curto (HEITHAUS, 1979).

As características das flores de *P. capsularis*, como antese noturna, elementos florais brancos, odor suave, posição horizontal da flor, sem guia de néctar e néctar abrigado, são atributos que definem parcialmente a síndrome de falenofilia (WYATT, 1983). No límen de *P. capsularis* os sulcos perpendiculares à câmara nectarífera que acompanham as dobras do opérculo podem ser considerados como guias de língua, pois permitem que uma probóscide atinja a câmara nectarífera sem deslocar o opérculo. Os guias de língua são estruturas especializadas encontradas geralmente em flores polinizadas por lepidópteros (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1980).

O opérculo e o limen destas espécies de *Passiflora* são estruturas adequadas para proteger o néctar. Em *P. amethystina* estas estruturas formam um encaixe, e em *P. miersii* e *P. alata* se ajustam fechando a câmara nectarífera. Nestes três casos, estas estruturas exigem do visitante um certo esforço para alcançar o néctar. Estruturas florais complexas que ocultam o néctar, tornando-o inacessível a determinados visitantes são interpretadas como adaptações para prevenir roubo de néctar e consideradas especializações a determinados polinizadores (HEINRICH & RAVEN, 1972; PROCTOR & YEO, 1975; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1980). Em *P. capsularis* e *P. suberosa*, devido à morfologia plicada do opérculo e ao hipanto plano, o néctar está exposto a visitantes não especializados e com aparelho bucal curto. As margens finamente fimbriadas ou densamente pubérulas do limen e do opérculo destas duas espécies, em parte, protegem o néctar da evaporação.

A morfologia do opérculo de espécies de *Passiflora* parece estar relacionada à morfologia e ao comportamento de determinados grupos de polinizadores. Em espécies polinizadas por abelhas (melitófilas) como *P. amethystina*, *P. miersii*, *P. alata* (presente estudo; JANZEN, 1968; CAMILLO, 1978; VARASSIN, 1992), *P. edulis* Sims. (McGREGOR, 1976; CORBET & WILLMER, 1980; SAZIMA & SAZIMA, 1989), *P. foetida* L. (JANZEN, 1968; GOTTSBERGER *et al.*, 1988), *P. incarnata* L. (MAY & SPEARS, 1988) e *P. quadrangularis* L. (McGREGOR, 1976), o opérculo é membranoso, ereto ou encurvado para fora da câmara nectarífera, com margem filamentosa ou denticulada. Espécies cuja polinização possivelmente é feita por

vespas como *P. gilbertiana* MacDougal e *P. jorullensis* HBK. (McDOUGAL, 1989b), possuem opérculo plicado semelhante ao de *P. suberosa* e *P. capsularis*. Em espécies polinizadas por beija-flores (ornitófilas), como *P. coccinea* Aubl. (BENSON *et al.*, 1975), *P. mollissima* (HBK.) Bailey (PYKE & WASER, 1981), *P. rugosa* (Mast.) Tr. & Planch. (ESCOBAR, 1986), *P. sanguinolenta* Mast. (McDOUGAL, 1989a), *P. speciosa* Gardn. (SIGRIST, 1991), *P. trifoliata* Cav. (ESCOBAR, 1986) e *P. vitifolia* HBK. (JANZEN, 1968; SNOW, 1982), o opérculo é membranáceo, encurvado para dentro da câmara nectarífera ou ereto, deflexo com margem fimbriada ou com filamentos curtos. Em espécies polinizadas por morcegos (quiropterófilas), como *P. galbana* Mast. (obs. pes.) e *P. mucronata* Lam. (SAZIMA & SAZIMA, 1978), o opérculo é inteiramente filamentososo.

JANZEN (1968) sugeriu que existe um mecanismo para evitar que o néctar de *P. alata* escorra da câmara nectarífera uma vez que a flor é pendente. O opérculo encaixa-se de modo preciso ao límen que está concrecido na base do androginóforo, logo abaixo do seu anel de saliências. Mesmo que o encaixe não seja muito preciso o néctar não escorre, devido à sua tensão superficial. Quando uma abelha desloca o androginóforo para abrir passagem para a câmara nectarífera, o espaço que se forma nesta ocasião é suficiente apenas para a abelha tomar o néctar que escorre. Nas outras partes, o opérculo está comprimido pelo androginóforo deslocado, de modo que não há possibilidade do néctar escorrer.

O androginóforo nas espécies de *Passiflora*, além de elevar os órgãos reprodutivos da flor, pode estar morfológicamente

adaptado ao comportamento do polinizador; em *P. alata* onde a flexibilidade e o anel de saliências do androginóforo facilitam a atividade da abelha em deslocá-lo para atingir o néctar. Em *P. speciosa* (obs. pess.) os sulcos longitudinais do androginóforo, que ocorrem praticamente desde a inserção dos filetes até a câmara nectarífera, possivelmente funcionam como guia para o bico do beija-flor chegar à câmara nectarífera. Em *P. foetida* os filetes rígidos associados a um sólido androginóforo, podem funcionar como um mecanismo para abrir o opérculo (GOTTSBERGER *et al.*, 1988).

