

MÁRCIA REGINA SIQUEIRA

Este exemplar corresponde a redação final da tese defendida pela candidata Marcia Regina Siqueira, aprovada pela comissão julgadora
22/02/88 Marlies Szizima

BIOLOGIA FLORAL DE TRÊS ESPÉCIES DE
Aristolochia (ARISTOLOCHIACEAE)

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO
DE BIOLOGIA DA UNIVERSIDADE ESTADUAL
DE CAMPINAS, PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO
DE MESTRE EM BIOLOGIA (BIOLOGIA VEGETAL).

ORIENTADOR: PROFA. DRA. MARLIES SAZIMA

CAMPINAS

1988

À memória do meu avô
LINDOLPHO SIQUEIRA,
enfermeiro e pesquisador.

- A G R A D E C I M E N T O S -

Muitas pessoas e instituições contribuíram para a realização deste trabalho. Em especial, agradeço:

À minha orientadora Dra. *MARLIES SAZIMA* pelo carinho, confiança, paciência e pelas valiosas sugestões durante o período de orientação.

Ao prof. Dr. *ANGELO PIRES DO PRADO*, do Departamento de Parasitologia da Universidade Estadual de Campinas pela identificação dos dípteros a nível de gênero e espécie e pela paciência e informações ao longo do trabalho.

Ao colega *GERSON AUGUSTO RIBEIRO SILVEIRA* do Departamento de Genética da Universidade Estadual de Campinas pela identificação dos visitantes a nível de família e pela amizade, incentivo e "tentativa" de me ensinar taxonomia de dípteros.

Ao prof. Dr. *GEORGE SHEPHERD* pelas sugestões e valiosas discussões durante as diferentes fases deste trabalho bem como pelo auxílio nas técnicas de montagem e identificação dos tubos polínicos em laboratório. Também agradeço o professor

George por ter me ensinado a fotografar e pela paciência e atenção durante o aprendizado.

À prof. Dra. NEUSA TARODA e ao prof. Dr. IVAN SAZIMA pelas discussões e valiosas sugestões durante a pré-banca.

Ao prof. ANTÔNIO CARLOS GABRIELLI pela realização das fotos em microscópio e pelo apoio durante o trabalho.

Às COLEGAS do curso de pós-graduação, em especial a RACHEL B. QUEIROS pela amizade e ajuda nos trabalhos de campo, à DULCE S. ROCHA e ANA ODETE S. VIEIRA pelas sugestões e incentivo ao longo do trabalho.

Aos meus amigos, ISABEL CRISTINA, SÉRGIO, VERINHA, ÂNGELA, CARMEM, LEILA, EDIVANI, JOÃO SEMIR, JORGINHO, ESMÊ, M. ODETE, Sr. JOSÉ, ANA LÚCIA, CELSO, ISABEL, TIÃO, MARINA, ANA BEATRIZ, pela ajuda sempre que necessária durante as várias fases do trabalho e por todo esse tempo de agradável convivência.

Ao meu pai JOSÉ SIQUEIRA pelo auxílio no trabalho de campo realizado na Fazenda Santa Genebra e pelo financiamento das viagens de campo durante o período de ausência de bolsa de estudos.

Ao CNPq, Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e ao programa CAPES pelo auxílio financeiro para a realização deste trabalho.

Ao Sr. ANIZ BUCHDID, diretor do Horto Florestal de Rio

Claro que permitiu o desenvolvimento da pesquisa no Horto Florestal de Sumarê, SP.

Aos funcionários do Horto Florestal de Sumarê, Sr. VAL DEMAR LEITE DA SILVA, Sr. SEBASTIÃO PAULA DE LIMA, Sr. SIMÃO LEMES DE OLIVEIRA e às funcionárias da escolinha de Agronomia do Horto, SONIA e ÂNGELA pela ajuda sempre que necessária.

À prof. Dra. LUIZA K. GOUVÊA pela amizade e constante apoio no decorrer deste trabalho.

