

# ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE SETE ESPÉCIES DE PHASEOLEAE (FABACEAE)

J.  
Set. 1995

ml

Andréa Luciene Monerat Franco

ORIENTADOR: Profa. Dra. Marlies Sazima

Tese apresentada ao Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas  
para obtenção do título de Doutor em  
Ciências Biológicas (Biologia Vegetal)

exemplar corresponde à redação final  
e defendida pelo(a) candidato a)  
Andréa Luciene Monerat Franco

e aprovada pela Comissão Julgadora

11/12/95 Marlies Sazima

F848e

28324/BC

CAMPINAS  
1995

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

|              |                                     |
|--------------|-------------------------------------|
| UNIDADE      | BC                                  |
| N.º CHAMADA: | 7/UNICAMP                           |
|              | F848e                               |
| V.           | Ex.                                 |
| NUMERO DO    | 28324                               |
| PROG.        | 667/96                              |
| C            | <input type="checkbox"/>            |
| D            | <input checked="" type="checkbox"/> |
| PREÇO        | R\$ 11,00                           |
| DATA         | 29/08/96                            |
| 1.º CPD      |                                     |

CM-00091579-1

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

Franco, Andréa Luciene Monerat  
F848e Ecologia da polinização e biologia reprodutiva de sete  
espécies de Phaseoleae / Andréa Luciene Monerat Franco.  
-- Campinas, SP: [s.n.], 1995.

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

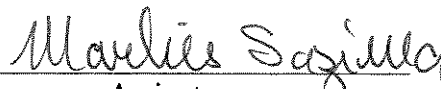
1. Leguminosa. 2. Polinização. 3. Reprodução.  
4. Abelha. I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de  
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 11 de dezembro de 1995

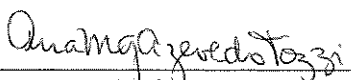
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

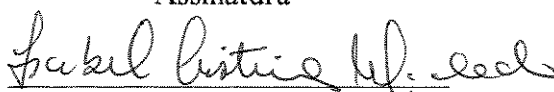
Profª Dra. Marlies Sazima (Orientadora)

  
Assinatura

Dra Ana Maria G. Azevedo Tozzi

  
Assinatura

Dra Isabel Cristina S. Machado

  
Assinatura

Dr. Paulo Sérgio M. C. de Oliveira

  
Assinatura

Dr. Paulo Eugênio A. M. de Oliveira

  
Assinatura

SUPLENTES:

Dr. Ivan Sazima

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Dr. João Semir

\_\_\_\_\_  
Assinatura

APROVADA

Ao meu marido João Carlos e a minha irmã  
Flávia pelo apoio e convívio em Campinas

## **Agradecimentos:**

A realização deste trabalho só foi possível com a participação de várias pessoas:

Prof<sup>a</sup> Dra Marlies Sazima quem orientou minhas pesquisas em biologia da polinização desde o mestrado.

Dra. Ana Maria de A. G. Tozzi, Dr. Paulo Eugênio A. M. de Oliveira e Dr. Paulo Sérgio M. C. de Oliveira que fizeram sugestões e críticas sobre diversos aspectos desde estudo durante a pré-banca.

Prof. João M. F. Camargo que identificou as abelhas.

Prof. Luciano P. Queiroz que identificou as espécies vegetais.

Dr. Paulo Eugênio A. M. de Oliveira que me orientou na técnica de microscopia de fluorescência.

A Iara Bressan que me auxiliou no laboratório e por sua amizade e companhia agradável.

A Silvana que leu e sugeriu algumas modificações durante a redação da tese e ainda esteve sempre me apoiando durante a realização deste trabalho.

Os amigos: Luciana, Pira, Andréa, Silvana e Rosangêla que proporcionaram ótima convivência no campo da biologia da polinização

Ao Luis Eduardo Buzato que corrigiu o abstract.

Os alunos, professores e funcionários do Departamento de Botânica que contribuíram para a realização deste trabalho.

Os guardas da RMSG que me apoiaram durante o trabalho de campo.

Meus pais Volney e Laide que sempre me apoiaram durante o meu desenvolvimento acadêmico.

Meus irmãos Neyla, Cláudia, Flávia, Doalcey, e Ana Paula, juntamente com meus cunhados Luiz Marcos e Rogério e sobrinhos Marquinhos, Tânia, Marina e Marcela que sempre me apoiaram e participaram da minha formação profissional.

Ao meu marido João Carlos, Sr. Roberto, D. Conceição, Betinho e Lucinha que me compreenderam durante a redação da tese.

Ao CNPq que forneceu apoio financeiro para realização deste trabalho.

## ÍNDICE

|                                                                           |    |
|---------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Introdução</b> .....                                                   | 01 |
| <b>Material e Métodos</b> .....                                           | 04 |
| 1 - Área de estudo .....                                                  | 04 |
| 2 - Espécies estudadas .....                                              | 07 |
| 3 - Fenologia .....                                                       | 08 |
| 4 - Morfologia floral .....                                               | 08 |
| 5 - Biologia floral .....                                                 | 09 |
| 6 - Sistema reprodutivo .....                                             | 10 |
| 6.1 - Polinizações manuais .....                                          | 11 |
| 6.2 - Crescimento de tubo polínico .....                                  | 12 |
| 6.3 - Razão pólen/óvulo .....                                             | 12 |
| 6.4 - Razão fruto/flor e semente/óvulo .....                              | 12 |
| 6.5 - Biomassa dos elementos da corola e dos órgãos reprodutivos .....    | 13 |
| 7 - Visitantes florais .....                                              | 13 |
| <b>Resultados</b> .....                                                   | 15 |
| 1 - Espécies estudadas .....                                              | 15 |
| 1.1 - Considerações gerais .....                                          | 15 |
| 2 - Fenologia .....                                                       | 15 |
| 3 - Morfologia floral .....                                               | 19 |
| 3.1 - As inflorescências .....                                            | 19 |
| 3.2 - As flores .....                                                     | 20 |
| 3.2.1 - Considerações gerais .....                                        | 20 |
| 3.2.2 - <i>Canavalia parviflora</i> Benth. ....                           | 26 |
| 3.2.3 - <i>Canavalia picta</i> Mart. ex Benth .....                       | 28 |
| 3.2.4 - <i>Dioclea rufescens</i> Benth. ....                              | 30 |
| 3.2.5 - <i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth. ....                      | 32 |
| 3.2.6 - <i>Centrosema sagittatum</i> (Kunth) Brandeg. ....                | 32 |
| 3.2.7 - <i>Vigna candida</i> (Vell.) Marechal, Mascherpa & Stainier ..... | 34 |

|                                                                       |           |
|-----------------------------------------------------------------------|-----------|
| 3.2.8 - <i>Rhynchosia</i> sp.....                                     | 36        |
| 3.3 - Mecanismo de polinização.....                                   | 39        |
| 4 - Biologia floral.....                                              | 42        |
| 5 - Sistema reprodutivo.....                                          | 44        |
| 5.1 - Polinizações manuais.....                                       | 44        |
| 5.2 - Crescimento de tubo polínico.....                               | 48        |
| 5.3 - Razão pólen/óvulo.....                                          | 50        |
| 5.4 - Razões fruto/flor e semente/óvulo.....                          | 52        |
| 5.4 - Biomassa dos elementos da corola e dos órgãos reprodutivos..... | 52        |
| 6 - Visitantes florais.....                                           | 55        |
| 6.1 - Polinizadores.....                                              | 55        |
| 6.1.1 - Comportamento de visita dos polinizadores.....                | 55        |
| <i>Canavalia parviflora</i> Benth.....                                | 55        |
| <i>Canavalia picta</i> Mart. ex Benth.....                            | 61        |
| <i>Dioclea rufescens</i> Benth.....                                   | 63        |
| <i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth.....                           | 65        |
| <i>Centrosema sagittatum</i> (Kunth) Brandeg.....                     | 67        |
| <i>Vigna candida</i> (Vell.) Marechal, Mascherpa & Stainier.....      | 68        |
| <i>Rhynchosia</i> sp.....                                             | 69        |
| 6.2 - Pilhadores.....                                                 | 70        |
| 6.3 - Visitantes extraflorais.....                                    | 71        |
| <b>Discussão.....</b>                                                 | <b>72</b> |
| 1 - Fenologia.....                                                    | 72        |
| 2 - Morfologia floral.....                                            | 76        |
| 2.1 - As inflorescências.....                                         | 76        |
| 2.2 - As flores.....                                                  | 77        |
| 2.3 - Mecanismo de polinização.....                                   | 82        |
| 3 - Biologia floral.....                                              | 84        |
| 4 - Sistema reprodutivo.....                                          | 87        |
| 4.1 - Polinizações manuais.....                                       | 87        |

|                                                                              |     |
|------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 4.2 - Crescimento de tubo polínico .....                                     | 92  |
| 4.3 - Razão pólen/óvulo .....                                                | 93  |
| 4.4 - Razão fruto/flor e semente/óvulo .....                                 | 93  |
| 4.5 - Biomassa dos elementos da corola e biomassa dos órgãos reprodutivos .. | 94  |
| 5 - Visitantes florais.....                                                  | 95  |
| 5.1 - Polinizadores .....                                                    | 95  |
| 5.2 - Comportamento de visita dos polinizadores .....                        | 97  |
| <i>Canavalia parviflora</i> Benth .....                                      | 97  |
| <i>Canavalia picta</i> Mart. ex Benth.....                                   | 99  |
| <i>Dioclea rufescens</i> Benth .....                                         | 100 |
| <i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth .....                                 | 100 |
| <i>Centrosema sagittatum</i> (Kunth) Brandeg.....                            | 101 |
| <i>Vigna candida</i> (Vell.) Marechal, Mascherpa & Stainier.....             | 102 |
| <i>Rhynchosia</i> sp .....                                                   | 103 |
| 5.3 - Pilhadores.....                                                        | 103 |
| 5.4 - Visitantes extraflorais .....                                          | 104 |
| <b>Conclusões</b> .....                                                      | 105 |
| 6.1 - Considerações finais .....                                             | 106 |
| <b>Bibliografia</b> .....                                                    | 108 |

## RESUMO

A ecologia da polinização e a biologia reprodutiva das espécies *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, *Centrosema sagittatum*, *Vigna candida* e *Rhynchosia* sp. foram estudadas no período de fevereiro de 1991 a setembro de 1993 na Reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. Estas espécies são lianas, com padrão de floração do tipo “cornucópia”, e com sobreposição de floração, entre os meses de março a junho. Apenas *D. rufescens* floresceu no período de setembro a dezembro. Suas flores estão dispostas em inflorescências expostas da folhagem, apresentam cores vistosas e são tipicamente flores papilionáceas, com pétalas diferenciadas em estandarte, alas e carenas. Os órgãos reprodutivos estão envolvidos pelas carenas. O androceu é diadelfo, com nove estames fundidos na região do filete, formando a bainha estaminal. O estame vexilar pode estar parcialmente ou totalmente livre da bainha estaminal, sendo que na sua região basal forma-se uma base fenestrada com duas aberturas. O gineceu é envolvido pela bainha estaminal e na sua região basal ocorre um nectário floral discoíde. *C. parviflora*, *C. picta* e *C. sagittatum* possuem flores ressupinadas e estandarte com superfície lisa. *D. rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. e *V. candida*, as flores estão em posição normal e suas alas apresentam superfície esculturada. O estandarte nas flores de *C. parviflora*, *D. rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. e *V. candida* é encaixado nas alas e carenas por meio de aurículas infletidas. Nas flores de *C. picta* e *C. sagittatum*, a calosidade do estandarte é justaposta às aurículas das alas. Estes dois tipos de disposição das pétalas da corola é que determinam o funcionamento do mecanismo de polinização nestas espécies. O mecanismo de polinização é do tipo valvular. Os polinizadores pousam sobre as alas ou estandarte, empurrando-nas para baixo; concomitantemente forçam o estandarte ou as alas para trás, com o auxílio da cabeça. Com isto, o estandarte se desencaixa das alas e carenas ou a justaposição entre a calosidade do estandarte e as aurículas das alas é desfeito; os órgãos reprodutivos são liberados e contatam o corpo do polinizador. A antese é diurna ocorrendo no início da manhã, ocasião em que o estigma se encontra receptivo, os grãos de pólen são viáveis e estão disponíveis, há néctar e odor. O néctar é produzido em

quantidade relativamente alta, apenas *Rhynchosia* sp. produz pouco néctar. A concentração média de açúcares no néctar é de 39%. O estigma libera substância mucilaginosa após contato. O mecanismo de liberação de grãos de pólen é primário, apenas *V. candida* exibe mecanismo secundário de apresentação de grãos de pólen do tipo “pollen brush”. Estas espécies são autógamas, sendo a autogamia limitada pela hercogamia espacial (representada pela localização do estigma à frente das anteras), presença de pelos na base do estigma de *C. sagittatum* e *V. candida* e ausência de autopolinização espontânea. Certo grau de polinização cruzada é mantido devido a ocorrência do mecanismo de polinização. Em *Dioclea rufescens* a ausência de frutos maduros a partir de polinizações manuais e a partir de condições naturais indica que, provavelmente os indivíduos são clones e que apresentam algum tipo de incompatibilidade. As espécies estudadas são melitófilas, sendo polinizadas por abelhas Anthophoridae, Apidae e Megachilidae. *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, e *V. candida* possuem como polinizadores primários espécies de *Centris*. Abelhas Euglossini são os polinizadores primários de *Centrosema sagittatum* e *Hypanthidium* sp. é o polinizador primário de *Rhynchosia* sp.. De modo geral, o comportamento de visita dos polinizadores às flores de Phaseoleae é semelhante entre si, apenas o local da deposição de grãos de pólen no corpo da abelha é diferente. As flores de *C. parviflora* depositam o pólen na região superior da cabeça das abelhas. *C. picta*, na região dorsal do tórax das abelhas, em *C. sagittatum*, a deposição varia de acordo com o tamanho do polinizador, podendo ser na região dorsal do abdomen de *Euglossa annectans* ou na região dorsal do tórax de *Xylocopa suspecta*. *D. rufescens* e *D. violacea* depositam o pólen na tíbia do primeiro par de pernas de *Centris mocsaryi*, ou na região ventral da cabeça, próximo à mandíbula em *X. frontalis*, ou na região ventral do abdomen de *C. bicolor* e *C. fuscata*, ou na região ventral do tórax de *C. labrosa*. Em *Rhynchosia* sp. a deposição do pólen ocorre na região ventral do abdomen de *Hypanthidium* sp. e em *V. candida* o pólen é depositado na região lateral do tórax das abelhas. Nestas espécies de Phaseoleae as flores são morfológicamente semelhantes e exibem sobreposição de floração interespecífica, contudo não ocorre competição por polinizadores, uma vez que cada espécie apresenta um polinizador primário diferente e cada espécie de planta deposita

o pólen em regiões diferentes do corpo do polinizador. Ainda, estas espécies representam importante fonte de néctar para abelhas Anthophoridae, Apidae e Megachilidae.

## ABSTRACT

The study of pollination biology and breeding systems of *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, *Centrosema sagittatum*, *Vigna candida* e *Rhynchosia* sp. was carried out from February to September 1991 and 1993 at the Santa Genebra Forest Reserve, Campinas, São Paulo. The species are climbers, with cornucopia phenology and flowering overlapping between March and June, except *D. rufescens* whose flowering goes from September to December. The flowers of these species are grouped in inflorescences placed outside the foliage, exhibit conspicuous colours and they are typically papilionaceous, with petals in the shape of flag, wings and keel. The reproductive organs are hidden in the keel. The androecium showed diadelphous stamen, with nine staminal filaments united, forming a staminal sheath. The vexillary stamen is partially or fully linked to the staminal sheath, with the basal portion bearing two openings. The gynoecium is enclosed by the staminal sheath and presents a nectariferous disc in the basal region. *D. rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. and *V. candida* have flowers with sculptured wings, while *C. parviflora*, *C. picta* and *C. sagittatum* have resupinate flowers and flags with smooth surface. Flags in flowers of *C. parviflora*, *D. rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. and *V. candida* are attached to the wings and keel by means of auricles. Flowers of *C. picta* and *C. sagittatum* have the flag callosities juxtaposed to the auricles of wings. These two dispositions of petals determine the functioning of the pollination mechanism in these species. The pollination mechanism is valvular. The pollinating vector alights on the wings or flag pressing it downwards while forcing flag or wings backwards with its head. The flag is unsocketed from the wings and keel or the juxtaposition between the flag and auricles of the wings is broken. The reproductive organs are released and touch the pollinating vector's body. Flowers open early morning, when the stigma is receptive, pollen grains are viable and available, there is nectar and odour. Nectar is produced in large quantities, only *Rhynchosia* sp. produces small quantities of nectar. Sugar concentration average is 39%. When touched the stigma releases viscous substances. The mechanism of pollen presentation is primary in these species, only *V. candida* presents secondary pollen presentation on the stylar brush. The

species are autogamous. The autogamy is limited by spatial segregation between stigma and anthers, hairs in the basal region of the stigma of *C. sagittatum* and *V. candida*, and absence of spontaneous self-pollination. Levels of outcrossing are maintained by retention of a pollination mechanism. Absence of fruits from hand and natural pollination of flowers of *D. rufescens* probably indicates that individuals are clones and have some kind of self-incompatibility mechanism. Flowers of these species present melittofily syndrome and are pollinated by Anthophoridae, Apidae and Megachilidae bees. *C. parviflora*, *C. picta*, *D. rufescens*, *D. violacea* and *V. candida* have as their primary pollinators *Centris* bees. Euglossini bees are the primary pollinators of *C. sagittatum* and *Hypanthidium* sp. are the primary pollinator of *Rhynchosia* sp. The visiting behaviour of pollinators in flowers of Phaseoleae is similar, the region of pollen deposition in the bee's body differs between plant species. Flowers of *C. parviflora* deposit pollen on the top of the bee's head; *C. picta* deposit pollen on the dorsal part of the bee's thorax, and in *C. sagittatum*, the deposition area varies according to the size of the pollinator, it may be in the dorsal region of the abdomen of the *Euglossa annectans* or in the dorsal region of the thorax of the *Xylocopa suspecta*. *D. rufescens* and *D. violacea* deposit pollen in the tibia of the first leg of *Centris mocsaryi*, or in the ventral part of the head, near the mandible in *X. frontalis*, or in the ventral part of the abdomen of the *C. bicolor* and *C. fuscata*, or in the ventral part of the thorax of the *C. labrosa*. *Rhynchosia* sp. deposits pollen on ventral part of the abdomen of the *Hypanthidium* sp. and *V. candida* deposits pollen on the right-hand side of the bee's abdomen. Although in these species of Phaseoleae have similar floral morphology and flowering periods of the six species overlap, competition for pollinators among species is unlikely, because each species has different primary pollinator and each plant species deposits pollen on a different part of the pollinator's body. Further, these species represent an important source of nectar for Anthophoridae, Apidae and Megachilidae bees.

## INTRODUÇÃO

As comunidades vegetais tropicais são amplamente conhecidas pela sua admirável diversidade de espécies. Entretanto, ano após ano, ocorrem irreversíveis destruições nestas formações vegetais, sem que tenhamos conhecimento da estrutura, da dinâmica, da evolução e da taxonomia de várias espécies vegetais que habitam estas comunidades tropicais.

Estudos sobre ecologia da polinização fornecem informações sobre a composição genética de populações vegetais naturais, uma vez que a polinização é o modo pelo qual os genes se dispersam nas populações vegetais (Proctor & Yeo, 1972). Além disso, os sistemas de polinização e a coevolução entre plantas e animais atuam como fatores que promovem especiação e podem regular a estrutura de uma comunidade (Heithaus, 1974). Desta maneira, conhecimentos sobre ecologia da polinização podem ser de grande importância na compreensão da estrutura de comunidades vegetais naturais (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Machado, 1990), sendo utilizados em estudos de regeneração de áreas degradadas, manejo de populações naturais e preservação do ambiente (Kevan & Baker, 1983; Sazima & Sazima, 1989; Kageyama, 1992).

Por sua vez, o conhecimento da biologia reprodutiva é essencial para a compreensão da dinâmica do fluxo gênico e do grau de variabilidade genética nas espécies vegetais (Bawa, 1974; Bawa et al., 1985a e b); bem como, na compreensão da história evolutiva dos táxons (Richards, 1986; Arroyo, 1981).

A ecologia da polinização, segundo Faegri & van der Pijl (1980), é o estudo da relação recíproca entre as plantas e os polinizadores. Enquanto que a biologia reprodutiva, segundo Richards (1986) inclui padrão e estrutura de uma população em tempo e espaço, estrutura e crescimento de uma planta, estrutura e atributos florais, distribuição e gastos energéticos dos órgãos masculino e feminino, padrão de dispersão dos grãos de pólen, receptividade do estigma em relação a grãos de pólen de vários doadores e número, tamanho e dispersão de sementes.

A família Fabaceae representa uma das maiores entre as Angiospermas, sendo constituída por 650 gêneros e 1800 espécies (Polhill et al., 1981). São

notavelmente generalistas, ocorrendo em várias formações vegetais devido a sua grande diversidade e aos seus vários tipos de reprodução e defesa (Polhill et al., 1981).

Diversas características da biologia das fabáceas têm contribuído para o seu sucesso ecológico e evolutivo. Dentre estas características podemos destacar a coevolução recíproca de suas flores com os Hymenopteros (Arroyo, 1981). As flores desta família podem ser polinizadas por diversos tipos de agentes, como abelhas, beija-flores e morcegos; bem como podem apresentar diversos tipos de sistemas reprodutivos (Arroyo, 1981).

Estudos sobre ecologia da polinização e biologia reprodutiva de espécies de Fabaceae são objeto de pesquisa em diversas regiões do mundo, sendo mais frequentes nas regiões temperadas ou no Velho Mundo (Free, 1970; Gopinathan & Babu, 1987; Karron, 1987; Gori, 1989; Westerkamp, 1992; Westerkamp & Paul, 1993). Nas regiões tropicais, as informações sobre a ecologia da polinização e/ou biologia reprodutiva de fabáceas estão incluídas em estudos a nível de comunidades (Sobrevila & Arroyo, 1982; Bullock, 1985; Bawa, et al., 1985; Ramirez & Brito, 1990; Arroyo & Uslar, 1993), sendo poucos os estudos que abordam isoladamente espécies de Fabaceae sob estes aspectos (Pereira-Noronha et al., 1982; Agulho et al., 1993; Brizuela, et al., 1993; Hoc et al., 1993).

A tribo Phaseoleae compreende aproximadamente 50 gêneros de ampla distribuição geográfica, principalmente nas regiões tropicais e subtropicais, sendo que alguns gêneros são considerados de grande importância econômica dentro da família Fabaceae, p. ex., *Phaseolus*, *Vigna* e *Glycine* (Lackey, 1981). Estudos sobre ecologia da polinização realizados com espécies de Phaseoleae têm demonstrado a ocorrência de síndromes de polinização bem variadas. Polinização por abelhas ocorre em várias espécies de *Canavalia*, *Vigna*, *Dalbergia*, *Centrosema*, *Phaseolus*, *Glycine*, *Dioclea*, *Rhynchosia*, *Galactia*, etc (Arroyo, 1981). Diversas espécies de *Erythrina* são ornitófilas, polinizadas principalmente por beija-flores (Neill, 1987). Enquanto que polinização por morcegos ocorre, principalmente, em espécies de *Mucuna* (Arroyo, 1981). Da mesma maneira, estudos sobre sistemas reprodutivos de espécies de Phaseoleae têm verificado a presença de vários tipos de sistemas de reprodução em espécies desta tribo (Arroyo, 1981). Vários

gêneros possuem espécies autocompatíveis e outras auto-incompatíveis, sendo que geralmente as espécies de Phaseoleae autocompatíveis, apresentam certo grau de polinização cruzada devido ao tipo de mecanismo de polinização (Arroyo, 1981).

As interações entre as plantas e os seus polinizadores têm sido reconhecidas como fator de grande influência na formação de comunidades tropicais (Janzen, 1980; Bawa, 1990, Heithaus, 1974), uma vez que estudos sobre ecologia da polinização abordam aspectos da biologia floral tais como período de antese e disponibilidade de néctar e pólen, que são informações essenciais para relacionar os períodos de atividade da flor e de seus visitantes (Sazima et al., 1994). Além disso, estes estudos fornecem informações sobre morfologia floral, permitindo desta forma caracterizar mecanismos de polinização e adequação do visitante à flor (Sazima & Sazima, 1978, 1988, 1990; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1988; Buzato & Franco, 1992; Buzato et al., 1994).

Por outro lado, estudos de biologia reprodutiva fornecem informações básicas para definir diretrizes em programas de conservação de espécies em fragmentos florestais, uma vez que, espécies autocompatíveis apresentam estrutura de população diferente da apresentada por espécies auto-incompatíveis (Federov, 1966) e portanto, necessitam de estratégias diferenciadas de manejo.

Durante o período de 1991 a 1993 foram estudadas na Reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP, a ecologia da polinização e a biologia reprodutiva de sete espécies de Fabaceae pertencentes a tribo Phaseoleae. Tais espécies são: *Canavalia parviflora* Benth., *C. picta* Mart. ex Benth., *Dioclea rufescens* Benth., *D. violacea* Mart. ex Benth., *Centrosema sagittatum*(Kunth) Brandeg., *Vigna candida* (Vell.) Marechal, Mascherpa e Stainier e *Rhynchosia* sp. A Mata de Santa Genebra representa um dos poucos remanescentes de mata mesófila semidecídua da região de Campinas e é a maior reserva florestal municipal no Estado de São Paulo (H. F. Leitão-Filho. com. pess.). Nos últimos anos, esta reserva tem sofrido várias alterações devido a ação antrópica, portanto estudos de ecologia da polinização e biologia reprodutiva de espécies de Phaseoleae deste ecossistema são importantes pelo fato de fornecerem subsídios para planos de manejo e conservação desta reserva.

## MATERIAL & MÉTODOS

### 1 - ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi realizado durante o período de 1991 a 1993 na Reserva Municipal da Mata de Santa Genebra(RMSG), Campinas, SP (22°49'45"S, 47°06'33"W, 670 m)(Fig. 1a). A vegetação da RMSG é classificada como floresta tropical semidecídua (Leitão-Filho & Morellato, 1994). A floresta é caracterizada por árvores emergentes com cerca de 30m de altura, p. ex. *Cariniana legalis*(Mart.)O. Kuntze e *Cedrela fissilis* Vell., e por um dossel descontínuo de árvores com 20 a 25m de altura. Lianas são comuns sobre as árvores do dossel e nas bordas da floresta(cf. Morellato, 1991). A RMSG compreende cerca de 250ha de área, com uma estrada em todo o seu perímetro (Fig. 1b) e uma segunda estrada que cruza transversalmente seu interior (Fig. 1c). As espécies de Phaseoleae são encontradas crescendo sobre árvores do dossel ou na borda das estradas da RMSG. Entretanto, os indivíduos estudados encontram-se, principalmente, na borda destas duas estradas, que caracteriza-se pela presença abundante de capim colônia (Fig. 1b). Além desse capim, a vegetação da borda destas duas estradas apresenta várias espécies de trepadeiras (*Prestonia coalita* (Vell.)Woodson, *Mendoncia puberula* Mart., *Dalechampia pentaphylla* Lam.) e árvores (*Celtis iguanaea* (Jacq.)Sargent, *Ficus enormis* Mart. ex Miq.). A RMSG representa um dos últimos testemunhos da cobertura vegetal natural da região de Campinas, sendo desenvolvidas várias pesquisas sobre ecologia da polinização e biologia reprodutiva nesta área (Franco, 1991; Buzato, 1990; Sigrist, 1991; Amaral, 1992); bem como, outros trabalhos relacionados à florística (Morellato, 1991) e à ecologia de primatas (Galleti, 1992). Entretanto nos últimos anos, devido a sua localização no perímetro urbano, esta reserva tem sofrido várias alterações antrópicas.

A região de Campinas apresenta clima do tipo mesotérmico de inverno seco, com a temperatura média do mês mais frio inferior a 18°C e do mês mais quente superior a 22°C, a distribuição de chuvas segue o regime das zonas tropicais de baixa altitude, caracterizado por um verão chuvoso e um inverno seco(Fig. 2).

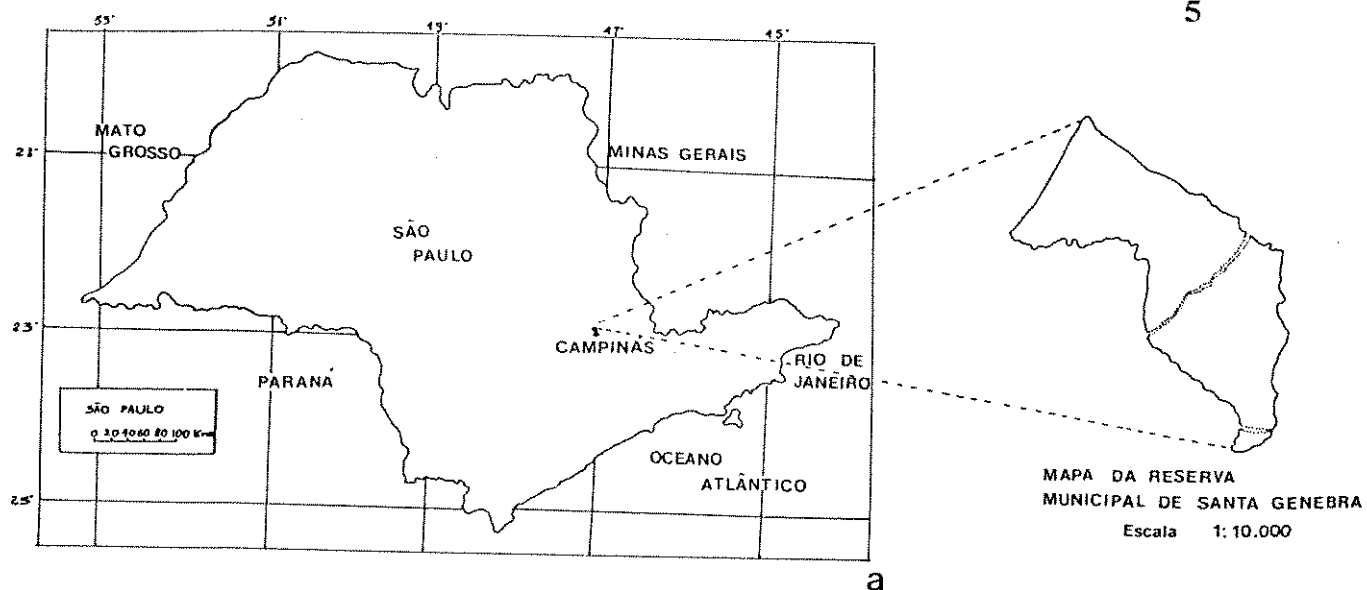
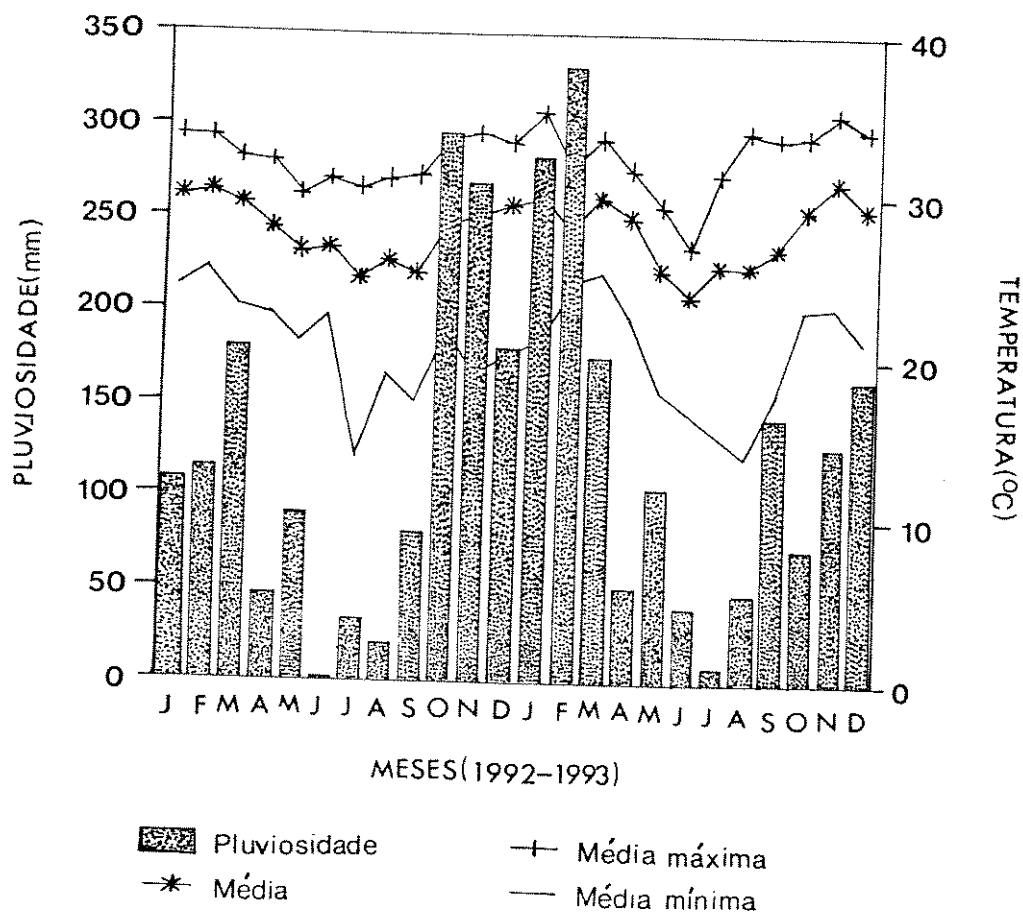


FIGURA 1: a - Mapa do Estado de São Paulo, mostrando a localização da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra no Município de Campinas; b e c - vistas da vegetação da reserva da Mata de Santa Genebra.. Observe a ocorrência de capim coloniã nas margens da estrada que circunda a mata(seta).





**FIGURA 2 :** Diagrama climático do município de Campinas, SP., para o período de 1992 a 1993. (Dados fornecidos pela FEAGRI-UNICAMP)

## 2 - ESPÉCIES ESTUDADAS

A RMSG possui em sua composição florística espécies arbóreas, arbustivas e trepadeiras da família Fabaceae, como por exemplo: *Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth., *Lonchocarpus guillelminianus*(Tul.)Malme, *Platypodium elegans* Vog. e *Dalbergia frutescens*(Vell.) Benth. (cf. Morellato, 1991; obs. pess.). Desta família foram estudadas espécies de liana da tribo Phaseoleae (Tabela 1).

**TABELA 1 :** Sete espécies de Fabaceae da tribo Phaseoleae, estudadas na Mata de Santa Genebra, Campinas, SP.

| Espécies por Subtribo                                          | Registro do material testemunho <sup>a</sup> |
|----------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|
| <b>Diocleinae</b>                                              |                                              |
| <i>Canavalia parviflora</i> Benth.                             | Franco, A.L.M. 28108, 31768                  |
| <i>Canavalia picta</i> Mart. ex Benth.                         | Franco, A.L.M. 31771                         |
| <i>Dioclea rufescens</i> Benth.                                | Franco, A.L.M. 28103                         |
| <i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth.                        | Franco, A.L.M. 31770                         |
| <b>Clitoriinae</b>                                             |                                              |
| <i>Centrosema sagittatum</i> (Kunth) Brandeg.                  | Franco, A.L.M. 31772, 31773                  |
| <b>Phaseolinae</b>                                             |                                              |
| <i>Vigna candida</i> (Vell.) Marechal,<br>Mascherpa & Stainier | Franco, A.L.M. 28113, 31769                  |
| <b>Cajaninae</b>                                               |                                              |
| <i>Rhynchosia</i> sp.                                          | Franco, A.L.M. 31767                         |

<sup>a</sup> Exsicatas depositadas no Herbário do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais da Universidade Estadual de Campinas(UEC).

### 3 - FENOLOGIA

Durante o período de fevereiro de 1992 a setembro de 1993 foi realizado, quinzenalmente, o acompanhamento fenológico das espécies estudadas. De cada espécie foram acompanhados cinco indivíduos, dos quais foram coletadas informações sobre as seguintes fenofases: brotamento, senescência, floração e frutificação. Segundo Morellato *et al.* (1989), é definido como período de brotamento, aquele em que as espécies apresentaram folhas jovens, período de senescência, aquele em que ocorre o aparecimento de folhas amarelas e/ou secas, período de floração, aquele no qual as espécies apresentaram flores, e período de frutificação, aquele em que os frutos estavam maduros e prontos para dispersão. Foi considerado que uma determinada espécie se encontrava no pico de uma dada fenofase, quando mais de 50% dos indivíduos se apresentaram na mesma fenofase ( Duckworth, 1966 *apud* Fournier, 1974). Para cada espécie foram construídos fenogramas sob a forma de porcentagem de indivíduos em cada fenofase por mês, obtendo o grau de sincronia entre as espécies.

### 4 - MORFOLOGIA FLORAL

A inflorescência de cada espécie foi estudada sob vários aspectos: a sua posição na planta, o tipo, o número de botões, a sequência de abertura das flores e o número de flores abertas por dia.

A morfologia floral das espécies foi observada a partir de material fresco ou fixado em álcool 70%. Características florais como número e posição dos lobos do cálice, arranjo dos elementos da corola, presença de calosidades, aurículas e guias de nectário no estandarte, ocorrência de dobras, aurículas e ornamentações nas superfícies das alas, presença de dobras nas quilhas, grau de adelfia do estame vexilar na bainha estaminal e tipo de estigma, foram registradas. As medidas das flores foram tomadas a partir de material fresco com o auxílio de um paquímetro. Foram registrados o

comprimento do cálice, dos elementos da corola, do androceu e do gineceu. Com o objetivo de avaliar a forma e o arranjo dos elementos florais, foram feitos esquemas das flores.

## 5 - BIOLOGIA FLORAL

Informações sobre a biologia floral foram coletadas durante o período de março de 1991 a junho de 1993. Nas flores de cada espécie foram registrados os seguintes aspectos: horário de antese, duração da flor, receptividade do estigma, viabilidade e disponibilidade dos grãos de pólen, presença de fios de viscina nos grãos de pólen, volume, concentração e porcentagem de glicose no néctar, presença de odor e coloração dos elementos florais.

Para testar a receptividade dos estigmas, flores de todas as espécies foram coletadas logo após a antese e dissecadas sob lupa. Em seguida, sobre o estigma foram colocadas gotas de peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) a 20 vl. segundo a técnica de Zeisler (1938) e /ou gotas de SUDAM III glicerinado (Johansen, 1940).

A viabilidade dos grãos de pólen foi testada utilizando dois corantes, carmim acético (cf. Radford et al., 1974) e verde malaquita-fucsina ácida (cf. Alexander, 1980), bem como a germinação em solução de gelatina e sacarose. Os grãos de pólen foram retirados da extremidade da bainha estaminal, na região próxima às anteras com o auxílio de um estilete, espalhados sobre uma lâmina e em seguida, colocada uma gota do corante e a lamínula. Para calcular a porcentagem de grãos viáveis em cada lâmina foram contados, ao acaso, os grãos de pólen de dez campos. Nos dois métodos de coloração foram utilizadas dez flores, coletadas de três a cinco indivíduos de cada espécie.