Segundo JANZEN (1968) em *Passiflora* a simetria trímica dos estigmas não é compatível com a simetria pentâmera das anteras, na maioria das flores um estigma não se encaixa entre duas anteras, permanecendo apoiado sobre o dorso de uma das tecas. Constatou-se este fato somente algumas vezes em *P. amethystina* e *P. miersii*. JANZEN (1968) sugere três hipóteses para a solução deste problema: 1) a produção de dois estigmas adicionais; 2) melhor posicionamento dos três estiletes para que os estigmas fiquem entre as anteras e, 3) redução de duas ou adição de uma antera, ou mesmo desenvolvimento assimétrico das anteras. A primeira hipótese foi observada algumas vezes, flores com quatro estiletes em *P. amethystina* e *P. miersii* e até cinco em *P. suberosa*. Entretanto, a existência de flores com quatro a cinco estiletes parece ser resultado da manifestação de um resquício genético primitivo, ao invés de uma evolução na reorganização floral. A segunda hipótese foi observada em *P. suberosa* na qual os estigmas sempre se encaixam entre as anteras. A redução de

duas ou adição de uma antera nunca foi observada nas espécies estudadas, mas o posicionamento assimétrico das anteras durante a antese foi observado em algumas espécies ornitófilas (ESCOBAR, 1976) e quiropterófilas (SAZIMA & SAZIMA, 1978; obs. pess.). É interessante notar que em *Tetrastylis ovalis* um dos quatro estigmas está posicionado do lado oposto do agrupamento dos demais órgãos reprodutivos (BUZATO & FRANCO, 1992). Neste caso, este estigma não exerce a sua função pois não é contactado durante a polinização. Assim, fisiologicamente, as flores de *Tetrastylis ovalis* funcionariam como as de uma *Passiflora*.

6.2 Biologia Floral

O período de florescimento das cinco espécies de *Passiflora* estudadas coincide com a estação chuvosa. JANZEN (1968) e FRANKIE *et al.* (1983) observaram fato semelhante para as espécies de *Passiflora* da América Central. Nos meses secos (julho a setembro) somente *P. suberosa* continua em flor, mesmo assim diminuindo o número e o tamanho de flores e frutos. *P. alata* e *P. miersii* apresentam sobreposição no período de florescimento nos meses de janeiro a abril.

A antese das flores de *P. alata*, *P. amethystina*, *P. miersii* e *P. suberosa* inicia nas primeiras horas da manhã. Entretanto, isto não é regra geral para as espécies melitófilas de *Passiflora*, pois as flores de *P. incarnata* (MAY & SPEARS, 1988) e *P. edulis* (SAZIMA & SAZIMA, 1989) abrem entre 11:00 e 14:00h. SAZIMA & SAZIMA (1989) sugerem que este período de abertura seja

uma estratégia para evitar o uso simultâneo de polinizadores por outras espécies sincronopátricas cujas flores abrem nas primeiras horas da manhã. Em outras passifloráceas noturnas como *P. galbana* (obs.pes.) e *Tetrastylis ovalis* (BUZATO & FRANCO,1992), a antese ocorre nas primeiras horas da noite; característica típica de espécies quiropterófilas. As flores de *P. capsularis* assim como as de *P. mucronata* (SAZIMA & SAZIMA,1978) abrem no início da madrugada entre 00:30 e 02:00h e permanecem abertas até às 13:00h, permitindo assim que outros visitantes diurnos possam também polinizá-las.

Nas cinco espécies de *Passiflora* estudadas neste trabalho, as flores tiveram a duração de 11 a 13 horas. SEMIR & BROWN (1975) ressaltaram que o período de antese das passifloráceas é curto, raramente se estendendo além de oito horas. *Passiflora foetida* (GOTTSBERGER *et al.*,1988) é o exemplo extremo deste curto período de antese, suas flores permanecem abertas apenas quatro horas. Entretanto em *Passiflora* sp.(PASSOS & VITTA,1992) as flores duram dois dias. Isto pode indicar que a duração da antese está adaptada ao período necessário para que os visitantes adequados consigam realizar a polinização.

Os movimentos dos órgãos reprodutivos durante a antese são comuns às flores das passifloráceas (SEMIR & BROWN,1975). Entre espécies de *Passiflora* existem apenas diferenças no período de tempo em que estes movimentos ocorrem e na posição final de anteras e estigmas em relação às outras peças florais. Estas diferenças provavelmente estão relacionadas aos polinizadores específicos (JANZEN,1968; SEMIR & BROWN,1975). O movimento dos

estiletes, em particular, que resulta numa posição adequada dos estigmas somente após um determinado período de tempo do início da antese, é interpretado como um mecanismo que favorece a polinização cruzada (JANZEN, 1968; SIGRIST, 1991). Em *P. suberosa* este movimento pode favorecer a autopolinização, pois os estigmas posicionam-se bem abaixo do nível das anteras, contactando o próprio pólen.

A duração da expansão dos elementos florais durante a antese é muito variável nas espécies de *Passiflora* podendo ser rápida ou lenta. Existem flores com antese explosiva como *P. mucronata* (SAZIMA & SAZIMA, 1978) que ocorre em quinze segundos, e como *P. foetida* (GOTTSBERGER *et al.*, 1988) que ocorre em dois ou três minutos. Nas espécies estudadas neste trabalho a antese das flores é lenta, à semelhança do que é conhecido para *P. vitifolia* (SNOW, 1982) e *P. speciosa* (SIGRIST, 1991). Não parece haver, também, um padrão de duração da deflexão dos estiletes, que pode variar de dez minutos como em *P. foetida* (JANZEN, 1968; GOTTSBERGER *et al.*, 1988) até quatro a cinco horas como em *P. capsularis* e em *P. suberosa*. Esta duração provavelmente também está sincronizada aos períodos de atividade de seus polinizadores.