À NEIVA I. PIEROZZI, ELIANA FERNANDEZ e ARIANE PEIXOTO que muito me ajudaram enviando trabalhos e pela amizade de to dos esses anos.

À Sra. LILLY SCHNEIDER, pela tradução dos textos em alemão.

- C O N T E Ū D O -

I - INTRODUÇÃO.	1
II - MATERIAL E MÉTODO	6
III - RESULTADOS.	12
3.1 - Características gerais das espécies estu- dadas de <u>Aristolochia</u>	12
3.2 - <u>Aristolochia melastoma</u>	13
3.3 - <u>Aristolochia elegans</u>	27
3.4 - <u>Aristolochia arcuata</u>	35
IV - DISCUSSÃO	44
4.1 - A flor.	44
4.2 - Sistemas de Reprodução.	54
4.3 - Visitantes.	61
V - CONCLUSÕES.	69
VI - RESUMO.	72
VII - SUMMARY	75
VIII - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.	78

I - I N T R O D U Ç Ã O

O progresso da biologia da polinização teve um impulso a partir do momento em que se ampliou o conhecimento sobre os sistemas de reprodução, seleção gametofítica e níveis de auto-fertilização nas populações vegetais naturais. O enfoque da do aos polinizadores era, antes disso, o de simples vetores, sem se observar de que forma sua atividade afetaria a estrutura reprodutiva das populações (LEVIN, 1975).

Existem poucos trabalhos que relacionam a evolução dos sistemas de reprodução com as interações polinizador-planta (FRANKIE & BAKER, 1974; WYATT, 1983). O estudo dos sistemas de reprodução não pode se basear apenas nas adaptações estruturais das flores. As flores hermafroditas de várias espécies de plantas são funcionalmente incapazes de produzir sementes e frutos (WILLSON, 1979; BAWA & BEACH, 1981). Segundo FRYXELL (1957) o entendimento dos sistemas de reprodução das espécies, depende de medidas de taxas naturais de cruzamento.

A idéia de que as plantas tropicais são auto-compatíveis devido a grande diversidade de espécies e a grande distância que os polinizadores teriam de percorrer, tem sido reavaliada, uma vez que trabalhos recentes tem mostrado que muitas espécies tropicais são auto-incompatíveis (BAWA, 1974, 1979; ARROYO, 1976).

No presente trabalho foram realizados estudos sobre a biologia floral de três espécies de Aristolochia (Aristolochiaceae): A. melastoma Manso ex Duchtr., A. elegans Mast. e A. arcuata Mast.

A família Aristolochiaceae compreende sete gêneros e cerca de 400 espécies distribuídas nas regiões quentes e temperadas do mundo (AHUMADA, 1967). Na América do Sul, são conhecidos três gêneros: Aristolochia, Holostylis e Euglypha. No Brasil, existe apenas uma espécie de Holostylis e cerca de 90 espécies de Aristolochia (AHUMADA, 1967). Os representantes desta família ocorrem em regiões subxerófilas e também podem ser encontrados nas capoeiras secas, cerrados, cerradões, matas higrófilas e florestas úmidas (HOEHNE, 1927).

Devido a suas propriedades medicinais, as plantas da família Aristolochiaceae foram intensivamente utilizadas no preparo de drogas e na medicina popular (EUW et al., 1968; AHUMADA, 1967). As substâncias com propriedades medicinais podem ser extraídas da raiz, caule e folhas das Aristoloquias (HOEHNE, 1927; PYLARCZYK, 1959; HUSSEIN, 1974). NORONHA (1949) cita 28 espécies brasileiras de Aristolochia e suas respectivas propriedades. Trabalhos recentes detectaram a presença de ácido aristolôquico I em todas espécies examinadas de Aristolochia (GASTALPO, 1971, MORETTI et al., 1979; HUSSEIN, 1974, EUW et al., 1968). Esse ácido é um nitrofenantreno e possui propriedades antitumorais (HUSSEIN, 1974; MORETTI et al., 1979; EUW et al., 1968) e antibióticas (EUW et al., 1968; LIMA & MACHADO, 1955; PYLARCZYK, 1959). Os alcalóides extraídos de Aristolochia elegans Mast. são responsáveis por contrações uterinas (HUSSEIN, 1974). As espécies de Aristolochia cujas propriedades antitumorais foram estudadas são A. acuminata, A. multiflora e A. bracteata (MORETTI, 1979; HUSSEIN, 1970).