A porcentagem de germinação de grãos de pólen foi verificada a partir de grãos colocados para germinar em solução de gelatina e sacarose em diferentes concentrações, de acordo com a espécie. Para *C. parviflora*, *C. picta*, *D. rufescens*, *D. violacea* e *Rhynchosia* sp. foi empregada a concentração de 0.20% de gelatina e 0.25% de

sacarose, para *C. sagittatum* 0.20% de gelatina e 0.30% de sacarose e para *V. candida* 0.25% de gelatina e 0.30% de sacarose. Os grãos de pólen, retirados das flores de modo semelhante ao descrito acima, foram espalhados sobre lâmina contendo gotas da solução de gelatina e sacarose, permanecendo em repouso de vinte a trinta segundos. Após este período, foi registrado o número de grãos de pólen que germinaram, em dez campos selecionados ao acaso. Foram utilizadas cinco flores de cada espécie. A presença de fios de viscina nos grãos de pólen foi verificada com SUDAM IV ( cf. Buzato & Franco, 1992).

Em todas as espécies estudadas, botões em pré-antese foram cobertos com sacos de papel impermeável e as flores coletadas no final do dia seguinte, quando então, foi medido o volume total de néctar por flor, utilizando uma microseringa. Em seguida, a concentração de açúcares no néctar foi medida com o auxílio de um refratômetro de bolso, e a porcentagem de glicose com uma glicofita.

A presença de osmóforos foi detectada com vermelho neutro segundo o método descrito por Vogel (1963). Flores foram mergulhadas em solução de vermelho neutro durante quinze minutos, e em seguida lavadas com água destilada para retirar o excesso da solução e verificar as regiões da flor que permanecem coradas, indicando assim a localização dos osmóforos. Flores de todas as espécies foram colocadas em recipientes de vidro para avaliar a presença de odores.

A coloração dos elementos florais de todas as espécies, foi determinada a partir do guia de cores de Kornerup & Wanscher (1963).

## **6 - SISTEMA REPRODUTIVO**

O tipo de sistema reprodutivo das espécies estudadas foi avaliado através de polinizações manuais no campo, testes de crescimento de tubo polínico, determinação das razões pólen/óvulo, fruto/flor e semente/óvulo e da relação entre a biomassa dos elementos da corola e a biomassa dos órgãos reprodutivos.

## 6.1 - Polinizações manuais no campo

Para os experimentos de polinizações manuais, botões em pré-antese foram emasculados e ensacados ou somente ensacados com sacos de papel impermeável no dia anterior à antese. Na manhã seguinte, logo após a antese, foram realizados os seguintes tratamentos: a - autopolinização manual - grãos de pólen foram depositados no estigma da própria flor; b - polinização cruzada - grãos de pólen provenientes de várias flores de indivíduos diferentes foram transferidos para estigmas de flores emasculadas; c - geitonogamia - grãos de pólen provenientes de flores de um indivíduo foram depositados nos estigmas de flores emasculadas do mesmo indivíduo; d - autopolinização espontânea - flores ensacadas e que não receberam tratamento posterior; e - agamospermia - botões emasculados e ensacados sem tratamento posterior. Além desses tratamentos, foram marcadas flores mantidas em condições naturais para verificar a formação de frutos. Após cada tratamento, foi colocada no pedúnculo floral, uma etiqueta contendo a data e o tipo de tratamento realizado; em seguida as flores foram novamente ensacadas durante um período mínimo de 24h. A porcentagem de frutos produzidos em cada tratamento foi analisada através do teste de  $X^2$  (Zar, 1984).

Para realizar as polinizações manuais, foram feitos número limitado de tratamentos por inflorescência, uma vez que foi necessário ensacar toda a inflorescência, o que acarretou a queda de um número elevado de botões. Além disso, nestes experimentos, foram utilizadas somente as flores da região basal da inflorescência, uma vez que a probabilidade de formação de frutos nesta região da inflorescência parece ser maior para outras espécies de Fabaceae (Bawa & Webb, 1984).

Frutos imaturos obtidos a partir dos tratamentos realizados em flores de *D. rufescens*, foram fixados em FAA 70% para observar se houve fecundação dos óvulos. Sementes obtidas a partir de frutos de alguns dos tratamentos acima, foram colocadas para germinar como forma de testar a viabilidade das sementes. Após a coleta, as sementes foram escarificadas com o auxílio de uma lixa, e colocadas para germinar em caixas de gerbox forradas com papel de filtro umedecido com água destilada. Foram feitos experimentos de germinação com sementes provenientes de frutos obtidos a partir de

condições naturais, para verificar se havia alguma diferença significativa entre estas e as obtidas nos tratamentos. Diariamente, durante duas semanas, foi verificado o processo germinativo, com eliminação das sementes germinadas. As sementes foram consideradas germinadas quando houve o aparecimento da radícula do embrião.

## **6.2 - Crescimento de tubo polínico**

O crescimento de tubo polínico foi verificado a partir de autopolinizações manuais e polinizações cruzadas realizadas no campo. As flores submetidas às polinizações foram fixadas em FAA 50% em vários intervalos de tempo ao longo do dia. Para análise de crescimento do tubo polínico, os gineceus foram mergulhados no alvejante de Stocwell segundo a técnica de Johansen (1940) durante 24h para retirada de fenóis. Em seguida, os gineceus foram submetidos a técnica de microscopia de fluorescência (Martin, 1959).

## **6.3 - Razão pólen/óvulo(P/O)**

Botões de todas as espécies foram fixados em ácido láctico e glicerina 3:1 para contagem do número de grãos de pólen e do número de óvulos, segundo a técnica de Lloyd (1972). A razão pólen/óvulo foi determinada segundo Cruden (1971).

## **6.4 - Razão fruto/flor(FR/FL) e semente/óvulo(S/O)**

As razões fruto/flor e semente/óvulo foram determinadas de acordo com o método descrito por Bawa & Buckley (1981). No cálculo da razão fruto/flor, para cada

espécie, foram utilizados de um a três indivíduos, nos quais foram marcadas cinco inflorescências jovens. Em cada inflorescência foi contado o número de botões, e em seguida, quinzenalmente, o número de flores e de frutos. As inflorescências foram acompanhadas até o término da abertura dos botões florais. Para o cálculo da razão semente/óvulo, em cada espécie foi contado o número de sementes e óvulos de frutos coletados ao acaso. O número de frutos para contagem de sementes, variou de acordo com a disponibilidade dos mesmos. Entretanto em *D. rufescens* não foi determinada a razão semente/óvulo pelo fato de não haver frutos nesta espécie.

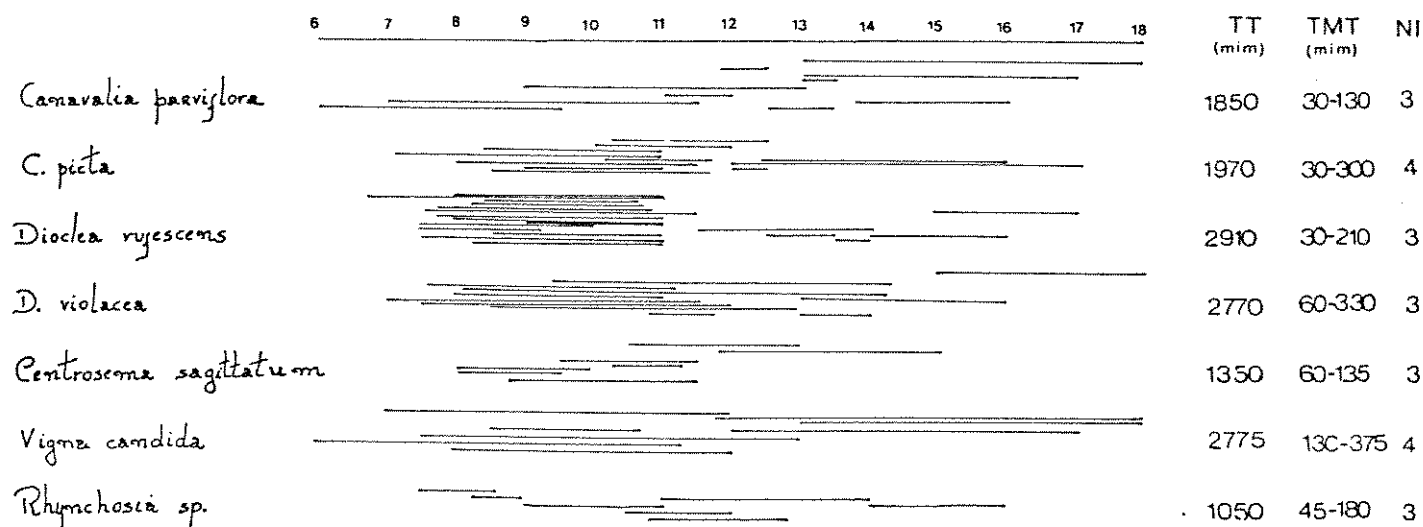
### 6.5 - Biomassa dos elementos da corola e biomassa dos órgãos reprodutivos

O cálculo da biomassa dos elementos da corola e da biomassa dos órgãos reprodutivos foi realizado segundo a metodologia descrita por Cumaraswamy & Bawa (1989). Foi testada a correlação simples ( $r$ ) entre as biomassas dos elementos da corola e androceu e entre as biomassas proporcional do androceu e gineceu (Zar, 1984).

## 7 - VISITANTES FLORAIS

Os visitantes das espécies estudadas foram observados durante o período de março de 1992 a junho de 1993. As observações foram realizadas ao longo do período de floração, abrangeu vários horários do dia e cada turno de observação durou no mínimo 30 minutos (Fig. 3). Foram coletadas informações sobre horário, duração, tipo e comportamento de visita, número de flores visitadas e local de deposição dos grãos de pólen nos visitantes. Baseando-se no comportamento de visita, os visitantes florais foram considerados, polinizadores (Dafni, 1992) ou pilhadores (Inouye, 1980). Além disso, os polinizadores, de acordo com a sua frequência de visita, foram considerados primários ou secundários, sendo polinizadores primários aqueles que apresentaram frequência de visita superior a 25% do total de visitas observadas e polinizadores secundários aqueles com

freqüência de visita inferior a 25% do total de visitas observadas. O comportamento dos animais visitantes foi interpretado a partir de observação visual direta ou da análise de fotografias. O número de indivíduos de cada espécie de planta utilizado para observação do comportamento dos visitantes variou entre as espécies (Fig. 3). Os animais visitantes foram capturados, medidos, fixados a seco, identificados e posteriormente depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas(ZUEC).



**FIGURA 3:** Período de observação dos visitantes florais das sete espécies da tribo Phaseoleae, na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. TT = Total de tempo de observação; TMT = Amplitude do turno de observação; NI = Número de indivíduos para observação de visitantes.

## RESULTADOS

### 1 - ESPÉCIES ESTUDADAS

#### 1.1 - Considerações gerais

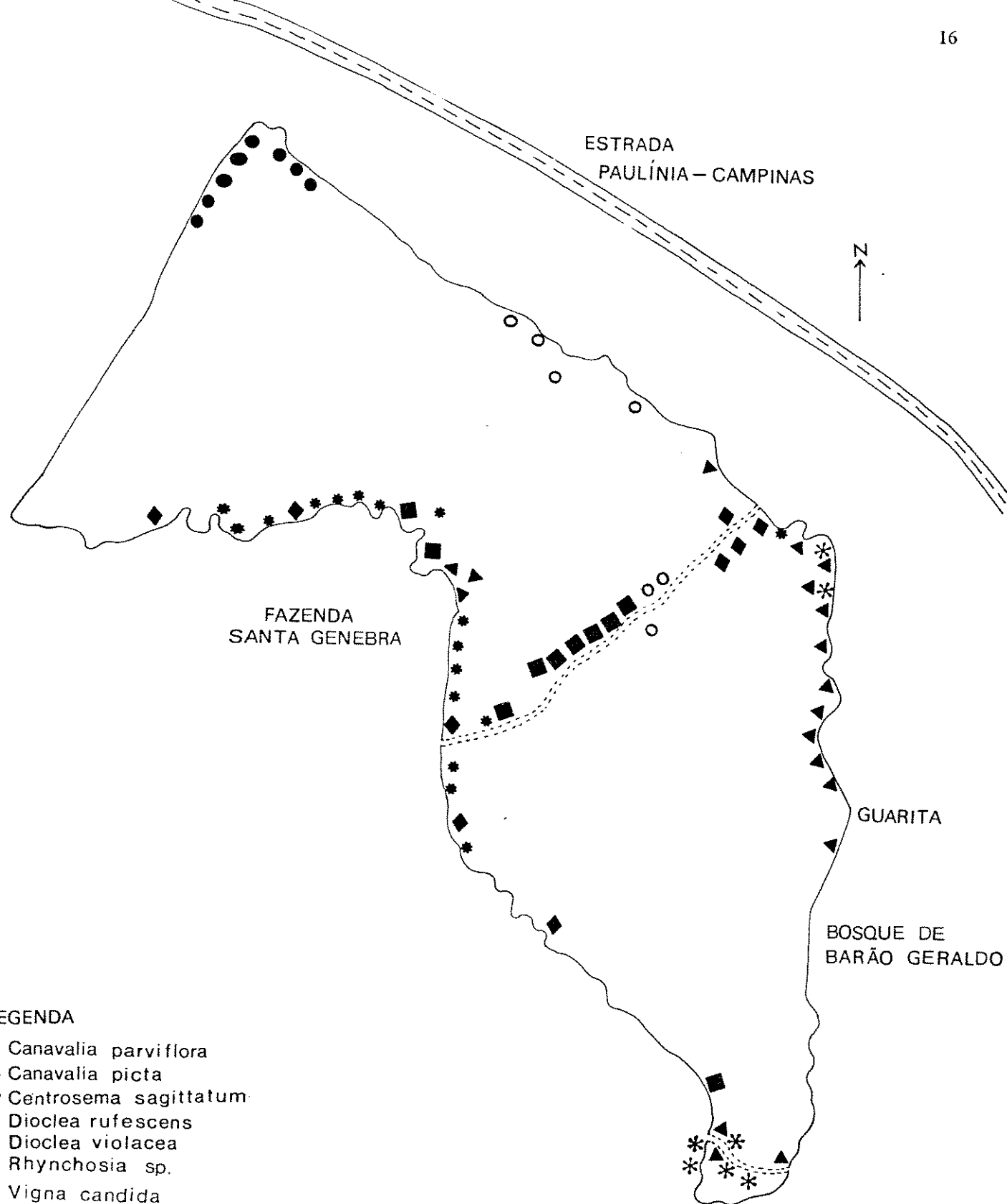
As espécies de Phaseoleae estudadas são lianas e na RMSG, os indivíduos utilizados no estudo, ocorrem principalmente na borda da mata (Fig. 4). A quantidade de indivíduos utilizados durante o estudo foi variável, de acordo com a disponibilidade de cada espécie, sendo dezessete o maior número de indivíduos (*Canavalia picta*) e sete o menor número de indivíduos (*Dioclea violacea* e *Vigna candida*).

As espécies estão distribuídas em vários pontos ao longo da borda da mata. Entretanto os indivíduos de *Dioclea rufescens* ocorrem somente em uma extremidade da mata (Fig. 4), enquanto que os indivíduos de *V. candida* parecem ocupar somente lugares úmidos e brejosos, onde geralmente há acúmulo de água. Pelo fato dos indivíduos de *D. rufescens* ocorrerem muito próximos e emaranhados nas copas das árvores, foi difícil estabelecer cada indivíduo desta espécie.

### 2 - FENOLOGIA

Os fenogramas das sete espécies de Phaseoleae estudadas na RMSG são apresentados na figura 5. As espécies apresentaram marcada periodicidade na ocorrência de cada fenofase, que geralmente foram semelhantes de um ano para o outro.

A atividade fenológica das espécies de Phaseoleae estudadas na RMSG, foi agrupada de acordo com as estações propostas por Morellato (1995), que são:



**FIGURA 4 :** Mapa da distribuição dos indivíduos das espécies da tribo Phaseoleae estudadas na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP.

estação úmida (novembro a fevereiro), estação de transição úmida para seca(março-abril), estação seca(maio a agosto) e estação de transição seca para úmida(setembro-outubro).

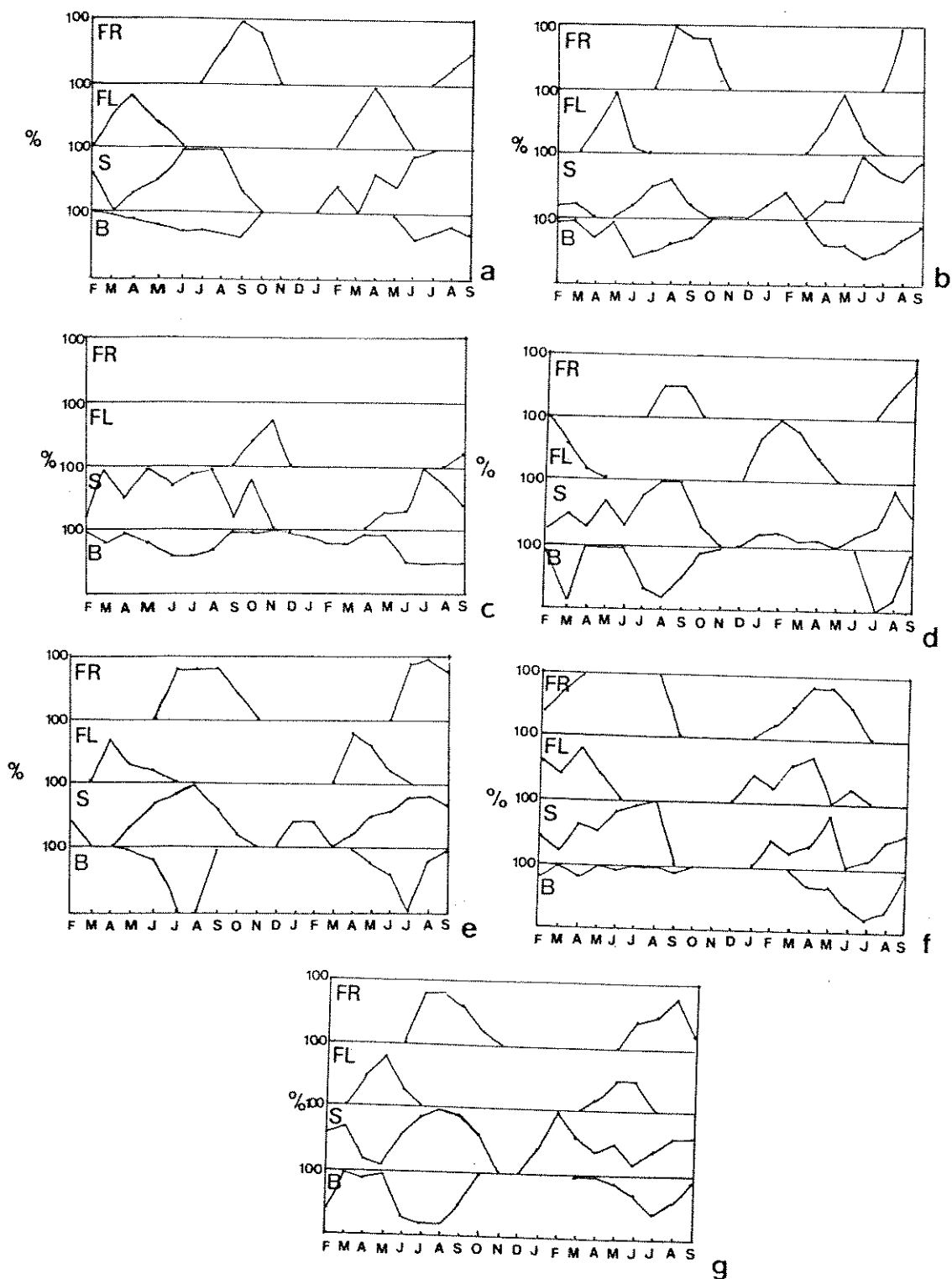
O fluxo de produção de folhas novas nas espécies de Phaseoleae estudadas ocorreu, principalmente, durante a estação de transição seca-úmida e na estação úmida. De acordo com a estratégia de brotamento, as espécies foram separadas em dois grupos. O primeiro grupo formado por *Canavalia parviflora* e *Dioclea rufescens* se caracterizou pela ocorrência de brotamento ao longo de todo o ano. O segundo grupo formado por *C. picta*, *Centrosema sagittatum*, *D. violacea* e *Rhynchosia* sp. se caracterizou pela ausência de brotamento na estação seca. Apenas *Vigna candida* difere em relação a estratégia de brotamento de um ano para o outro, no primeiro ano houve brotamento na estação seca, e no segundo não houve brotamento nesta estação.

A fenofase de senescência das espécies estudadas ocorre principalmente na estação seca. Apenas *D. rufescens* e *Rhynchosia* sp. apresentaram senescência em meses da estação úmida.

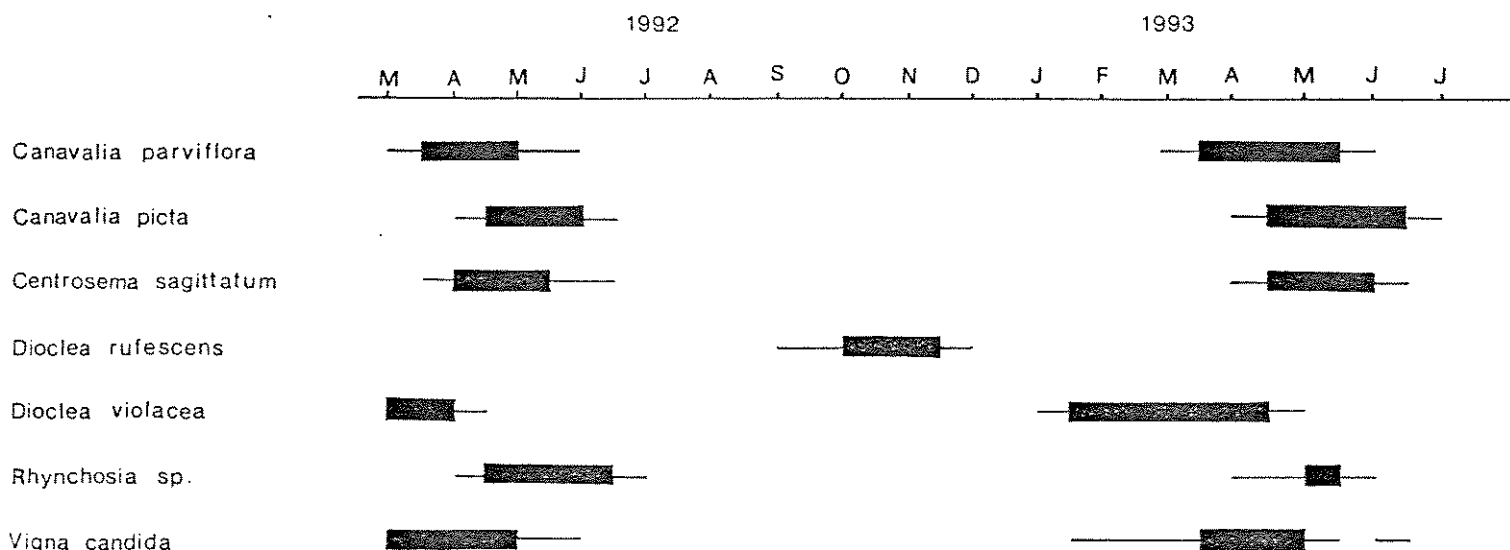
A produção de flores na maioria das espécies de Phaseoleae estudadas ocorreu entre o final da estação úmida e o início da estação seca, sendo o pico de floração durante a estação de transição úmida para seca. Apenas *D. rufescens* floresceu na estação de transição seca para úmida (Fig. 6).

Todas as espécies apresentaram padrão de floração do tipo cornucópia, com produção de muitas flores por dia durante poucas semanas. Entre as sete espécies estudadas, seis possuem sobreposição no período de floração entre os meses de março a junho, sendo que somente *D. rufescens* floresceu isoladamente de setembro a dezembro (Fig. 6). Elevada sincronia intraespecífica ocorreu em todas as espécies estudadas, embora durante os períodos inicial e final de floração há uma assincronia entre os indivíduos de uma espécie (Fig. 6).

A maturação dos frutos e a dispersão de sementes, nas espécies estudadas, ocorreu principalmente na estação seca. Entretanto em *D. rufescens* não foi possível observar a época da maturação dos frutos e da dispersão de sementes, devido a ausência de frutos.



**FIGURA 5 :** Fenogramas das sete espécies da tribo Phaseoleae estudadas na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, durante o período de fevereiro de 1992 a setembro de 1993. a - *C. parviflora*; b - *C. picta*; c - *D. rufescens*; d - *D. violacea*; e - *C. sagittatum*; f - *V. candida*; g - *Rhynchosia* sp. Simbologia empregada: B = brotamento; S = senescência; FL = floração; FR = frutificação.



**FIGURA 6 :** Época de floração das sete espécies da tribo Phaseoleae, para o período de março de 1992 a junho de 1993, na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. As áreas preenchidas representam o pico de floração(sincronia intraespecífica) e as linhas indicam poucas flores(assincronia entre indivíduos).

### 3 - MORFOLOGIA FLORAL

#### 3.1 - As inflorescências

As inflorescências das espécies estudadas são axilares e se encontram expostas fora da folhagem. *Canavalia parviflora* e *C. picta* possuem flores ressupinadas dispostas em inflorescências pendentes do tipo pseudoracemo-nodoso, com dois a cinco botões por nodo. *C. parviflora* apresentou de 62 a 108 botões por inflorescência ( $\bar{X} \pm SD$

=  $88 \pm 20,64$ ;  $n = 13$ ); e *C. picta* de 13 a 33 botões por inflorescência ( $X \pm SD = 23 \pm 6,36$ ;  $n = 13$ ). Nas duas espécies abrem por inflorescência, de uma a oito flores por dia, sendo geralmente uma flor por nodo (Fig. 7a e 7c).

As inflorescências de *D. rufescens* e *D. violacea* são eretas, pseudoracemo-nodoso com dois a quatro botões por nodo (Fig. 8a e 8b). As espécies possuem inflorescências com número elevado de botões até 220 botões ( $X \pm SD = 106 \pm 48,42$ ;  $n = 16$ ) em *D. rufescens* e 200 ( $X \pm SD = 143 \pm 45,6$ ;  $n = 11$ ) em *D. violacea*. Geralmente abrem por inflorescência de uma a 20 flores por dia e uma flor por nodo.

*Centrosema sagittatum* apresenta flores ressupinadas, que na maioria das vezes, se encontram isoladas e pendentes (Fig. 9). Entretanto podem ocorrer de duas a quatro flores, em inflorescências pendentes.

As flores de *V. candida* estão dispostas em pseudoracemo-nodoso, com um a três botões por nodo. Cada inflorescência pode apresentar até oito botões ( $X \pm SD = 3 \pm 1,83$ ;  $n = 17$ ). Geralmente abre somente uma flor, por dia, por inflorescência e vários frutos são formados por inflorescência (Fig. 10a e 10b).

As inflorescências de *Rhynchosia* sp. são eretas, do tipo racemo (Fig. 10c e 10d) e podem desenvolver até 73 botões ( $X \pm SD = 24 \pm 15,73$ ;  $n = 14$ ). Abrem de duas a 12 flores por dia em cada inflorescência.

Em todas as espécies, a abertura das flores na inflorescência ocorre da base para o ápice. As inflorescências de *C. parviflora*, *C. picta*, *D. rufescens*, *D. violacea* e *V. candida* apresentam nectários extraflorais na base dos nodos (Fig. 7a e 7b).

## 3.2 - As flores

### 3.2.1 - Considerações gerais

As flores das espécies estudadas apresentam pedicelo flexível, cálice gamossépalo (Fig. 11a) formando um pequeno tubo que envolve a parte basal da corola; e corola com pétalas diferenciadas em estandarte, alas e quilhas (Fig. 11b). As

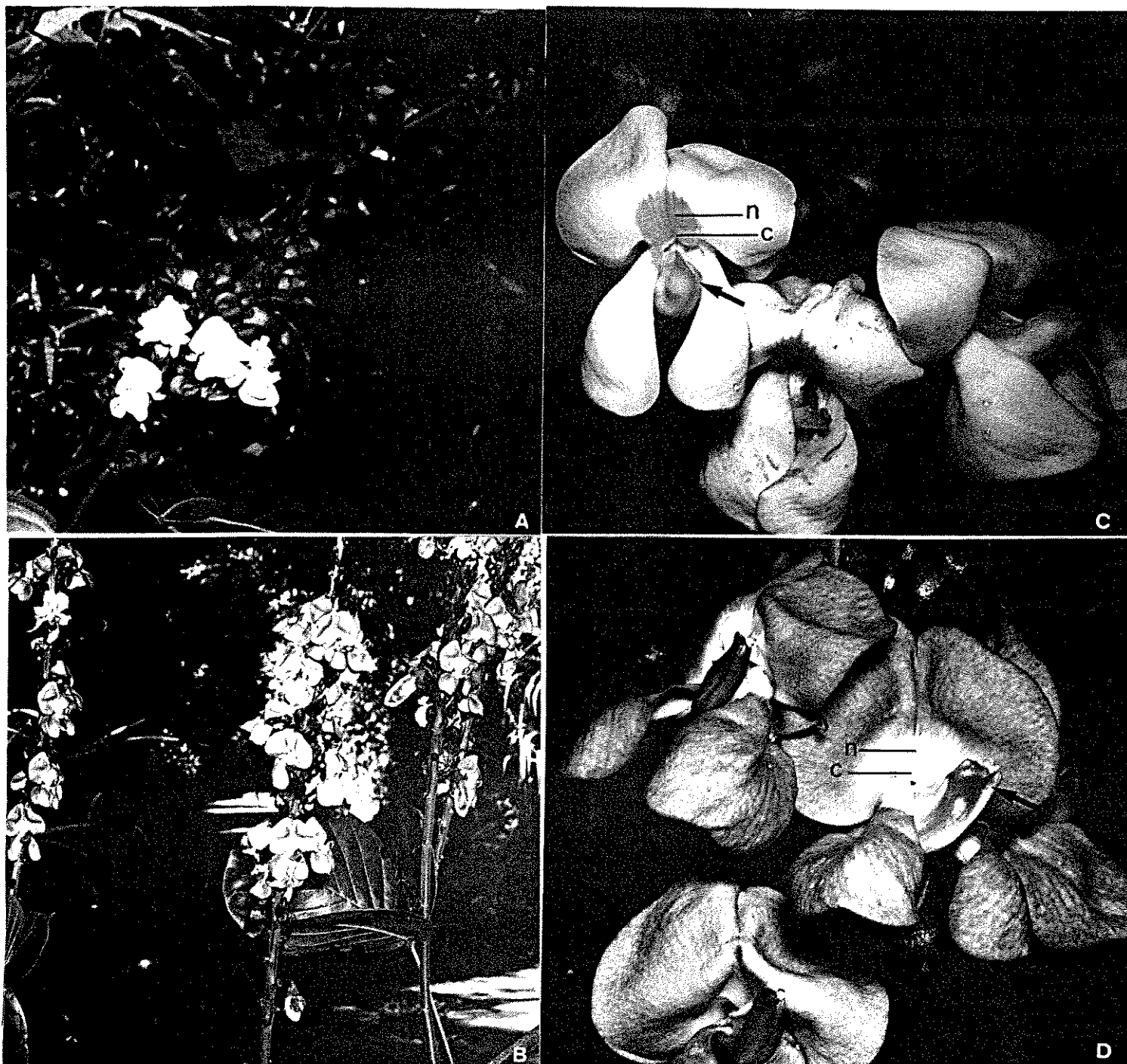


**FIGURA 7:** a e b - parte da inflorescência de *Canavalia parviflora*. Note a presença de formigas retirando néctar dos nectários extraflorais na b;ase do nodo da inflorescência. c e d - Inflorescências e flor de *C. picta*. Observe a abertura das flores a partir da base da inflorescência. O estandarte das flores de *C. parviflora* e *C. picta* apresenta guias de nectário(n) de coloração branca na região mediana, devido ao ressupinamento o estandarte ocupa posição inferior e vertical. a - A coloração das flores de *C. parviflora* muda de magenta para vermelho na manhã seguinte à antese(seta).

pétalas são unguiculadas, membranáceas e, no geral, possuem coloração vistosa (Tab. 2). As espécies estudadas apresentam os elementos da corola ligeiramente diferentes em relação à sua morfologia. Os elementos da corola apresentam simetria zigomorfa, como nas flores de *Canavalia parviflora*, *Centrosema sagittatum* e *Rhynchosia* sp., são ligeiramente assimétricos, com nas flores de *C. picta*, *Dioclea rufescens* e *D. violacea*, ou ainda os elementos da corola são totalmente assimétricos, com nas flores de *Vigna candida*. O estandarte em *Canavalia parviflora*, *C. picta* e *Centrosema sagittatum* é ressupinado, sendo o resupinamento, nas duas espécies de *Canavalia* devido a posição pendente das inflorescências, enquanto que em *Centrosema sagittatum* devido a torção de 180° do pedicelo. As alas podem apresentar superfícies lisas ou esculpturadas, as quilhas podem apresentar margens totalmente ou parcialmente unidas entre si e os elementos da corola, bem como o cálice, o androceu e o gineceu apresentam tamanhos variados (Tab. 3)

O androceu apresenta estames diadelfos, com nove estames fundidos na região do filete, formando uma bainha estaminal. Esta bainha forma na base um espaço onde o néctar é acumulado, este espaço funciona como uma câmara nectarífera (Fig. 11h). O estame vexilar pode estar parcialmente ou totalmente livre da bainha estaminal sendo que na região basal do estame se forma uma base fenestrada, com duas aberturas (Fig. 11f). Cada abertura está colocada ao lado da base do filete do estame vexilar e lateralmente limitada pela margem da bainha estaminal (Fig. 11f). As anteras são bitecas e os grãos de pólen estão disponíveis antes da abertura floral.

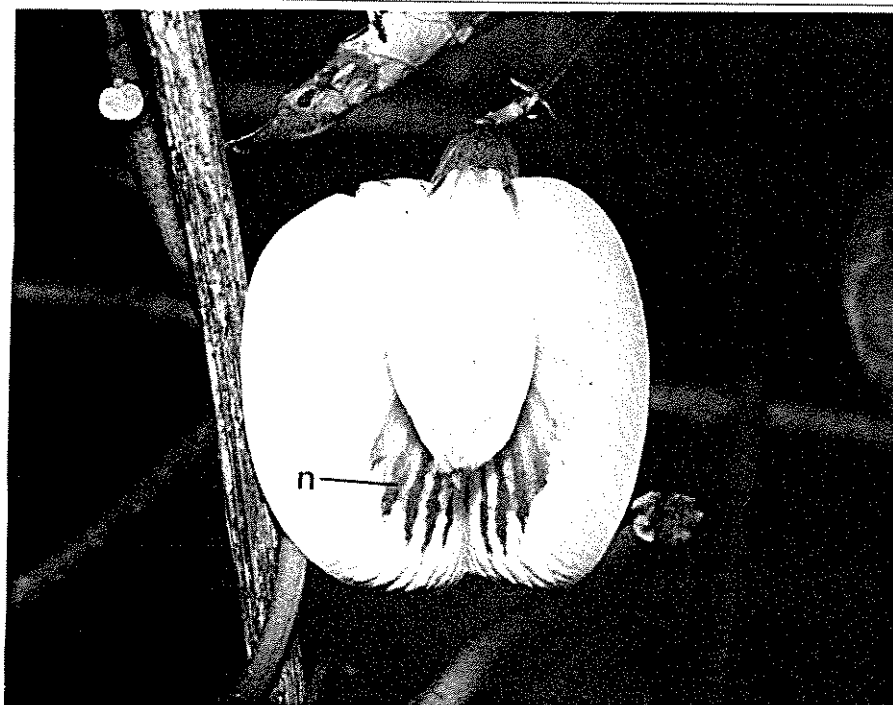
O gineceu é envolvido pela bainha estaminal e apresenta ovário unicarpelar, estilete pouco diferenciado do ápice do ovário, o qual vai progressivamente afinando em estigma terminal. Um nectário floral discoide ocorre na base do gineceu das flores (Fig. 11i).



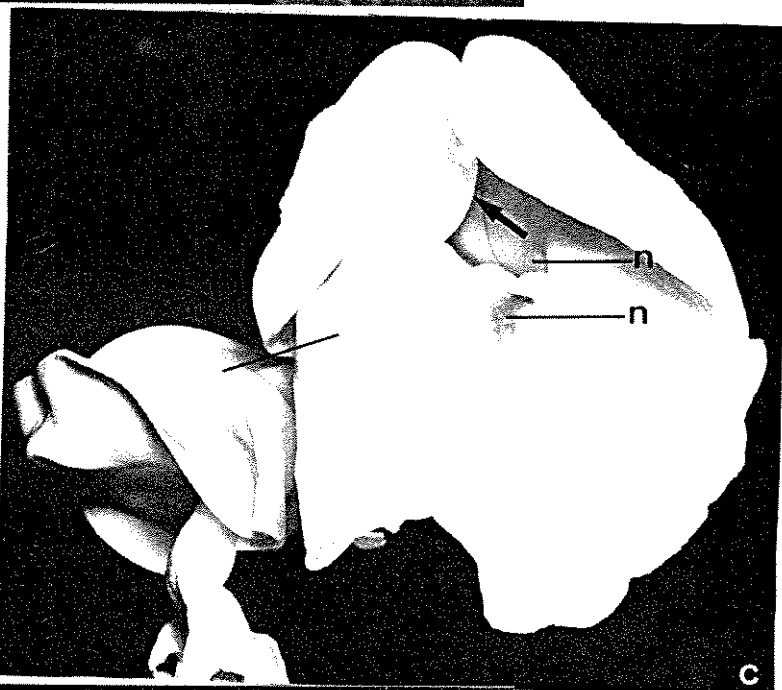
**FIGURA 8:** a e b - Inflorescências de *Dioclea rufescens* e *D. violacea*. Observe a abertura das flores a partir da base da inflorescência. c e d - Flores de *D. rufescens* e *D. violacea*. Observe a calosidade(c), a posição perpendicular do estandarte em relação às alas e quilhas, a posição lateral das quilhas em relação aos demais elementos da corola(seta) e guias de nectário(n) de coloração amarela na região calosa do limbo do estandarte. d - Nas flores de *D. violacea* pode-se observar os furos feitos pelas mandíbulas dos visitantes na calosidade do estandarte (seta 2).

**TABELA 02** - Cor dos elementos florais das sete espécies da tribo Phaseoleae. Abreviações: am - amarelo; aml - amarelo alaranjado; br - branco; cr - creme; fr - ferrugem; li - lilás; mg - magenta; oc - ocre; ve - verde; vi - violeta; vn - vináceo (Kornerup & Wanscher, 1963).

| ESPÉCIE                      | CÁLICE | COROLA                       |       |         |
|------------------------------|--------|------------------------------|-------|---------|
|                              |        | estandarte/guias de nectário | alas  | quilhas |
| <i>Canavalia parviflora</i>  | ve     | mg/br                        | br+mg | br+mg   |
| <i>Canavalia picta</i>       | ve+vn  | vi/br                        | br+vi | br+vi   |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | fr     | li+cr/am                     | li+cr | li+cr   |
| <i>Dioclea violacea</i>      | vn     | vi/am                        | vi    | vi      |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | ve+vn  | br/vi                        | br+vi | br      |
| <i>Vigna candida</i>         | ve     | br/aml e vi                  | br+vi | br      |
| <i>Rhynchosia</i> sp.        | oc     | aml/aml                      | aml   | cr      |



**FIGURA 9:** Flor de *Centrosema sagittatum*. O estandarte, devido a posição ressupinada da flor, ocupa posição paralela em relação às alas e quilhas. Guias de nectário(n) de coloração violeta estão presentes na região mediana do limbo do estandarte.