Nas flores de espécies melitófilas de *Passiflora*, geralmente as anteras estão orientadas paralelamente à corona, e os estigmas depois de deflexos, estão posicionados um pouco abaixo do nível das anteras também paralelos à corona (JANZEN, 1968; GOTTSBERGER *et al.*, 1988; SAZIMA & SAZIMA, 1989). Isto ocorre nas espécies aqui estudadas, pelo menos em *P. amethystina* e em *P. miersii*. Em

P. alata e *P. capsularis* as anteras estão paralelas à corona, no entanto, devido à posição ereta dos filamentos da corona destas espécies, as anteras, bem como os estigmas estão orientados para o exterior da flor.

Segundo dados bibliográficos, constatou-se que as flores de *Passiflora* polinizadas por beija-flores podem ter três aspectos distintos conforme a posição de anteras e estigmas em relação às demais peças florais. Um aspecto é equivalente ao das espécies melitófilas com anteras e estigmas paralelos à corona e com androginóforo bem elevado, como em *P. vitifolia* (SNOW,1982) e *P. speciosa* (SIGRIST,1991). Noutro aspecto, as anteras e os estigmas permanecem orientados para o exterior da flor no primeiro dia de antese, como foi observado por PASSOS & VITTA (1992) em *Passiflora* sp.. E ainda um terceiro aspecto, no qual as anteras e os estigmas estão agrupadas de um lado da flor como em *P. colombiana* (ESCOBAR,1986). Este aspecto é também observado em algumas outras espécies polinizadas por beija-flores do subgênero *Tacsonia* (ESCOBAR,1986).

Passiflora mucronata (SAZIMA & SAZIMA,1978) e *P. galbana* (obs. pes.) que são quiropterófilas, possuem androginóforo encurvado e os órgãos reprodutivos se dispõem em semi-círculo durante a antese conferindo um aspecto zigomorfo à flor, como ocorre em algumas espécies ornitófilas de *Passiflora*. Em *Tetrastylis ovalis* o androginóforo também é curvo e excêntrico, embora os órgãos reprodutivos estão dispostos em semi-círculo desde a fase de botão (BUZATO & FRANCO,1992).

O fato das abelhas visitantes de *P. amethystina* e *P. miersii* se aproximarem das flores em vôo direto, pode indicar que são atraídas às flores primeiramente pela visão. Possivelmente, o efeito cumulativo do agrupamento de flores aliado ao seu colorido e ao contraste com a vegetação vizinha podem ser os elementos visuais que juntamente com o odor, atraem as abelhas.

Em *P. alata* a posição pendente e a ocorrência das flores no meio da folhagem não favorecem uma atração visual a longa distância. Segundo FAEGRI & VAN DER PIJL (1980) em alguns casos a atração olfativa pode substituir a atração visual. A aproximação em zigue-zague das abelhas ao visitar flores de *P. alata* sugere que a atração primária seja devida ao odor (VARASSIN,1992).

Em *P. miersii*, *P. amethystina* e *P. alata* a corona, com seus filamentos listrados concentricamente juntamente com a possível presença de osmóforos, é um guia de néctar visual e olfativo.

As flores de *P. suberosa* quase sempre estão abrigadas pelas folhas da vegetação vizinha. As flores se encontram num "microambiente" com baixa luminosidade. Os comprimentos de onda que conseguem passar pela folhagem estão nas faixas do verde, amarelo e laranja (VARASSIN,1992). Portanto, estas são as cores refletidas neste "microambiente", e que se assemelham às cores das flores de *P. suberosa* que possuem sépalas esverdeadas com as pontas dos filamentos externos da corona amarelados e listras de cor magenta no opérculo que indicariam o local do néctar. Em *P. suberosa* é possível que exista produção de odor nas regiões coradas pelo vermelho neutro, próximo ao opérculo, contudo não foi perceptível ao olfato humano. A percepção de perfume para

indicar o local do alimento e comum entre as vespas (PROCTOR & YEO, 1975).

Flores de *Passiflora* polinizadas por abelhas apresentaram altas concentrações de açúcares no néctar, que também foram encontradas em outras espécies melitófilas (PERCIVAL, 1965; HEINRICH, 1975; PYKE & WASER, 1981). A concentração de açúcares encontrada no néctar de *P. capsularis* é mais próxima da concentração média conhecida para flores polinizadas por borboletas do que para flores polinizadas por outras mariposas (esfingídeos), segundo dados de PYKE & WASER (1981). A concentração de açúcares no néctar de *P. suberosa* confere com a amplitude de concentração encontrado em flores polinizadas por vespas (PERCIVAL, 1965). De acordo com alguns autores (HEINRICH, 1975; PYKE & WASER, 1981), plantas polinizadas por beija-flores, alguns morcegos e determinadas mariposas (esfingídeos), possuem o néctar mais diluído do que as espécies melitófilas, porque estes animais visitam as flores em vôo pairado, não pousando sobre as flores, por isto, precisam de um néctar mais diluído para uma rápida absorção. O fato de *P. capsularis* apresentar seu néctar não diluído indica que seus polinizadores não sejam esfingídeos e sim, outros tipos de mariposa que pousam nas flores para retirar néctar.