Recentemente, diversos trabalhos tem sido realizados sobre herbívoros que se alimentam das espécies de Aristolochia e adquirem proteção contra seus inimigos naturais. Segundo EUW et al. (1968) lagartas de Troidini (Papilionidae) alimentam-se de plantas de Aristolochia. BROWN et al. (1980) estudou cinco espécies simpátricas de Troidini (gêneros Battus e Parides) e suas interações com as espécies de Aristolochia que ocorrem no Horto Florestal de Sumaré, região de Campinas, SP. O ácido aristolôquico dessas plantas é absorvido pelas larvas e estocado na fase de pupa e de metamorfose (EUW et al., 1968). Através de coloração aposemática, as borboletas advertem que possuem gosto amargo e desagradável (BROWN, et al., 1980). Foram observadas algumas propriedades tóxicas nas borboletas até agora não encontradas nas plantas de Aristolochia (EUW et al., 1968).

Há muito tempo que as flores das plantas da família Aristolochiaceae chamam a atenção dos pesquisadores. A biologia floral foi intensamente estudada em espécies de Aristolochia do Velho Mundo (HOEHNE, 1927).

Hildebrand (1866 apud CAMMERLOHER, 1923) foi o primeiro pesquisador a demonstrar a protoginia das Aristolôquias. Burck (1890 apud CAMMERLOHER, 1923) fez alguns estudos sobre o comportamento das moscas que visitam as flores de Aristolochia e sobre a reprodução de algumas espécies dessas plantas. Correns (1891 apud DAUMANN, 1959) realizou alguns estudos sobre a anatomia dos pêlos internos das Aristolôquias. Esse mesmo autor determinou que as fendas existentes ao redor do ginostêmio de A. clematitis estariam relacionadas com a secreção de nêctar e observou uma nítida secreção no fundo do utrículo da flor de A. macrophylla, além de ter determinado a presença de açúcares nos pêlos internos de algumas espécies. Ule (1898 a p u d AHUMADA, 1967) sugere ainda, que a região receptiva das espécies

de Aristolochia é a parte central da coluna do ginostêmio. Porsch (1906 apud DAUMANN, 1959) também relaciona os pêlos de Aristolochia spp. à função de alimentação. Knuth (1906 apud COSTA & HIME, 1982) lista os polinizadores de várias espécies de Aristolochia. Knoll (1920 apud CAMMERLOHER, 1933) estudou o comportamento de visitantes e a reprodução de A. clematitis cultivada em jardim. PETCH (1924) observou durante sete anos a biologia floral de várias Aristolôquias, dentre elas, A. elegans. Esse autor fez importantes observações sobre a morfologia das flores e o comportamento dos visitantes, incluindo alguns dados sobre o sistema de reprodução das espécies. Lindner (1928 apud CAMMERLOHER, 1933) estudou a biologia floral de A. lindneri no ambiente natural e descreveu vários visitantes e polinizadores, além de ter observado modificações internas e externas nas flores. CAMMERLOHER (1923) fez um estudo completo sobre a biologia da flor de A. grandiflora, onde descreve o comportamento dos visitantes, citando os polinizadores, além de discutir o sistema de reprodução dessa espécie. Em 1922, CAMMERLOHER discute a cleistopetalia de A. arborea em plantas fora de seu ambiente natural e, em 1933, faz um estudo detalhado sobre a biologia floral de A. lindneri corrigindo algumas interpretações errôneas de Lindner, relacionando o comportamento dos visitantes dessa espécie com a morfologia das flores. BOR & RAIZADA (1939) descrevem o comportamento dos visitantes e a polinização das Aristolôquias. Kugler (1955 apud AHUMADA, 1967) descreve a existência de armadilhas no gênero Aristolochia. DAUMANN (1959) estudou detalhadamente a anatomia e a fisiologia dos pêlos de várias espécies de Aristolochia. Seu trabalho é muito importante para elucidar certas dúvidas com relação à função dos pêlos internos das Aristolôquias, função apenas sugerida pelos pesquisadores anteriores.