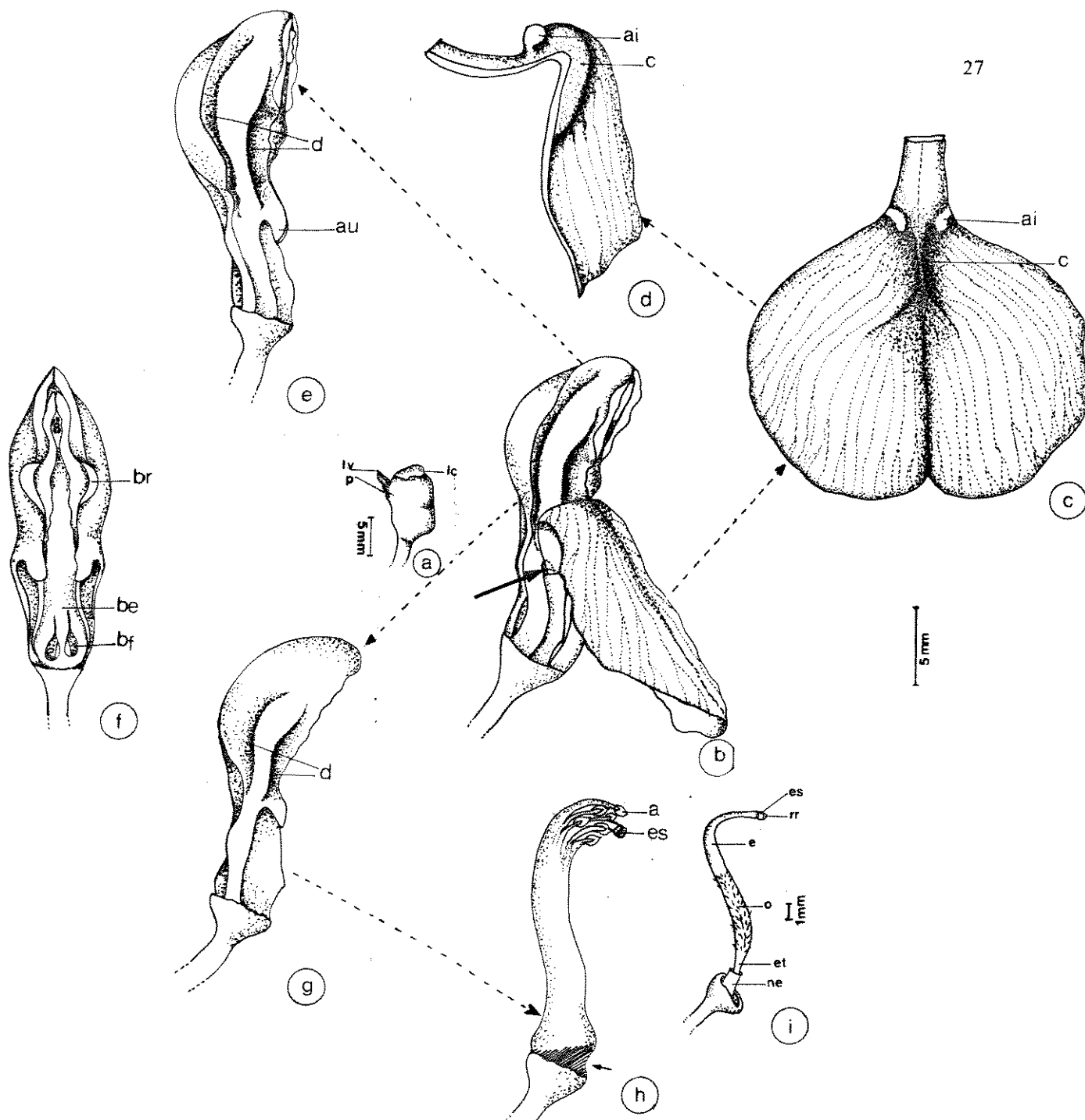
**TABELA 03** – Medidas dos elementos florais das espécies da tribo Phaseoleae estudadas na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP.

| ESPÉCIE                      | MEDIDAS DOS ELEMENTOS FLORAIS (mm) |                   |                   |                   |                   |                                     |
|------------------------------|------------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------------------------|
|                              | (X $\pm$ SD)                       |                   |                   |                   |                   |                                     |
|                              | flores<br>(n)                      | cálce             | estandarte        | ala               | quilha            | androceu gineceu                    |
| <i>Canavalia parviflora</i>  | 40                                 | (7.6 $\pm$ 1.10)  | (22.2 $\pm$ 4.69) | (19.2 $\pm$ 8.16) | (17.5 $\pm$ 8.12) | (17.5 $\pm$ 8.60) (17.68 $\pm$ 8.8) |
| <i>Canavalia picta</i>       | 13                                 | (10.8 $\pm$ 1.21) | (43.4 $\pm$ 1.98) | (35.0 $\pm$ 1.90) | (44.0 $\pm$ 1.70) | (44.2 $\pm$ 3.03) (47.5 $\pm$ 1.66) |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | 20                                 | (6.7 $\pm$ 1.17)  | (14.3 $\pm$ 1.33) | (17.7 $\pm$ 1.48) | (17.1 $\pm$ 1.46) | (15.5 $\pm$ 1.39) (14.7 $\pm$ 1.00) |
| <i>Dioclea violacea</i>      | 40                                 | (7.4 $\pm$ 4.46)  | (22.3 $\pm$ 2.75) | (22.0 $\pm$ 1.68) | (19.1 $\pm$ 1.50) | (17.7 $\pm$ 5.35) (17.8 $\pm$ 0.96) |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | 11                                 | (5.7 $\pm$ 6.46)  | (38.3 $\pm$ 2.19) | (27.5 $\pm$ 2.01) | (28.3 $\pm$ 2.53) | (31.1 $\pm$ 2.40) (33.3 $\pm$ 1.48) |
| <i>Vigna candida</i>         | 20                                 | (8.0 $\pm$ 3.53)  | (49.5 $\pm$ 7.30) | (55.3 $\pm$ 2.47) | (50.6 $\pm$ 4.00) | (45.0 $\pm$ 2.88) (50.6 $\pm$ 2.73) |
| <i>Rhynchosia</i> sp.        | 20                                 | (2.4 $\pm$ 5.02)  | (12.1 $\pm$ 9.33) | (10.7 $\pm$ 5.93) | (11.5 $\pm$ 6.88) | (11.1 $\pm$ 5.52) (11.8 $\pm$ 7.67) |

### 3.2.2 - *Canavalia parviflora* Benth.

As flores de *C. parviflora* são ressupinadas de modo que os elementos da corola ocorrem em posição invertida (Fig. 7b). O cálce é glabro (Fig. 7a) e possui uma pequena prega na região dorsal superior e dois lobos; um vexilar inteiro e um carenal bidentado (Fig. 11a).

O estandarte se encontra em posição vertical, formando um ângulo de mais ou menos 130° com as alas e quilhas (Fig. 11b), funcionando como plataforma de pouso para os visitantes. Esta posição, é mantida devido ao fato do estandarte estar encaixado nas alas e quilhas por meio de aurículas infletidas (Fig.11b). As aurículas infletidas são apêndices curvos posicionados lateralmente no estandarte e ocorrem junto com a calosidade na região basal do limbo do estandarte, próxima à unha (Fig. 11c e 11d). O estandarte apresenta ainda, na região mediana do limbo, guias de nectário (Fig. 6b). As alas são auriculadas e possuem na região mediana do limbo duas dobras e bordos reflexos (Fig. 11e e 11f). A superfície das alas entre as dobras é elevada em relação ao restante da ala (Fig. 11e). As quilhas, parcialmente cobertas pelas alas, apresentam na região mediana do limbo duas dobras semelhantes às encontradas nas alas. Estas dobras formam na quilha uma superfície elevada que se encaixa no espaço deixado internamente pela dobra da ala (Fig. 11g). As quilhas estão unidas na margem superior apical e



**FIGURA 11:** *Canavalia parviflora*. a - aspecto geral do cálice com prega(p) na região dorsal, lobo vexilar inteiro(lv) e lobo carenal bidentado(ld); b - aspecto da flor evidenciando o encaixe do estandarte nas alas e quilhas por meio de aurículas infletidas(seta)(o cálice foi retirado); c - detalhe do estandarte, com a calosidade(c) e as aurículas infletidas(ai); d - corte longitudinal mediano do estandarte evidenciando a calosidade(c) e as aurículas infletidas(ai); e - detalhe das alas com as aurículas(au) e as dobras(d); f - vista frontal das alas, com os bordos reflexos(br) e da base fenestrada(bf) da bainha estaminal(be); g - detalhe da quilha com as dobras(d); h - bainha estaminal(be) com as anteras(a), estigma(es) à frente das anteras e o local de acúmulo do néctar(seta); i - detalhe do gineceu, a estipe(et), o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e), o estigma(es) com a região receptiva(rr). As linhas pontilhadas indicam a sequência dos elementos da corola que estão sendo representados nos esquemas.

e envolvem os órgãos reprodutivos.

O androceu apresenta o estame vexilar livre somente na região basal, formando a base fenestrada (Fig. 11f). Os filetes apresentam ligeiro polimorfismo no tamanho, de modo que as anteras se situam em diferentes alturas na extremidade da bainha estaminal (Fig. 11h); as anteras apresentam grãos de pólen de cor amarela, que ficam acumulados na região próxima ao estigma.

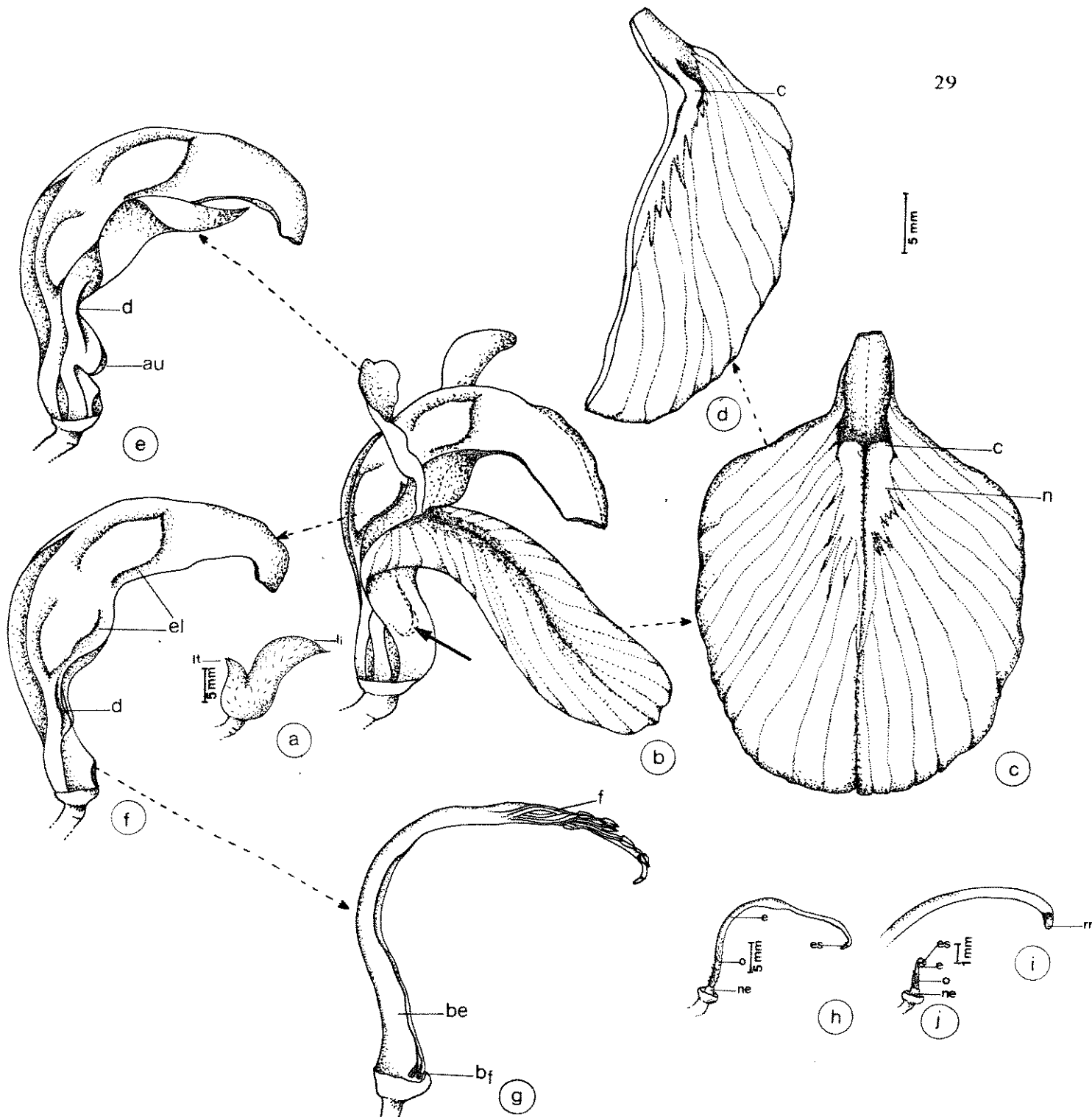
O gineceu de formato sigmoíde é constituído por uma pequena estipe, ovário piloso, estilete e estigma glabros e disco nectarífero inteiro (Fig. 11i). O estigma capitado se encontra ligeiramente posicionado à frente das anteras e dos grãos de pólen (Fig. 11h), a região receptiva se encontra na extremidade do estigma.

### 3.2.3 - *Canavalia picta* Mart. ex Benth.

As flores de *Canavalia picta* (Fig. 7d) também são ressupinadas. Apresentam cálice com pelos inconspícuos e possuem um lobo carenal inteiro e um vexilar tridentado (Fig. 12a).

A corola é ligeiramente assimétrica e apresenta estandarte em posição vertical e pendente em relação aos outros elementos florais (Fig. 7d), funcionando como plataforma de pouso para os visitantes. Guias de nectário ocorrem na região mediana do limbo do estandarte e uma calosidade pouco pronunciada está presente na região basal, próxima à unha (Fig. 12c e 12d). As alas auriculadas são ligeiramente espiraladas, não envolvem as quilhas e possuem na região próxima à unha, uma pequena dobra (Fig. 12e). As aurículas das alas estão justapostas à calosidade do estandarte (Fig. 12b). As quilhas são ligeiramente retorcidas, envolvem os órgãos reprodutivos, estão unidas entre si nas margens inferior e superior da região apical e possuem duas pequenas elevações na superfície e uma pequena dobra na região basal próxima à unha (Fig. 12f).

O androceu possui o estame vexilar livre, formando na região basal a base fenestrada (Fig. 12g). Os filetes apresentam polimorfismo no tamanho e, na porção final, são ligeiramente retorcidos, as anteras estão posicionadas em diferentes alturas



**FIGURA 12:** *Canavalia picta*. a - aspecto geral do cálice com o lobo vexilar tridentado(lt) e o lobo carenal inteiro(li); b - parte da flor indicando a justaposição da calosidade do estandarte às aurículas das alas(seta)(o cálice foi retirado); c - detalhe do estandarte, com a calosidade(c) e os guias de nectário(n); d - corte longitudinal mediano do estandarte evidenciando a calosidade(c); e - detalhe das alas com a pequena dobra(d) e as aurículas(au); f - aspecto da quilha com as elevações(el) e a pequena dobra(d); g - bainha estaminal(be) com os filetes retorcidos(f) e a base fenestrada(bf); h - detalhe do gineceu, o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e), o estigma(es); i - detalhe do estigma, indicando a região receptiva(rr); j - aspecto do gineceu atrofiado, o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e) e o estigma(es).

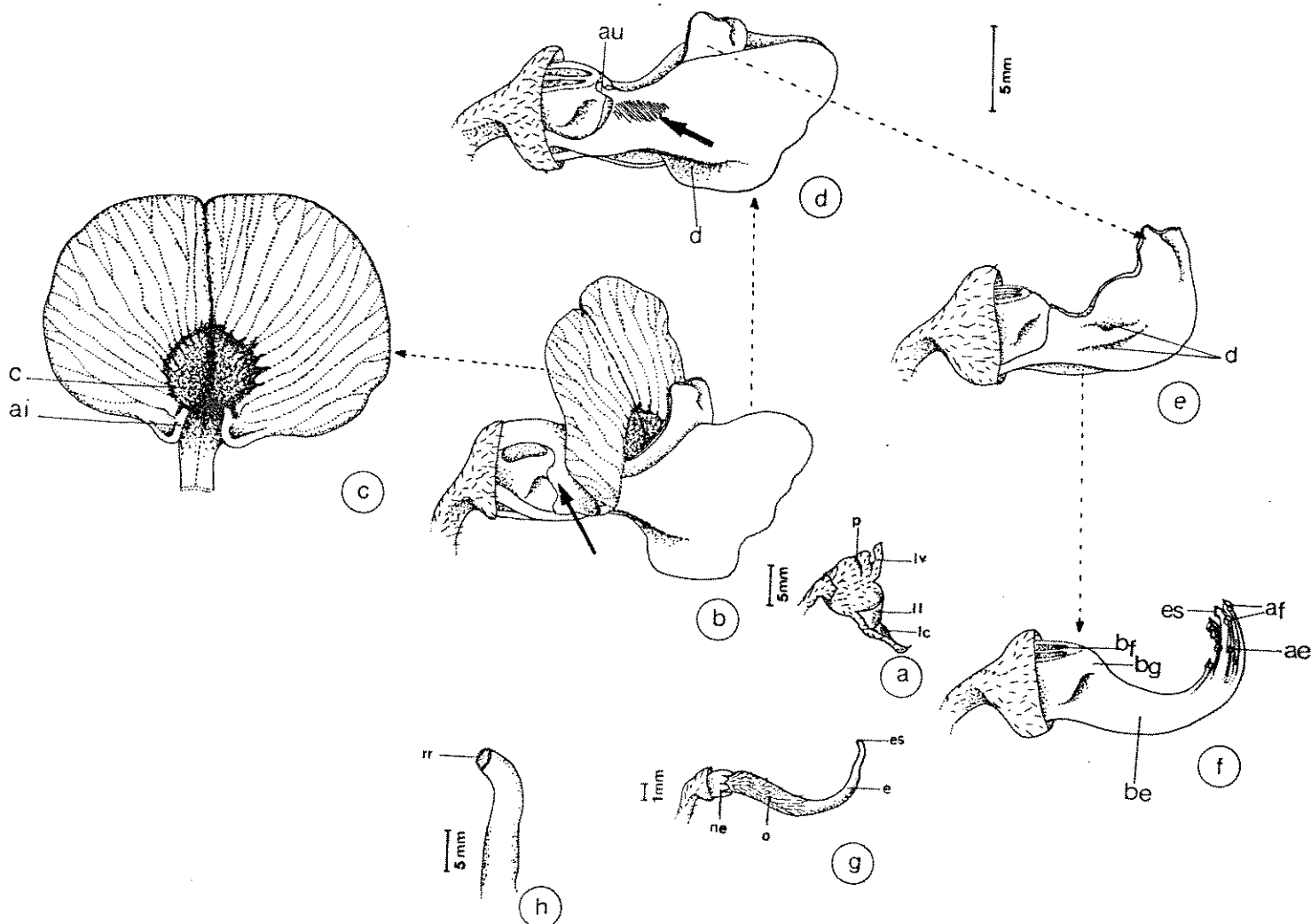
da bainha estaminal (Fig. 12g) e seus grãos de pólen são brancos e pulverulentos. Os grãos de pólen permanecem acumulados na superfície interna das quilhas.

O gineceu é constituído por ovário ligeiramente piloso, estilete e estigma glabros e disco nectárfico inteiro (Fig. 12h). O estilete é filiforme e apresenta uma área dilatada na porção mediana. O estigma capitado, apresenta a área receptiva na extremidade (Fig. 12i), e se encontra localizado a frente do conjunto de anteras (Fig. 12g). Algumas flores de um único indivíduo de *C. picta* apresentaram gineceu atrofiado (Fig. 12j). Outras modificações morfológicas como atrofiamento de elementos da corola ou do androceu, não foram observadas nestas flores.

### 3.2.4 - *Dioclea rufescens* Benth.

As flores de *D. rufescens* não são ressupinadas, apresentam cálice piloso com cinco lobos, sendo o carenal e os dois laterais maiores que os dois vexilares. Na região superior, próxima aos lobos o cálice forma uma prega, e na região basal há duas brácteas laterais (Fig. 13a). A prega, serve de anteparo para o estandarte, no momento em que o visitante o desloca para trás.

A corola das flores de *D. rufescens* é ligeiramente assimétrica e apresenta estandarte em posição perpendicular em relação aos demais elementos florais (Fig. 8c). O estandarte está encaixado nas alas e quilhas por meio de conspícuas aurículas infletidas, na região basal próxima à unha (Fig. 13b e 13c). Além disso, o estandarte possui acentuada calosidade na região mediana do limbo (Fig. 13c), que funciona como guia de nectário e como local onde os visitantes se seguram com as mandíbulas (Fig. 8c). As alas possuem superfície esculturada na região superior próxima às aurículas, e uma pequena dobra na região inferior abaixo da superfície esculturada (Fig. 13d). A superfície esculturada das alas funciona como local de apoio para os visitantes, uma vez que usam as alas como plataforma de pouso. A extremidade da ala esquerda se sobrepõe à da ala direita (Fig. 8c). As quilhas estão dispostas lateralmente em relação aos demais elementos da corola (Fig. 8c), e possuem duas pequenas dobras paralelas que tornam sua superfície, entre as dobras, ligeiramente elevada (Fig. 13e). As quilhas envolvem os



**FIGURA 13:** *Dioclea rufescens*. a - aspecto do cálice; prega(p), bráctea(bl), lobo vexilar(lv), lobo carenal(lc) e lobo lateral(ll); b - parte da flor indicando o encaixe do estandarte nas alas e quilhas por meio de aurículas infletidas(seta)(o cálice foi retirado); c - detalhe do estandarte, com a calosidade(c) e as aurículas infletidas(ai); d - detalhe das alas com as aurículas(au), a superfície esculturada (seta) e a dobra(d); e - detalhe da quilha mostrando as dobras(d); f - bainha estaminal(be) com a base gibosa(bg), anteras férteis(af), anteras estéreis(ae) e a base fenestrada(bf). Note a posição do estigma(es) à frente das anteras; g - detalhe do gineceu, o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e), o estigma(es); h - detalhe do estigma com a região receptiva(rr).

órgãos reprodutivos e estão unidas na margem inferior da região apical.

O androceu possui bainha estaminal ligeiramente gibosa na região basal e o estame vexilar é livre somente na base, formando a base fenestrada (fig. 13f). Os filetes apresentam dimorfismo no tamanho originando dois grupos de anteras distintos em altura. O primeiro grupo é formado por cinco filetes maiores, e que possuem grãos de pólen viáveis e de cor amarela. O segundo grupo é constituído por cinco filetes menores com anteras estéreis, pequenas, localizadas em diferentes alturas abaixo das anteras do primeiro grupo (Fig. 13f).

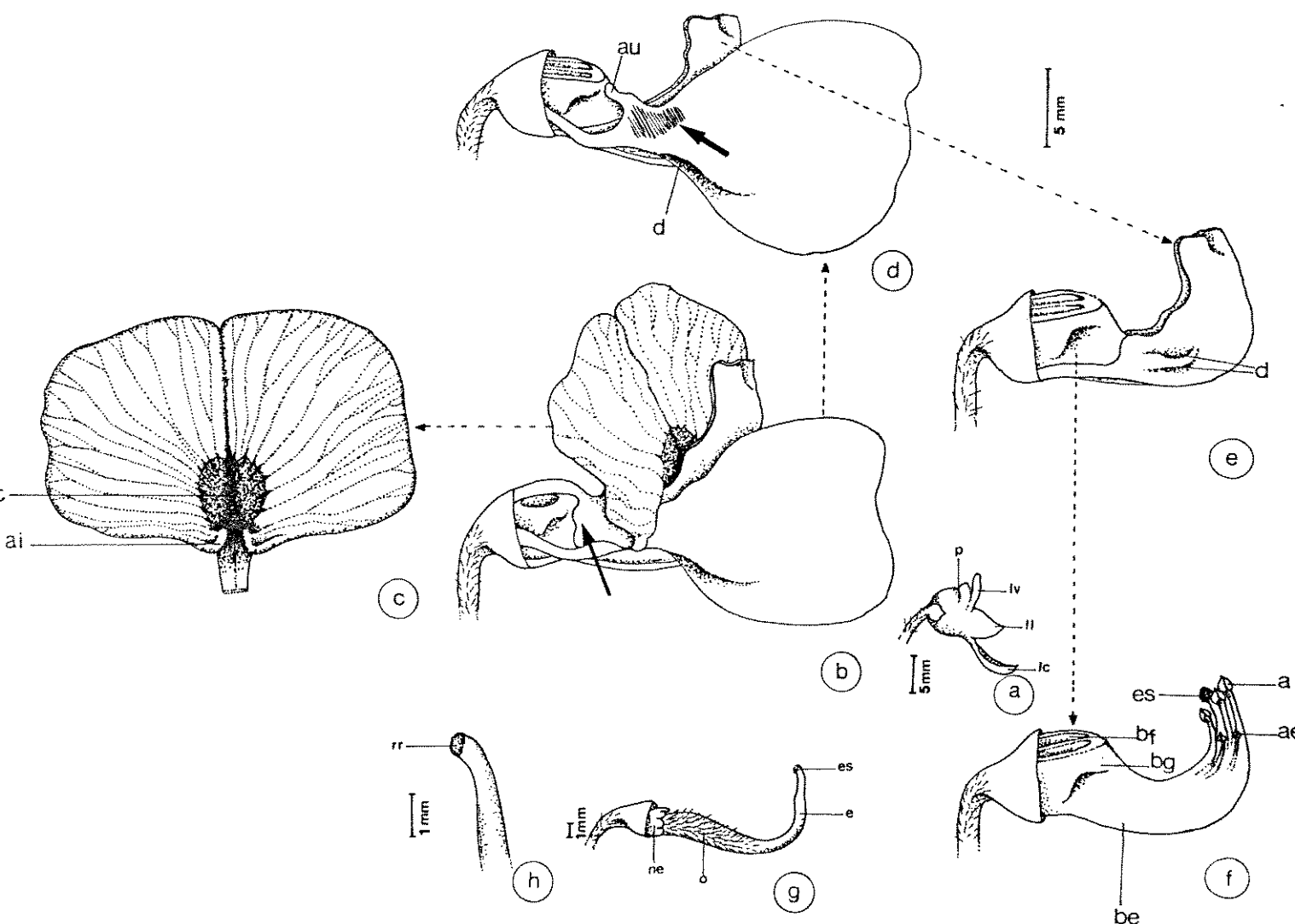
O gineceu é constituído por ovário piloso, estilete e estigma glabros e disco nectárfico lobado (Fig. 13g). O estigma capitado apresenta na extremidade a região receptiva. O gineceu é envolvido pela bainha estaminal, sendo que o estigma se encontra à frente do conjunto de anteras (Fig. 13f)..

### 3.2.5 - *Dioclea violacea* Mart. ex Benth.

As flores de *D. violacea* (Figs. 8d e 14), apresentam atributos morfológicos semelhantes aos das flores de *D. rufescens*. As duas espécies se diferenciam principalmente no tamanho e na coloração dos elementos florais (Tab. 2 e 3).

### 3.2.6 - *Centrosema sagittatum* (Kunth) Brandeg.

As flores de *C. sagittatum* também ressupinadas (Fig. 9), apresentam o cálice glabro, com um par de bractéas dispostas lateralmente próximo ao pedicelo, e cinco lobos, um vexilar, dois laterais e dois carenais (Fig. 15a). O estandarte possui o limbo paralelo em relação às alas e quilhas (Fig. 15b), funcionando como plataforma de pouso para os visitantes. Na face dorsal do estandarte, as flores apresentam uma espora na região próxima à base gibosa (Fig. 15b), e na face ventral possuem guias



**FIGURA 14:** *Dioclea violacea*. a - detalhe do cálice; prega(p), bráctea(bl), lobo vexilar(lv), lobo carenal(lc) e lobo lateral(ll); b - parte da flor evidenciando o local do encaixe do estandarte nas alas e quilhas por meio de aurículas infletidas(seta)(o cálice foi retirado); c - detalhe do estandarte, com a calosidade(c) e as aurículas infletidas(ai); d - detalhe das alas com a aurícula(au), a superfície esculturada (seta) e a dobra(d); e - detalhe da quilha mostrando as dobras(d); f - bainha estaminal(be) com a base gibosa(bg), anteras férteis(af), anteras estéreis(ae) e a base fenestrada(bf). Note a posição do estigma(es) à frente das anteras; g - detalhe do gineceu, o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e), o estigma(es); h - detalhe do estigma com a região receptiva(rr).

de nectário sob a forma de estrias e uma pequena calosidade na região mediana do limbo (Fig. 15c). As alas envolvem parcialmente as quilhas, seu ápice ultrapassa o comprimento das quilhas e possuem aurículas na região próxima à unha (Fig. 15d). As aurículas estão justapostas à base gibosa do estandarte, na região da pequena calosidade (Fig. 15b). As quilhas estão aderidas às alas e unidas nas margens superior e inferior, exceto na região basal ventral, tornando evidente a bainha estaminal (Fig. 15e).

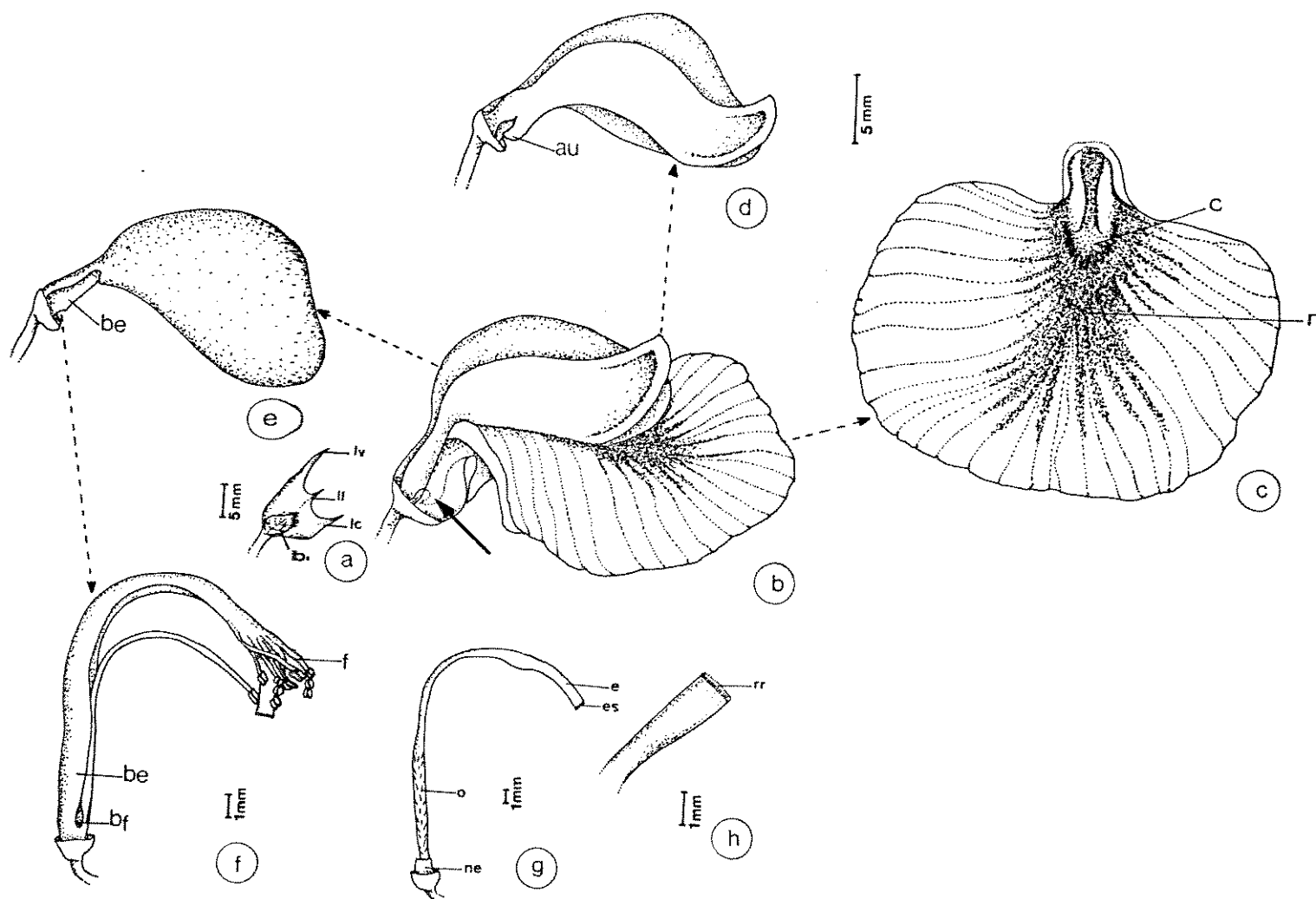
No androceu o estame vexilar é livre, formando a base fenestrada (Fig. 15f). Os filetes apresentam ligeiro polimorfismo de tamanho e nove das dez anteras, estão posicionadas na região dorsal do estilete e somente a antera do estame vexilar se encontra na região ventral (Fig. 15f). As anteras produzem grãos de pólen de coloração amarela, que é acumulado na região dorsal do estilete.

O gineceu possui ovário ligeiramente piloso, estilete glabro, estigma piloso e disco nectarífero inteiro (Fig. 15g). Este tipo de estigma piloso é denominado de ciliado (Lavin & Delgado, 1990) e a região receptiva está localizada na extremidade do estigma, abaixo do conjunto de pelos (Fig. 15h). A região do estilete próxima ao estigma, bem como o estigma são achatados dorso-ventralmente, e se encontram expostos da bainha estaminal à frente das anteras (Fig. 15f).

### 3.2.7 - *Vigna candida* (Vell.) Marechal, Marscherpa & Stainier

As flores de *V. candida* não são ressupinadas e dentre as espécies estudadas, são as que apresentam corola mais assimétrica (Fig. 10b). O cálice é glabro e possui cinco lobos, sendo os dois vexilares menores que os laterais e o carenal (Fig. 16a).

O estandarte é perpendicular em relação às alas e quilhas (Fig. 10b), apresenta bordos reflexos e encontra-se encaixado aos demais elementos da corola através de aurículas infletidas (Fig. 16b). As aurículas estão localizadas na região basal do estandarte e os guias de nectário na região mediana do limbo do estandarte (Fig. 16c). As alas também apresentam guias de nectário que se encontram no local onde a superfície das alas é fortemente esculturada (Fig. 16d). Além disso, as alas apresentam dobras abaixo desta área esculturada, de modo que esta área ocupa uma posição elevada, em



**FIGURA 15:** *Centrosema sagittatum*. a - detalhe do cálice; bractéas laterais(bl), lobo vexilar(lv), lobo carenal(lc) e lobo lateral(ll); b - parte da flor indicando a espora(ep) na face dorsal do estandarte(seta) e a base gibbosa onde ocorre a justaposição das aurículas das alas na pequena calosidade do estandarte(seta)(o cálice foi retirado); c - detalhe do estandarte com a pequena calosidade(c) e os guias de nectário(n); d - aspecto das alas com as aurículas(au) na região próxima à unha; e - detalhe das quilhas com a região basal livre mostrando a bainha estaminal(be); f - bainha estaminal(be) com a posição dorsal dos nove filetes(f) e a base fenestrada(bf); g - detalhe do gineceu: o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e), o estigma(es); h - detalhe do estigma ciliado indicando a região receptiva(rr).

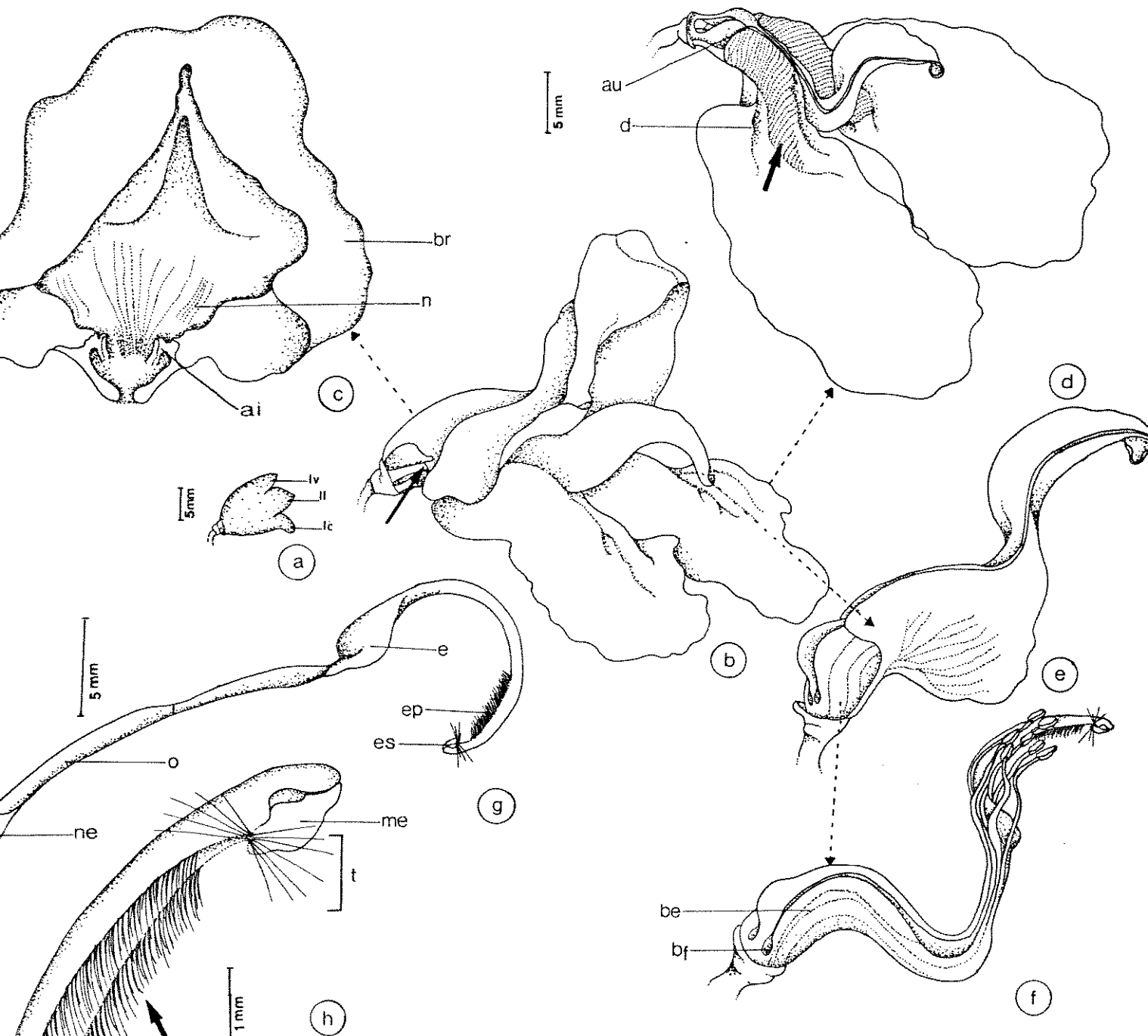
relação ao restante do limbo das alas. A ala direita ocupa grande parte da área utilizada como plataforma de pouso para o visitante (Fig. 10b), sendo que apenas parte do limbo da ala esquerda é visível, pois está localizado lateralmente (Fig. 10b). Na região da superfície esculpura, as alas estão aderidas às quilhas. As quilhas estão posicionadas lateralmente em relação ao estandarte e às alas (Fig. 10b e 16d), são ligeiramente espiraladas e unidas ao longo de toda margem superior e inferior (Fig. 16e).