A proporção pólen/óvulo de *P. suberosa* foi mais baixa que a de *P. miersii*. Segundo CRUDEN (1977) flores autógamias apresentam uma proporção pólen/óvulo mais baixa que espécies xenógamas. Porém, na classificação de CRUDEN (1976) onde está relacionada a proporção pólen/óvulo com o sistema reprodutivo, pode-se

classificar *P. miersii* como uma espécie autógama facultativa, ao invés de xénogama obrigatória. Talvez comparar a proporção pólen/óvulo de espécies de famílias diferentes, delimitando classes numéricas para relacionar com o tipo de sistema reprodutivo, não seja o ideal, porque as várias famílias não apresentam uma constante que permita comparação.

6.3 Sistema Reprodutivo

P. miersii é autoincompatível como a maioria das espécies de *Passiflora* que possuem flores conspícuas (JANZEN,1968; SEMIR & BROWN,1975; MCGREGOR,1976; SAZIMA & SAZIMA,1978,1989; CORBET & WILLMER,1980; SNOW,1982; MAY & SPEARS,1988; SIGRIST,1991; PASSOS & VITTA,1992; VARASSIN,1992). *Passiflora suberosa* e *P. capsularis* são autocompatíveis, à semelhança de *P. eglandulosa* (McDOUGAL,1988) e *P. rutilans* (LEWIS,1979). Estas espécies autocompatíveis tem em comum flores pequenas e inconspícuas. A polinização espontânea de *P. suberosa* pode ocorrer durante o período em que os estigmas estão abaixo do nível das anteras. Embora autocompatível, em *P. capsularis* praticamente não é possível ocorrer autopolinização espontânea, pois os estigmas se posicionam acima das anteras.

Da filogenia hipotética sobre os sistemas reprodutivos das angiospermas segundo FRANKEL & GALUN (1977), pode-se chegar a possível estória evolutiva das espécies autocompatíveis, como *P. suberosa*. O ancestral de *P. suberosa* possivelmente possuía flores altamente atrativas aos insetos (LEWIS,1979), tendo polinizadores

específicos e apresentando autoincompatibilidade (LEVIN,1972; LEWIS,1979; RICHARDS,1986). Por algum motivo, este ancestral colonizou habitats pioneiros onde seus polinizadores não ocorriam em número suficiente para realizar a polinização (STEBBINS,1970, LEVIN,1972; FAEGRI & VAN DER PIJL,1980). Gradualmente, devido ao fato da fertilização cruzada não ocorrer, foram selecionadas plantas cujo sistema de autoincompatibilidade estava enfraquecido (LEPPIK,1968; STEBBINS,1970; LEWIS,1979), levando a autogamia facultativa (STEBBINS,1970). Com a emancipação da dependência dos polinizadores, a planta se adaptou rapidamente a ambientes diferentes (LLOYD,1965), o que justifica a ampla distribuição geográfica das espécies autocompatíveis (LLOYD,1965; RICHARDS,1986). A grande produção de flores e frutos para colonizar novos habitats mais rapidamente, talvez pelas condições ambientais adversas, levaram a planta a investir menos na produção de cada flor, selecionando flores morfologicamente pouco elaboradas, causando a redução floral (STEBBINS,1970; CRUDEN,1976). Devido aos problemas que uma reprodução autogâmica pode causar, como a perda da variabilidade genética (RICHARDS,1986), é vantajoso manter o néctar como recompensa a um possível polinizador, tornando-se uma espécie xenógama facultativa (CRUDEN,1976), mantendo as duas estratégias reprodutivas (WYATT,1983).

Passiflora miersii apresentou autoincompatibilidade gametofítica, semelhante ao que SNOW (1982) constatou para *P. vitifolia*. Contudo, deve-se realizar mais observações sobre o alcance dos tubos polínicos em flores fixadas num período maior

após o cruzamento, para se constatar a existência de uma autoincompatibilidade de ação tardia. Isto porque em *Passiflora* sp. (PASSOS & VITTA,1992) foi observado tubos polínicos na micrópila dos óvulos em flores autopolinizadas não havendo desenvolvimento posterior, podendo indicar uma autoincompatibilidade de ação tardia (Luciana C. Passos, com. pes.).

6.4 Visitantes

Nas cinco espécies estudadas neste trabalho, ocorre polinização por abelhas em *P. alata*, *P. amethystina* e *P. miersii*, por vespas em *P. suberosa* e possivelmente por mariposas em *P. capsularis*. Na literatura somente é conhecida a polinização de espécies de *Passiflora* por abelhas, beija-flores e morcegos (KNUTH,1904; JANZEN,1968; SEMIR & BROWN,1975; BENSON *et al.*,1975; SAZIMA & SAZIMA,1978,1989).