Em 1971, esse autor fez um estudo sobre a ecologia da polinização de A. clematitis.

Trabalhos sobre a biologia floral de Aristolóquias brasileiras são relativamente recentes. COSTA & HIME (1982) estudaram o mecanismo de polinização de A. gigantea Mart. & Zucc., levando em conta os atrativos florais sob o ponto de vista anatômico. COSTA & HIME (1983) estudaram a biologia floral de A. macroura Gomez no ambiente natural, também ressaltando as estruturas florais e incluindo uma lista de visitantes para a espécie. Brantjes, Sazima & Sazima (manuscrito inédito) estudaram aspectos sobre a biologia floral de algumas espécies brasileiras, dentre elas: A. cymbifera, A. esperanzae, A. brasiliensis (= labiata), A. arcuata e A. melastoma, onde relacionam a morfologia das flores dessas espécies com a especificidade dos polinizadores. Segundo BRANTJES (1980), o isolamento reprodutivo das espécies simpátricas de Aristolochia é dado por polinizadores específicos. Um dos trabalhos mais recentes é o de HILJE (1984) que fez um estudo detalhado sobre a fenologia e a biologia floral de A. grandiflora Swartz., na Costa Rica.

No presente trabalho foram realizados estudos sobre o sistema de reprodução, fenologia e comportamento de visitantes e polinizadores das três espécies de Aristolochia estudadas. Esse estudo tem como objetivo ampliar o conhecimento dos sistemas de reprodução em Aristolochia, até então estudados superficialmente, e da ecologia da polinização em espécies brasileiras do gênero.

II - MATERIAL E MÉTODOS

As observações sobre a biologia das flores de A. melastoma, A. elegans e A. arcuata foram realizadas no decorrer dos anos de 1981 a 1985.

Os estudos sobre a biologia floral de duas das espécies, Aristolochia melastoma e A. elegans foram realizados principalmente no Horto Florestal de Sumarê, região de Campinas, Estado de São Paulo.

O Horto Florestal possui uma área de 856,14 hectares e localiza-se a 22°49'S e 47°17'W do Estado de São Paulo. Essa área foi utilizada no passado para introdução de várias espécies de Eucalyptus. Posteriormente foram cortados e parcialmente substituídos por outras espécies de árvores, arbustos e ervas (Fig.1, VASCONCELLOS NETTO, 1980). O clima da região é do tipo tropical com domínio climático subquente e úmido, com um a dois meses secos (Nimer, 1977 apud VASCONCELLOS NETTO, 1980). A cidade de Sumarê fica próxima à cidade de Nova Odessa, que apresenta uma época seca em abril e outra mais intensa de meados de julho a meados de setembro (VASCONCELLOS NETTO, 1980). O ano de 1982 apresentou inverno chuvoso e menos frio, sendo que nos demais anos de estudo, o período chuvoso coincidiu com a primavera e verão, e o inverno foi mais seco e frio.

Algumas observações de biologia floral em A. melastoma

e A. elegans também foram realizadas em populações da Fazenda Experimental Santa Elisa, do Instituto Agronômico de Campinas, São Paulo e em plantas cultivadas na Cidade Universitária Zeffferino Vaz, Campinas, São Paulo.