O androceu é espiralado e o estame vexilar é livre, formando na região basal a base fenestrada com duas aberturas (Fig. 16f). Os filetes apresentam polimorfismo de tamanho, de modo que as anteras bitecas alcançam alturas variadas, mas estão posicionadas abaixo do estigma (Fig. 16f). Os grãos de pólen são brancos, pulverulentos e acumulam-se na superfície interna da quilha.

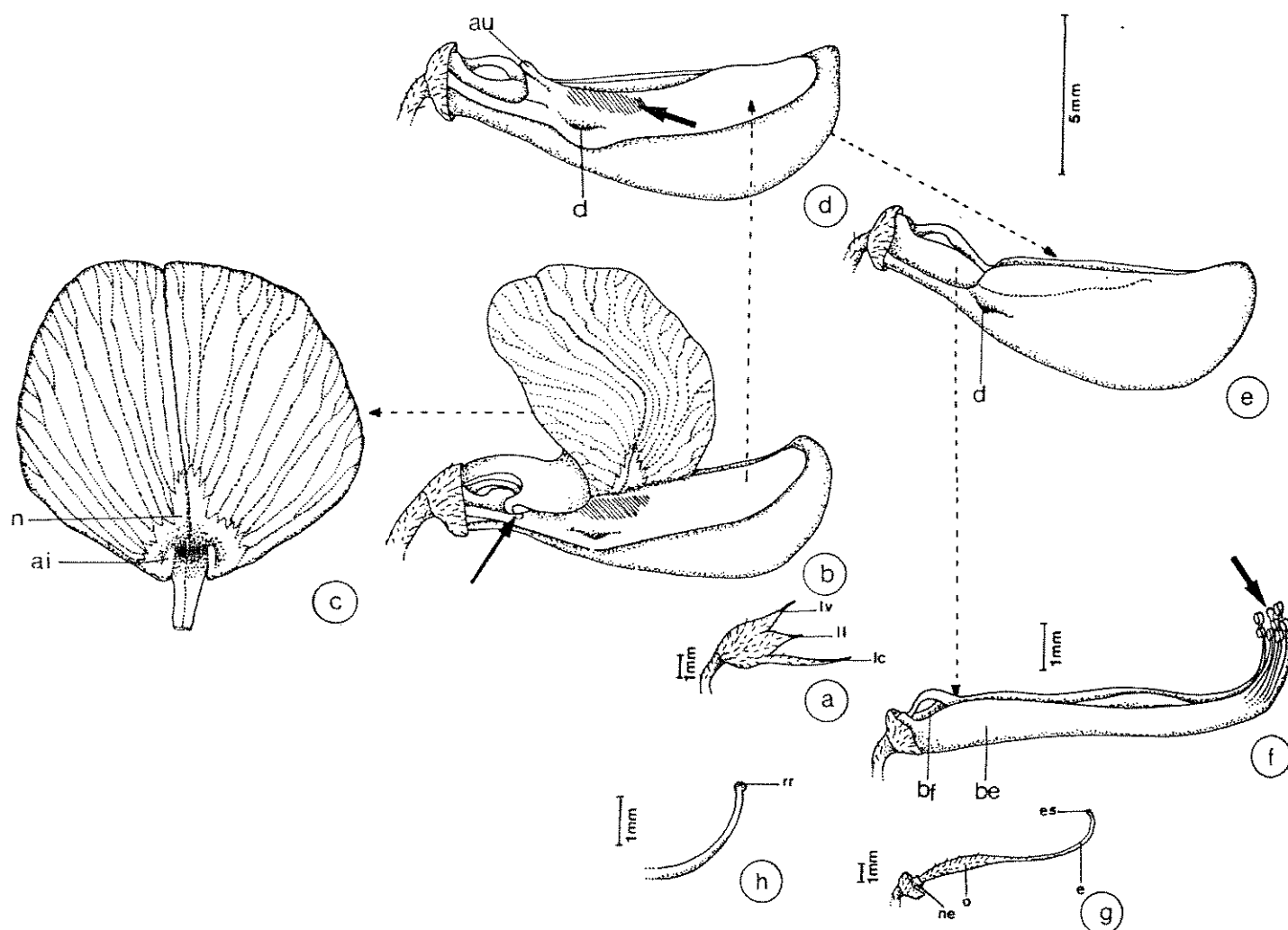
A bainha estaminal envolve o gineceu que é constituído por ovário glabro, estilete e estigma piloso e disco nectárfiro ligeiramente lobado na região ventral (Fig. 16g). O estilete é espiralado, apresenta uma dilatação na região mediana e duas fileiras de pelos na região próxima ao estigma, semelhante a uma escova (Fig. 16g e 16h). Os grãos de pólen ficam acumulados sobre esta escova, que é responsável pela apresentação secundária do pólen, ou seja os grãos de pólen são expostos pelo estilete (cf. YEO 1992 para maiores detalhes sobre apresentação secundária de grãos de pólen). O estigma é coberto por uma membrana que se desloca para baixo durante o contato (Fig. 16h). A região receptiva apresenta substância mucilaginosa e se encontra debaixo desta membrana. Além da membrana, o estigma possui um tufo de pelos na sua base (Fig. 16h), que parece funcionar como uma barreira para impedir que os grãos de pólen da própria flor alcancem a região receptiva do estigma.

### 3.2.8 - *Rhynchosia* sp.

As flores de *Rhynchosia* sp. não são ressupinadas e são as que apresentam elementos florais de menor tamanho, dentre as espécies estudadas (Tab. 3). O cálice é piloso e possui cinco lobos (Fig. 17a). O estandarte está encaixado nas alas e



**FIGURA 16:** *Vigna candida*. a - aspecto geral do cálice; lobo vexilar(lv), lobo arenal(lc) e lobo lateral(ll); b - parte da flor mostrando o encaixe do estandarte nas alas e quilhas por meio de aurículas infletidas(seta)(o cálice foi retirado); c - detalhe do estandarte, com os bordos reflexos(br), os guias de nectário(n) e as aurículas infletidas(ai); d - aspecto das alas com as aurículas(au), a superfície esculpuraada (seta) e as dobras(d); e - detalhe das quilhas espiraladas; f - bainha estaminal(be) com a base fenestrada(bf); g - detalhe do gineceu, o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e) com a porção dilatada e a escova de pelos(ep) e o estigma(es); h - detalhe da escova de pelos do estilete(seta), da membrana (me) e do tufo de pelos(t) no estigma.



**FIGURA 17:** *Rhynchosia* sp. a - aspecto geral do cálice; lobo vexilar(lv), lobo carenal(lc) e lobo lateral(ll); b - parte da flor mostrando o encaixe do estandarte nas alas e quilhas por meio de aurículas infletidas(seta)(o cálice foi retirado); c - detalhe do estandarte, com os guias de nectário(n) e as aurículas infletidas(ai); d - detalhe das alas com as aurículas(au), a superfície esculturada (seta) e a dobra(d); e - detalhe da quilha como a dobra(d); f - bainha estaminal(be) com a base fenestrada(bf) e a posição do estigma(es) entre as anteras(seta); g - detalhe do gineceu, o ovário(o), o nectário(ne), o estilete(e), o estigma(es); h - detalhe do estigma com a região receptiva(rr).

quilhas por aurículas infletidas (Fig. 17b). Estas aurículas estão localizadas, lateralmente, na região basal do estandarte (Fig. 17c), que apresenta guias de nectário pouco evidentes na região mediana do limbo (Fig. 10c). As alas apresentam superfície esculpturada na porção basal próxima às aurículas e uma pequena dobra abaixo desta superfície esculpturada (Fig. 17d). Esta área esculpturada, presente nas alas, auxilia no apoio do visitante durante o pouso. As alas são menores que as quilhas e envolvem-nas parcialmente (Fig. 17d). As quilhas possuem uma pequena dobra na sua superfície (Fig. 17e), que está interconectada com a dobra da ala, ou seja, a dobra da ala encaixa-se no espaço da dobra da quilha. As alas, juntamente com as quilhas funcionam como plataforma de pouso para os visitantes.

O androceu possui o estame vexilar livre na região basal, formando a base fenestrada (Fig. 17f). Os filetes apresentam ligeiro polimorfismo de tamanho, de modo que as anteras alcançam alturas variadas (Fig. 17f). As anteras são bitecas e produzem grãos de pólen de coloração amarela.

O gineceu, envolvido pela bainha estaminal, é ligeiramente sigmoíde, sendo formado por ovário piloso, estilete e estigma glabros e disco nectárfico inteiro (Fig. 17g). O estigma é capitado, formado por tecido gelatinoso, e se encontra posicionado entre as anteras (Fig. 17f). A região receptiva do estigma ocorre na extremidade da área estigmática (Fig. 17h).

### 3.3 - Mecanismo de polinização

Em relação ao mecanismo de polinização, as espécies estudadas foram separadas em dois grupos:

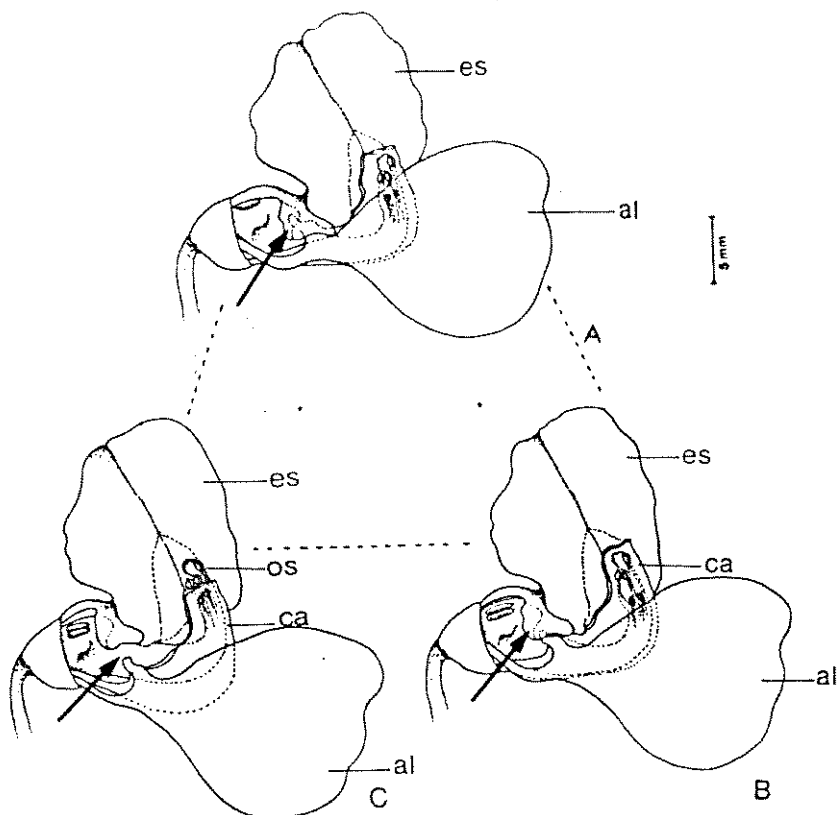
I - Encaixe das alas e estandarte por meio de aurículas infletidas do estandarte.

Neste grupo estão incluídas as seguintes espécies: *Canavalia parviflora*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. e *Vigna candida*.

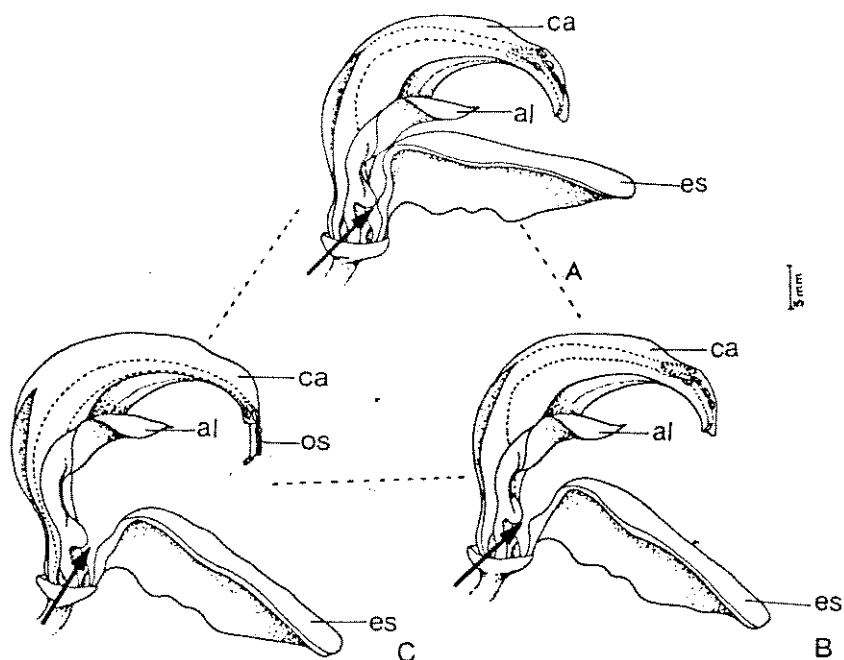
O mecanismo de polinização das flores pertencentes a este grupo ocorre da seguinte maneira: no momento em que ocorre uma pressão sobre as alas (ou estandarte em *C. parviflora*) deslocando-as para baixo, o estandarte(ou alas) é empurrado para trás e o encaixe entre alas e estandarte por meio das aurículas é desfeito ( compare Fig. 18a com b). A dobra presente no limbo das alas se ajusta a dobra correspondente das quilhas. Assim, alas e quilhas formam um sistema flexível de maneira que quando a ala é abaixada, esta força a quilha para baixo também (Fig. 18b). Quando as quilhas são deslocadas para baixo, os órgãos reprodutivos são exteriorizados (Fig. 18c) e contatam o polinizador. Ao cessar a pressão sobre as alas, todo o conjunto (estandarte, alas e quilhas), retorna à posição original (Fig. 18a). As flores de *V. candida* embora apresentem este mecanismo de polinização, não possuem dobras nas alas e quilhas, sendo estas aderidas entre si na região onde ocorre a superfície esculturada das alas (Fig. 16d). Logo, nas flores de *V. candida*, alas e quilhas constituem um único conjunto, que é deslocado sempre para baixo.

## II - Justaposição entre a calosidade do estandarte e as aurículas das alas.

O segundo grupo é formado por *Canavalia picta* e *Centrosema sagittatum*. As flores destas duas espécies apresentam mecanismo de polinização ligeiramente simplificado em relação ao mecanismo das anteriores. No momento em que o estandarte é pressionado para baixo, as alas são empurradas para trás e a justaposição entre a calosidade do estandarte e as aurículas das alas é interrompida (compare Fig. 19a com b). Nas flores de *C. picta* as alas e quilhas estão interconectadas por meio de pequenas dobras (Fig. 12e e 12f). Logo, quando as alas são pressionadas para trás, as quilhas são deslocadas no mesmo sentido (Fig. 19b). Neste momento, os órgãos reprodutivos são exteriorizados e contatam o polinizador (Fig 19c). Quando a pressão exercida sobre o estandarte é interrompida, o conjunto (estandarte, alas e quilhas) retorna a posição original (Fig. 19a). O mecanismo de polinização das flores de *C. sagittatum* se diferencia das flores de *C. picta*, somente pelo fato das alas e quilhas das flores de *C. sagittatum* não possuírem as pequenas dobras, mas estarem aderidas entre si. Desta maneira, alas e quilhas em *C. sagittatum*, formam um conjunto à semelhança do das flores de *V. candida*.



**Figura 18:** Esquema do mecanismo de polinização de *C. parviflora*, *D. rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. e *V. candida*. a- flor sem mudança, veja encaixe das alas e estandarte por meio das aurículas infletidas (seta); b- no momento em que ocorre uma pressão sobre as alas (al) (ou estandarte em *C. parviflora*), deslocando-as para baixo, o estandarte (es) é empurrado para trás e o encaixe entre alas e estandarte por meio das aurículas infletidas é desfeito (seta); c- quando as alas são deslocadas para baixo, estas forçam a quilha (qa) no mesmo sentido e os órgãos reprodutivos (os) são exteriorizados; a- ao cessar a pressão sobre as alas, todo o conjunto (estandarte, alas e quilhas) retornam a posição original..



**Figura 19:** Esquema do mecanismo de polinização de *C. picta* e *C. sagittatum*. a- flor sem mudança, veja a justaposição entre a calosidade do estandarte e as aurículas das alas; b- quando o estandarte (es) é pressionado para baixo, as alas (al) são deslocadas para trás e a justaposição entre a calosidade do estandarte e as aurículas das alas é interrompida (seta); c- as quilhas (qa) são deslocadas para trás juntamente com as alas e os órgãos reprodutivos (os) são exteriorizados contatando o polinizador; a- quando cessa a pressão sobre o estandarte, todo o conjunto (estandarte, alas e quilhas) retorna a posição original.

#### 4 - BIOLOGIA FLORAL

As espécies estudadas apresentam várias características semelhantes, em relação à biologia floral. As flores apresentam antese matutina, nas primeiras horas da manhã, por volta de 05:00h; exceto *C. parviflora* que possui antese as 11:00h, podendo também ocorrer na primeira hora do período vespertino, por volta de 13:00h. A abertura das flores se caracterizou pela distensão e reflexão do estandarte, expondo a seguir os outros elementos da corola, alas e quilhas. Os órgãos reprodutivos permanecem inclusos na quilha, sendo expostos somente durante o contato com o visitante.

No início da antese, o estigma está receptivo, os grãos de pólen são viáveis e estão disponíveis, há néctar e odor. O período que transcorre desde o início da antese até a queda dos elementos florais, com exceção do gineceu se ocorre fecundação dos óvulos, é de 24 horas. Durante todo o período de antese, o estigma permanece receptivo e há disponibilidade de grãos de pólen e néctar. Entretanto a quantidade de grãos de pólen e néctar decresce com o decorrer deste período. As flores de *C. parviflora*, cuja antese é no final da manhã, apresentam estigma receptivo, disponibilidade de grãos de pólen e produção de néctar até a manhã do dia seguinte, quando há alteração da cor das flores (Fig. 7a). O estigma de todas as espécies libera substância mucilaginosa após o contato com o visitante que auxilia na aderência dos grãos de pólen sobre o estigma.

A viabilidade dos grãos de pólen das espécies está sumarizada na tabela 4. Os grãos de pólen apresentam no momento da antese, viabilidade superior a 97%. Em solução de gelatina e sacarose, a viabilidade também foi alta, superior a 80%. Nenhuma das espécies possui grãos de pólen com fios de viscina.

As espécies estudadas produzem néctar com altas concentrações de açúcares (Tab. 5); o néctar é acumulado na base da bainha estaminal. *Canavalia picta* possui o néctar mais concentrado (45%) e *Rhynchosia* sp. e *Centrosema sagittatum* possuem o néctar mais diluído (35%). A espécie com maior volume de néctar foi *V. candida* (29ul) e a com menor volume de néctar foi *Rhynchosia* sp. (1,5ul). *C. picta* e *C. sagittatum* possuem néctar com a maior porcentagem de glicose (1,0%).

**TABELA 04** - Viabilidade dos grãos de pólen das espécies da tribo Phaseoleae.

Simbologia empregada: CA - carmim acético; VM - verde malaquita/fucsina ácida; GSC - gelatina/ sacarose.

| VIABILIDADE GRÃOS DE PÓLEN   |        |            |        |            |        |           |
|------------------------------|--------|------------|--------|------------|--------|-----------|
| ESPÉCIE                      | FLORES | CA         | FLORES | VM         | FLORES | GSC       |
|                              | (n)    | (X% ± SD)  | (n)    | (X% ± SD)  | (n)    | (X% ± SD) |
| <i>Canavalia parviflora</i>  | 20     | 98 ± 1,071 | 20     | 98 ± 0,875 | 2      | 86 ± 17,6 |
| <i>Canavalia picta</i>       | 15     | 98 ± 1,642 | 18     | 98 ± 1,328 | 5      | 80 ± 7,56 |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | 21     | 98 ± 1,446 | 19     | 98 ± 1,012 | 8      | 90 ± 4,74 |
| <i>Dioclea violacea</i>      | 20     | 99 ± 0,945 | 20     | 99 ± 2,477 | 2      | 95 ± 4,43 |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | 11     | 97 ± 2,071 | 13     | 97 ± 2,996 | 5      | 88 ± 2,70 |
| <i>Vigna candida</i>         | 22     | 98 ± 1,357 | 20     | 98 ± 1,638 | 2      | 96 ± 1,41 |
| <i>Rhynchosia sp.</i>        | 10     | 98 ± 3,107 | 10     | 98 ± 0,823 | 5      | 80 ± 8,73 |

**TABELA 05** - Produção e concentração do néctar das flores das espécies da tribo Phaseoleae. Simbologia empregada: VT - Volume Total (ul); CA - Concentração de açúcares (%); PG - Porcentagem de glicose (%).

| NÉCTAR                       |        |             |        |            |      |
|------------------------------|--------|-------------|--------|------------|------|
| ESPÉCIE                      | FLORES | VT          | FLORES | CA         | PG   |
|                              | (n)    | (X% ± SD)   | (n)    | (X% ± SD)  |      |
| <i>Canavalia parviflora</i>  | 15     | 17 ± 4,008  | 29     | 38 ± 5,638 | 0,50 |
| <i>Canavalia picta</i>       | 10     | 19 ± 3,831  | 23     | 45 ± 4,622 | 1,00 |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | 30     | 18 ± 3,421  | 56     | 38 ± 2,791 | 0,50 |
| <i>Dioclea violacea</i>      | 07     | 11 ± 0,690  | 20     | 43 ± 3,982 | 0,25 |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | 06     | 13 ± 3,312  | 23     | 35 ± 2,788 | 1,00 |
| <i>Vigna candida</i>         | 14     | 29 ± 9,113  | 26     | 43 ± 3,707 | 0,25 |
| <i>Rhynchosia sp.</i>        | 04     | 1,5 ± 1,000 | 03     | 35 ± 8,544 | --   |

As flores emitem odores no início da antese e durante o período que permanecem abertas, ocorrendo decréscimo da emissão de odor durante este período. O odor é agradável, podendo ser classificado como adocicado ou acre doce. Os osmóforos estão localizados, principalmente, na base do estandarte e das alas.

Durante a antese a coloração dos elementos florais, da maioria das espécies não se alterou substancialmente, apenas ficou pouco vistosa no final da antese. Dentre as espécies estudadas, somente as flores de *C. parviflora* alteraram sua coloração, mudando de magenta para vermelho (Fig. 7a).

O final da antese de *Canavalia parviflora* e *C. picta* se caracteriza pelo murchamento do estandarte. As flores de *V. candida*, além de murchar ficam amareladas (Fig. 10b) ; enquanto que em *Centrosema sagittatum* e *Rhynchosia* sp.(Fig. 10d), o estandarte envolve os demais elementos florais. Em *Dioclea rufescens* e *D. violacea* no término da antese, geralmente ocorre a queda das alas.

## 5 - SISTEMA REPRODUTIVO

### 5.1 - Polinizações Manuais

Os experimentos de polinizações manuais evidenciam que as espécies de Phaseoleae estudadas, são autocompatíveis (Tab. 6). Há formação de frutos maduros a partir de autopolinização manual e de polinização cruzada na maioria das espécies; exceto em *Dioclea rufescens*, cujos frutos não alcançaram a maturidade (Tab. 6). Em nenhuma espécie há formação de frutos a partir de autopolinização espontânea e agamospermia.

Agrupando-se os resultados obtidos em anos diferentes sobre autopolinização manual e polinização cruzada em cada espécie, podemos comparar a formação de frutos entre os tratamentos. Através da análise verificamos que não existem diferenças estatisticamente significativas entre estes tratamentos para as seguintes espécies: *Canavalia parviflora* ( $X^2_{(1)} = 0.0153$ ;  $p = 0.9014$ ), *C. picta* ( $X^2_{(1)} = 0.5275$ ;  $p$

= 0.4677), *Dioclea rufescens* ( $X^2_{(1)} = 2.0666$ ;  $p = 0.1506$ ), *Rhynchosia* sp. ( $X^2_{(1)} = 0.0839$ ;  $p = 0.7720$ ) e *Vigna candida* ( $X^2_{(1)} = 0.1014$ ;  $p = 0.7502$ ). Entretanto *Centrosema sagittatum* e *D. violacea* apresentaram diferenças estatisticamente significativas quanto a produção de frutos entre os tratamentos, respectivamente ( $X^2_{(1)} = 5.8200$ ;  $p = 0.0158$ ) e ( $X^2_{(1)} = 11.78$ ;  $p = 0.0006$ ). Para estas duas espécies foi feita a análise estatística entre os resultados obtidos para autopolinização manual e polinização cruzada em cada ano. Novamente *C. sagittatum* e *D. violacea* apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos em 1992, respectivamente, ( $X^2_{(1)} = 9.06$ ;  $p = 0.0026$ ) e ( $X^2_{(1)} = 3.87$ ;  $p = 0.0463$ ) e em 1993, respectivamente, ( $X^2_{(1)} = 4.03$ ;  $p = 0.0447$ ) e ( $X^2_{(1)} = 8.48$ ;  $p = 0.0036$ ).

Quando foram agrupados os resultados obtidos em anos diferentes para autopolinização manual e polinização cruzada e estes comparados com os resultados agrupados de condições naturais do mesmo período, obteve-se diferenças estatisticamente significativas para *C. parviflora* e *D. rufescens* (Tab. 7). *Canavalia sagittatum* e *D. violacea* mostraram diferenças estatisticamente significativas apenas quando foram comparados os resultados de polinização cruzada com os de condições naturais (Tab. 7).

A análise dos resultados obtidos em autopolinização manual e polinização cruzada entre anos diferentes, para cada espécie, mostra que não existem diferenças estatisticamente significativas nos tratamentos entre os anos para a maioria das espécies (Tab. 8). Apenas *Canavalia picta* exibiu diferenças estatisticamente significativas nos resultados de autopolinização manual e polinização cruzada nos dois anos.

A análise dos frutos imaturos de *Dioclea rufescens* obtidos a partir dos experimentos de polinização manual mostrou óvulos intumescidos, o que sugere a possibilidade destes óvulos terem sido fecundados.

Algumas sementes obtidas a partir de polinizações manuais (auto e cruzada) de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Centrosema sagittatum*, *Rhynchosia* sp. e *Vigna candida*, mostraram alta taxa de germinação (Tab. 9). As taxas de germinação destas sementes não apresentaram diferenças estatisticamente significativas em relação à taxa de germinação de sementes de frutos obtidos em condições naturais (Tab. 9).

**TABELA 06** - Resultados dos experimentos de polinização realizados nas flores das espécies da tribo Phaseoleae, na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. APM - autopolinização manual; PC - polinização cruzada; CN - condições naturais; FL - flor; FR - fruto.

| Espécies                     | Tratamento | Ano   |         |        |         |
|------------------------------|------------|-------|---------|--------|---------|
|                              |            | 1992  |         | 1993   |         |
|                              |            | FL/FR | Sucesso | FL/FR  | Sucesso |
| <i>Canavalia parviflora</i>  | APM        | 30/2  | 07      | 105/9  | 09      |
|                              | PC         | 23/1  | 04      | 93/9   | 10      |
|                              | CN         | 39/9  | 23      | 93/23  | 25      |
| <i>Canavalia picta</i>       | APM        | 24/11 | 46      | 54/8   | 15      |
|                              | PC         | 12/10 | 83      | 31/4   | 13      |
|                              | CN         | 11/9  | 50      | 38/11  | 30      |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | APM        | 17/5* | 29      | 94/53* | 56      |
|                              | PC         | 11/6* | 54      | 93/32* | 09      |
|                              | CN         | 23/2* | 09      | 72/16* | 22      |
| <i>Dioclea violacea</i>      | APM        | 28/6  | 21      | 99/27  | 27      |
|                              | PC         | 20/0  | 00      | 82/6   | 07      |
|                              | CN         | ----  | --      | 147/24 | 16      |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | APM        | 15/11 | 73      | 14/4   | 29      |
|                              | PC         | 21/1  | 50      | 16/0   | 00      |
|                              | CN         | 35/8  | 23      | 58/20  | 35      |
| <i>Vigna candida</i>         | APM        | 16/12 | 75      | 21/16  | 76      |
|                              | PC         | 10/7  | 70      | 1/0    | 00      |
|                              | CN         | 49/29 | 59      | 36/29  | 80      |
| <i>Rhynchosia</i> sp.<br>50  | APM        | 12/5  | 42      | 34/11  | 32      |
|                              | PC         |       | ----    | --     | 2/1     |
|                              | CN         | 19/13 | 68      | 14/3   | 21      |

\* frutos imaturos

**TABELA 07** - Valores de  $X^2$  obtidos pela comparação entre autopolinização manual (APM) e controle (C) e entre polinização cruzada (PC) e controle (C) para as espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP.

| ESPÉCIE                      | 1992 + 1993                    |                               |
|------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
|                              | APM x C<br>( $X^2_{(1)} ; p$ ) | PC x C<br>( $X^2_{(1)} ; p$ ) |
| <i>Canavalia parviflora</i>  | (9.28 ; 0.0023)                | (7.71 ; 0.0055)               |
| <i>Canavalia picta</i>       | (1.98 ; 0.1593)                | (0.31 ; 0.5775)               |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | (11.63 ; 0.0006)               | (4.31 ; 0.0379)               |
| <i>Dioclea violacea</i>      | (2.52 ; 0.1125)                | (4.96 ; 0.0259)               |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | (2.01 ; 0.1565)                | (8.16 ; 0.0043)               |
| <i>Vigna candida</i>         | (0.12 ; 0.7325)                | (0.02 ; 0.8917)               |
| <i>Rhynchosia sp.</i>        | (0.63 ; 0.4291)                | (0.00 ; 0.9805)               |

**TABELA 08** - Valores de  $X^2$  para resultados obtidos em autopolinização manual e polinização cruzada entre anos diferentes, para as espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP.

| ESPÉCIE                      | POLINIZAÇÕES MANUAIS<br>1992 x 1993    |                                            |
|------------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------------|
|                              | AUTOPOLINIZAÇÃO<br>( $X^2_{(1)} ; p$ ) | POLINIZAÇÃO CRUZADA<br>( $X^2_{(1)} ; p$ ) |
| <i>Canavalia parviflora</i>  | (0.10 ; 0.7554)                        | (0.58 ; 0.4476)                            |
| <i>Canavalia picta</i>       | (4.87 ; 0.0273)                        | (8.44 ; 0.0037)                            |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | (1.51 ; 0.2195)                        | (0.72 ; 0.3970)                            |
| <i>Dioclea violacea</i>      | (0.23 ; 0.6287)                        | (1.44 ; 0.2295)                            |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | (1.91 ; 0.1670)                        | _____                                      |
| <i>Vigna candida</i>         | (0.00 ; 0.9752)                        | _____                                      |
| <i>Rhynchosia sp.</i>        | (0.16 ; 0.6901)                        | _____                                      |

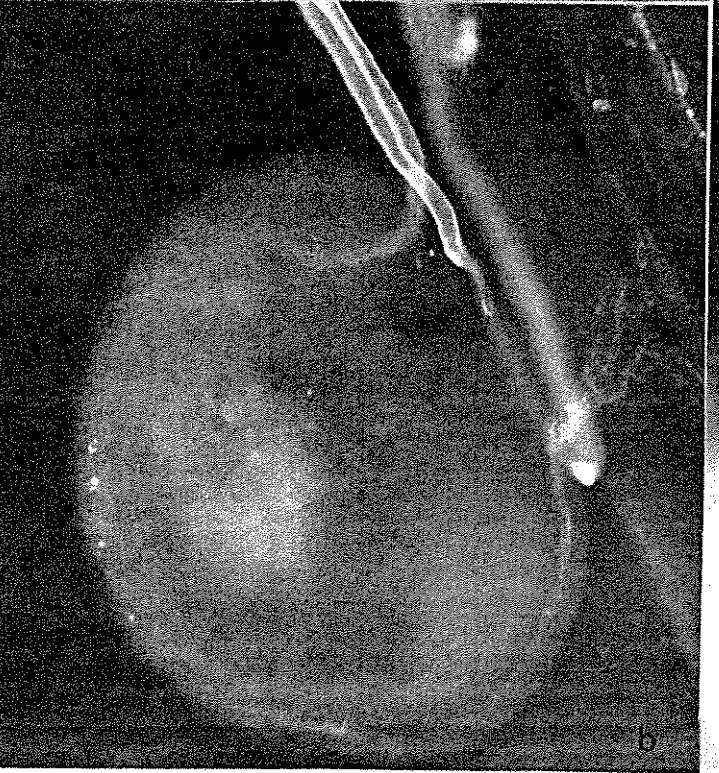
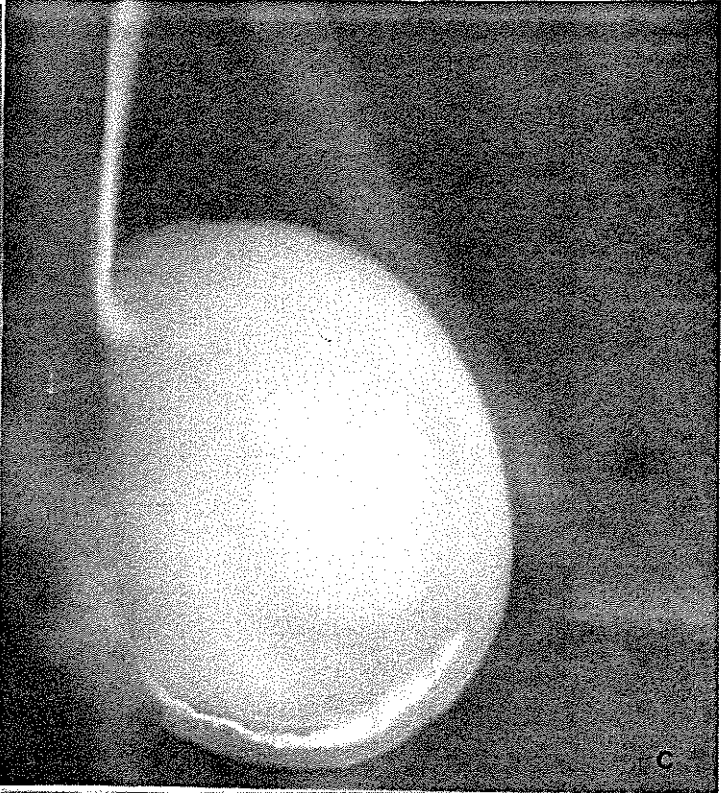
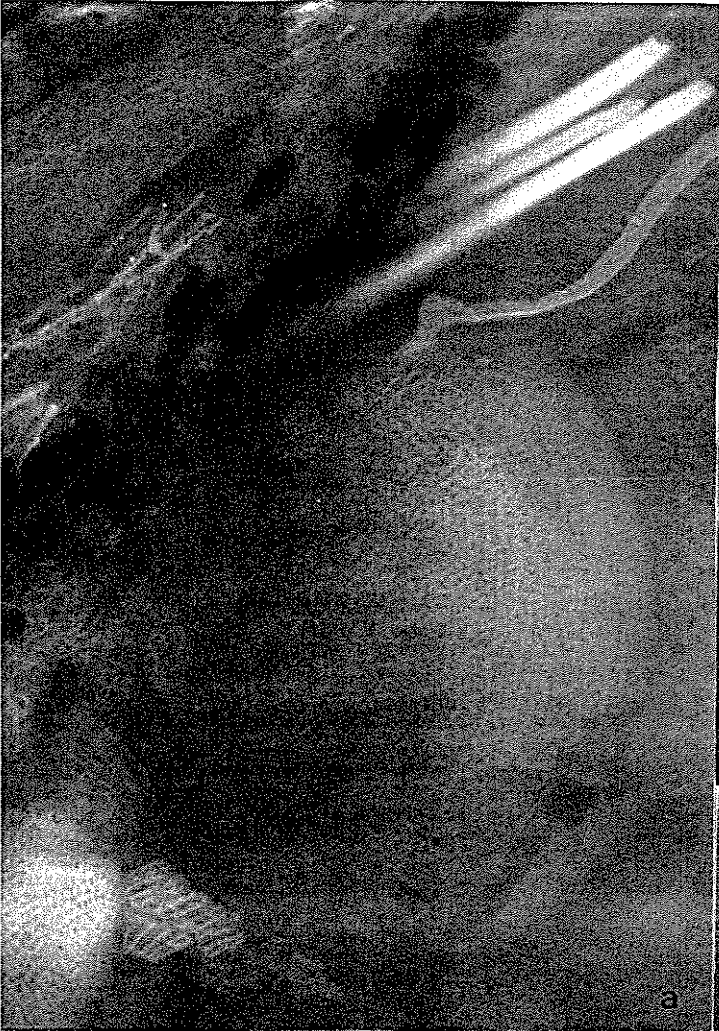
**TABELA 09** - Taxa de germinação das sementes obtidas a partir de frutos dos experimentos de polinização manuais realizados em espécies da tribo Phaseoleae; APM - autopolinização manual; PC - polinização cruzada; CN - condições naturais.

| Espécie                      | Tratamento | Sementes<br>(n) | Sementes<br>germinadas<br>(n) | Taxa de<br>Germinação<br>(%) | ( $X^2_{(1)} ; p$ ) |
|------------------------------|------------|-----------------|-------------------------------|------------------------------|---------------------|
| <i>Canavalia parviflora</i>  | APM        | 05              | 05                            | 100                          | _____               |
|                              | CN         | 05              | 05                            | 100                          |                     |
| <i>Canavalia picta</i>       | APM        | 13              | 11                            | 84                           | (0.04; 0.845)       |
|                              | PC         | 14              | 11                            | 78                           | (0.13; 0.720)       |
|                              | CN         | 41              | 38                            | 93                           |                     |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | APM        | 09              | 09                            | 100                          | (0.00; 1.000)       |
|                              | CN         | 20              | 20                            | 100                          |                     |
| <i>Vigna candida</i>         | APM        | 20              | 10                            | 50                           | (1.76; 0.184)       |
|                              | CN         | 28              | 24                            | 86                           |                     |
| <i>Rhynchosia</i> sp.        | APM        | 03              | 02                            | 66                           | _____               |
|                              | CN         | 06              | 02                            | 33                           |                     |

## 5.2 - Crescimento de tubo polínico

Na maioria das espécies estudadas, há tubos polínicos penetrando na micrópila dos óvulos de flores submetidas à autopolinização manual e à polinização cruzada. Os gineceus de flores autopolinizadas de *Canavalia parviflora* apresentaram tubos polínicos na região do ovário em 24 horas, estes penetram na micrópila dos primeiros óvulos somente no intervalo de 48 horas (Fig. 20a). Os gineceus das flores desta espécie submetidas a polinização cruzada também apresentaram tubos polínicos penetrando na micrópila dos primeiros óvulos no intervalo de 48 horas (Fig. 20c), sendo todos os óvulos alcançados no intervalo de 120 horas.