Espécies de *Xylocopa* são os polinizadores mais eficientes em *P. miersii* e *P. alata*. Isto está relacionado a uma série de atributos destas abelhas como, tamanho adequado, alta frequência de visitas, padrão de forrageamento em linhas de captura (trapline) (JANZEN,1971; WADDINGTON,1983) e comportamento de não pousar em flores recentemente visitadas (VAN DER PIJL,1954; WADDINGTON,1983), todos estes atributos favorecem a polinização cruzada. Visitas frequentes de *Xylocopa* à flores de *Passiflora* foram registradas para várias espécies como: *P. alata*

(VARASSIN, 1992), *P. edulis* (CORBET & WILLMER, 1980; SAZIMA & SAZIMA, 1989), *P. foetida* (GOTTSBERGER *et al.*, 1988), *P. incarnata* (MAY & SPEARS, 1988) e *Passiflora* sp. (PASSOS & VITTA, 1992). O comportamento das espécies de *Xylocopa* ao visitar as flores de *P. miersii* é bem distinto do observado em *P. alata*, necessitando de habilidade e considerável força para alcançar o néctar das flores desta espécie (VAN DER PIJL, 1954). Segundo GOTTSBERGER *et al.* (1988), durante a visita de *Xylocopa carbonaria* em *P. foetida*, a abelha, com o seu peso sobre a corona e o seu avanço contra os rígidos órgãos reprodutivos da flor, afasta o opérculo do limen dando acesso ao néctar. Segundo VAN DER PIJL (1954) *Xylocopa* é um polinizador muito versátil, mudando imediatamente o seu comportamento ao visitar flores com estruturas diferentes.

Epicharis flava também é um dos polinizadores eficientes de *P. miersii* e *P. alata*, pois possui dimensões adequadas para estas flores e padrão de forrageamento em "trapline". Entretanto, sua frequência de visitas é menor do que as de espécies de *Xylocopa*. VARASSIN (1992) observou visitas de *Epicharis flava* em *P. alata* mas também ocorriam em baixa frequência. *Epicharis rustica* foi observada visitando *P. edulis* (SAZIMA & SAZIMA, 1989) e CAMILLO (1978) considerou esta espécie de abelha como o polinizador efetivo de *P. alata* devido à sua frequência de visitas.

Machos de *Eulaema nigrita* foram considerados polinizadores eficientes de *Passiflora miersii* mas também apresentam baixa frequência de visitas. Visitas dos machos destas abelhas também foram registradas em flores de *P. alata* (CAMILLO, 1978). Observou-se machos de *Eulaema nigrita* retirando substâncias odoríferas dos

filamentos da corona em flores de *P. amethystina*. Comportamento semelhante foi observado em machos de *Euglossa* sp. em flores de *P. miersii* (Marlies Sazima, com. pess.). Os machos das abelhas Euglossine coletam substâncias odoríferas das flores para utilização na reprodução (ZUCCHI, *et al.*, 1969; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1980; ACKERMAN *et al.*, 1982).

As espécies de *Centris* aqui observadas não possuem dimensões adequadas para atuar como polinizadores de *P. amethystina* e *P. alata*. Entretanto, em *P. alata* (VARASSIN, 1992) e *P. foetida* (GOTTSBERGER *et al.*, 1988) *Centris* tem dimensões adequadas para contactar os órgãos reprodutivos das flores.

Os encontros agonísticos de abelhas observados no agrupamento de flores de *P. alata*, ocorrem devido a um comportamento territorialista. Em algumas espécies de abelhas, machos podem ser observados defendendo uma pequena área de forrageamento (WADDINGTON, 1983).

Acanthopus exellens é um polinizador muito raro de *P. alata* e não havia referências até o momento de sua visita a flores de *Passiflora*.

Abelhas que possuem comportamento de coleta de pólen, tais como: *Plebeia droryana*, *Trigona spinipes* e *Augochlora* sp., são consideradas como pilhadoras, pois retiram o recurso floral e não realizam a polinização.

Trigona spinipes não é apenas uma pilhadora de pólen mas também destruidora de partes florais; foi observada pilhando e destruindo flores de *P. vitifolia* e *P. alata* (JANZEN, 1968) e *P. mucronata* (SAZIMA & SAZIMA, 1978). Em *P. edulis*, esta abelha

interfere na frequência de visita das abelhas polinizadoras, não apenas por furtar os recursos florais, mas também por ser agressiva (SAZIMA & SAZIMA, 1989).

Visitas de vespas as flores de *Passiflora* foram citadas por CAMILLO (1978) e SAZIMA & SAZIMA (1978) sem ênfase em sua atuação na polinização, e por JANZEN (1968) segundo o qual as vespas não possuem dimensões adequadas para atuar como polinizadores. Em *P. miersii* foi observada uma vespa de tamanho adequado para atuar como polinizadora, mas permanecia por muito tempo em uma única flor e após isto passava para outra flor da mesma planta. Para ocorrer polinização cruzada é necessário que o polinizador não restrinja suas visitas a uma única flor ou flores de uma única planta (HEINRICH & RAVEN, 1972). Em *P. suberosa* as vespas contactam os órgãos reprodutivos da flor e não permanecem muito tempo na mesma flor, contudo sua frequência é baixa. O período curto de permanência nas flores pode ocorrer devido à quantidade baixa de néctar nas flores de *P. suberosa*, fator que pode induzir a vespa a procurar mais flores para suprir suas necessidades (HEINRICH, 1975).

Plebeia droryana e *Augochlorella michaelis* podem ser consideradas polinizadoras ocasionais de *Passiflora suberosa*, porque, ao passar de uma antera para outra, podem contactar os estigmas, realizando a polinização.