Na Fazenda Experimental Santa Elisa, as observações foram feitas numa área com plantas de Eucalyptus. Esta área possui características semelhantes às do Horto Florestal de Sumaré. As plantas de A. elegans cultivadas na Cidade Universitária foram obtidas a partir de mudas da Fazenda Experimental do Instituto Agronômico de Campinas.

Os estudos sobre a biologia floral da terceira espécie, Aristolochia arcuata, foram realizados em plantas que se desenvolvem às margens da Reserva Municipal Fazenda Santa Genebra, São Paulo, bem como em plantas que ocorrem no campus da Universidade Estadual de Campinas (Fig.2).



Figura 1 - Vista parcial da área do Horto Florestal de Sumaré. Note-se que os Eucalyptus ocorrem espaçadamente, havendo áreas mais ensolaradas onde se desenvolve vegetação arbustiva e herbácea.

A mata da Reserva Municipal Fazenda Santa Genebra possui 240 hectares e localiza-se a 9 Km de Campinas, na Rodovia SP 332 que liga Campinas à Paulínia. É uma área característica de mata Latifoliada Tropical, típica do Planalto Paulista (SENNA, 1979; LINHARES, 1979). O clima da região é do tipo Tropical Mesotérmico alternadamente úmido e seco, sendo que o período mais quente e chuvoso estende-se de outubro a março, com temperaturas médias de 23.1°C em janeiro e 17.1°C em julho (LINHARES, 1979).



Figura 2 - Plantas de *A. arcuata* (seta) às margens de uma área de cultivo, próxima ao campus da Universidade Estadual de Campinas. Note que várias flores da espécie foram ensacadas para experimentos.

As visitas aos locais de estudo foram feitas intermitentemente, tanto de manhã como de tarde. Diversas flores foram marcadas para o acompanhamento do seu desenvolvimento. Fo

ram observados o período de duração das flores, o horário da antese, o período de receptividade do estigma, através de experimentos de polinização, a disponibilidade dos grãos de pólen, a presença de odor e de tecidos glandulosos nas flores. Foi anotada a quantidade de flores abertas por dia, nas populações estudadas. Cerca de 50 flores de A. elegans e 100 inflorescências de A. melastoma foram marcadas para verificar a formação de frutos em condições naturais.

A cor das flores foi determinada segundo o guia de cores de KORNERUP & WANSCHER (1963). As medidas das flores foram tomadas em laboratório, com material fresco. Algumas flores em diferentes estádios de desenvolvimento foram fixadas em álcool 70% para posteriores estudos em laboratório.

O ginostêmio das flores das três espécies de Aristolochia foi fixado em álcool/ácido acético (3:1) para análise da viabilidade do pólen. Foram contados cerca de 1000 grãos de pólen de cada espécie de cada uma das populações estudadas. De cada flor era retirada uma antera para a contagem. A técnica de montagem das lâminas para essa contagem foi feita de acordo com RADFORD et al. (1974). Para fins comparativos, foi utilizada a técnica de ALEXANDER (1980), utilizando-se outra antera, da mesma flor.

Foram realizados experimentos sobre o sistema de reprodução das três espécies de Aristolochia por meio de polinizações manuais. Para verificar autopolinização espontânea, as flores foram apenas ensacadas com papel impermeável, sem tratamento posterior. Em flores de A. elegans os sacos foram amarrados e vedados com fita durex para impedir a entrada das moscas através de suas bordas. Nos experimentos referentes a apomixia, as flores foram emasculadas com auxílio de um estilete e posteriormente ensacadas.