Em *Canavalia picta* os tubos polínicos alcançam a micrópila dos óvulos de flores autopolinizadas em 24 horas (Fig. 20b), ao passo que em flores submetidas a polinização cruzada o intervalo é de 48 horas (Fig. 20d).



Os gineceus das flores de *Dioclea rufescens* submetidos a autopolinização manual e polinização cruzada, apresentaram tubos polínicos nas micrópilas de todos os óvulos no intervalo de 24 horas, sendo que a partir de 6 horas as flores autopolinizadas possuíam tubos polínicos penetrando na micrópila dos óvulos (Fig. 21). Tubos polínicos foram observados na micrópila de todos os óvulos das flores autopolinizadas de *Dioclea violacea*, no intervalo de tempo de 24 horas. Neste mesmo período, foram observados tubos polínicos somente no estigma e estilete de flores submetidas a polinização cruzada.

*Centrosema sagittatum* apresentou tubos polínicos na micrópila dos primeiros óvulos de flores submetidas a autopolinização manual e polinização cruzada, no intervalo de 48 horas.

Flores de *Vigna candida* autopolinizadas manualmente e submetidas a polinização cruzada apresentaram, no período de 24 horas, tubos polínicos na micrópila dos primeiros óvulos.

O crescimento de tubos polínicos em *Rhynchosia* sp. foi verificado em uma única flor submetida a autopolinização manual, na qual se observou tubos polínicos atingindo apenas a região do estilete no período de 48 horas.

### 5.3 - Razão Pólen/Óvulo (P/O)

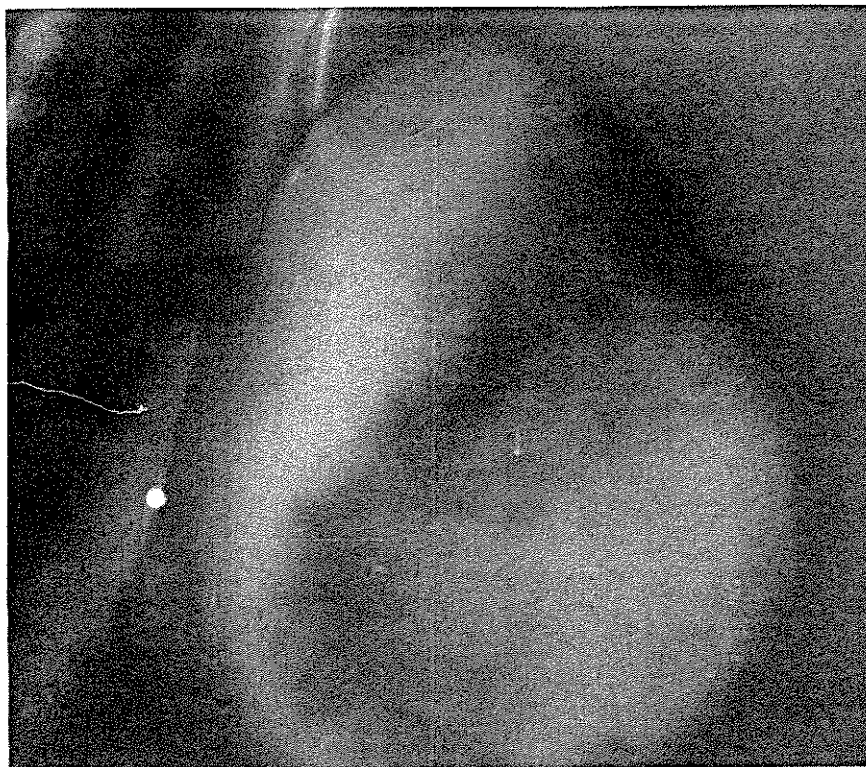
As razões pólen/óvulo de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, *Centrosema sagittatum*, *Vigna candida* e *Rhynchosia* sp. estão relacionadas na Tabela 10. Os valores de P/O da maioria das espécies indicam que estas possuem sistema reprodutivo de xenógamo facultativo a xenógamo. Somente *C. sagittatum* apresentou valor de P/O entre sistema reprodutivo autógamo facultativo e xenógamo facultativo, embora este valor seja mais próximo do valor de P/O para sistema reprodutivo xenógamo facultativo.

**TABELA 10** – Razão Pólen/Óvulo (P/O) para sete espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP.

| ESPÉCIE                      | FLORES<br>(n) | P/O    |
|------------------------------|---------------|--------|
| <i>Canavalia parviflora</i>  | 10            | 1737.5 |
| <i>Canavalia picta</i>       | 10            | 4991.0 |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | 10            | 1175.0 |
| <i>Dioclea violacea</i>      | 10            | 1050.0 |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | 10            | 645.16 |
| <i>Vigna candida</i>         | 10            | 4422.2 |
| <i>Rhynchosia</i> sp.        | 10            | 4050.0 |

|                                        |                      |                |
|----------------------------------------|----------------------|----------------|
| Valores de P/O segundo Cruden (1971) : | autógamo facultativo | 168.5 ± 22.1   |
|                                        | xenógamo facultativo | 798.6 ± 87.7   |
|                                        | xenógamo             | 5859.2 ± 936.5 |



**FIGURA 21:** A - Tubos polínicos penetrando na micrópila de óvulo autopolinizado de *Dioclea rufescens* no intervalo de 6 horas(seta).

#### 5.4 - Razões fruto/flor(FR/FL) e semente/óvulo(S/O)

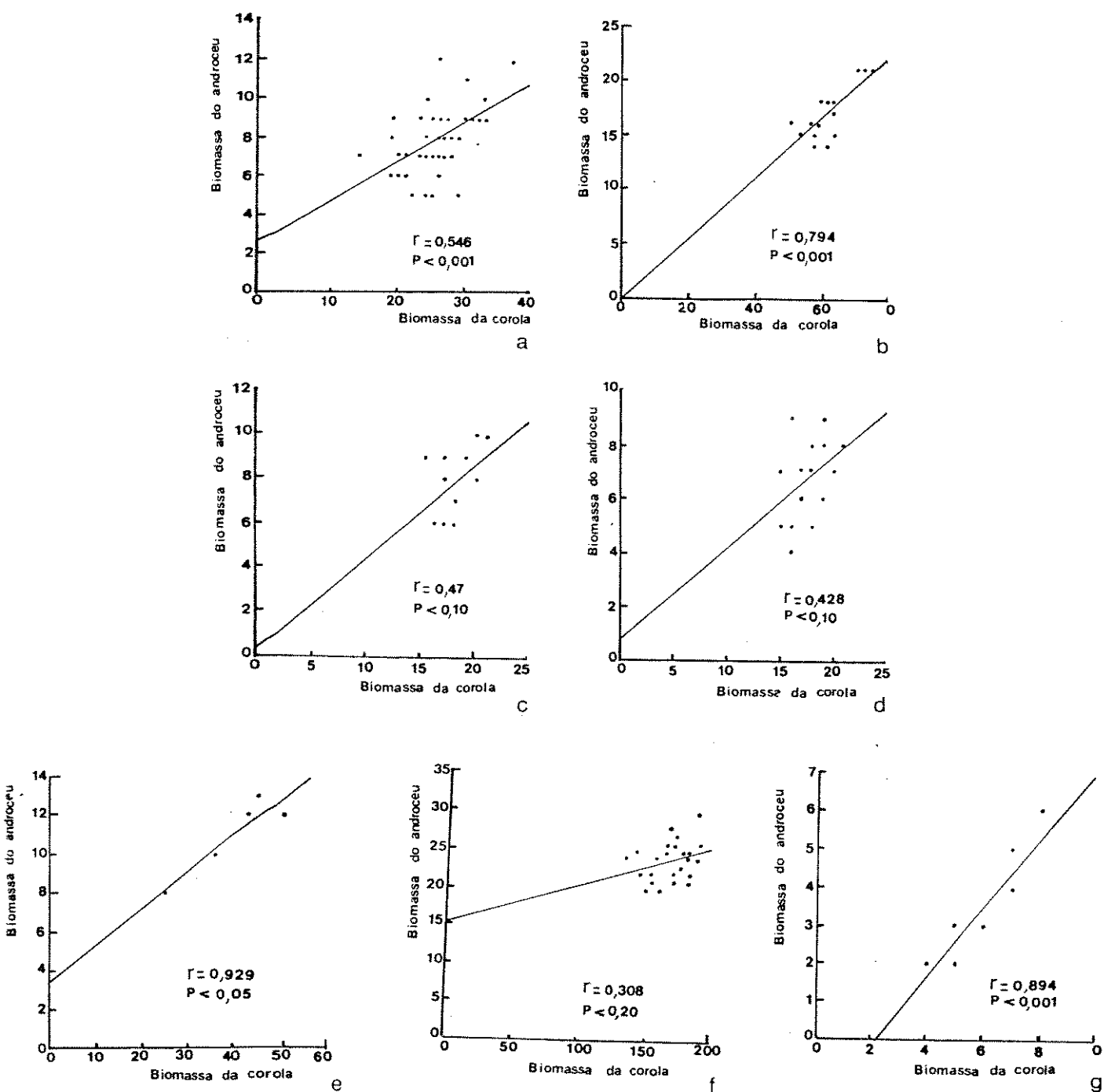
As razões fruto/flor e semente/óvulo das espécies estudadas estão apresentadas na tabela 11. Podemos verificar que, de acordo com BAWA & BUCKLEY (1989), quando consideramos a razão fruto/flor das espécies estudadas, todas são consideradas xenógamas, uma vez que apresentam valores para razão fruto/flor(FR/FL) distantes de 1.0. Entretanto quando observamos os valores para razão semente/óvulo(S/O), todas as espécies são consideradas autógamas, visto que estes valores são próximos a 1.0.

**TABELA 11** - Razões Fruto/flor (FR/FL) e Semente/Óvulo (S/O) para sete espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. N<sub>1</sub> - n° de inflorescências; N<sub>2</sub> - n° de frutos.

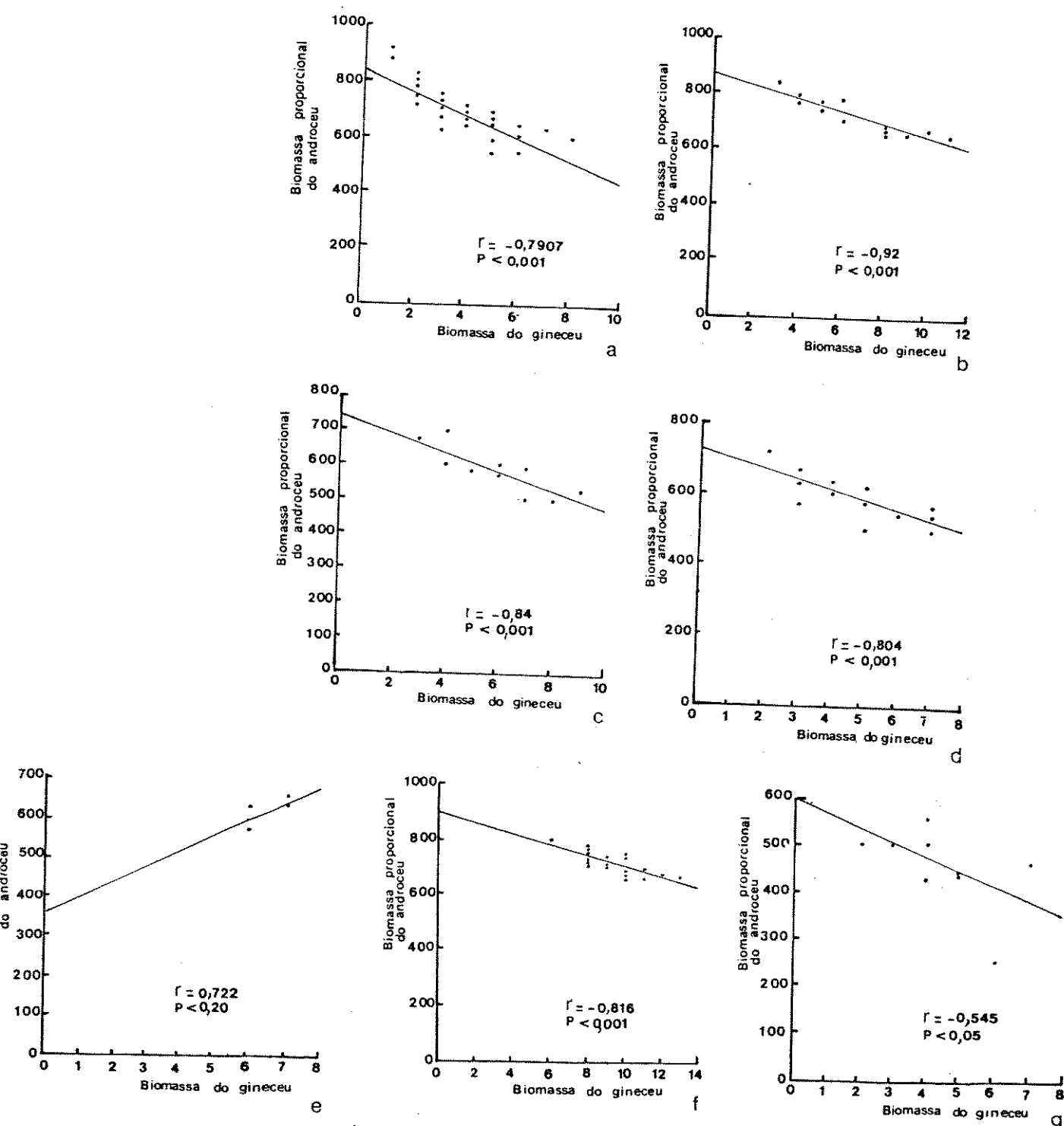
| ESPÉCIE                      | N <sub>1</sub> | FR/FL | N <sub>2</sub> | S/O   |
|------------------------------|----------------|-------|----------------|-------|
| <i>Canavalia parviflora</i>  | 5              | 0.390 | 60             | 0.885 |
| <i>Canavalia picta</i>       | 5              | 0.024 | 23             | 0.788 |
| <i>Dioclea rufescens</i>     | 5              | 0.039 | ---            | ----- |
| <i>Dioclea violacea</i>      | 5              | 0.015 | 07             | 0.910 |
| <i>Centrosema sagittatum</i> | 5              | 0.352 | 30             | 0.850 |
| <i>Vigna candida</i>         | 5              | 0.370 | 60             | 0.762 |
| <i>Rhynchosia</i> sp.        | 5              | 0.158 | 60             | 0.812 |

#### 5.5 - Biomassa dos elementos da corola e a biomassa dos órgãos reprodutivos.

A correlação linear(r) entre a biomassa da corola e a biomassa do androceu das espécies estudadas, mostrou-se positiva (Fig. 22). *Canavalia parviflora*, *C. picta* e *Rhynchosia* sp. apresentaram uma correlação altamente significativa ( $P < 0.001$ ). *Centrosema sagittatum* também exibiu uma correlação positiva estatisticamente significativa ( $P < 0.05$ ). Entretanto *Dioclea rufescens*, *D. violacea* e *Vigna candida* apresentam uma correlação positiva, estatisticamente não significativa entre a biomassa



**FIGURA 22:** Correlação linear: biomassa da corola, peso seco em mg, vs. biomassa do androceu, peso seco em mg, para sete espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. a - *C. parviflora*; b - *C. picta*; c - *D. rufescens*; d - *D. violacea*; e - *C. sagittatum*; f - *V. candida*; g - *Rhynchosia* sp..



**FIGURA 23:** Correlação linear: biomassa do gineceu, peso seco em mg, vs. biomassa proporcional do androceu, peso seco em mg, para sete espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. a - *C. parviflora*; b - *C. picta*; c - *D. rufescens*; d - *D. violacea*; e - *C. sagittatum*; f - *V. candida*; g - *Rhynchosia* sp..

da corola e a biomassa do androceu sendo  $P < 0.10$  para *D. rufescens* e *D. violacea* e  $P < 0.20$  para *V. candida*.

A figura 23 mostra que, na maioria das espécies, os dados da biomassa do gineceu são negativamente relacionados com os dados da biomassa proporcional do androceu, sendo que apenas *Centrosema sagittatum* apresenta uma correlação positiva. Nas espécies que mostraram uma correlação negativa entre a biomassa do gineceu e a biomassa proporcional do androceu, tal correlação é altamente significativa ( $P < 0.001$ ), apenas *Rhynchosia* sp. apresentou  $P < 0.05$ . A correlação positiva de *C. sagittatum* não foi estatisticamente significativa ( $P < 0.20$ ).

## 6 - VISITANTES FLORAIS

### 6.1 - Polinizadores

Abelhas da família Anthophoridae são os polinizadores primários das flores de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, e *Vigna candida*. As flores de *Centrosema sagittatum* possuem, como principais polinizadores, abelhas da família Apidae e as flores de *Rhynchosia* sp. possuem abelhas das famílias Megachilidae e Anthophoridae como polinizadores. Na tabela 12 e 13 estão relacionados, respectivamente, os principais polinizadores de cada espécie de planta estudada e as medidas destes polinizadores. A frequência de visita dos principais polinizadores de cada espécie, bem como o número de visitas destes polinizadores durante cada hora, estão representadas, respectivamente, nas figuras 24 e 25.

#### 6.1.1 - Comportamento de visita dos polinizadores

##### *Canavalia parviflora*

A abelha *Centris scopipes* e *C. bicolor* são os polinizadores primários das flores de *Canavalia parviflora*. A visita destas abelhas às flores de *C.*

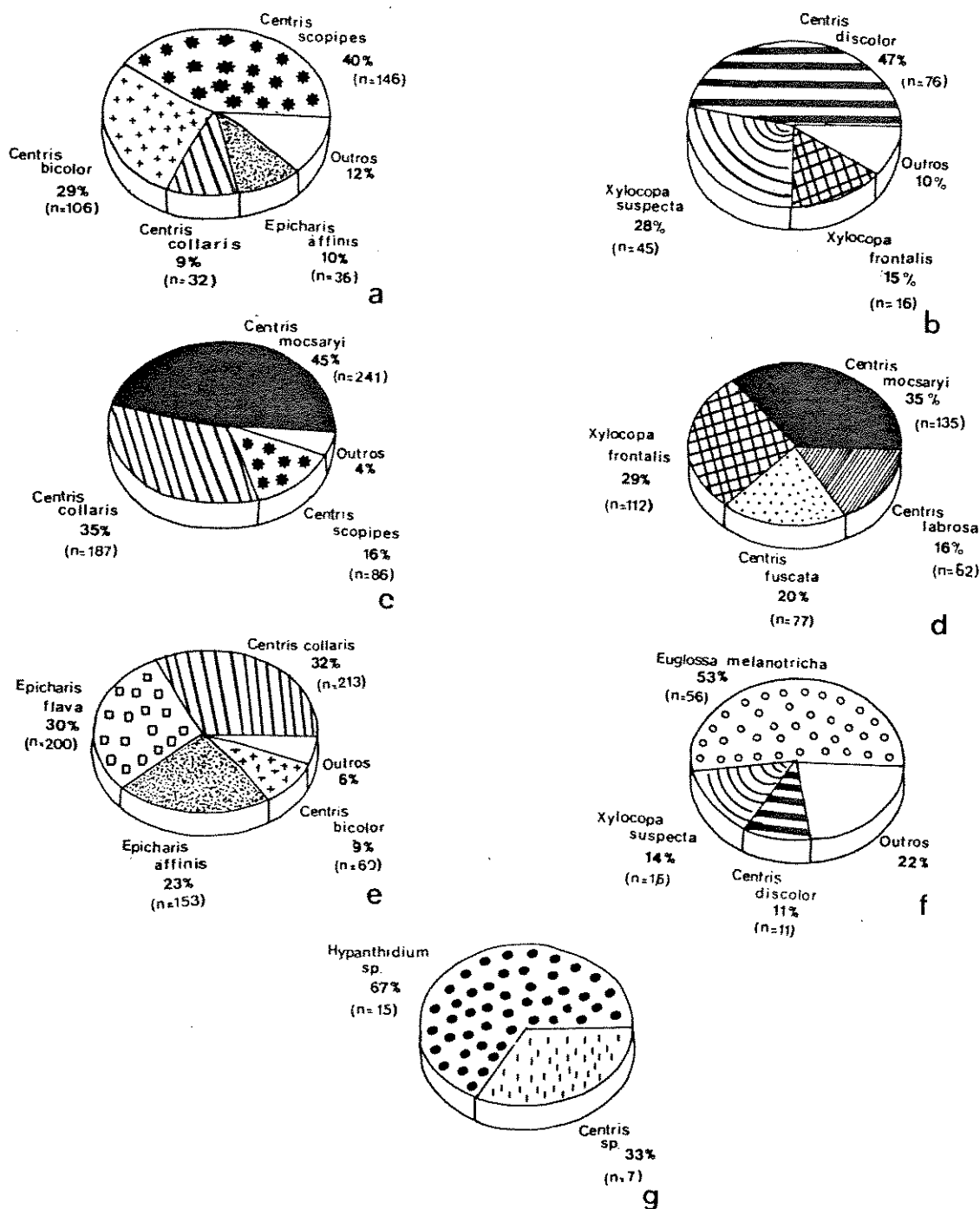
**TABELA 12** : Abelhas polinizadoras das espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. Simbologia empregada: PP = polinizador primário; PS = polinizador secundário.

| Abelha                                          | Espécie de Phaseoleae       |                        |                              |                          |                         |                       |                      |
|-------------------------------------------------|-----------------------------|------------------------|------------------------------|--------------------------|-------------------------|-----------------------|----------------------|
|                                                 | <i>Canavalia parviflora</i> | <i>Canavalia picta</i> | <i>Centrosema sagittatum</i> | <i>Dioclea rufescens</i> | <i>Dioclea violacea</i> | <i>Rhynchosia</i> sp. | <i>Vigna candida</i> |
| <i>Acanthopus exellens</i>                      | PS                          | —                      | —                            | —                        | —                       | —                     | PS                   |
| <i>Bombus</i> sp.                               | —                           | —                      | PS                           | —                        | —                       | —                     | —                    |
| <i>Centris bicolor</i> (Lepeletier)             | PP                          | —                      | —                            | PS                       | PS                      | —                     | PS                   |
| <i>Centris collaris</i> (Lepeletier)            | PS                          | —                      | —                            | —                        | PP                      | —                     | PP                   |
| <i>Centris discolor</i> (Smith)                 | PS                          | PP                     | PS                           | PS                       | —                       | —                     | —                    |
| <i>Centris fuscata</i> (Lepeletier)             | —                           | —                      | —                            | PS                       | PS                      | —                     | —                    |
| <i>Centris labrosa</i> (Smith)                  | —                           | —                      | —                            | PS                       | —                       | —                     | —                    |
| <i>Centris mocsaryi</i> (Friese)                | PS                          | —                      | —                            | PP                       | PP                      | —                     | —                    |
| <i>Centris scopipes</i> (Friese)                | PP                          | —                      | —                            | —                        | PS                      | —                     | PS                   |
| <i>Centris</i> sp.                              | —                           | —                      | PS                           | —                        | —                       | PS                    | —                    |
| <i>Epicharis affinis</i> (Smith)                | PS                          | —                      | —                            | —                        | —                       | —                     | PS                   |
| <i>Epicharis flava</i> (Friese)                 | PS                          | —                      | —                            | —                        | —                       | —                     | PP                   |
| <i>Epicharis</i> sp.                            | —                           | —                      | PS                           | —                        | —                       | —                     | —                    |
| <i>Euglossa annectans</i> (Dressler)            | —                           | —                      | PP                           | —                        | —                       | —                     | —                    |
| <i>Euglossa</i> cf. <i>melanotricha</i> (Moure) | —                           | —                      | PP                           | —                        | —                       | —                     | —                    |
| <i>Eulaema nigrita</i> (Lepeletier)             | —                           | —                      | PS                           | —                        | —                       | —                     | —                    |
| <i>Hypanthidium</i> sp.                         | —                           | —                      | —                            | —                        | —                       | PP                    | —                    |
| <i>Micronychapis duckei</i> (Friese)            | —                           | PS                     | —                            | —                        | —                       | —                     | —                    |
| <i>Xylocopa brasilionorum</i> (Linnaeus)        | —                           | PS                     | —                            | PS                       | —                       | —                     | PS                   |
| <i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier)             | —                           | PS                     | —                            | PP                       | PS                      | —                     | PS                   |
| <i>Xylocopa suspecta</i> Moure & Camargo        | PS                          | PP                     | PS                           | PS                       | —                       | —                     | —                    |

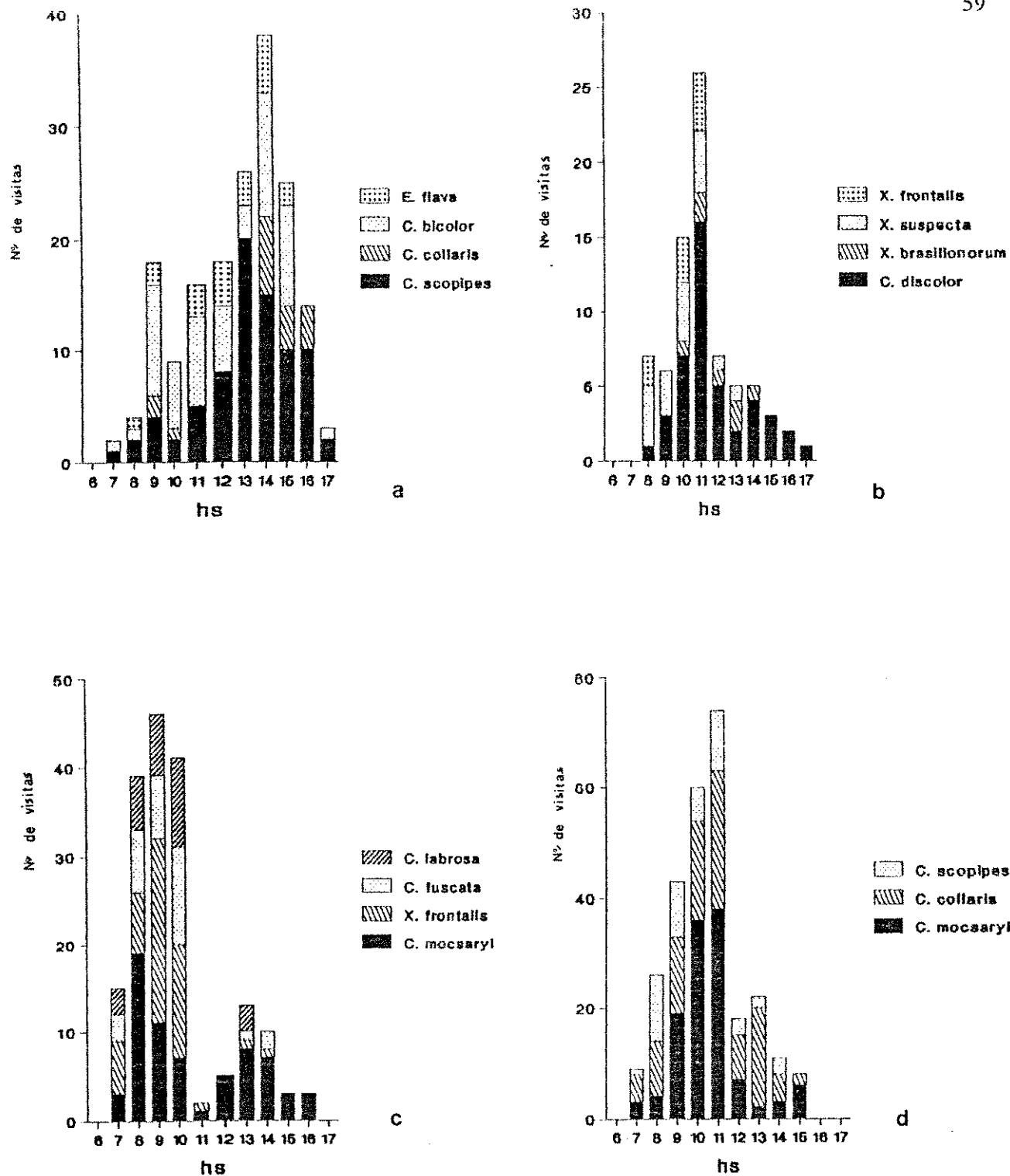
**TABELA 13 :** Medidas do comprimento(CO) e da largura(LA) do corpo das abelhas polinizadoras das espécies da tribo Phaseoleae da reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP.

| Polinizador                                     | CO                           | LA                |
|-------------------------------------------------|------------------------------|-------------------|
|                                                 | (mm)<br>( $\bar{X} \pm SD$ ) |                   |
| <i>Acanthopus exellens</i>                      | (22.0 $\pm$ 0.00)            | (9.0 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Bombus</i> sp.                               | -----                        | -----             |
| <i>Centris bicolor</i> (Lepeletier)             | (17.0 $\pm$ 7.07)            | (7.0 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Centris collaris</i> (Lepeletier)            | (27.0 $\pm$ 1.06)            | (10.2 $\pm$ 4.69) |
| <i>Centris discolor</i> (Smith)                 | (24.0 $\pm$ 1.55)            | (9.6 $\pm$ 5.77)  |
| <i>Centris fuscata</i> (Lepeletier)             | (14.5 $\pm$ 1.00)            | (6.0 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Centris labrosa</i> (Smith)                  | (12.0 $\pm$ 0.00)            | (5.0 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Centris mocsaryi</i> (Friese)                | (21.3 $\pm$ 2.05)            | (8.3 $\pm$ 4.83)  |
| <i>Centris scopipes</i> (Friese)                | (24.8 $\pm$ 0.98)            | (10.2 $\pm$ 4.08) |
| <i>Centris</i> sp.                              | -----                        | -----             |
| <i>Epicharis affinis</i> (Smith)                | (19.0 $\pm$ 1.41)            | (7.6 $\pm$ 5.47)  |
| <i>Epicharis flava</i> (Friese)                 | (25.0 $\pm$ 1.89)            | (8.3 $\pm$ 5.16)  |
| <i>Epicharis</i> sp.                            | -----                        | -----             |
| <i>Euglossa annectans</i> (Dressler)            | (11.0 $\pm$ 0.00)            | (4.3 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Euglossa</i> cf. <i>melanotricha</i> (Moure) | (14.0 $\pm$ 0.00)            | (5.0 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Eulaema nigrita</i> (Lepeletier)             | (22.0 $\pm$ 0.00)            | (9.0 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Hypanthidium</i> sp.                         | (8.0 $\pm$ 0.00)             | (3.0 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Micronychapis duckei</i> (Friese)            | (14.0 $\pm$ 0.00)            | (5.5 $\pm$ 0.00)  |
| <i>Xylocopa brasiliensis</i> (Linnaeus)         | (23.2 $\pm$ 1.25)            | (9.2 $\pm$ 5.00)  |
| <i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier)             | (32.5 $\pm$ 1.29)            | (12.7 $\pm$ 0.00) |
| <i>Xylocopa suspecta</i> Moure & Camargo        | (25.0 $\pm$ 0.00)            | (10.0 $\pm$ 0.00) |

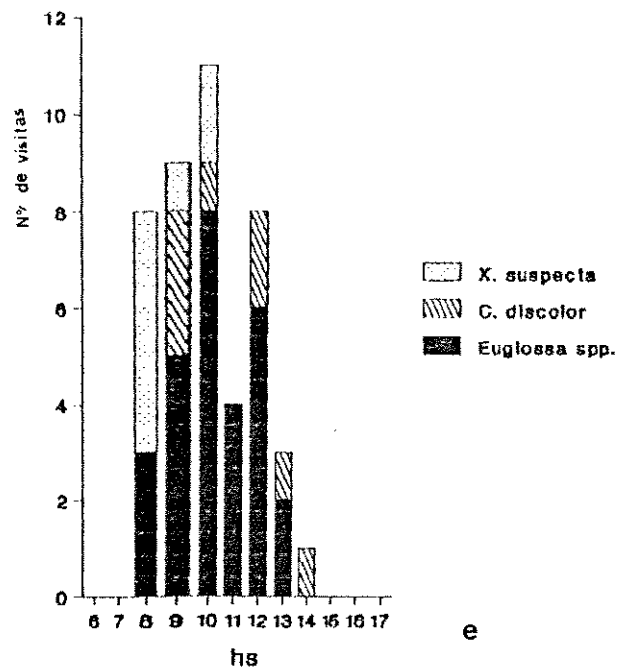
*parviflora* inicia logo após a antese e prolonga-se durante todo o dia até às 1800h, sendo o maior número de visitas de *C. scopipes* entre 12:00h e 13:00h, ou seja, logo após a antese floral (Fig. 25a). Enquanto *C. bicolor* visita as flores de *C. parviflora*, principalmente, entre 8:00h e 9:00h e entre 14:00h e 16:00h. As visitas a cada flor dura cerca de quatro segundos e, geralmente a cada período de visita, estas abelhas visitam várias flores permanecendo longo período próximo à planta; ocasionalmente *C. scopipes* expulsa indivíduos de *Centris bicolor* que estão visitando a mesma planta. *Centris scopipes* e *C. bicolor* ao aproximarem-se de uma flor, pousam sobre o estandarte deslocando-o para baixo, sendo que o deslocamento ocorre devido a pressão da abelha sobre o estandarte, ocasionando o desencaixe entre as aurículas do estandarte e as alas



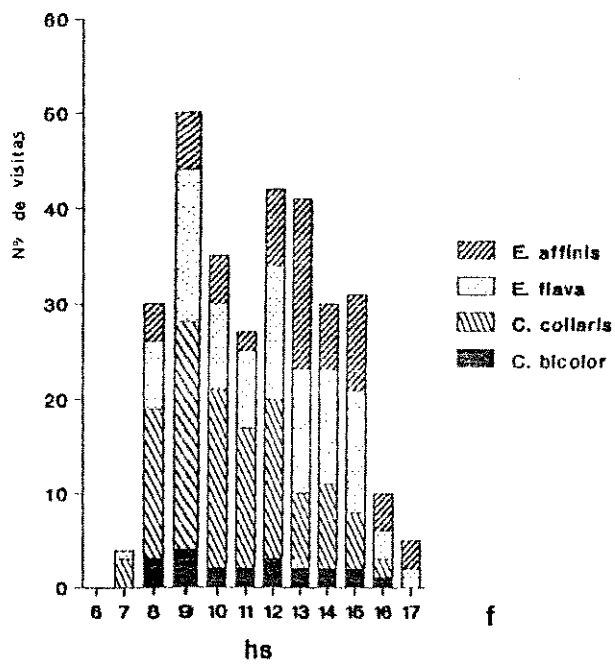
**FIGURA 24 :** Frequências de visitas dos polinizadores às flores das espécies da tribo Phaseoleae na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. a - *Canavalia parviflora*; b - *C. picta*; c - *Dioclea rufescens*; d - *D. violacea*; e - *Centrosema sagittatum*; f - *Vigna candida*; g - *Rhynchosia* sp..



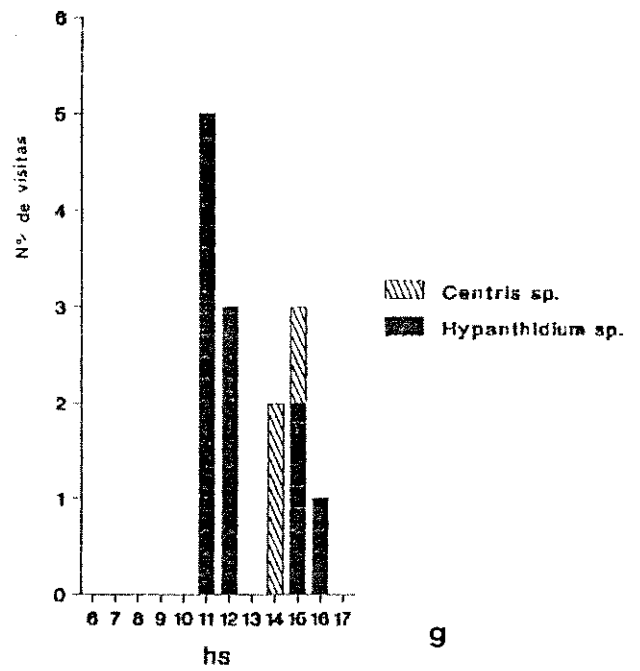
**FIGURA 25 :** Número de visitas dos polinizadores das espécies de Phaseoleae ao longo do dia, na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. a - *Canavalia parviflora*; b - *Canavalia picta*; c - *Dioclea rufescens*; d - *Dioclea violacea*.



e



f



g

cont. FIGURA 25: e - *Centrosema sagittatum*; f - *Vigna candida*; g - *Rhynchosia* sp.

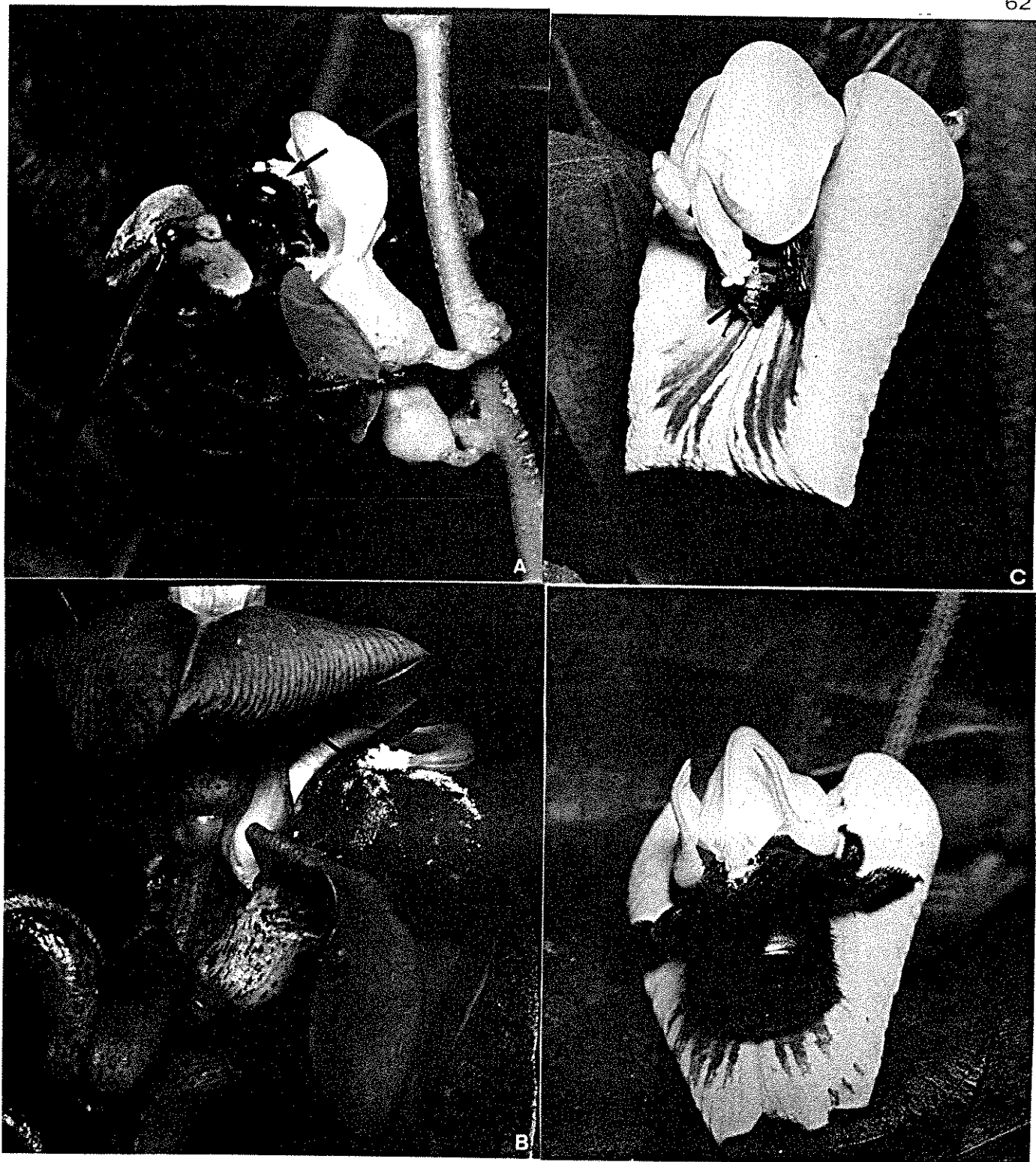
(Fig. 18a e 18b). Concomitantemente as alas e as quilhas, uma vez desencaixadas, são empurradas para trás pela cabeça das abelhas, quando estas introduzem a língua na base dos elementos da corola para alcançar o néctar através da base fenestrada da bainha estaminal. Neste momento os órgãos reprodutivos são liberados da quilha e contatam a região superior da cabeça da abelha (Fig. 26a), onde os grãos de pólen ficam depositados.