As formigas observadas em flores de *P. suberosa* foram consideradas pilhadoras de néctar, atividade que geralmente realizam nas flores (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1980). *Camponotus crassus*, por ser uma formiga de porte moderadamente grande

(McLAIN,1983), pode eventualmente contactar os estigmas mas não as anteras que estão posicionadas acima dos estigmas. A presença das formigas nas flores ocorre porque o néctar está mais exposto e de fácil acesso. Geralmente as formigas exploram os nectários extra-florais, em várias espécies de *Passiflora* (McLAIN,1983; SMYLEY,1986; LANZA,1988; SAZIMA & SAZIMA,1989). Todos os gêneros de formigas observados em *P. suberosa* foram observados também em outras espécies de *Passiflora*: *Pheidole* e *Camponotus* em *P. vitifolia* e *P. quadrangularis* (SMILEY,1986) e *Camponotus* e *Iridomirmex* em *P. incarnata* (McLAIN,1983). *Camponotus crassus* também foi observada em *P. edulis*, agredindo abelhas que perfuravam o hipanto dos botões (SAZIMA & SAZIMA,1989).

As mariposas que são as prováveis polinizadoras de *P. capsularis*, possivelmente pousam na parte interna da corona para retirar o néctar, e ao movimentarem as asas ou se locomoverem sobre a corona, podem contactar os órgãos reprodutivos da flor. BENSON *et al.*(1975) observaram grandes borboletas visitando flores de *Passiflora* de subgênero *Disthephana* (p.e. *P. coccinea*, *P. vitifolia* e *P. speciosa*). Apesar destas espécies de *Passiflora* serem adaptadas à polinização por beija-flores, as borboletas contactavam os órgãos reprodutivos da flor com as asas durante as visitas às flores.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Para finalizar este trabalho podemos ressaltar os seguintes aspectos:

Flores grandes de *Passiflora* com cores do púrpura ao violeta, corona com muitas séries de filamentos, listrados concentricamente, câmara nectarífera escondida e coberta com opérculo membranáceo filamentoso ou denticulado, com perfume, antese diurna, são tipicamente polinizadas por abelhas.

Passiflora suberosa e *P. capsularis* têm em comum flores pequenas, de cores pouco atraentes, corona com poucas séries de filamentos, câmara nectarífera exposta embora coberta pelo opérculo plicado, acessível a diversos visitantes de língua curta. A cor verde-amarelada, a ausência de odor perceptível e a antese diurna são características das flores de *P. suberosa* que as distinguem de *P. capsularis* que tem flores brancas, perfumadas e com antese noturna.

As flores de espécies ornitófilas de *Passiflora* são grandes, possuem cor em geral avermelhada, corona com muitos filamentos pequenos e rijos, câmara nectarífera escondida com opérculo membranáceo e finamente filamentoso, não apresentam odor e a antese é diurna.

Espécies quiropterófilas de *Passiflora* têm flores grandes, de cor branca, corona com muitas séries espaçadas de filamentos, câmara nectarífera exposta devido ao opérculo inteiramente filamentoso, podendo apresentar odor ou não e com antese noturna.

Levando-se em consideração que a redução dos elementos florais é considerada uma característica indicadora de um estado mais recente da evolução (BENSON *et al.*, 1975), associada às relações da morfologia e biologia floral das espécies aqui estudadas com o seu agente polinizador feitas no presente estudo, pode-se sugerir que as espécies de *Passiflora* polinizadas por abelhas representem o grupo mais primitivo neste gênero. Nas espécies de *Passiflora* polinizadas por abelhas pode-se distinguir três grupos, segundo suas características florais: as espécies com flores pendentes e opérculo horizontal, as espécies com flores horizontais e opérculo incurvado e as espécies com flores horizontais e opérculo ereto. A ornitofilia pode ser considerada uma condição evoluída das espécies polinizadas por abelhas de flores pendentes e de flores horizontais com opérculo incurvado. No grupo ornitófilo proveniente de flores horizontais de opérculo incurvado existem dois grupos: um com os órgãos reprodutivos dispostos em círculo e outro onde os órgãos reprodutivos estão dispostos em semi-círculo. Deste grupo com órgãos reprodutivos dispostos em semi-círculo pode ter se derivado o grupo das espécies quiropterófilas. Das espécies polinizadas por abelhas com flores horizontais e opérculo ereto pode ter se derivado o grupo das espécies com opérculo plicado e límen anular, como encontrado na espécie polinizada por vespas e por mariposas (Fig 12).