Foram realizados experimentos de polinização cruzada entre flores da mesma população e entre flores de populações de locais diferentes. Também foram realizados cruzamentos entre flores da mesma planta e da mesma inflorescência, no caso de A. melastoma. Nestes experimentos, as flores foram previamente ensacadas, um dia antes da antese. No dia seguinte, o pólen foi transferido para o estigma com auxílio de um estilete. As flores trazidas de populações de outros locais foram transportadas numa placa de ágar 1%. Em todos os experimentos, o perianto das flores foi eliminado pouco antes das polinizações manuais. Apenas as flores de A. elegans foram emasculadas antes dos experimentos de polinização cruzada, uma vez que as flores das outras espécies eram delicadas demais para serem manuseadas. Todas as flores foram etiquetadas para posterior verificação dos resultados. Os frutos foram recolhidos alguns meses depois e as sementes de alguns deles foram colocadas para germinar.

Algumas das flores polinizadas manualmente foram fixadas em álcool/ácido acético (3:1), 24 horas depois, para estudos sobre o crescimento do tubo polínico. As técnicas de montagem das lâminas para observar os tubos polínicos foram feitas de acordo com LEVIN & BERUBE (1972), ligeiramente modificada (George J. Shepherd, com. pessoal) e segundo LEWIS (1980).

A presença de glucose nos tecidos glandulosos das flores foi analisada com auxílio de bastonetes para detecção de glucose em urina. Os bastonetes foram cortados em pequenas tiras e esfregados levemente nesses tecidos previamente molhados com água destilada. A presença de glucose modifica a coloração dos bastonetes.

As observações sobre o comportamento dos visitantes foram feitas em diferentes horários e concomitantemente aos es-

tudos sobre a biologia das flores. Foram recortadas pequenas janelas nas flores, para se observar o comportamento das moscas em seu interior. Essas janelas eram vedadas com película de PVC durante as observações e, após isso, eram novamente recobertas com o tecido previamente recortado da própria flor. Algumas moscas capturadas nas proximidades das flores foram colocadas em frascos, junto com flores e observadas em laboratório para confirmar certos tipos de comportamento observados no campo. As diversas espécies que visitaram as flores dessas Aristolochia foram fixadas em álcool 70% ou acondicionadas a seco quando apresentavam pólen.

Os insetos coletados nas espécies de Aristolochia aqui estudadas serão depositados no Museu de História Natural do Instituto de Biologia da UNICAMP, (ZUEC).

Esxicatas de A. elegans, A. arcuata e A. melastoma encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC nºs. 19.792 a 19.801).

I I I - R E S U L T A D O S

3.1 - Características gerais das espécies estudadas de
Aristolochia

São plantas perenes, volúveis, geralmente crescendo rente ao solo. As folhas são simples, alternas e possuem base cordada. As flores são solitárias ou estão reunidas em ramos com cerca de sete flores que abrem em épocas distintas. São flores vistosas, e na maioria das vezes se destacam da folhagem. Apresentam cores escuras, sendo o fundo esverdeado com manchas marron-avermelhadas ou púrpura. O perianto das flores é monoclamídeo, gamopétalo e unilabiado. Este se diferencia numa porção dilatada denominada utrículo, que, no geral, possui forma oval. O utrículo se prolonga num tubo cilíndrico ou ligeiramente alargado na parte superior que, por sua vez, termina no lábio cuja morfologia varia nas diversas espécies. Internamente, o utrículo é preenchido por pêlos glandulosos alvos. Na base do utrículo, ao redor dos órgãos sexuais da flor, existe uma região mais clara denominada "janela de luz". Essa região é separada do restante da parede do utrículo por uma linha de cor marron-avermelhada. Uma região de pêlos avermelhados dispostos na porção superior interna do utrículo, formam o nectário da flor (Fig.13). Os estiletos, estigmas e anteras estão fundidos numa coluna denominada ginostêmio, que

termina em seis lóbulos estigmáticos. As anteras, em número de seis, são sêsses e estão soldadas ao redor da coluna. O ovário é ínfero, com seis carpelos e seis lóculos com muitos óvulos. O fruto é uma cápsula com deiscência septicida.