As outras espécies de abelhas que polinizam as flores de *C. parviflora* apresentam comportamento de visita semelhante ao de *C. scopipes* e de *C. bicolor*. Entretanto *Epicharis affinis* em algumas visitas, utiliza o primeiro par de pernas para afastar lateralmente os órgãos reprodutivos, não os contatando.

O beija-flor *Amazilia lactea* foi observado visitando as flores de *C. parviflora*, na manhã seguinte à antese, ocasião em que as flores apresentam coloração vermelha. Ao introduzir o bico na base dos elementos da corola, ocorre o contato dos órgãos produtivos com a mandíbula superior do beija-flor. Este beija-flor foi considerado polinizador secundário das flores de *C. parviflora*, uma vez que sua frequência de visitas é baixa.

### *Canavalia picta*

Os polinizadores primários das flores de *Canavalia picta* foram as abelhas *Centris discolor* e *Xylocopa suspecta*, sendo que estas duas espécies perfazem 75% da frequência total de visitas observadas nas flores de *C. picta* (Fig. 24b). As abelhas iniciam as visitas as flores de *C. picta* nas primeiras horas da manhã, por volta das 06:30h, estendendo-as até o entardecer; cerca de 17:30h, sendo mais frequentes as visitas de *C. discolor* e *X. suspecta* às flores de *C. picta* no intervalo entre 10:00h e 11:00h (Fig. 25b). Cada visita a uma dada flor dura cerca de cinco segundos e geralmente as abelhas visitam várias flores de uma planta. O comportamento de visita das duas espécies de abelhas é semelhante. Ao se aproximarem da flor, pousam sobre o estandarte deslocando-o para baixo; neste momento a justaposição das aurículas das alas à calosidade do estandarte é interrompida (Fig. 19a e 19b) e as abelhas, com o auxílio da cabeça, empurram as quilhas ligeiramente para trás e introduzem a língua na base fenestrada para alcançar o



**FIGURA 26 :** a - visita de *Centris scopipes* à flor de *Canavalia parviflora*; b - visita de *Xylocopa suspecta* à flor de *Canavalia picta*; c e d - visitas de *Euglossa annectans* e *X. suspecta* às flores de *Centrosema sagittatum*. A região de contato dos órgãos reprodutivos no corpo da abelha varia nas espécies de planta, sendo na cabeça em *C. scopipes*(seta), no torác em *X. suspecta*(seta) e no abdômen ou no tórax da abelha, respectivamente, em *E. annectans* e *X. suspecta*(setas)..

néctar. No instante em que as quilhas são empurradas para trás, os órgãos reprodutivos deslizam na superfície interna da quilha, são liberados e contatam a região dorsal do tórax das abelhas, os grãos de pólen aderem ao tórax (Fig.26b), nas asas e no abdomen das abelhas.

As abelhas *Xylocopa frontalis* e *X. brasilionorum* apresentaram comportamento de visita semelhante a *C. discolor* e *X. suspecta* ao visitar as flores de *C. picta*.

A abelha *Micronychapis duckei* exibiu comportamento de visita diferente de *Centris discolor* e das espécies de *Xylocopa*. Ao pousar sobre o estandarte, caminha em direção à base dos elementos da corola, introduzindo a língua na base fenestrada. Concomitantemente levanta o abdomen e empurra ligeiramente as quilhas para trás. Neste momento os órgãos reprodutivos deslizam da quilha e contatam a extremidade do abdomen da abelha. Após tomar néctar, a abelha desloca-se para trás, retira o pólen acumulado na extremidade do abdomen com o auxílio das pernas posteriores e retorna para a base dos elementos da corola para novamente obter néctar. Este comportamento pode se repetir algumas vezes, antes da abelha se deslocar para outra flor.

### *Dioclea rufescens*

As abelhas *Centris mocsaryi* e *Xylocopa frontalis* foram os polinizadores primários das flores de *Dioclea rufescens* (Fig. 24c). As visitas destas abelhas às flores de *D. rufescens* ocorre durante todo o dia, mas principalmente entre 8:00h e 10:00h (Fig. 25c). Entretanto, o comportamento de visita de *C. mocsaryi* e *X. frontalis* às flores de *D. rufescens* é diferente. *Centris mocsaryi* ao aproximar-se das flores de *D. rufescens* pousa sobre as alas apoiando o segundo par de pernas na região esculturada da ala. Em seguida as abelhas agarram-se com a mandíbula na região calosa do estandarte, deslocando-o para trás com o auxílio da cabeça, de modo que o estandarte desencaixe das alas na região das aurículas infletidas (Fig. 18a e 18b). As

alas desencaixadas do estandarte são empurradas para baixo pelas pernas das abelhas, permanecendo apoiadas na dobra presente nas quilhas (Fig. 13e). Neste momento, as abelhas introduzem a língua na base dos elementos da corola para obter o néctar através da base fenestrada da bainha estaminal, os órgãos reprodutivos são liberados das quilhas contatando a abelha na região da tibia do primeiro par de pernas (Fig. 27a). Os órgãos reprodutivos contatam o lado direito do corpo da abelha, pelo fato da quilha estar posicionada lateralmente em relação ao estandarte e às alas. As visitas de *C. mocsaryi* em cada flor de *D. rufescens* dura cerca de quatro segundos, sendo visitadas várias flores em cada turno. Foram observados até três indivíduos de *C. mocsaryi* visitando as flores de uma planta num mesmo período de visita. A abelha *Xylocopa frontalis*, por tratar-se de uma abelha maior do que *C. mocsaryi*, parece “desajeitada” ao visitar as flores de *D. rufescens*, derrubando, em várias ocasiões, as alas das flores. Ao aproximar-se da flor, esta abelha pousa sobre as alas deslocando-as para baixo, concomitantemente empurra, com a cabeça, o estandarte para trás e introduz a língua na base dos elementos da corola para alcançar o néctar (Fig. 27c). Neste momento os órgãos reprodutivos são liberados das quilhas e contatam a região ventral da cabeça da abelha, próxima à mandíbula (Fig. 27d). Geralmente nas flores visitadas por *X. frontalis* que perdem as alas e/ou os órgãos reprodutivos permanecem expostos, quando outras abelhas menores como *C. mocsaryi* visitam estas flores, não ocorre mais contato com os órgãos reprodutivos. Vários indivíduos de *X. frontalis* foram observados visitando as flores de uma mesma planta de *D. rufescens*. A visita desta abelha, em cada flor, dura cerca de dez segundos e várias flores são visitadas durante o turno de visita.

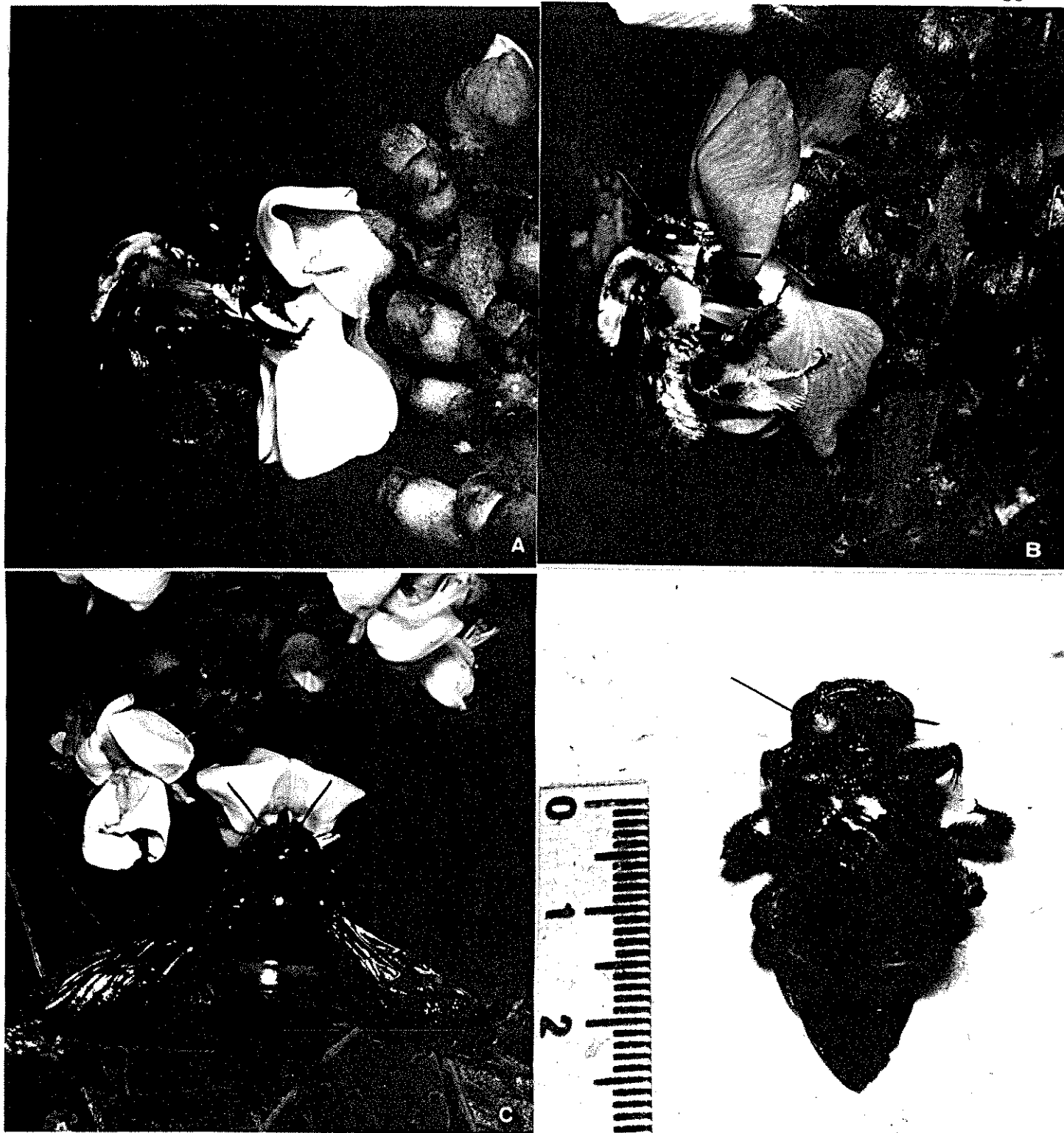
As demais espécies de *Centris* como *C. bicolor*, *C. discolor*, *C. fuscata* e *C. labrosa* apresentaram comportamento de visita semelhante ao de *C. mocsaryi*. Entretanto em *C. bicolor* e *C. fuscata* o contato dos órgãos reprodutivos ocorre na região ventral do tórax e em *C. labrosa* na região ventral do abdomen. *Xylocopa brasilionorum* e *X. suspecta* apresentaram comportamento semelhante ao de *X. frontalis* ao visitarem as flores de *D. rufescens*. Comportamento agonístico foi observado, em várias ocasiões, entre indivíduos de *C. mocsaryi* e *C. fuscata*, entre indivíduos de *C. mocsaryi* e *C. labrosa* e entre indivíduos de *C. fuscata* e *C. labrosa*.

As abelhas visitaram as flores de *D. rufescens* desde o início da antese, cerca de 06:00h, até às 16:30h (Fig. 25c), sendo que após este período, as flores não apresentam pólen e não produzem néctar.

### *Dioclea violacea*

As flores de *D. violacea* foram polinizadas, principalmente, pelas abelhas *Centris mocsaryi* e *C. collaris*, que perfazem 80% da frequência total de visitas observadas (Fig. 24d). Estas abelhas e outras espécies de *Centris*, tais como, *C. bicolor*, *C. fuscata* e *C. scopipes* exibiram comportamento de visita semelhante entre si ao visitarem as flores de *D. violacea*. As abelhas ao se aproximarem das flores, pousam sobre as alas utilizando os pares de pernas mediano e posterior, sendo que o par de pernas mediano permanece apoiado na superfície esculturada das alas (Fig. 27a). Concomitantemente, as abelhas introduzem a mandíbula na região calosa do estandarte deslocando-o para trás, e desencaixando-o das alas, na região das aurículas infletidas (Fig. 18a e 18b). As alas ao serem desencaixadas, são empurradas para baixo pelas pernas das abelhas, permanecendo apoiadas na dobra das quilhas (Fig. 14e). Em seguida, as abelhas introduzem a língua na base dos elementos da corola para retirar o néctar através da base fenestrada da bainha estaminal. Os órgãos reprodutivos são liberados da quilha e contatam a abelha na tibia da perna direita do primeiro par de pernas, onde os grãos de pólen são depositados (Fig. 27b). Os órgãos reprodutivos contatam este local da abelha, pelo fato da quilha estar localizada lateralmente em relação ao estandarte e às alas.

As espécies de *Centris* visitam as flores de *D. violacea* desde as primeiras horas da manhã, cerca de 06:30h até o período em que as flores não apresentam pólen e não produzem néctar, cerca de 16:30h (Fig. 25d). *C. mocsaryi*, *C. collaris* e *C. scopipes* apresentam maior número de visitas às flores de *D. violacea* no intervalo entre 8:00h e 11:00h (Fig. 25d). Durante cada turno de visitas, as abelhas visitam várias flores de uma planta, sendo que a visita a uma dada flor dura cerca de dois segundos. O local de



**FIGURA 27 :** a e b - *Centris mocsaryi* visitando as flores de *Dioclea rufescens* e *D. violacea*. A deposição dos grãos de pólen se dá na região da tíbia do primeiro par de pernas(seta); c - visita de *Xylocopa frontalis* à flor de *D. rufescens*. Note a língua da abelha sendo introduzida na base dos elementos da corola através da pequena depressão da calosidade(seta); d - a deposição dos grãos de pólen em de *X. frontalis* é feita na região ventral da cabeça (seta).

deposição de pólen de *D. violacea* em *C. bicolor* e em *C. fuscata* é semelhante ao de *D. rufescens*. Várias ocasiões foi observado comportamento agonístico entre indivíduos de *C. collaris* ou entre indivíduos de *C. collaris* e *C. scopipes*.

A abelha *Xylocopa frontalis* apresentou comportamento semelhante ao das espécies de *Centris* ao visitar as flores de *D. violacea*. Entretanto estas abelhas, por apresentarem tamanho maior que as espécies de *Centris* (Tab. 13), contatam os órgãos reprodutivos de *D. violacea* na região direita ventral da cabeça próxima à mandíbula, local onde os grãos de pólen são depositados à semelhança do que ocorre após visitar as flores de *D. rufescens* (Fig. 27d).

### *Centrosema sagittatum*

Abelhas Euglossini são os polinizadores primários das flores de *Centrosema sagittatum*. As espécies *Euglossa annectans* e *E. melanotricha* apresentaram comportamento semelhante, ao visitar as flores de *C. sagittatum*. Ao se aproximarem da planta, as abelhas adejam alguns segundos em frente à flor, em seguida pousam sobre o estandarte e caminham para a base dos elementos da corola, empurrando ligeiramente as alas e quilhas para cima, com o auxílio da cabeça. Neste momento a justaposição das aurículas das alas à região gibosa do estandarte é interrompida (Fig. 19a 19b), a abelha tem acesso ao néctar através da base fenestrada da bainha estaminal e os órgãos reprodutivos liberados, tocam a região dorsal do abdomen da abelha (Fig. 26c). As abelhas Euglossini visitam as flores de *C. sagittatum* desde as primeiras horas da antese, cerca de 6:30h até as flores começarem a murchar, por volta de 14:30h (Fig. 25e). A cada turno de visita, as abelhas visitam várias flores e visita a cada flor dura cerca de seis segundos. As visitas de *Euglossa* spp. às flores de *C. sagittatum* ocorrem principalmente no intervalo entre 9:00h e 13:00h (Fig. 25e).

As abelhas *Bombus* sp., *Centris discolor*, *Epicharis* sp. e *Xylocopa suspecta* visitaram as flores de *C. sagittatum* de maneira semelhante a descrita para as espécies de Euglossini. Entretanto como estas espécies de abelha apresentam tamanho

maior se comparado ao das espécies de Euglossini (Tab. 13), o contato dos órgãos reprodutivos no corpo destas abelhas ocorre de modo semelhante ao que ocorre em flores de *C. picta*, ou seja, na região dorsal do tórax (Fig. 26d).

### *Vigna candida*

As flores de *V. candida* foram polinizadas, principalmente por *Centris collaris* e *Epicharis flava* (Fig. 24f). Estas duas espécies de abelhas apresentaram comportamento semelhante durante a visita às flores de *V. candida*. As abelhas ao se aproximarem das flores, pousam sobre a ala direita e caminham em direção à base dos elementos da corola, apoiando as pernas na região esculturada das alas. Em seguida, ao introduzirem a cabeça na flor, deslocam o estandarte para trás desencaixando-o das alas e quilhas na região das aurículas infletidas (Fig. 18a e 18b). As alas e quilhas desencaixadas são empurradas para baixo devido a pressão exercida pelas abelhas no momento que introduzem a língua na base fenestrada da bainha estaminal, para alcançar o néctar. Concomitantemente o estigma e a região da escova de pelos do estilete deslizam do interior das quilhas, passam sobre o tórax da abelha contatando ligeiramente o dorso, mas principalmente na região lateral do tórax onde é depositada a maior parte do pólen (Fig. 28a). Os grãos de pólen são transportados para fora das quilhas pela escova de pelos do estilete. *Centris collaris* e *Epicharis flava* visitam as flores de *V. candida* desde as primeiras horas da manhã, cerca de 06:30h até o entardecer 17:30h, sendo maior o número de visitas por volta das 9:00h (Fig. 25f). A visita a uma dada flor dura cerca de nove segundos e durante o turno de visitas, as abelhas visitam várias flores.

As abelhas *C. bicolor*, *C. scopipes* e *E. affinis* apresentam comportamento semelhante ao de *C. collaris* e *E. flava* durante visita às flores de *V. candida*. *Epicharis affinis* foi a única espécie que apresentou maior número de visitas às flores, por volta das 13:00h. A abelha *Centris bicolor* foi observada, em várias ocasiões, visitando apenas as flores que se encontravam em ramos baixos da planta. Quando está

abelha visitava as flores localizadas em ramos altos, abelhas maiores como *C. collaris* expulsavam-na do local.

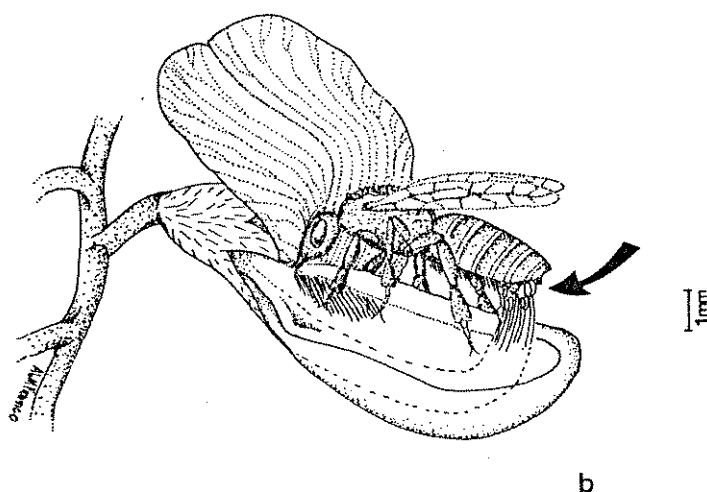
### *Rhynchosia* sp.

O polinizador primário das flores de *Rhynchosia* sp. é a abelha *Hypanthidium* sp. (Fig. 24g). Entretanto, as visitas desta abelha às flores de *Rhynchosia* sp. foram esporádicas. *Hypanthidium* sp. inicia a visita às flores de *Rhynchosia* sp. às 11:00h, estendendo-as até às 16:00h, quando as flores começam a murchar (Fig. 25g). Ao se aproximar das flores a abelha pousa sobre as alas e quilhas, concomitantemente desloca, com a cabeça, o estandarte para trás, desencaixando-o das alas na região das aurículas infletidas (Fig. 18a e 18b). As alas e quilhas, uma vez desencaixadas, são empurradas para baixo e a abelha introduz a língua na base dos elementos da corola para retirar o néctar através da base fenestrada da bainha estaminal. Neste momento, os órgãos reprodutivos são liberados da quilha e contatam a abelha na região ventral do abdomen (Fig. 28b)

A abelha *Centris* sp. apresenta comportamento de visita semelhante ao de *Hypanthidium* sp. ao visitar as flores de *Rhynchosia* sp.

## 6.2 - Pilhadores

As espécies estudadas foram também visitadas por pilhadores (Tab 14), sendo que a abelha *Oxaea flavescens* foi o pilhador mais frequente, ocorrendo na maioria das espécies, nas quais efetua roubo primário de néctar (cf. Inouye 1980). Esta abelha aproxima-se da flor, pousa sobre o cálice com a cabeça voltada para o pedicelo da flor e a perfura na base do cálice, retirando o néctar. Apenas em *Rhynchosia* sp. esta abelha não foi observada. As abelhas *Trigona spinipes* e *Apis mellifera* foram observadas somente retirando grãos de pólen expostos nas quilhas. As borboletas *Astraptes fulgerator*, *Cymaenes gisca* e *Urbanus proteus* foram observadas pousadas sobre o



**FIGURA 28 :** a - visita de *Centris collaris* à flor de *V. candida*. A abelha está pousada lateralmente na flor e o estilete com a escova de pelos e o estigma contatam ligeiramente o dorso do tórax, mas principalmente na sua região lateral(seta), onde é depositada a maior parte do pólen; b - esquema da visita de *Hypanthidium* sp. à flor de *Rhynchosia* sp.. A deposição dos grãos de pólen ocorre na região ventral do abdomen da abelha(seta).

estandarte ou alas das espécies estudadas, para retirar néctar. Em nenhuma ocasião estas borboletas contatam os órgãos reprodutivos das flores.

**TABELA 14 :** Insetos pilhadores das espécies da tribo Phaseoleae na reserva Municipal da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. n = néctar; p = pólen.

| Pilhador                            | Espécie de Phaseoleae       |                        |                              |                          |                         |                       |                      |
|-------------------------------------|-----------------------------|------------------------|------------------------------|--------------------------|-------------------------|-----------------------|----------------------|
|                                     | <i>Canavalia parviflora</i> | <i>Canavalia picta</i> | <i>Centrosema sagittatum</i> | <i>Dioclea rufescens</i> | <i>Dioclea violacea</i> | <i>Rhynchosia sp.</i> | <i>Vigna candida</i> |
| <b>Hesperiidae</b>                  |                             |                        |                              |                          |                         |                       |                      |
| <i>Astraptes fulgerator</i>         | n                           | n                      | -                            | -                        | -                       | -                     | -                    |
| <i>Cymaenes gisca</i> (Evans)       | n                           | n                      | n                            | -                        | n                       | -                     | -                    |
| <i>Urbanus proteus</i>              | -                           | n                      | -                            | -                        | -                       | -                     | n                    |
| <b>Apidae</b>                       |                             |                        |                              |                          |                         |                       |                      |
| <i>Apis mellifera</i> (Linn.)       | p                           | -                      | -                            | p                        | p                       | p                     | p                    |
| <i>Trigona spinipes</i> (Fabricius) | -                           | -                      | -                            | p                        | p                       | -                     | -                    |
| <b>Oxaeidae</b>                     |                             |                        |                              |                          |                         |                       |                      |
| <i>Oxaea flavescens</i> (Klug.)     | n                           | n                      | n                            | n                        | n                       | -                     | n                    |

### 6.3 - Visitantes extraflorais

Algumas espécies de formigas *Camponotus* foram observadas nos nectários extraflorais de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea* e *Vigna candida*. Estas formigas, em *C. picta*, *D. rufescens* e *D. violacea* impedem que outras formigas tenham acesso ao néctar extrafloral e que o pilhador *O. flavescens* retire néctar floral. Em *C. parviflora* e *V. candida*, estas formigas apenas caminham sobre a raqui da inflorescência retirando néctar extrafloral (Fig. 7a).

## DISCUSSÃO

### 1 - FENOLOGIA

A floração da maioria das espécies de Phaseoleae estudadas ocorre entre o final da estação úmida e início da estação seca, com intensa produção de flores (pico de floração) na transição da estação úmida para seca e no início da estação seca, ou seja, em períodos nos quais ocorre menor precipitação pluviométrica. Apenas *D. rufescens* floresce durante a transição da estação seca para úmida. Durante o período transicional da estação seca para úmida, a temperatura aumenta gradualmente e ocorrem as primeiras chuvas, que podem agir como gatilho para floração, como sugerido por Opler *et al.* (1976) para lianas, arbustos e árvores da Costa Rica. Os períodos de floração registrados para as espécies de Phaseoleae estudadas na RMSG, se assemelham aos de espécies de lianas de outras famílias estudadas por Morellato & Leitão-Filho (1995) na mesma reserva. Nas regiões temperadas e tropicais, o período de floração da maioria das espécies, parece estar relacionado a mudanças de precipitação pluviométrica (Alvim, 1960). Segundo Janzen (1967) a redução da umidade do solo e da umidade atmosférica, podem agir como sinal para floração de espécies das florestas neotropicais e ainda, este período transicional oferece algumas vantagens para as espécies, como as condições do tempo que favorecem a atividade de insetos polinizadores, e ausência de chuvas pesadas que possam causar danos às flores ou derrubá-las ou diluir o seu néctar.

As espécies de Phaseoleae estudadas na RMSG apresentaram, respectivamente, floração cornucópia e anual, de acordo com os padrões propostos por Gentry (1974a) e Newstrom & Frankie (1994). Embora os dois padrões de floração se caracterizem pela ocorrência de um único período de produção de flores durante o ano, Newstrom & Frankie (1994) dividiram o padrão anual de floração de acordo com a duração, sendo o padrão anual intermediário (de um a cinco meses de produção de flores) o tipo de floração apresentado pelas espécies de Phaseoleae. Gentry (1974a) definiu o

padrão cornucópia com base na produção de grande número de flores durante várias semanas, o que também caracteriza as espécies de Phaseoleae da RMSG.

A marcada sazonalidade apresentada pelas espécies de Phaseoleae estudadas, possibilita que estas espécies sejam fonte precisa de recurso para várias espécies de abelhas das famílias Anthophoridae, Apidae e Megachilidae numa época determinada do ano. Além disso, a floração da comunidade de lianas melitófilas da RMSG ocorre em período diferente do das espécies arbóreas melitófilas (Morellato & Leitão-Filho 1995). Portanto, as lianas da RMSG representam importante fonte de recursos para polinizadores numa época em que há escassez de recurso por parte das espécies arbóreas. Dentro de uma comunidade a sazonalidade apresentada por várias espécies cornucópias é importante como fonte de néctar para o polinizador durante uma época definida do ano, além de possibilitar que diversos polinizadores utilizem o mesmo recurso (Gentry, 1974b).

No período em que as espécies de Phaseoleae da RMSG começam a florescer, várias outras fontes de néctar para abelhas, p. ex. espécies de apocynáceas (Franco, 1991), acantáceas (Buzato, 1990) e bignoniáceas (Amaral, 1992), se encontram em floração. Entretanto o grande número de abelhas que exploram o néctar produzido pelas espécies de Phaseoleae, parece estar associado as características apresentadas por estas espécies, como abundância de flores e flores com odor adocicado e com néctar e/ou grãos de pólen disponíveis, sendo que estas características provavelmente tornam suas flores mais atraentes para as abelhas do que outras espécies que florescem no mesmo período. Mosquim (1971) observou que quando espécies com floração cornucópia começam a florescer em uma comunidade, os polinizadores desta comunidade começam a explorar estas novas fontes de néctar, abandonando as fontes de néctar usadas anteriormente. Este fato parece estar apoiado na grande número de polinizadores que exploraram estas flores com floração cornucópia.

Um aspecto interessante nos padrões fenológicos de floração apresentado pelas espécies de Phaseoleae, refere-se a estratégia de produzirem grande quantidade de flores por indivíduo por um período relativamente longo, e com elevada sincronia intraespecífica. Esta estratégia de floração possibilita que abelhas de espécies diferentes

ou da mesma espécie explorem suas flores por um período longo, ocasionando grande fluxo de pólen entre os indivíduos e aumento na taxa de produção de frutos a partir de polinização cruzada. Redução no movimento do polinizador inter-plantas nas espécies de Phaseoleae estudadas ocorre somente durante o pico de produção de flores, uma vez que a alta produção de flores favorece a permanência das abelhas em uma ou poucas plantas. Augspurger (1983) observando este fato em *Hybanthus prunifolius* considerou que há diminuição da taxa de polinização cruzada durante o pico de produção de flores desta espécie. A baixa produção de flores no período inicial e final de floração destas espécies de Phaseoleae acarreta aumento no movimento inter-plantas dos polinizadores, uma vez que estes são forçados a explorarem vários indivíduos para obter néctar para suprir suas necessidades energéticas. Stephenson (1981) também observou este padrão em *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). Regulação do fluxo de pólen, comportamento de forrageamento dos polinizadores e taxa de desenvolvimento de frutos em resposta a disponibilidade de recurso e habitat, foram considerados por Bawa (1983) como fatores que agem seletivamente sobre o comprimento de floração de um indivíduo.

Para as espécies de Phaseoleae da RMSG a sincronia intraespecífica do período de floração é considerada vantajosa, uma vez que há aumento na atratividade das flores, isto é, há grande quantidade de flores e conseqüentemente há maior disponibilidade de néctar para suprir o gasto energético do polinizador. Além disso, não há competição interespecífica pelo polinizador e há aumento na taxa de polinização cruzada. Segundo Augspurger (1983) a sincronia entre indivíduos de uma espécie pode aumentar a eficiência energética do polinizador, aumentar a atratividade das flores e evitar a predação de flores e frutos. O aparecimento de sincronia na produção de flores segundo Janzen (1980) é devido a vários fatores, sendo os principais a necessidade de polinização cruzada, a necessidade de florescer quando a maior parte das plantas estão florescendo, a necessidade de florescer na época que reduz ao mínimo as interferências competitivas e a saciação dos animais que se alimentam de sementes ou flores. Rathcke & Lacey (1985) consideraram que a sincronia pode ser vantajosa quando aumenta a atratividade daquela determinada florada ou ser desvantajosa quando sacia polinizadores e predadores.

Além de apresentarem sincronia intraespecífica do período de floração, seis das sete espécies de Phaseoleae da RMSG exibem sobreposição de floração. Entretanto, nestas seis espécies, apesar da sincronia interespecífica e de suas flores serem morfológicamente semelhantes, não ocorre competição por polinizadores, uma vez que cada espécie apresenta um polinizador primário diferente e além disso cada espécie de planta deposita os grãos de pólen em regiões diferentes do corpo do polinizador. As duas únicas espécies, *Dioclea rufescens* e *D. violacea* que apresentam o mesmo polinizador primário e o pólen é depositado no mesmo local do corpo do polinizador, possuem eficiente mecanismo de isolamento pelo fato de florescerem em períodos diferentes do ano. Espécies congêneras que ocorrem na mesma comunidade tendem a ter floração em períodos diferentes do ano, se possuírem o mesmo polinizador (Endress, 1994), sendo que esta estratégia de floração é considerada como eficiente mecanismo de isolamento e como meio de fornecer recurso para o polinizador ao longo do ano (Gentry, 1974b).

Embora o fluxo de produção de folhas novas nas espécies de Phaseoleae seja durante o ano todo, o pico de brotamento ocorre, principalmente, após as primeiras chuva que marcam o final da estação seca e este brotamento mantém-se alto durante a estação úmida. Somente Resultados semelhantes foram observados por Morellato (1991) para várias espécies de lianas da RMSG. *Vigna candida* apresentou folhas novas durante a estação seca, provavelmente pelo fato de ocorrer em locais úmidos da RMSG.

Nas espécies estudadas, não foi observada a ocorrência simultânea de senescência e floração, provavelmente porque estas espécies apresentam inflorescências expostas na folhagem, o que torna suas flores mais visíveis para o polinizador. Além disso, as espécies de Phaseoleae estudadas são lianas que podem crescer sobre árvores do dossel e segundo Bawa (1983), a associação do hábito liana, floração cornucópia e crescimento sobre árvores do dossel pode atuar como guias visuais de longa distância para o polinizador. A ocorrência de senescência em espécies arbóreas, geralmente está associada ao período de floração, o que possibilita a exposição das flores e provavelmente aumenta a taxa de polinização, uma vez que os polinizadores terão maior facilidade para encontrar as flores (Janzen, 1967).

A frutificação das espécies estudadas está associada a um período de baixa precipitação pluviométrica, o que provavelmente se deve a necessidade dos frutos perderem água para liberarem as sementes. A baixa umidade atmosférica durante a estação seca é uma característica importante no processo de abertura de frutos e maturação de sementes em várias famílias tropicais, inclusive Fabaceae (Janzen, 1967). Todas as espécies estudadas apresentam frutos autocóricos, cujas sementes caem sob a planta-mãe, sendo dispersados, provavelmente por formigas (obs. pess.).

Estudos fenológicos sugerem que os vários padrões de floração têm evoluído como resposta à diferentes pressões seletivas, tais como competição interespecífica (Mosquin, 1971; Gentry, 1974a; Campbell & Motten, 1985) e intraespecífica (Zimmerman, 1984) por polinizadores. Contudo, diversos aspectos da morfologia e biologia floral são determinantes na interação flor-polinizador.

## **2 - MORFOLOGIA FLORAL**

### **2.1 - Inflorescências**

As flores de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, *Centrosema sagittatum*, *Vigna candida* e *Rhynchosia* sp. estão dispostas em inflorescências expostas fora da folhagem, o que provavelmente as torna mais visíveis e acessíveis para os polinizadores, como o é para flores polinizadas por pássaros e morcegos (Faegri & van der Pijl, 1980). Quando consideramos a inflorescência das espécies estudadas, provavelmente há aumento na atratividade das flores destas espécies (cf. Richards, 1986), embora as flores na tribo Phaseoleae é que funcionam como unidade de atração para os polinizadores (Arroyo, 1981).

A abertura das flores a partir da base da inflorescência é comum nas espécies de Fabaceae (Agullo et al. 1993; Brizuela et al. 1993; Hoc et al. 1993), e segundo Bawa & Webb (1984) está relacionado ao fato destas primeiras flores

apresentarem maior probabilidade de formar frutos do que as flores do ápice. Produção de um número elevado de botões por inflorescência em *C. parviflora*, *D. rufescens* e *D. violacea* provavelmente também está associada a baixa formação de frutos, uma vez que nestas espécies ocorre grande queda de botões jovens, o que torna necessário a ocorrência de grande número de botões para garantir que alguns se desenvolvam até frutos. Produção elevada de botões permite que a planta selecione os de alta qualidade e aborte os menos aptos (Lee & Bazzaz, 1982).

A presença de nectários extraflorais nas inflorescências de *C. parviflora*, *C. picta*, *D. rufescens*, *D. violacea* e *V. candida* pode ser vantajosa ou não para a planta. Os nectários extraflorais podem estar relacionados à proteção das flores contra pilhadores de néctar, à semelhança do observado em espécies de Bignoniaceae (Amaral, 1992). Por outro lado, a presença de nectários extraflorais pode interferir no processo de polinização como foi evidenciado em *Canavalia picta* por Sigrist & Sazima (1995).

## 2.2 - As flores

As espécies estudadas apresentam organização floral básica de flores papilionáceas (Polhill, 1981). Faegri & van der Pijl (1980) denominam-nas de flores-estandarte e consideram sua morfologia floral derivada de forte adaptação à polinização por abelhas. Leppik (1966) considerou que a morfologia floral das papilionáceas representa uma importante característica na evolução floral desta família. Endress (1994) definiu as flores papilionáceas como flores bilabiadas, sendo o lábio superior representado pelo estandarte e o lábio inferior pelas alas e quilhas.

Embora as flores das espécies estudadas apresentem padrões morfológicos semelhantes entre si, há diversos atributos morfológicos próprios de cada espécie, que geralmente estão relacionados com o processo de polinização.

A ocorrência de pedicelo flexível nas flores estudadas de Phaseoleae, é um pré-requisito morfológico para a polinização (Faegri & van der Pijl, 1980), uma vez que durante a ativação do mecanismo de polinização, a flor é deslocada para baixo devido ao

peso da abelha. A ocorrência de cálice gamosépalo, formando um tubo ao redor da base dos elementos da corola pode estar relacionado à proteção do néctar contra os pilhadores (Faegri & van der Pijl, 1980), que ao perfurá-los podem utilizar a recompensa floral destinada aos polinizadores. A estrutura tubular formada pelo cálice, pode ainda fornecer firmeza aos elementos do mecanismo de polinização representados pela corola, bainha estaminal e gineceu (Endress, 1994). Várias outras espécies desta família também apresentam flores cujo cálice está envolvido no processo de polinização. Em *Crotalaria madurensis*, os lobos do cálice estendem-se abaixo das alas e agem como suporte para as alas durante as visitas dos polinizadores (Koul et al., 1983).

A prega no cálice das flores de *Canavalia parviflora*, *Dioclea rufescens* e *D. violacea* pode estar associada à função de suporte para as pétalas(estandarte ou alas e quilhas) durante o funcionamento do mecanismo de polinização, visto que estas pétalas são deslocadas para trás pelo polinizador durante visitas à flor ( veja Faegri & van der Pijl, 1980). Além disso, a morfologia do cálice em Phaseoleae é considerada de grande interesse por taxonomistas (Lackey, 1981).