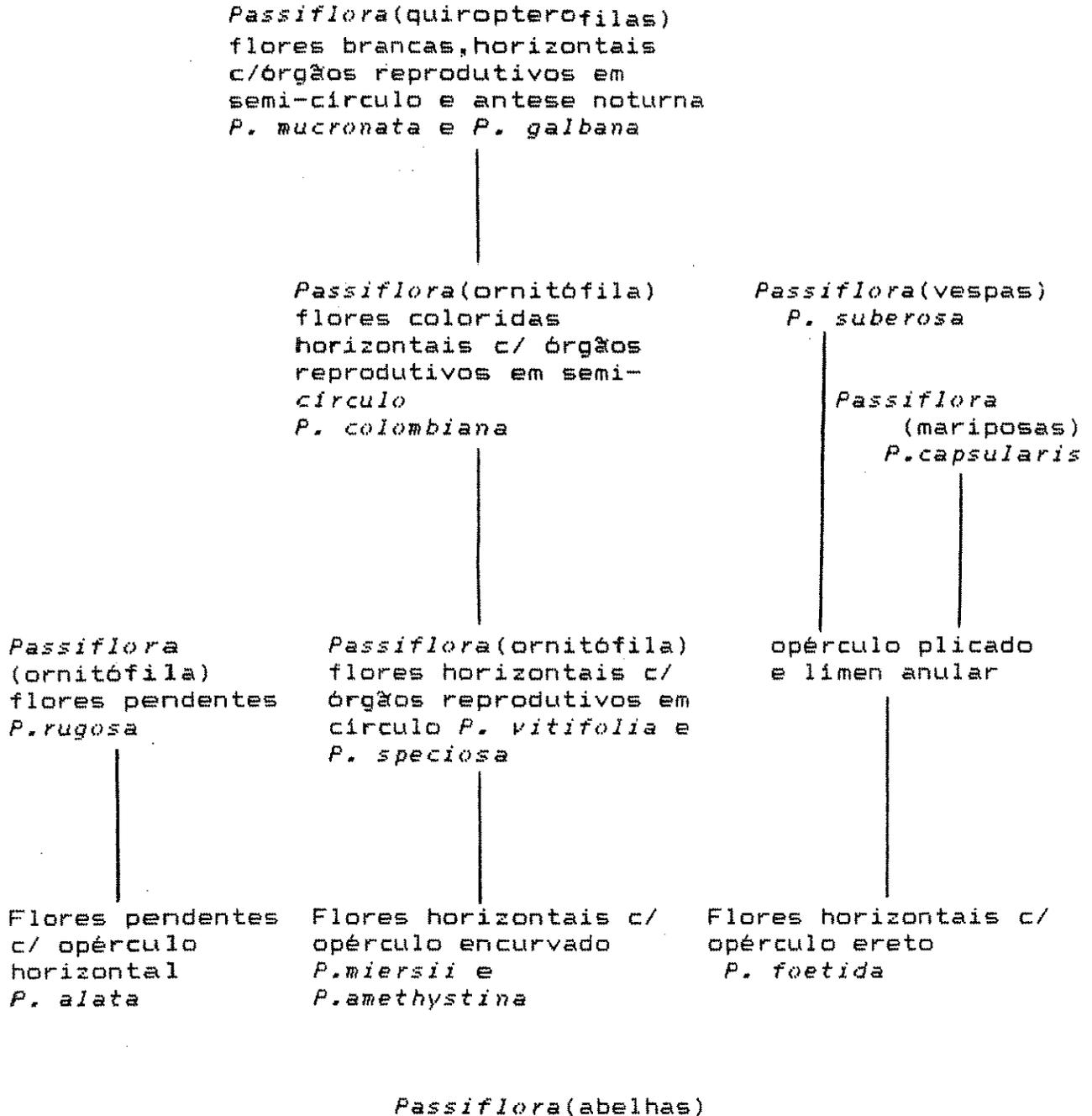


Figura 12. Esquema das possíveis tendências evolutivas dos tipos de polonização em *Passiflora*, baseadas na morfologia e biologia floral.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ACKERMAN, J.D.; MESLER, M.R.; LU, K.L. & MONTALVO, A.M. 1982. Food-foraging behavior of male Euglossinae (Hymenoptera, Apoidea): vagabonds or trapliners? *Biotropica*, 14: 241-248.
- ALEXANDER, M.P. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. *Stain. Technol.*, 33: 13-18.
- BENSON, W.W.; BROWN Jr., K.S. & GILBERT, L.E. 1975. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 29: 659-680.
- BUZATO, S. & FRANCO, A.L.M. 1992. *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). *Pl. Syst. Evol.*, 181: 261-267.
- CAMILLO, E. 1978. Polinização do maracujá (*Passiflora alata* f. *brasiliensis*). *Ciênc. Cult.*, 30: 594-595.
- CERVI, A.C. 1986. Passifloraceae. In: J.A. Rizzo ed.. *Flora do Estado de Goiás. Coleção Rizzo*, vol.7, Goiânia.
- CORBET, S.A. & WILLMER, P.G. 1980. *Passiflora* and *Xylocopa*: economic and evolutionary considerations. *Acta Bot. Neerl.*, 29: 55.

- CRUDEN, R.W. 1976. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion - preliminary evidence of ecotypic adaptation. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 63: 277-289.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovules ratios: a conservation indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31: 32-46.
- ESCOBAR, L.K. 1986. New Species and varieties of *Passiflora* (Passifloraceae) from the Andes of South America. *Syst. Bot.*, 11: 88-97.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York.
- FRANKEL, R. & GALUN, E. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer-Verlag, Berlin.
- 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: C.E. Jones and R.J. Little, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold Inc., New York.
- GRANT, V. & GRANT, K.A. 1965. Pollination in the Phlox family. Columbia University Press, New York.

- GOTTSBERGER, G.; CAMARGO, J.M.F. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. A bee-pollinated tropical community: the beach dune vegetation of Ilha de São Luiz, Maranhão, Brazil. *Bot. Jb. Syst.*, 109: 469-500.
- HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 139-170.
- HEINRICH, B. & RAVEN, P.H. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, 176: 597-602.
- HEITHAUS, E.R. 1979. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology*, 60: 190-202.
- HEYWOOD, V.H. 1979. Flowering plants of the world. Oxford University Press, Oxford.
- JANZEN, D.H. 1968. Reproductive behaviour in the Passifloraceae and some of its pollinators in the Central America. *Behaviour*, 32: 33-48.
- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171: 203-205.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York.