Nas espécies de Phaseoleae estudadas, além do cálice, as pétalas também fornecem proteção ao néctar contra os pilhadores, pelo fato do estandarte, alas e quilhas formarem um tubo ao redor da bainha estaminal. Nas flores de *Canavalia parviflora*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. e *Vigna candida* o encaixe do estandarte às alas e quilhas através das aurículas infletidas, ocasiona a formação do tubo ao redor da bainha estaminal, enquanto que em *Canavalia picta* e *Centrosema sagittatum*, a estrutura tubular dos elementos da corola é mantida pela justaposição da calosidade do estandarte às aurículas das alas. O estandarte ao encaixar-se às alas e quilhas, permite o acesso ao néctar somente pela parte frontal da flor através da sua região basal (Faegri & van der Pijl 1980; obs. pess.).

O estandarte das flores estudadas é o principal elemento floral envolvido na atração do polinizador uma vez que a ocorrência de cores contrastantes representadas por manchas ou linhas que convergem para a base do seu limbo, torna-o mais atrativo dentre as cinco pétalas. A coloração das flores é comumente considerada como um caráter visual

de atração (Kevan & Baker, 1983). Entretanto, Kay et al. (1981) têm demonstrado que a coloração das flores também é um caráter estrutural-funcional.

Além de servir para atração, o estandarte das flores destas espécies desempenha outras funções durante a interação flor-polinizador. Nas flores ressupinadas de *Canavalia parviflora*, *C. picta* e *Centrosema sagittatum*, o estandarte funciona como plataforma de pouso para o polinizador. Nas flores de *Dioclea rufescens* e *D. violacea*, a calosidade no limbo do estandarte serve como um local de apoio para o polinizador no momento em que introduz a mandíbula na calosidade. Além disso, a ligeira depressão na região mediana da calosidade do estandarte pode funcionar como guia estrutural de língua em *C. parviflora*, *C. picta*, *C. sagittatum*, *D. rufescens* e *D. violacea*. Em *C. sagittatum* o estandarte é reforçado por uma espora dorsal, que segundo Faegri & van der Pijl (1980) em flores desse tipo funciona como uma “trave” para que o estandarte não incline excessivamente.

As espécies de Phaseoleae estudadas apresentam tipo floral elaborado, visto que suas flores apresentam alas e quilhas interconectadas. Contudo a conexão entre estas pétalas, ocorre de duas maneiras distintas. Em *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens*, *D. violacea* e *Rhynchosia* sp., alas e quilhas são conectadas por meio de bolsas, enquanto que em *Centrosema sagittatum* e *Vigna candida*, alas e quilhas são aderidas entre si. A ocorrência de aderência entre alas e quilhas foi registrada em outras espécies de *Vigna* (Gopinathan & Babu, 1987; Hoc et al. 1993). Nas flores papilionáceas o tipo floral simples ou primitivo apresenta alas e quilhas livres entre si, enquanto que o tipo floral elaborado ou evoluído, como é o caso das espécies estudadas, possui alas e quilhas conectadas através de protuberâncias ou bolsas que permitem o mecanismo de cooperação entre estas pétalas (Faegri & van der Pijl, 1980; Endress, 1994). Dentre as espécies estudadas, as alas das flores não ressupinadas de *D. rufescens*, *D. violacea*, *Rhynchosia* sp. e *V. candida* são consideradas eficientes plataformas de pouso, uma vez que estas flores apresentam na superfície das alas uma área esculturada que serve como apoio para os polinizadores, quando pousam sobre a flor (Stirton, 1981). Além disso, a aderência entre as alas e quilhas de *V. candida* confere maior firmeza a estas pétalas quando o polinizador pousa sobre elas. Lavin & Delgado (1990) sugeriram que a aderência

entre as alas e quilhas aumentam a eficiência da ala como plataforma de pouso, uma vez que o polinizador ao deslocar as alas, empurra também as quilhas expondo os órgãos reprodutivos.

Os bordos reflexos das alas de *Canavalia parviflora*, provavelmente, constituem fator favorável para a atração de polinizadores, pois podem aumentar o estímulo visual para o polinizador. Além disso, há uma relação entre a cabeça do polinizador e o bordo reflexo das alas das flores de *C. parviflora*, pois as abelhas que polinizam estas flores apoiam a cabeça nos bordos reflexos. Função semelhante Stirton (1977) observou em relação aos bordos encontrados nas alas das flores de *Canavalia virosa*. As alas e quilhas das espécies estudadas apresentam maior flexibilidade do que o estandarte, provavelmente associada ao deslocamento destes elementos florais durante a polinização, o que possibilita o contato dos órgãos reprodutivos com o polinizador (Gottsberger *et al.* 1988).

Nas espécies estudadas os órgãos reprodutivos são protegidos pelas quilhas, que podem estar total ou parcialmente unidas entre si (Arroyo, 1981; Faegri & van der Pijl, 1980). A ocorrência da bainha estaminal dentro das quilhas, nas flores papilionáceas estudadas, está relacionada à maior proteção dos grãos de pólen e consequentemente a uma economia de pólen. Por outro lado, a ocorrência do gineceu no interior da bainha estaminal possibilita que somente polinizadores especializados tenham acesso ao néctar através da base fenestrada da bainha estaminal. Arroyo (1981) considerou que nesta família a evolução floral é caracterizada por forte tendência em direção a maximizar a economia de pólen e néctar, e que esta tendência têm resultado na seleção de polinizadores especializados e na eliminação de vetores não especializados.

Tendência semelhante foi observada por Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1988) em espécies de Cassiinae em direção à proteção e economia de grãos de pólen. Entretanto, estes autores consideram que as espécies de Faboideae que oferecem néctar como recurso para o polinizador podem economizar mais grãos de pólen do que as espécies de Cassiinae, cuja recompensa oferecida para o polinizador é o pólen.

A maioria das espécies estudadas possui mecanismo de apresentação de grãos de pólen do tipo primário, ou seja, os estames e estigma ao serem acionados

emergem da extremidade da quilha e os grãos de pólen são depositados no corpo do polinizador. Este mecanismo de apresentação primária de pólen é denominado valvular (Knuth, 1908 *apud* Yeo, 1993; Delpino, 1868 *apud* Leppik, 1966) e ocorre na maioria dos gêneros de Faboideae. Contudo nas flores de *Vigna candida*, há transferência de grãos de pólen das anteras para a escova de pelos do estilete que ao emergir da quilha deposita o pólen no corpo do polinizador. Este mecanismo de apresentação de grãos de pólen é secundário (Yeo, 1993). Mecanismos secundários de apresentação de pólen, além de conciliar os sítios de apresentação e recepção de pólen na flor, estão relacionados com a proteção de pólen contra pilhadores e emissão de grãos de pólen em doses separadas sobre o polinizador (Yeo, 1993). O mecanismo secundário de apresentação de grãos de pólen, exibido pelas flores de *V. candida* é denominado “pollen brush”(Yeo, 1993). Lavin & Delgado (1990) analisando a ocorrência de “pollen brush” em Faboideae, sugerem que este tipo de apresentação de pólen evoluiu independentemente em oito taxa dentro desta subfamília, e que flores com “pollen brush” apresentam quilhas rostradas com as margens unidas, (exceto na extremidade onde o estigma e o estilete com a escova de pelos serão liberados durante a visita do polinizador), estiletes com espessamento, bainha estaminal com a base fenestrada bem desenvolvida e flores assimétricas com deposição de grãos de pólen em partes laterais do polinizador. Endress (1994) considera que o mecanismo de “pollen brush” está associado à flores grandes como várias espécies de *Vigna*, *Mucuna* e *Phaseolus*.

Algumas características florais de *Canavalia picta* sugerem que o mecanismo de “pollen brush” pode ocorrer nestas flores. Estas características são quilhas com as margens aderidas (exceto na extremidade onde o estigma com os grãos de pólen é liberado e toca o polinizador), anteras inclusas nas quilhas (sendo os grãos de pólen acumulados na superfície interna da quilha e apresentados ao polinizador em pequenas doses), estilete com pequeno espessamento e flores grandes e assimétricas. Contudo, a ocorrência deste tipo de mecanismo em flores de *Canavalia* não foi indicada na revisão da ocorrência de mecanismo secundário de apresentação de pólen em Faboideae de Yeo (1993).

A maioria das espécies estudadas apresenta estigma capitado e terminal, que é característico de flores de Faboideae (Lacey, 1981), sendo que apenas *V. candida* apresenta estigma subterminal. Além disso, *Centrosema sagittatum* e *Vigna candida* apresentam pelos na região basal do estigma que provavelmente funcionam como barreira estrutural contra os grãos de pólen da própria flor. Para alguns gêneros de Faboideae é salientada a ocorrência de pelos na base do estigma (Lavin & Delgado, 1990). O estigma com pelos em *C. sagittatum* é denominado por Lavin & Delgado (1990) de estigma ciliado. O estigma de *V. candida* além de pelos na sua região basal, possui uma membrana que reveste sua região receptiva, que assim como os pelos, também funciona como barreira estrutural contra os grãos de pólen da própria flor. A região receptiva do estigma de todas as espécies estudadas libera substância mucilaginosa após contato com o polinizador, sendo tal fato comum em várias espécies de Faboideae (Shivanna & Owens, 1989). De acordo com estes autores, o estigma de espécies pertencentes a várias tribos de Faboideae, inclusive Phaseoleae, apresentam uma cutícula que precisa ser rompida para que esta substância mucilaginosa seja liberada e o estigma se torne receptivo.

### 2.3 - Mecanismo de polinização

A morfologia floral complexa apresentada pelas flores das espécies de Phaseoleae estudadas está relacionada com uma importante característica funcional destas espécies, que é seu mecanismo de polinização. Desde a união de estames, que proporcionam uma grande precisão na polinização, até o cálice que serve de suporte para as alas, poucas características morfológicas das flores papilionáceas não estão associadas com o seu mecanismo de polinização (Arroyo, 1981). O mecanismo de polinização apresentado pelas flores papilionáceas, envolve vários aspectos, como disposição e grau de fusão das partes florais, presença ou ausência de néctar, tipo de sistema reprodutivo e tipo do polinizador (Schrire, 1989). Além disso, este mecanismo aumenta a eficiência da transferência de grãos de pólen, protege os recursos contra visitantes oportunistas e

herbívoros, atrai seletivamente e recompensa polinizadores especializados e mantém a autopolinização ao mesmo tempo que controla perfeitamente níveis de polinização cruzada (Arroyo, 1981).

Os dois tipos de mecanismos de polinização exibidos pelas espécies estudadas embora sejam ligeiramente diferentes, são ambos denominados de valvular, conforme Arroyo (1981). Entretanto, nestas espécies constatou-se que o mecanismo valvular é complexo, pelo fato dos elementos da corola serem conectados através de aurículas (grupo I) ou justapostos na região da calosidade do estandarte e das aurículas das alas (grupo II). Além disso, as alas e quilhas possuem bolsas ou estão aderidas, o que possibilita que estas pétalas constituam um conjunto único e flexível. Segundo Arroyo (1981), as flores que apresentam o mecanismo de polinização valvular, possuem alas e quilhas livres ou moderadamente conectadas, e somente nos mecanismos de polinização elaborados, como o mecanismo explosivo e o de bomba ou pistão é que as alas e quilhas são conectadas através de aurículas ou bolsas.

As flores de *V. candida*, embora apresentem aspectos morfológicos que caracterizam o mecanismo valvular, o tipo de mecanismo de polinização destas flores é do tipo escova, pelo fato dos grãos de pólen serem transportados para fora da quilha pela escova de pelos do estilete (veja Arroyo 1981). Segundo Arroyo (1981) a partir do mecanismos de polinização valvular têm surgido mecanismos mais elaborados, como por exemplo o mecanismo do tipo escova, no qual o pólen é transportado para fora da quilha através de pelos no estilete.

A ocorrência de mecanismos de polinização valvular nas flores papilionáceas estudadas está associada à síndrome de melitofilia, visto ser necessário o pouso da abelha sobre alas ou estandarte para que ocorra o desencaxe dos elementos da corola. Leppik (1966) considerou que mecanismos de polinização apresentados pelas flores papilionáceas, não só proporcionam grande economia de grãos de pólen e néctar, como também possibilitaram uma adaptação entre estas flores e polinizadores especializados capazes de ativar este complexo mecanismo de polinização. Além disso, a inclusão de estames nas quilhas e sua exposição somente após algum esforço exercido

pelo polinizador sobre estas pétalas, é uma característica de flores adaptadas à polinização por abelhas (Yeo, 1993).

Embora sejam considerados quatro tipos de mecanismos de polinização em Fabaceae, vários mecanismos intermediários podem ocorrer, sendo importante o conhecimento do modo como estes mecanismos de polinização se distribuem dentro das várias espécies de Fabaceae, para o entendimento da evolução floral dentro desta subfamília (Arroyo, 1981).

### 3 - BIOLOGIA FLORAL

Características da biologia floral associadas com as da morfologia floral e com o tipo de mecanismo de polinização apresentados pelas flores das espécies estudadas são os principais fatores que determinam o tipo de síndrome de polinização destas espécies.

As flores de *C. parviflora*, *C. picta*, *D. rufescens*, *D. violacea*, *Centrosema sagittatum*, *Vigna candida* e *Rhynchosia* sp. apresentam vários dos atributos considerados por Faegri & van der Pijl (1980) como melitófilos, tais como: zigomorfia ou assimetria, ampla plataforma de pouso para os visitantes, antese diurna, cores vistosas, guias de nectário e néctar oculto na base do tubo da corola. Estes atributos são muito semelhantes aos de outras espécies de Phaseoleae melitófilas (Aguilho et al. 1993; Hoc et al. 1993; Schrire, 1989).

Nas espécies estudadas a ocorrência de simetria zigomorfa ou assimetria juntamente com plataforma de pouso e com a estrutura tubular formada pela bainha estaminal uniformiza o modo de visitas das abelhas nestas flores. Sob estas condições as abelhas abordam as flores somente por uma única direção, estabelecida pela zigomorfia ou assimetria, pousam num determinado local devido a presença de plataforma de pouso e deslocam-se para explorar o néctar através da base fenestrada, segundo um único caminho delimitado pela bainha estaminal. Estes atributos evidenciam que as flores das espécies estudadas correspondem ao mais alto nível da evolução floral dentro de Fabaceae

(Leppik, 1966). A zigomorfia e a assimetria das flores papilionáceas também representa uma vantagem ecológica em relação à simetria actinomorfa das flores de Caesalpinioideae e Mimosoideae, pois nas flores de Faboideae o néctar está oculto e torna-se disponível somente após a ativação do mecanismo de polinização (cf. Arroyo, 1981), enquanto que em flores de Caesalpinioideae e Mimosoideae ocorre apenas um certo grau de proteção de néctar.

As cores creme e amarelas, ou ainda matizes de violeta ou magenta, das flores das espécies estudadas, associadas ao odor doce e agradável emitido por estas flores durante a antese, são reconhecidamente atributos relacionados à atração de abelhas (Kevan & Baker, 1983; Faegri & Van Der Pijl, 1980; Kevan, 1978), uma vez que abelhas são sensíveis a estímulos olfativos e visuais (Kevan & Baker, 1983). No estudo sobre polinização de plantas do cerrado Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) registraram predominância de flores brancas, creme e amarelas, argumentando que estas cores são refletivas e atraem grande variedade de insetos. Com base neste argumento, a coloração creme das flores de *Centrosema sagittatum* e *Vigna candida* e a coloração amarela nas flores de *Rhynchosia* sp. pode ser importante atributo na atração das abelhas a longa distância. Nas flores de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Dioclea rufescens* e *D. violacea*, a reflexão da cor tornando-as atrativas a longa distância, pode ser devido a coloração branca ou amarela dos guias de nectário do estandarte destas flores. Guias de nectário são encontrados em todas as espécies de Phaseoleae estudadas, e provavelmente auxiliam o visitante na localização do recurso. Guias de nectário ocorrem em diferentes formas florais, sendo mais conspícuos e elaborados em flores polinizadas por abelhas, principalmente flores papilionáceas nas quais as anteras e o centro floral, onde se encontra o recurso, estão ocultos (Endress, 1994). Kevan (1983) salienta que guias de nectário estão presentes em 76% das flores zigomorfas nas quais o recurso se encontra oculto, sendo que estes guias de nectário não aumentam a atração da flor para o visitante, apenas orientam-no para encontrar o recurso.

Com relação aos dois atributos envolvidos na atração às flores das espécies estudadas, o odor é responsável pela atração das abelhas a curta distância, e a coloração pela atração a longa distância (Kevan, 1978), uma vez que as abelhas ao se aproximarem

das plantas, geralmente visitam primeiro as flores das inflorescências mais expostas, e em seguida as flores escondidas sob a folhagem, portanto, não visíveis. Além desses guias olfatórios e visuais, também há guias estruturais (Kevan, 1978), que nas flores estudadas são representados pelas ligeiras depressões na região calosa do estandarte das flores de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Centrosema sagittatum*, *Dioclea rufescens* e *D. violacea*, e que conduzem as línguas das abelhas à base fenestrada da bainha estaminal para alcançar o néctar. A ocorrência de estruturas que guiam a língua dos visitantes ao néctar é conhecida em várias outras espécies melitófilas (Franco, 1991; Amaral, 1992).

A mudança da coloração floral de *C. parviflora* de magenta para vermelho, favorece a mudança do tipo de polinizador (de abelha para beija-flor). A coloração vermelha é frequentemente encontrada em flores ornitófilas (Franco & Buzato, 1992; Sazima & Sazima, 1990) e está entre os atributos mais importantes na atração dos beija-flores (Faegri & van der Pijl, 1980). Nas flores de *Quisqualis indica* (Combretaceae) a mudança da coloração branca para vermelha está associada a mudança do tipo de polinizador, as flores brancas polinizadas por mariposas quando se tornam vermelhas são polinizadas por vários tipos de agentes (Eisikowitch & Rotem, 1987). A mudança de coloração das flores de *C. parviflora* pode ser desvantajosa para esta espécie, pelo fato de beija-flores serem polinizadores secundários destas flores.

Outro atributo floral importante na determinação da síndrome de melitófilia é a concentração e a quantidade de néctar produzido pelas flores (Faegri & van der Pijl, 1980; Baker & Baker, 1983). A concentração do néctar das flores de Phaseoleae estudadas é semelhante à encontrada em outras flores exploradas por abelhas (cf. Percival, 1965), e se encontra na faixa de 10 a 75% de açúcares que, segundo Kevan & Baker (1983), caracteriza flores zigomorfas que são exploradas por abelhas de língua longa.

A quantidade de néctar produzido pelas flores das espécies estudadas pode ser considerada ligeiramente elevada quando comparada à quantidade de outras espécies melitófilas da RMSG que florescem no mesmo período, por exemplo, flores de Bignoniaceae (Amaral, 1992). Logo, a maior quantidade de néctar nas flores de Phaseoleae pode acarretar maior preferência das abelhas pelas flores de Phaseoleae.

Entretanto, alta produção de néctar por flor pode ser desvantajoso para a planta, pelo fato do polinizador ser induzido a explorar flores de um mesmo indivíduo para satisfazer suas necessidades energéticas e conseqüentemente não promover a polinização cruzada.

A ocorrência de atributos florais como zigomorfia e néctar oculto na base do tubo da corola são comuns às flores das espécies de Phaseoleae. Entretanto, vários aspectos da biologia floral e morfologia destas flores são distintos e são responsáveis pela determinação do tipo de polinização, de modo que nesta tribo as flores estão associadas à várias síndromes de polinização (Arroyo, 1981).

## 4 - SISTEMA REPRODUTIVO

### 4.1 - Polinizações manuais

As espécies de Phaseoleae estudadas são autocompatíveis, comprovando a ocorrência de autogamia na tribo Phaseoleae, que segundo Arroyo (1981), possui várias espécies autocompatíveis, distribuídas nas subtribos Diocleinae, Clitoriinae, Cajaninae e Phaseolinae.

A ausência de mecanismos de incompatibilidade nas espécies estudadas é confirmada pela ocorrência de tubos polínicos na micropila dos óvulos de flores autopolinizadas e pela produção de frutos a partir de autopolinização. Entretanto, algumas características florais destas espécies podem limitar a autogamia, sendo uma delas a hercogamia espacial, representada pela localização do estigma à frente das anteras, que associada a pelos na base do estigma de *Centrosema sagittatum* e pelos e membrana no estigma em *Vigna candida*, representa impedimento para autopolinização (Lavin & Delgado, 1990). Uma certa limitação à autogamia, nas espécies estudadas, é confirmada pela ausência de frutos a partir de autopolinização espontânea. Neste caso a limitação é representada pela cutícula estigmática que precisa ser rompida para que a substância mucilagínosa do estigma seja liberada e os grãos de pólen possam germinar sobre o estigma. Portanto, é necessário o contato do polinizador para romper esta cutícula e

promover a germinação de grãos de pólen e consequentemente a formação de frutos (Arroyo, 1981).

A ausência de diferenças estatisticamente significativas entre a produção de frutos a partir de autopolinização manual e a produção de frutos a partir de polinizações cruzadas em *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Rhynchosia* sp. e *Vigna candida* sugere que estas espécies embora autocompatíveis, conservam um certo grau de polinização cruzada, provavelmente para manter níveis de variabilidade genética na população. Arroyo (1981) sugere que várias faboideas mantêm altos níveis de polinização cruzada devido a conservação do mecanismo de polinização, e que estes mecanismos impedem que grãos de pólen da própria flor germinem até a chegada de grãos de pólen de outras flores trazidos pelo polinizador, acarretando assim a polinização cruzada se os grãos de pólen de outra flor são competitivamente superiores aos grãos de pólen da própria flor. Holden & Bond (1960) constataram que em *Vicia faba* é necessária a ativação do mecanismo de polinização pelo polinizador para que grãos de pólen de outras flores germinem junto com grãos de pólen da própria flor.

*Centrosema sagittatum* e *Dioclea violacea* apresentaram diferenças significativas entre a produção de frutos a partir de autopolinização manual e a produção de frutos a partir de polinização cruzada, mesmo em tratamentos do mesmo período. Este resultado sugere a predominância de autogamia nestas espécies. Entretanto, a baixa produção de frutos nestas espécies através de polinizações cruzadas pode estar relacionada aos danos causados às flores durante o manuseio, como ressecamento do estigma, um vez que os botões em pré-antese foram abertos para emasculação, e ainda aumento na abscisão floral. De acordo com Bawa et al. (1985) a ausência de frutos em várias espécies após a realização de polinizações cruzadas manuais pode ser atribuído a três fatores, dentre eles danos causados pela técnica empregada na realização de polinizações manuais.

Ao comparar a produção de frutos de condições naturais com autopolinizações manuais, e condições naturais com polinizações cruzadas manuais não houve diferenças estatísticas para *Canavalia picta*, *Rhynchosia* sp. e *Vigna candida*, o que indica que nas flores destas espécies polinizadas manualmente houve suficiente

deposição de grãos de pólen para a fecundação dos óvulos, sendo semelhantes à polinização destas flores pelas abelhas. Considerações semelhantes podem ser feitas para *Centrosema sagittatum* e *Dioclea violacea* em relação a produção de frutos de condições naturais e autopolinizações manuais. Os resultados obtidos para estas espécies são semelhantes àqueles observados por Koptur (1984) para espécies de *Inga*. Esta autora considerou que a quantidade de frutos formados através de polinizações cruzadas manuais em espécies de *Inga* fornece uma estimativa da quantidade de polinizações cruzadas que ocorre na natureza, visto que estas espécies são autoincompatíveis.

Por outro lado, a ocorrência de diferenças estatisticamente significativas, isto é porcentagem maior, entre a produção de frutos de condições naturais e autopolinizações manuais para *Canavalia parviflora* e entre a produção de frutos de condições naturais e polinizações cruzadas manuais para *C. parviflora*, *C. sagittatum* e *D. violacea* pode estar associada a insuficiente deposição de grãos de pólen sobre o estigma das flores polinizadas manualmente destas espécies. Número insuficiente de grãos de pólen para fertilizar todos os óvulos e ausência ou escassez de grãos de pólen compatíveis sobre o estigma foram considerados por Heithaus et al. (1982) como fatores envolvidos na baixa produção de frutos em *Bauhinia unguolata*.

A produção de frutos na maioria das espécies estudadas não diferiu estatisticamente entre os anos de 1992 e 1993, tanto para autopolinizações manuais como para polinizações cruzadas, o que reforça o tipo de sistema autogâmico das espécies. Apenas *Canavalia picta* apresentou diferenças estatísticas em relação à formação de frutos a partir de polinizações manuais de um ano para o outro, o que provavelmente está relacionado com a mudança na quantidade de recursos que a planta investiu para a formação de frutos de um ano para o outro. Esta suposição se baseia no fato de que durante 1992, os indivíduos desta espécie na RMSG produziram mais frutos do que em 1993.

A ausência de frutos maduros nos indivíduos de *D. rufescens* provavelmente está associada à ocorrência do sistema de incompatibilidade nesta espécie. Pelo fato de todos os seus indivíduos ocorrerem no mesmo local na RMSG, há possibilidade de serem clones e portanto, se ocorrer incompatibilidade nesta espécie, não

haverá formação de frutos. Pode-se ainda sugerir que este sistema de incompatibilidade é de ação tardia (Seavey & Bawa, 1986), pelo fato dos seus óvulos se tornarem intumescidos e provavelmente fecundados após polinização. De acordo com Bawa & Webb (1984) em Fabaceae, óvulos que apresentam aumento no tamanho são considerados fertilizados. Situação semelhante ocorre em *Inga quaternata* espécie incompatível, na qual a ausência de frutos está relacionada ao fato dos indivíduos utilizados para os experimentos de polinizações manuais possuírem parentesco (Koptur, 1984).

Amaral (1992) considerou que a ausência de frutos em *Lundia obliqua* na RMSG deve-se, principalmente ao fato desta reserva compreender um fragmento florestal com uma longa história de perturbação. Considerações semelhantes podem ser feitas para a ausência de frutos em *Dioclea rufescens*, uma vez que a RMSG compreende uma área florestal pequena e isolada, que provavelmente acarreta aumento de parentesco entre indivíduos de *D. rufescens* e conseqüentemente ausência de frutos, caso esta espécie seja auto-incompatível.

Baseando-se na porcentagem de frutos obtidos através de condições naturais, as espécies estudadas apresentam baixa produção de frutos em relação ao número elevado de flores produzidas, embora seja considerado que espécies autocompatíveis produzam grande quantidade de frutos (Bawa, 1974). Segundo Bawa & Webb (1984) limitação do polinizador, limitação de recursos e seleção sexual são fatores que podem estar relacionados com o aborto de flores frutos e sementes, e estes abortos conseqüentemente diminuem a produção de frutos na planta. No presente estudo, a limitação de polinizadores não foi considerada como causa da baixa produção de frutos, uma vez que mesmo nas flores polinizadas por abelhas em condições naturais houve aborto de frutos. Além do que nas espécies estudadas, provavelmente, várias flores mesmo se polinizadas não produzem frutos, porque funcionam apenas como doadoras de pólen, como por exemplo, as flores com gineceu atrofiado de *Canavalia picta*. Produção de flores com função apenas de doar grãos de pólen é conhecido para várias espécies de Fabaceae (Bawa & Webb, 1984), bem como para várias espécies pertencentes a outras famílias (Sutherland, 1986).

A limitação de recursos e a seleção sexual, provavelmente são os fatores associados com a baixa produção de frutos nestas espécies. A limitação de recursos nestas espécies pode ser evidenciada pela produção de apenas um ou dois frutos por inflorescência no início do período de floração. Limitação de recursos é considerada um dos maiores fatores relacionados ao aborto de frutos em várias espécies vegetais, inclusive espécies de Fabaceae (Stephenson, 1981). Dentro da inflorescência, a probabilidade de certa flor formar fruto está relacionada com a sua posição, uma vez que a variação na produção de frutos na inflorescência e em ramos da planta pode resultar da competição por recursos em locais determinados da planta (veja Wyatt, 1982). Segundo Bawa & Webb (1984) em *Caesalpinia eriostachys* ocorre maior produção de frutos no início do período de floração, e estes frutos interferem no suprimento de recursos para os frutos jovens. Produção de frutos no início do período de floração na base da inflorescência pode interferir na produção contínua de flores e na produção de frutos no ápice, porque frutos maduros podem agir como diminuidores de metabólitos para frutos jovens (Pate & Farrington, 1981). Koptur (1984) e Webb & Bawa (1985) sugeriram que se todas as flores de uma planta forem visitadas e polinizadas com grãos de pólen apropriados para a fertilização, a planta pode ser incapaz de desenvolver todos os frutos devido à limitação de recursos.

A seleção sexual é, provavelmente, um segundo fator controlador da produção de frutos nas espécies estudadas. Como nestas espécies ocorre polinização cruzada, e este sistema de polinização permite que grãos de pólen de vários indivíduos sejam depositados sobre o estigma e fecundem os óvulos, então há incerteza por parte da planta com relação ao parentesco dos grãos de pólen, portanto, a planta irá abortar seletivamente os frutos geneticamente inferiores. Aborto de frutos e sementes permite que a planta selecione e aborte a progênie geneticamente inferior (Stephenson, 1981; Lee & Bazzaz, 1982).

A elevada taxa de germinação das sementes obtidas dos frutos de *C. parviflora*, *C. picta*, *C. sagittatum*, *Rhynchosia* sp. e *V. candida* formados a partir dos tratamentos de polinização manual, indica a eficiência destas polinizações na formação de frutos destas espécies.

O sistema reprodutivo autógamo apresentado pelas espécies de lianas estudadas, difere do sistema alógamo das demais espécies de lianas estudadas na RMSG (Buzato, 1990; Franco, 1991; Amaral, 1992). Entretanto a autocompatibilidade encontrada nestas espécies de lianas da tribo Phaseoleae, reforça a idéia da ocorrência de autogamia na maioria das espécies de lianas desta tribo. Na família Fabaceae, semelhante ao que ocorre em outras famílias vegetais, a autocompatibilidade é mais frequente em espécies herbáceas e lianas do que em espécies arbóreas. Além disso, a autocompatibilidade é proporcionalmente maior na subfamília Faboideae, sendo a maioria das espécies da tribo Phaseoleae autocompatíveis (Arroyo, 1981)

#### 4.2 - Crescimento de tubo polínico

Na maioria das espécies estudadas, a ocorrência de tubos polínicos na micropíla dos óvulos de flores submetidas a autopolinização manual, confirma que estas espécies são autógamas. Comparando o tempo transcorrido entre a deposição de grãos de pólen no estigma e a entrada de tubos polínicos na micropíla dos óvulos das flores de *C. picta* e *D. violacea* submetidas a autopolinização e a polinização cruzada, pode-se considerar que os grãos de pólen da própria flor alcançam a micropíla dos óvulos antes dos grãos de pólen de outras flores. Com base nisso, pode-se inferir a predominância de autogamia nas flores destas espécies, sendo este comportamento dos tubos polínicos é esperado tanto para espécies autocompatíveis, como para espécies autocompatíveis (Oliveira et al., 1991).

A ausência de tubos polínicos na micropíla dos óvulos de *Rhynchosia* sp. pode estar relacionada a necessidade de maior intervalo de tempo para que os tubos polínicos alcancem a micropíla, bem como a dificuldades com o manuseio dos gineceus desta flor, que é a menor dentre as estudadas.

### 4.3 - Razão pólen/óvulo(P/O)

A razão entre o número de grãos de pólen e o número de óvulos está relacionada com o sistema reprodutivo das plantas, sendo que espécies xenógamas possuem uma razão pólen/óvulo maior do que espécies autógamas (Cruden, 1977).

Embora a maioria das espécies estudadas seja considerada, (cf. Cruden, 1977), xenógama facultativa, os experimentos de polinizações manuais indicam que estas espécies são autógamas. Entretanto, segundo Cruden (1977), espécies xenógamas facultativas são autocompatíveis e necessitam de polinizador.

Segundo Preston (1986) e Kawano & Masuda (1980), o tipo de sistema reprodutivo de várias espécies vegetais não coincide com o esperado pela razão pólen/óvulo de Cruden (1977), uma vez que este autor trabalhou com um número reduzido de espécies. Contudo, os valores de P/O estabelecidos por Cruden (1977) podem ser considerados um bom indicador do tipo de sistema reprodutivo, quando associados com outros métodos usados para determinar sistemas reprodutivos nas plantas (Preston, 1986).

Ao ser comparada a razão P/O entre as espécies estudadas, a redução desta razão observada em *D. rufescens* e *D. violacea* pode estar relacionada à alteração morfológica do androceu, que possui apenas cinco estames com anteras férteis. Wyatt (1984) observou que espécies de *Arenaria* (Caryophyllaceae) com estames dimórficos, apresentam variação na razão pólen/óvulo.

### 4.4 - Razão fruto/flor(FR/FL) e semente/óvulo(S/O)

Nas espécies estudadas, que são autógamas, os valores para razão fruto/flor foram baixos, diferindo dos valores indicados para espécies autógamas (Sutherland & Delph, 1984; Sutherland, 1986), mas coincidindo com valores encontrados em espécies alógamas (Bawa & Buckley, 1989). Os baixos valores da razão FR/FL das espécies estudadas, provavelmente estão relacionados com a ocorrência de polinização

cruzada, pois este tipo de polinização pode acarretar o aborto de frutos devido a seleção de frutos mais aptos e conseqüentemente o decréscimo da razão FR/FT. Além disso, a ocorrência de flores que funcionam como doadoras de pólen acarreta um aumento no denominador da razão FR/FL, o que resulta em baixos valores de FR/FT, conforme proposto por Sutherland (1986) para várias espécies vegetais.

Os valores da razão semente/óvulo das espécies estudadas coincide com os valores obtidos por Bawa & Buckey (1989) para outras espécies de Fabaceae. Segundo estes autores em espécies autógamas os altos valores de S/O são acarretados pelas baixas taxas de aborto de sementes, uma vez que há o conhecimento prévio da qualidade genética paternal.

#### **4.5 - Biomassa dos elementos da corola e biomassa dos órgãos reprodutivos**

A biomassa da corola e a do androceu covariam na mesma direção pelo fato do perianto estar relacionado, principalmente com o aumento da doação de pólen entre indivíduos coespecíficos (Bell, 1985). A correlação positiva entre a biomassa da corola e a do androceu obtida para as espécies estudadas, confirma a sugestão de Bell (1985) e coincide com os resultados obtidos por Cumaraswamy & Bawa (1989) para *Cajanus cajan* (Fabaceae). Além disso, as espécies estudadas necessitam das abelhas para promover a polinização, logo a planta deverá investir grande quantidade de recursos para atrair as abelhas. Lovett-Doust & Cavers (1980) consideraram que espécies autógamas que necessitam de insetos para efetuar a polinização, investem aproximadamente a mesma quantidade de recursos que as espécies alógamas para atração dos insetos. Portanto, provavelmente as espécies estudadas, embora sejam autógamas funcionam como se fossem alógamas, uma vez que a autopolinização só ocorre com a presença do polinizador.

Nas espécies estudadas, o aumento na biomassa do gineceu acompanhado de decréscimo na biomassa do androceu, sugere que estas espécies são autógamas,

conforme proposto por Lovett-Doust & Cavers (1980) para *Hibiscus trionum*. Schoen (1982) propôs que os recursos economizados pelo androceu podem ser redirecionados para o gineceu e que flores hermafroditas autógamas distribuem, proporcionalmente, menos recursos para o androceu do que flores hermafroditas alógamas. Plantas com flores hermafroditas apresentam quantidade limitada de recursos para investir no androceu e gineceu, desta forma qualquer aumento na distribuição de recursos para o gineceu é acompanhado de um decréscimo na distribuição de recursos para o androceu e vice-versa (Sutherland & Delph, 1984).

A correlação positiva não significativa entre a biomassa do gineceu e do androceu de *C. sagittatum*, provavelmente é devido ao baixo número de amostras coletadas para esta espécie (apenas quatro amostras).

## 5 - VISITANTES FLORAIS

### 5.1 - Polinizadores

Abelhas Anthophoridae e Apidae pertencentes aos gêneros *Centris*, *Epicharis*, *Euglossa* e *Xylocopa* são os principais polinizadores das espécies de Phaseoleae estudadas. Estas abelhas são grandes e fortes, sendo capazes de ativar o mecanismo de polinização destas flores. Apenas *Rhynchosia* sp. que possui a menor flor é polinizada principalmente por abelhas Megachilidae, que são menores que os principais polinizadores das outras espécies de Phaseoleae. Contudo estas abelhas também conseguem ativar o mecanismo de polinização das flores de *Rhynchosia* sp. com sucesso. A maioria das flores papilionáceas pertencentes a tribo Phaseoleae depende, para ser polinizada, de abelhas suficientemente fortes, capazes de provocar o mecanismo de liberação de pólen e do estigma, como é conhecido para espécies de *Vigna* (Aguilho et al., 1993; Hoc et al., 1993), *Canavalia* (Stirton, 1977) e *Centrosema* (Gottsberger et al., 1988).

As espécies de Anthophoridae e Apidae que polinizam efetivamente a maioria das espécies de Phaseoleae estudadas apresentam, entre si, semelhanças estruturais e comportamentais. A semelhança estrutural consiste no fato de serem consideradas abelhas de língua comprida (Michener, 1979). Geralmente abelhas de língua longa preferem flores tubulosas para retirada de néctar (Zucchi et al., 1969), sendo que nas flores das espécies estudadas essa estrutura tubulosa ocorre, embora seja pouco evidente. A semelhança comportamental refere-se ao modo de visita, que nas espécies de *Centris*, *Epicharis*, *Euglossa* e *Xylocopa* é do tipo “traplining”(Janzen, 1971; Waddington, 1983). Comportamento de visita do tipo “traplining” é de grande importância para as espécies de plantas por favorecer a polinização cruzada, uma vez que as abelhas são capazes de forragear a longa distância visitando várias plantas em sequência semelhante ao longo de sua rota de alimentação (Janzen, 1971). As espécies de *Centris* também exibem comportamento de territorialidade, e este comportamento de territorialidade por promover aumento no movimento inter-plantas dos outros polinizadores (Frankie et al. 1976), pode acarretar aumento na taxa de polinização cruzada.

As flores papilionáceas estudadas apresentam um tipo de polinização considerado “não promíscuo”(Percival 1965), porque selecionam seus visitantes legítimos pela capacidade de ativar seu mecanismo de polinização e excluem os que não conseguem operar este mecanismo. Além disso a uniformidade da morfologia floral destas espécies permitem que qualquer espécie das abelhas Anthophoridae e/ou Apidae observadas, tenha acesso ao néctar e possa realizar a polinização destas flores. Geralmente espécies que florescem no mesmo período e que apresentam morfologia floral semelhante podem compartilhar os mesmos polinizadores (Gottsberger, 1986).

Na RMSG, o néctar oferecido pelas flores das espécies estudadas representa importante fonte de alimento para as abelhas Anthophoridae, Apidae e Megachilidae. Entretanto, além do néctar oferecido pelas espécies de Phaseoleae, estas abelhas exploram o néctar de outras espécies de plantas que florescem no mesmo período que as espécies de Phaseoleae (Buzato, 1990; Franco, 1991; Amaral, 1992). A utilização de vários tipos de flores indica que estas abelhas são politróficas. Este padrão politrófico

destas abelhas e outras abelhas tropicais, parece ser favorável para as plantas, uma vez que nas regiões tropicais a fauna de abelhas é moderada em relação a flora rica em espécies melitófilas e que florescem, praticamente, durante o ano inteiro (Michener, 1979). Além disso abelhas, Anthophoridae, Apidae e Megachilidae existentes na RMSG exploram óleo de espécies de Malpighiaceae como fonte de alimento para as larvas (Sazima & Sazima, 1989) ou resinas, que são utilizadas na construção de seus ninhos, de espécies de *Dalechampia* (Sazima et al., 1985; Sigrist & Martins, 1990). O florescimento simultâneo, na RMSG, de espécies que fornecem néctar, óleo e resina como recurso para abelhas Anthophoridae, Apidae e Megachilidae torna possível que populações destas espécies de abelhas sejam mantidas nesta formação vegetal. Segundo Vogel & Westerkamp (1990) espécies de *Centris* são mantidas numa determinada área somente se houver o florescimento simultâneo de flores produtoras de pólen, néctar e óleo.

As abelhas Anthophoridae e Apidae estão intimamente associadas à flores papilionáceas e desempenham papel seletivo na evolução floral destas flores (Arroyo, 1981; Leppik, 1966). Além disso na região tropical, estas abelhas geralmente estão relacionadas com a polinização de árvores e lianas (Frankie et al., 1983), como é o caso das espécies de lianas estudadas.

## 5.2 - Comportamento de visita dos polinizadores

### *Canavalia parviflora*

Com base no comportamento de visita associado a morfologia floral das flores de *C. parviflora*, pode-se inferir que todas as espécies de *Centris* e *Epicharis*, bem como *Acanthopus exellens* e *Xylocopa suspecta*, são capazes de realizar a polinização desta espécie. Entretanto de acordo com a frequência de visita associada ao comportamento, *Centris scopipes* e *C. bicolor* são consideradas os polinizadores primários, embora espécies de *Canavalia* de outras regiões sejam polinizadas, principalmente, por espécies de *Xylocopa* (Endress, 1994; Stirton, 1977). De acordo com

Stirton (1977) o padrão de polinização em *Canavalia* geralmente é o mesmo, independente da espécie de abelha que é considerada seu polinizador principal.

Nas ocasiões em que *Epicharis affinis* afasta lateralmente os órgãos reprodutivos das flores de *C. parviflora*, esta abelha é considerada pilhadora de néctar, uma vez que nesta ocasião não promove a polinização. A ocorrência de mudança no comportamento de *E. affinis*, também foi registrada em flores de *Arrabidaea triplinervia* (Bignoniaceae) (Amaral, 1992), nas quais a abelha altera seu comportamento de polinizadora para pilhadora.

O comportamento agonístico exibido por *C. scopipes* em relação à *C. bicolor*, parece favorecer o comportamento de forrageamento de *C. scopipes* aumentando sua eficiência na polinização de *C. parviflora*, além de promover o deslocamento de *C. bicolor* para outros indivíduos de *C. parviflora*. Comportamentos agonísticos entre espécies de *Centris* podem aumentar o movimento inter-plantas dos polinizadores (Frankie et al., 1976) ou favorecer o forrageamento de polinizadores eficientes (Fischer & Gordo, 1993). Por outro lado, o fato da maioria das visitas de *C. bicolor* às flores de *C. parviflora* ocorrerem quando *C. scopipes* visita esta flores poucas vezes, pode diminuir a quantidade de encontros agonísticos entre estas duas espécies de abelhas.

A deposição de pólen na região superior da cabeça das abelhas, parece otimizar a eficiência destas abelhas na polinização de *C. parviflora*, pois as abelhas não conseguem retirar o pólen desta região para utilizá-lo como fonte de alimento, consequentemente este pólen será depositado no estigma e participará da fecundação dos óvulos. Aumento na eficiência da polinização devido a otimização na deposição do pólen em uma região restrita do corpo do polinizador foi verificada por (Sazima & Sazima, 1978) em *Passiflora mucronata*.

As visitas esporádicas do beija-flor *Amazilia lactea* às flores de *C. parviflora* podem estar relacionadas ao fato da morfologia floral desta espécie não ser muito adequada a polinização por beija-flores, além de suas flores apresentarem pouco néctar. As flores de *C. parviflora* podem ser consideradas apenas como um dos componentes da rota de alimentação de *Amazilia lactea*, uma vez que este beija-flor pode apresentar comportamento de visita do tipo “traplining” (Stiles, 1975).

*Canavalia picta*

Todas as espécies de abelhas que visitam as flores de *C. picta* são consideradas eficientes polinizadoras destas flores. Entretanto devido a alta frequência de *Centris discolor* e *Xylocopa suspecta* nas flores desta espécie, estas abelhas foram consideradas seus polinizadores primários. Dentre as abelhas que polinizam as flores de *Canavalia picta*, *C. discolor* e *X. suspecta* possuem tamanhos semelhantes entre si e mais adequado para a estrutura da flor. Este tamanho adequado pode aumentar a eficiência dessas abelhas na polinização de *C. picta*.

Quando as frequências de polinizadores das duas espécies de *Canavalia*, são comparadas, observa-se que espécies de *Xylocopa* são mais frequentes em flores de *C. picta* provavelmente pelo fato desta espécie apresentar morfologia floral mais adaptada à polinização por *Xylocopa* do que *C. parviflora*. Geralmente flores adaptadas à polinização por espécies de *Xylocopa* são grandes, apresentam ampla plataforma de pouso e néctar oculto (Percival, 1965), e nas flores de *C. picta* estes atributos são mais conspicuos que nas flores de *C. parviflora*. Espécies de *Xylocopa* são consideradas polinizadoras de várias espécies de *Canavalia* (Gottsberger et al., 1988; Stirton, 1977), bem como de diferentes gêneros de Phaseoleae (Arroyo, 1981).

*Micronychapis duckei* foi a única espécie de abelha que durante visita às flores de *C. picta*, coleta parte do pólen depositado sobre seu corpo e armazena nas corbículas. Este comportamento exibido por estas abelhas, provavelmente diminui sua eficiência na polinização de *C. picta*, pois há decréscimo na quantidade de grãos de pólen que serão transportados para o estigma e, conseqüentemente menor fecundação de óvulos. Comportamento semelhante ao de *D. duckei* foi registrado para espécies de *Euglossa* e *Bombus* durante visita às flores de *Mendoncia puberula* (Buzato, 1990).

*Dioclea rufescens* e *D. violacea*

A ocorrência de *C. mocsaryi* como polinizador primário das flores de *Dioclea rufescens* e *D. violacea*, provavelmente está relacionada com a morfologia floral bastante semelhante entre si. Entretanto, todas as espécies de abelhas registradas visitando as flores de *D. rufescens* e *D. violacea* são consideradas polinizadores, uma vez que são capazes de operar o mecanismo de polinização.

As abelhas que polinizam as flores de *D. rufescens* e *D. violacea* são consideradas pequenas, médias ou grandes em relação ao comprimento do corpo. O local de deposição de pólen de *D. rufescens* e *D. violacea* no corpo da abelha está relacionado ao tamanho da abelha, pois abelhas pequenas como *C. bicolor*, *C. fuscata* e *C. labrosa* recebem pólen na região ventral do tórax ou abdomen, abelhas médias como *C. collaris*, *C. discolor*, *C. mocsaryi*, *C. scopipes*, *X. brasilionorum* e *X. suspecta* recebem pólen na tíbia do primeiro par de pernas, e abelhas grandes como *X. frontalis* recebem pólen na região ventral da cabeça próximo à mandíbula.

O comportamento de *C. mocsaryi* de agarrar-se com a mandíbula na região calosa do estandarte de *D. rufescens* e *D. violacea*, provavelmente aumenta o equilíbrio destas abelhas sobre as flores, uma vez que devido à pressão exercida pelas abelhas nas alas, as flores ficam ligeiramente pendentes.

*X. frontalis* provavelmente ocasiona decréscimo na eficiência de polinização das outras espécies de abelhas das flores de *D. rufescens* e *D. violacea*, pois além de derrubar as alas que servem de plataforma de pouso para estas abelhas, *X. frontalis* expõe os órgãos reprodutivos das flores excessivamente de maneira que as outras espécies de abelhas não os contatam mais.

O comportamento agonístico das espécies de *Centris* em plantas de *D. rufescens* e em plantas de *D. violacea*, provavelmente aumenta o movimento inter-plantas destas abelhas ( cf. Frankie et al. 1976) e, conseqüentemente a taxa de polinização cruzada nestas espécies (cf. Arroyo 1981).

Abelhas pertencentes aos gêneros *Xylocopa* e *Euglossa* são consideradas polinizadores de espécies de *Dioclea* (Janzen, 1971; Arroyo, 1981). Entretanto na RMSG,

espécies de *Euglossa* não foram observadas visitando flores de *D. rufescens* e *D. violacea* e espécies de *Xylocopa* são consideradas polinizadores secundários destas flores.

### *Centrosema sagittatum*

Abelhas Euglossini do gênero *Euglossa* são consideradas os polinizadores primários das flores de *C. sagittatum* na RMSG. Além disso, dentre as abelhas registradas nas flores das espécies de Phaseoleae estudadas, espécies de *Euglossa* são exclusivas de *C. sagittatum*. Portanto pode-se sugerir que durante o período de floração das espécies de Phaseoleae na RMSG há preferência das abelhas Euglossini pelas flores de *C. sagittatum*, embora estas abelhas também sejam capazes de ativar o mecanismo de polinização das outras espécies de Phaseoleae.

A deposição de grãos de pólen de *C. sagittatum* na região dorsal do abdomen das espécies de *Euglossa* otimiza a eficiência da polinização, pois provavelmente boa parte deste pólen será depositada sobre o estigma uma vez que não foi observada coleta deste pólen pelas abelhas. Entretanto é necessário considerar este aspecto com reservas, pois as espécies de *Euglossa* que polinizam flores de *Mendoncia puberula*, também recebem pólen na região dorsal do abdomen e o recolhem (Buzato, 1990).

As abelhas *X. suspecta*, *C. discolor* e *Epicharis* sp. são consideradas polinizadoras de *C. sagittatum*, embora a deposição dos grãos de pólen ocorra na região dorsal do torác destas abelhas. A mudança do local de deposição de pólen nestas abelhas é devido ao seu maior tamanho em relação às espécies de *Euglossa*.

Van der Pijl (1954) inclui o gênero *Centrosema* no grupo de flores polinizadas por espécies de *Xylocopa*. Gottsberger et al. (1988) observaram que *X. frontalis* prefere flores de *Canavalia rosea* em relação às flores de *Centrosema pubescens*, quando estas espécies florescem simultaneamente, e que *C. pubescens* é polinizada principalmente por *Centris lepriouri* e por espécies de *Euglossa*, *Euplusia* e

*Eulaema*. Faegri & van der Pijl (1980) consideram que espécies de abelhas *Xylocopa* são os polinizadores de *Centrosema virginiana*.

### *Vigna candida*

Devido ao comportamento de visita associado a alta frequência de ocorrência às flores de *V. candida*, as abelhas *Centris collaris* e *Epicharis flava* foram consideradas polinizadoras primárias desta espécie. O comportamento de visita exibido por estas espécies de abelhas nas flores de *V. candida* é diferente do padrão básico descrito por Faegri & van der Pijl (1980) para “flores estandarte”, pois as abelhas exercem pressão somente sobre a ala direita e não sobre as duas alas da flor, como observado para a maioria das “flores estandarte”. Contudo o comportamento de visita destas espécies de abelhas é semelhante ao das espécies de *Megachile* ao visitar flores de *Vigna longifolia* (Hoc et al., 1993) e ao de *Xylocopa gualanensis* ao visitar flores de *Vigna vexillata* (Hedström & Thulin, 1986).

A polinização pleurotríbica observada nas flores de *V. candida*, geralmente está associada à flores de estrutura complexa dentro do gênero *Vigna* (Hedström & Thulin, 1986). Entretanto polinização nototribica e esternotribica também ocorrem neste gênero (Agulho et al., 1993; Hoc et al., 1993; Gopinathan & Babu, 1987).

O comportamento agonístico observado por *C. collaris* em relação à *C. bicolor* é semelhante ao apresentado por *C. scopipes* em relação à *C. bicolor* nas plantas de *C. picta* com consequências semelhantes.

A ausência de comportamentos agonísticos entre as espécies de *Centris*, e *Epicharis* durante visitas às flores de *V. candida*, provavelmente deve-se ao fato destas duas espécies de abelhas apresentarem maior quantidade de visitas em períodos distintos ao longo do dia.

### *Rhynchosia* sp.

Abelhas Megachilidae do gênero *Hypanthidium* sp. foram consideradas o polinizador primário de *Rhynchosia* sp., embora anthophorídeos do gênero *Centris* também sejam capazes de polinizar esta espécie. A ocorrência esporádica de visitas às flores de *Rhynchosia* sp., provavelmente está associada a baixa produção de néctar nas flores desta espécie.

Informações sobre polinizadores de espécies de *Rhynchosia* são praticamente inexistentes, Arroyo (1981) citou a ocorrência de abelhas *Xylocopa* visitando espécies de *Rhynchosia* e Batra (1967) observou na Índia, flores de *Rhynchosia aurea* sendo polinizadas por *Ceratina binghami*, *Megachile lanata*, *M. flavipes* e *Nomia callichlora*.

Além de néctar, espécies de *Hypanthidium* coletam resina e pólen de espécies de *Dalechampia* (Armbruster, 1984; Armbruster & Herzig, 1984). Na RMSG espécies de *Hypanthidium* foram observadas coletando resina e pólen de flores de *D. stipulacea* (Sazima et al., 1985). O florescimento de *Rhynchosia* sp. juntamente com espécies de *Dalechampia* na RMSG possibilita a manutenção de espécies de *Hypanthidium* nesta reserva.

A deposição de grãos de pólen de *Rhynchosia* sp. na região ventral do abdomen de *Hypanthidium* sp. é uma característica comum em várias espécies de Phaseoleae (Yeo, 1993). Esta deposição ventral do pólen também é favorável para abelhas da família Megachilidae, que geralmente transportam pólen na escopa da região ventral do abdomen (Michener, 1979).

### 5.3 - Pilhadores

O furto de néctar ocorreu em seis das sete espécies estudadas e foi efetuado por abelhas e borboletas. O comportamento de roubo primário de néctar exibido por *Oxaea flavescens* é um comportamento comum desta abelha em outras espécies de

flores da RMS G (Franco, 1991; Amaral, 1992). Geralmente este comportamento é considerado prejudicial para a planta, pois ao retirar o néctar não contatam os órgãos reprodutivos da flor. Por outro lado, esta atividade pode ser benéfica, pois pilhadores reduzem a quantidade de néctar de uma dada flor, de modo que os polinizadores tendem a visitar maior número de flores para obter néctar suficiente para satisfazer suas necessidades energéticas, desta forma ocorrerá aumento de fluxo de pólen e, consequentemente, aumento da taxa de polinização cruzada destas espécies de Phaseoleae.

As borboletas observadas nas flores de *Canavalia parviflora*, *C. picta*, *Centrosema sagittatum*, *Dioclea violacea* e *Vigna candida*, embora pousem sobre o estandarte ou alas destas flores, não são capazes de ativar o mecanismo de polinização, sendo portanto consideradas pilhadoras do néctar. O comportamento de roubo de néctar, apresentado por *Astraptes fulgerator*, *Cymaenes gisca* e *Urbanus proteus*, foi registrado para várias espécies de borboletas em outras flores papilionáceas (Gopinathan & Babu, 1987; Queiroz, 1991).

A ausência de pilhadores de néctar nas flores de *Rhynchosia* sp., provavelmente está relacionada ao fato de produzirem baixa quantidade de néctar em relação às demais espécies estudadas.

#### 5.4 - Visitantes extraflorais

A ausência de comportamento agressivo em formigas do gênero *Camponotus* em relação aos polinizadores e pilhadores de *Canavalia parviflora* e *Vigna candida*, indica que estas formigas provavelmente apenas utilizam o néctar dos nectários extraflorais. Entretanto em *C. picta*, *Dioclea rufescens* e *D. violacea*, estas formigas podem interferir no processo de polinização destas flores, pois as formigas ao expulsarem o pilhador *Oxaea flavescens* não permitem que estas abelhas retirem néctar floral, consequentemente poderá haver acúmulo de néctar nas flores e o polinizador não terá a tendência de visitar várias flores para obter néctar necessário ao seu gasto energético, o

que pode diminuir a taxa de polinização cruzada nestas espécies. Sigrist & Sazima (1995) observando comportamento agressivo de formigas em relação aos polinizadores e pilhadores de *Canavalia picta*, constataram que formigas nos nectários extraflorais desta espécie podem interferir no seu processo de polinização.

Presença de formigas em nectários extraflorais de várias espécies, podem conferir proteção à planta contra herbívoros (Bentley, 1977), ou interferir no comportamento dos insetos polinizadores (Hoc et al., 1993)

## 6 - CONCLUSÕES

Na RMSG a marcada sazonalidade das espécies de Phaseoleae, representa fonte previsível de recursos para várias espécies de abelhas Anthophoridae, Apidae e Megachilidae numa época determinada do ano.

Nas espécies de Phaseoleae estudadas a morfologia floral semelhante, a ocorrência de sobreposição de floração e a utilização do mesmo vetor de pólen, não acarreta competição interespecífica pelo polinizador, uma vez que as espécies apresentam polinizadores primários diferentes. Além disso, não há mistura de pólen interespecífico devido a deposição de grãos de pólen em diferentes regiões do corpo do polinizador e consequentemente há aumento na eficiência reprodutiva.

As flores papilionáceas estudadas apresentam mecanismos de polinização valvular elaborados em relação aos citados na bibliografia, por exemplo, o mecanismo de “pollen brush” sugerido para as flores de *Canavalia picta*. A compreensão da maneira como estes mecanismos de polinização funcionam é importante para o entendimento da evolução floral dentro desta subfamília.

O sistema reprodutivo autogâmico das espécies de lianas da tribo Phaseoleae estudadas, reforça a idéia da existência de autocompatibilidade para a maioria das espécies desta tribo. Entretanto a ocorrência de certo grau de alogamia nestas espécies é garantida devido a associação de vários fatores como sincronia intraespecífica, presença de hercogamia espacial entre estigma e anteras, presença de cutícula ou membrana sobre a região estigmática, ocorrência de mecanismos de polinização e ocorrência de comportamentos agonísticos entre alguns polinizadores.

A ausência de frutos em *D. rufescens*, provavelmente está relacionada ao caráter de isolamento do fragmento de mata estudado, acarretando parentesco entre os indivíduos e conseqüentemente a não formação de frutos, caso esta espécie seja autoincompatível. Logo, torna-se necessário o estudo do sistema reprodutivo desta espécie em outra formação vegetal, para avaliar a existência ou não de sistema de incompatibilidade de ação tardia nesta espécie.

As flores melitófilas das espécies de Phaseoleae estudadas são exploradas por abelhas grandes, capazes de ativar seu mecanismo de polinização para retirar o néctar. Estas abelhas possuem língua longa, apresentam comportamento de visita do tipo “traplining” e pertencem as famílias Anthophoridae, Apidae e Megachilidae.

O néctar oferecido pelas espécies de Phaseoleae, juntamente com o pólen, a resina e o óleo oferecidos por outras espécies de plantas, são importantes na manutenção da população de abelhas Anthophoridae, Apidae e Megachilidae neste fragmento de cobertura vegetal existente no município de Campinas.

### 7.1 Considerações finais

A subfamília Faboideae é predominantemente melitófila, contudo a ornitofilia abrange várias espécies dentro desta subfamília com o máximo de espécies ornitófilas em Sophoreae e Phaseoleae, a quiropterofilia é pouco frequente nas flores

papilionáceas e não há registro de psicofilia (Arroyo, 1981). Síndrome de miofilia (polinização por moscas) é sugerida para *Apios americana*(Phaseoleae) (Westerkamp, 1993).

A maioria das espécies de Phaseoleae são polinizadas por abelhas, entretanto várias modificações têm ocorrido na morfologia floral de suas espécies em resposta à mudanças no tipo de polinizador. Enquanto espécies melitófilas, como algumas das espécies estudadas, apresentam elementos da corola encaixados por meio de aurículas infletidas e alas e quilhas formando um sistema único e flexível, flores ornitófilas geralmente apresentam elementos da corola desencaixados (Buzato et al, 1994), estandarte não geniculado e alas com superfície lisa. Além disso, em flores ornitófilas polinizadas por beija-flores, por exemplo espécies de *Erythrina*, as alas podem ser reduzidas, uma vez que a ocorrência de plataforma de pouso é desnecessária nestas espécies e ainda, as inflorescências podem ser orientadas horizontalmente servindo como local de pouso para passeriformes (Arroyo, 1981). Dentre as espécies das subtribos estudadas, a ornitofilia foi observada apenas em Diocleinae para *Canavalia parviflora*, entretanto beija-flores são polinizadores secundários desta espécie, uma vez que suas flores não são adaptadas para estes polinizadores. A ocorrência de ornitofilia é registrada para *Dioclea guianensis* (Arroyo, 1981), e para outros gêneros de Diocleinae, Clitoriinae e Phaseolinae (Buzato et al., 1994; Arroyo, 1981). Muitas flores papilionáceas ornitófilas evoluíram diretamente de espécies melitófilas, sendo que na tribo Phaseoleae, várias espécies ornitófilas surgiram a partir de espécies polinizadas por abelhas Xilocopini. Por outro lado a quiropterofilia nesta tribo pode ter ancestrais ornitófilos ou melitófilos ( veja Arroyo, 1981). Algumas espécies de *Erythrina* possuem flores com características florais intermediárias entre ornitofilia e quiropterofilia, podendo ser polinizadas ao mesmo tempo por beija-flores e morcegos. Uma das principais características morfológicas das flores quiropterófilas é o mecanismo de apresentação de pólen do tipo explosivo encontrado em espécies de *Mucuna* (Arroyo, 1981), contudo este mecanismo também é encontrado em espécies de *Mucuna* polinizadas por abelhas do gênero *Xylocopa* (Arroyo, 1981). Portanto, podemos considerar que a polinização por abelhas, pássaros e morcegos evoluiu independentemente e várias vezes dentro da tribo Phaseoleae.

## BIBLIOGRAFIA

- AGULHO, M. A.; BRIZUELA, M.M.; HOC, P.S.; DI STILIO, V.S.; PALACIOS, R.A.; GENISE, J. & HAZELDINE, P. 1993. Relacion unidade de polinizacion-visitantes florales en *Vigna luteola*(Leguminosae, Phaseoleae). **Bol. Soc. Argent. Bot.** 29: 131-138
- ALEXANDER, M.P. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. **Stain Technol.** 55: 13-18
- ALVIM, P. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. **Science** 132: 354
- AMARAL, M.E.C. 1992. Ecologia floral de dez espécies da tribo Bignonieae(Bignoniaceae), em uma floresta semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- ARMBRUSTER, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **Amer. J. Bot.** 71(8): 1149-1160
- \_\_\_\_\_ & HERZIG, A.L. 1984. Partitioning and sharing of pollinations by four sympatric species of *Dalechampia*(Euphorbiaceae) in Panama. **Ann. Mo. Bot. Gnd.** 71: 1-16
- ARROYO, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In R.M. Polhill & P.H. Raven (Eds.), **Advances in Legume Systematics**, Part 2. Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 723-769

- \_\_\_\_\_; F.L.S. & USLAR, P. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. **Bot. J. Linn. Soc.** **111**: 83-102
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica** **15(4)**: 257-267
- BAKER, H.G. & BAKER, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type.. In: C.D. Jones & R.J. Little, Eds. **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold. P. 117-141
- BATRA, S.W.T. 1967. Crop pollination and the flower relationships of the wild bees of Ludhiana, India (Hymenoptera: Apoidea). **J. Kansas Entomol. Soc.** **40**: 167-177
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **21**: 399-422
- \_\_\_\_\_. 1983. Patterns of flowering biology in tropical plants. In **Handbook of experimental pollination biology** (C. E. Jones & R. J. Little Eds.). Van Nostrand Reinhold. New York. pp. 394-410
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution** **28**: 85-92
- \_\_\_\_\_. & BUCKLEY, D.P. 1989. Seed: ovule ratios, selective abortion and mating systems in Leguminosae - In Stirton, C.H., Zaruchi, J.L. (Eds.), **Advances in Legume Biology - Missouri Bot. Gard. Monogr. Syst. Bot.** **29**: 243-262

- \_\_\_\_\_; PERRY, D.R. & BEACH, J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **Amer. J. Bot.** **72(3)**: 331-345
- \_\_\_\_\_; & WEBB, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **Amer. J. Bot.** **71**: 736-751
- BELL, G. 1985. On the function of flowers. **Proc. Roy. Soc. London B** **224**: 223-265
- BENTLEY, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **8**: 407-437
- BRIZUELA, M.M.; HOC, P.S.; DI STILIO, V.S.; AGULLO, M.A. & PALACIOS, R.A. 1993. Biologia floral de *Macroptilium bracteatum* (Leguminosae-Phaseoleae). **Darwiniana** **32(1-4)**: 41-57
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in México. **Biotropica** **17(4)**: 287-301
- BUZATO, S. 1990. Ecologia da polinização de duas espécies simpátricas de *Mendoncia* na região de Campinas, São Paulo. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- \_\_\_\_\_; & FRANCO, A.L.M. 1992. *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). **Pl. Syst. Evol.** **181**: 261-267
- \_\_\_\_\_, FRANCO, A.L.M. & SAZIMA, M. 1994. Adequação de *Camptosema scarlatinum* e *Collaea speciosa* à polinização por beija-flores. In: **Resumos do XLV Congresso Nacional de Botânica**: 64.

- \_\_\_\_\_, SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon*(Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. **Flora 189**: 327-334
- CAMPBELL, D.R. & MOTTEN, A.F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. **Ecology 66**: 554-563
- CRUDEN, W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution 31**: 32-46
- CUMARASWAMY, A. & BAWA, K.S. 1989. Sex allocation and mating systems in pigeonpea, *Cajanus cajan*(Fabaceae). **Pl. Syst. Evol. 168**: 59-69
- DAFNI, A. 1992. **Pollination ecology A practical approach**. IRL Press at Oxford University Press, Oxford.
- EISIKOWITZ, D. & ROTEM, R. 1987. Flower orientation and colour change in *Quisqualis indica* and their possible role in pollinator partitioning. **Bot. Gaz.(Crawfordsville) 148**: 175-179
- ENDRESS, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge. University Press
- FAEGRI & VAN DER PIJL. 1980. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press.Oxford- NewYork-Toronto.
- FEDEROV, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics.**J. Ecol. 54**: 1-11

- FISCHER, E. A. & GORDO, M. 1993. *Qualea cordata*, pollination by the territorial bee *Centris tarsata* in the "campos rupestres", Brazil. **Ciência e cultura** **45(2)**: 144-147
- FOURNIER, L. A. 1974. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba** **24(1)**: 422-423
- FRANCO, A. L. M. 1991. Biologia floral de duas espécies sincronopátricas de *Prestonia* (Apocynaceae). Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- \_\_\_\_\_ & BUZATO, S. 1992. Biologia floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). **Revta. Brasil. Biol.** **52(4)**: 661-666
- 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 & R. J. Little, Eds. **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold. Pp. 411-417
- \_\_\_\_\_ ; OPLER, P. A. & BAWA, K. S. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: implications for ou tcrossing of a neotropical forest tree species. **J. Ecol.** **64**: 1049-1087
- FREE, J. B. 1970. **Insect pollination of crops**. New York: Academic Press.
- GALLETI, M. 1992. Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- GENTRY, A. H. 1974a. Coevolutionary patters in central american Bignoniaceae. **Ann. Mo Bot. Gnd.** **61**: 728- 759

- \_\_\_\_\_ 1974b. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae.  
**Biotropica** **6(1)**: 64-68
- GOPINATHAN, M.C. & BABU, C. R. 1987. Breeding systems and pollination in *Vigna minima*(Leguminosae, Papilionoideae). **Pl. Syst. Evol.** **165**: 117-126
- GORI, D.F. 1989. Floral color change in *Lupinus argenteus*(Fabaceae): Why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators? **Evolution** **43(4)**: 870-881
- GOTTSBERGER, G. 1986. Some pollination strategies in neotropical savanas and forests. **Pl. Syst. Evol.** **152**: 29-45.
- \_\_\_\_\_; CAMARGO, J.M.F. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988.  
A bee-pollinated tropical community: the beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. **Bot. Jahrb. Syst.** **109(4)**: 469-500
- \_\_\_\_\_ & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. Evolution of flower structures and pollination in neotropical Cassiinae(Caesalpinaceae) species.  
**Phyton(Austria)**. **28(2)**: 293-320
- HEDSTRÖM, I. & THULIN, M. 1986. Pollination by a hugging mechanism in *Vigna vexillata*(Leguminosae-Papilionoideae). **Pl. Syst. Evol.** **154**: 275-283
- HEITHAUS, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. **Ann. Missouri Bot. Gard.** **61(3)**: 675-691

- \_\_\_\_\_; STASHKO, E. & ANDERSON, P. K. 1982. Cumulative effects of plant animal interactions on seed production by *Bauhinia unguiculata*, a neotropical legume. **Ecology** 63(5): 1294-1302
- HOC, P.S.; DI STILIO, V.S.; AGULLO, M.A.; BRIZUELA, M.M. & PALACIOS, R.A. 1993. Biologia floral de *Vigna longifolia* (Leguminosae, Phaseoleae). **Darwiniana** 32(1-4): 27-39
- HOLDEN, J.H. W. & BON, D.A. 1960. Studies on the breeding system of the field bean, *Vicia faba* L. **Heredity** 15(1): 175-192
- INOUE, D.W. 1980. The terminology of floral larceny. **Ecology** 67: 133-138
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution** 21: 620-637
- \_\_\_\_\_. 1971. Euglossini bees as long-distance pollinators of tropical. **Science** 171: 203-205
- \_\_\_\_\_. 1980. **Ecologia vegetal nos trópicos**. E.P.U. - EDUSP, São Paulo (Coleção Temas de Biologia 7).
- JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, New York.
- KAGEYAMA, P.Y. 1992. Recomposição da vegetação com espécies arbóreas nativas em reservatórios de usinas hidrelétricas da CESP. **Série Técnica IPEF** 8(25): 1-43
- KARRON, J.D. 1987. The pollination ecology of co-occurring geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). **Biol. Conserv.** 39(1987): 179-193

- KAWANO, S. & MASUDA, J. 1980. Resource allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis* (Thunb) C. Tanaka (liliaceae). **Oecologia** 45: 307-317
- KAY, Q.O.N.; DAOUD, H.S. & STIRTON, C.H. 1981. Pigment distribution, light reflection and cell structure in petals. **Bot. J. Linn. Soc.** 83: 57-84
- KEVAN, P.G. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. Pp. 51-78. In A.J. Richards, Ed. **The pollination of flowers by insects**. London, Academic Press.
- \_\_\_\_\_ 1983. Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. . In C.E. Jones & R.J. Little, Eds. **Handbook of experimental and pollination biology**. New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold. Pp.3-32
- \_\_\_\_\_ & BAKER, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. **Ann. Rev.Entomol.** 28: 407-453
- KOPTUR, S. 1984. Outcrossing and pollination limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). **Evolution** 38(5): 1130-1143
- KORNERUP, A. & WANSCHER, J.H. 1963. **Taschenlexikon der Farben**. Sadolin & Holmblad A/S, Kopenhagen.
- KOUL, A.K.; WAKHLU, A.K. & MANGOTRA, R. 1983. Preliminary observations on the pollination mechanism of some species of *Crotalaria* L. **Acta Bot. Indica** 11: 188-193

- MORELLATO, L. P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1995. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. **Biotropica**(submetido)
- \_\_\_\_\_. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- \_\_\_\_\_. ; RODRIGUES, R.R.; LEITÃO-FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Revta. Bras. Bot.** **12**: 85-98
- MOSQUIN, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. **Oikos** **22**: 398-402
- NEILL, D.A. 1987. Trapliners in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina* sect. *Erythrina*(Leguminosae: Papilionoideae). **Ann. Mo Bot. Gnd.** **74**: 27-41
- NEWSTROM, L.E. & FRANKIE, W. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** **26(2)**: 141-159
- OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. **J. Biogeog.** **3**: 231-236
- PATE, J.S. & FARRINGTON, P. 1981. Fruit set in *Lupinus angustifolius* cv. *UnitropII*. Assimilate flow during flowering and early fruiting. **Austral. J.Pl.Physiol.** **8**: 307-318
- PERCIVAL, M. 1965. **Floral biology**. Pergamon Press. London.

- PEREIRA-NORONHA, M.R.; SILBERBAUER-GOTTESBERGER, I. & GOTTESBERGER, G. 1982. Biologia floral de *Stylosanthes*(Fabaceae) no cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. **Revta. Brasil. Biol.** **42**: 595-605
- POLHILL, R.M.; RAVEN, P.H. & STIRTON, C.H. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In R.M. Polhill & P.H. Raven (Eds.), **Advances in LegumeSystematics**, Part 1. Royal Botanic Garden, Kew.Pp. 1-26
- PRESTON, R.E. 1984. Pollen- ovule rations in the Cruciferae. **Amer. J. Bot.** **73**(12): 1732-1740
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1972. **The pollination of flowers**. New York, Taplinger Publishing Co.
- OLIVEIRA, P.E.; GIBBS, P.E. & BIANCHI, M. 1991. Pollination and breeding system of *Vellozia squamata*(Liliales: Velloziaceae): a species of the Brazilian cerrados. **Bot. Acta** **104**: 392-398
- QUEIROZ, L. P. 1991. O gênero *Cratylia* Martius ex Benthham (leguminosae: Papilionoideae: Phaseoleae): Revisão taxonômica e aspectos biológicos. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- RADFORD, A.E.; DICKSON, W.C.; MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. **Vascular plant systematics**. New York, Harper and Row Publ.
- RAMIREZ, N. & BRITO, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. **Amer. J. Bot.** **77**(10): 1260-1271
- RICHARDS, A.J. 1986. **Plant breeding systems**. George Allen & Unwin, London.

- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **16**: 179-214
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1989. Mamangávas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e consequências para polinização do maracujá (Passifloraceae). **Revta. Bras. Ent.** **33**: 109-118
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. **Bot. Acta** **103**: 83-86
- \_\_\_\_\_ 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. **Bot. Acta** **102**: 106-111
- \_\_\_\_\_ 1988. *Helicteres ovata* (Sterculiaceae) pollinated by bats in southeastern Brazil. **Bot. Acta** **101**: 269-271
- \_\_\_\_\_ 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata* in southeastern Brazil. **Biotropica** **10**: 100-109
- \_\_\_\_\_ & BUZATO, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfuris* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. **Pl. Syst. Evol.** **191**: 237-246
- \_\_\_\_\_ & CARVALHO-OKANO, R.M. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulacea* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). **Rev. Brasil. Biol.** **45**(1/2): 85-93
- SCHOEN, D.J. 1982. Male reproductive effort and breeding system in a hermaphroditic plant. **Oecologia (Berl)** **53**: 255-257

- SCHRIRE, B.D. 1989. A multidisciplinary approach to pollination biology in the Leguminosae. **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29**: 183-242
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. **Bot. Rev. 52**: 195-219
- SHIVANNA, K.R. & OWENS, S.J. 1989. Pollen-pistill interactions(Papilionoideae). In C. H. Stirton & J. L. Zarucchi (Eds.), *Advances in Legume Biology*. **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29**: 157-182
- SIGRIST, M.R. 1991. Biologia da polinização e reprodução em duas espécies de *Dichorisandra*(Commelinaceae) de mata mesófila em Campinas, SP. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- \_\_\_\_\_ & MARTINS, E. 1992. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Dalechampia pentaphylla* Lam. (Euphorbiaceae) em mata mesófila do sudeste brasileiro. **Anais do VIII Congresso da SBSP** : 1-6
- \_\_\_\_\_ & SAZIMA, M. 1995. Uso de nectários extraflorais de *Canavalia picta* (Fabaceae) por *Camponotus* sp. (Formicidae): implicações na polinização. In: **Resumos do XLVI Congresso Nacional de Botânica**: 150
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. **Rev. Bras. Biol. 48**: 651-663
- SOBREVILA, C. & ARROYO, M.K. 1992. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. **Pl. Syst. Evol. 140**: 19-37
- STEPHENSON, A.G. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? **Evolution 36(4)**: 762-767

- 
- \_\_\_\_\_ 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Rev. Ecol. Syst.** **12**: 253-279
- 
- \_\_\_\_\_ 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy *Catalpa speciosa*(Bignoniaceae). **Ecology** **61**: 57-64
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology** **56**: 285-301
- STIRTON, C.H. 1977. The pollination of *Canavalia virosa* by xylocopid and megachilid bees. **Bothalia** **12**: 225-227
- 
- \_\_\_\_\_ 1981. Petal sculpturing in papilionoid legumes. In R.M. Polhill & P.H.Raven (Eds.), **Advances in Legume Systematics**, Parte 2 .Royal Botanic Gardens, Kew.Pp. 771-788
- SUTHERLAND, S. 1986. Patterns of fruit set: What controls fruit-flower ratios in plants? **Evolution** **40**(1): 117-128
- 
- \_\_\_\_\_ & DELPH, L.F. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. **Ecology** **65**(4): 1093-1104
- VAN DER PIJL, L. 1959. *Xilocopa* and flowers in the tropics. II, III. **Proc. K. ned. Akad. Wet. Sect. C.** **57**: 541-562
- VOGEL, S. 1963. Ecophysiology of zoophylic pollination. In Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. & Ziegler, H., Eds. **Physiology plant ecology III**. Berlin, Springer-Verlag, Pp. 560-624.

- \_\_\_\_\_ & WESTERKAMP, C. 1991. Pollination: An integrating factor of biocenoses. In: A. Seitz & V. Loeschcke, Eds. **Species conservation: A population-Biological Approach**. Birkhäuser Verlag, Basel. Pp. 159-170
- WADDINGTON, K.D. 1983. foraging behaviour of pollinators. In: L. Real Ed. **Pollination biology**. Orlando, Florida, Academic Press. Pp. 231-239
- WEBB, C.J. & BAWA, K.S. 1985. Patterns of fruit and seed production in *Bauhinia unguolata* (Leguminosae). **Pl. Syst. Evol.** **151**: 55-65.
- WESTERKAMP, C. 1993. The co-operation between the asymmetric flower of *Latyrus latifolius* (Fabaceae-Vicieae) and its visitors. **Phyton(Austria)** **33(1)**: 121-137
- \_\_\_\_\_ & PAUL, H. 1993. *Apios americana*, a fly-pollinated papilionaceous flower? **Pl. Syst. Evol.** **187**: 135-144
- WYATT, R. 1984. Evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (Caryophyllaceae). III. Reproductive effort and pollen-ovule ratios. **Syst. Bot.** **9**: 432-440
- \_\_\_\_\_ 1982. Inflorescence architecture: How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. **Amer. J. Bot.** **69(4)**: 585-594
- YEO, P.F. 1993. Secondary Pollen Presentation. Form, function and evolution. **Pl. Syst. Evol. Supplementum 6**. Springer-Verlag. New York.
- ZAR, Z.A. 1984. **Bioestatistical analysis**. 2 Prentice Hall. Englewood Cliffs.
- ZEISLER, M. 1938. Über die abgrenzung der eigentlichen narbenfläche mit hilfe von reaktionen. **Beih. bot. Zbl.** **58**: 308-318

ZIMMERMAN, M. 1984. Reproduction in *Polemonium* : A five year study of seed production and implications for competition for pollinator service. **Oikos** **42**: 225-228

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