- KILLIP, E. P. 1938. The american species of Passifloraceae. Publ. Field. Mus. Bot., 19: 1-613.
- KNUTH, P. 1904. Handbuch der Bluetenbiologie III. Engelmann, Leipzig.
- KORNERUP, A. & WANSCHER, J. H. 1963. Taschenlexikon der Farben. Sadolin & Holmblad A/S, Kopenhagen.
- LANZA, J. 1988. Ant preferences for *Passiflora* nectar mimics that contain amino acids. Biotropica, 20: 344-347.
- LEITAO FILHO, H. F. 1992. As perspectivas da Reserva Municipal de Santa Genebra - a problemática da manutenção de uma reserva urbana. Resumos (Seminário "Mata de Santa Genebra - Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana, Campinas): p.4.
- LEPPIK, E. E. 1968. Directional trend of evolution. Acta Biotheor., 18: 87-102.
- LEVIN, D. A. 1972. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. Evolution, 26: 668-674.
- LEWIS, D. 1979. Sexual incompatibility in plants. The Institute of Biologys Studies in Biology n. 110. Edward Arnold, Clevedon.

- LLOYD, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Lavenwortia* (Cruciferae). *The Gray Herbarium of Harvard University*, 195: 3-134.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain. Technol.*, 37: 125.
- MAY, P.G. & SPEARS Jr, E.E. 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). *Ann. J. Bot.*, 75: 1830-1841.
- McDOUGAL, J.M. 1988. *Passiflora eglandulosa*, a new species in section *Cieca* (Medikus) DC. formerly included with *P. trinifolia* Masters. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 75: 1658-1662.
- McDOUGAL, J.M. 1989a. *Passiflora citrina*, a new species in section *Xerogona* (Passifloraceae), from Mesoamerica. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 76: 354-356.
- McDOUGAL, J.M. 1989b. Two new species of *Passiflora* section *Decaloba* (Passifloraceae) from Costa Rica. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 76: 608-614.
- McGREGOR, S.E. 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. Agricultural Research Service, Washington.

- McLAIN, D.K. 1983. Ants, extrafloral nectaries and herbivory on the passion vine, *Passiflora incarnata*. *Ann. Midl. Nat.*, 110:433-439.
- PASSOS, L.C. & VITTA, F.A. 1992. Biologia da polinização de uma espécie de *Passiflora* L. (Passifloraceae) em mata atlântica. *Resumos (IX Congresso da SBSP, Ilha Solteira)*: p.147.
- PERCIVAL, M.S. 1965. *Floral biology*. Pergamon Press, London.
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1975. *The pollination of flowers*. W. Collins Sons & Co. Ltd., London.
- PYKE, G.H. & WASER, N.M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica*, 13: 260-270.
- RADFORD, A.E.; DICKSON, W.C.; MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harber and Row Publ., New York.
- RICHARDS, A.J. 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin (Publisher) Ltd., London.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1989. Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e consequências para a polinização do maracujá (Passifloraceae). *Revta. Bras. Ent.*, 33: 108-118.

- SAZIMA, M.; BUZATO, S.; FRANCO, A.L.M.; SIGRIST, M.R. & SAZIMA, I. 1992. Biologia da polinização num remanescente de floresta latifoliada do sudeste brasileiro: estudos e perspectivas. Resumos (Seminário "Mata de Santa Genebra Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana, Campinas): p.12.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. *Biotropica*, 10: 100-109.
- SEMIR, J. & BROWN Jr, K.S. 1975. Maracujá: a flor da paixão. *Revta. Geog. Univ.*, 2: 40-47.
- SIGRIST, M.R. 1991. Biologia da polinização de *Passiflora speciosa* (Passifloraceae) em mata estacional decídua do Espírito Santo. Resumos (XLII Congresso Nacional de Botânica, Goiânia): p.463.
- SMILEY, J. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology*, 67: 516-521.
- SNOW, A.A. 1982. Pollination intensity and potencial seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia*, 55 231-237.

- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I Pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 307-326.
- VAN DER PIJL, L. 1954. *Xylocopa* and flowers in the tropics I, III. *Proc. Sec. Sc.*, 57:413-423.
- VARASSIN, I.G. 1992. A melitofilia em *Passiflora alata* Dryander (Bioquímica floral e implicações ecológicas). Monografia UFES, Vitória.
- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophylic pollination. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. and Ziegler, H., eds. *Physiology plant ecology III*, Springer - Verlag, Berlin.
- WADDINGTON, K.D. 1983. Foraging behavior of pollinators. In: L. Real ed., *Pollination biology*, Academic Press, California.
- WYATT, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: L. Real ed., *Pollination biology*, Academic Press, California.
- ZEISLER, M. 1938. Ueber die Abgrenzung der eigentlichen Narben flaechen mit der Hilfe von Reaktionen. *Beih. Bot. Zbl.*, 58: 308-318.

ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S.F. & CAMARGO, J.M.F. 1969. Biological observations on a neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 17: 271-380.