As flores apresentam protoginia acentuada. No dia da antese, a região estigmática está receptiva e as flores exalam odor de fruta em decomposição ou odores "azedos", ligeiramente perceptíveis ao olfato humano. Os pêlos do interior do tubo estão túrgidos e dispostos em direção ao utrículo da flor. No dia seguinte, as anteras amadurecem e os pêlos da região interna do tubo murcham. Os grãos de pólen são esféricos, de coloração amarela e aderem uns aos outros. As demais modificações morfológicas que ocorrem nas flores variam de acordo com cada espécie.

3.2 - Aristolochia melastoma

A população estudada de A. melastoma ocupa uma área de cerca de 30 m² e está localizada no sub-bosque da plantação eucalíptos do Horto Florestal de Sumaré. Neste sub-bosque também se desenvolvem plantas de A. arcuata.

As plantas de A. melastoma crescem entrelaçadas entre si, rasteiras ao solo, ou se sustentam em pequenos arbustos como Hybanthus atropurpureus (Violaceae) (Fig.3). Frequentemente esta espécie também está associada a Tragia sellowiana (Euphorbiaceae). A. melastoma possui folhas elíptico-lanceoladas, pubescentes, com base incisa, lóbulos arredondados e ápice acuminado, com cerca de 70 mm de comprimento por 20 mm de largura. Esta espécie floresce de dezembro a abril. Suas flores estão reunidas em inflorescências axilares, racemosas, bractea-

das e delicadas. Geralmente existem 2-7 flores por rãcemo. Num mesmo rãcemo abrem, no geral, uma a duas flores por dia. Os demais botões da inflorescência se desenvolvem aos poucos. Foram observados três picos de floração. Cada um desses picos pode ter a duração de 7 a 25 dias e cerca de 50 a 100 flores de A. melastoma podem abrir, por dia, numa população.



Figura 3 - Parte de uma planta de A. melastoma (seta) sobre Hybanthus atropurpureus (Violaceae).

A Flor

As flores de A. melastoma são pequenas, com cerca de 35 mm de comprimento. Possuem ovário de cor verde-acinzentada, pubescente, com cerca de 8 mm de comprimento. O perianto é unilabiado e pubescente externamente. O utrículo é elíptico, de cor amarela-acinzentada (graugelb) e mede cerca de 10 mm de comprimento por 7 mm de largura. Este termina num tubo cilíndrico, mais dilatado na porção superior, de coloração marron-

escura (dunkelbraun) com 20 mm de comprimento. O tubo se prolonga num lãbio oval, levemente cõncavo, de coloraçãõ marron-amarelada (dunkelbraun) na porçãõ interna. O lãbio possui muitas glãndulas na porçãõ superior, que secretam lĩquido de cor escura que muitas vezes se acumula na regiãõ anterior da fauce. A regiãõ da fauce ẽ glabra, de coloraçãõ marron-oliva(olivbraun). O perianto possui estrias de cor esverdeada. A figura 4 mostra a morfologia externa do perianto de A. melastoma.

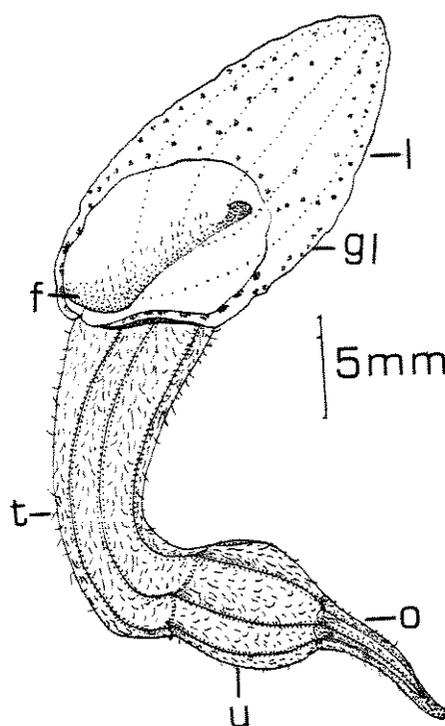
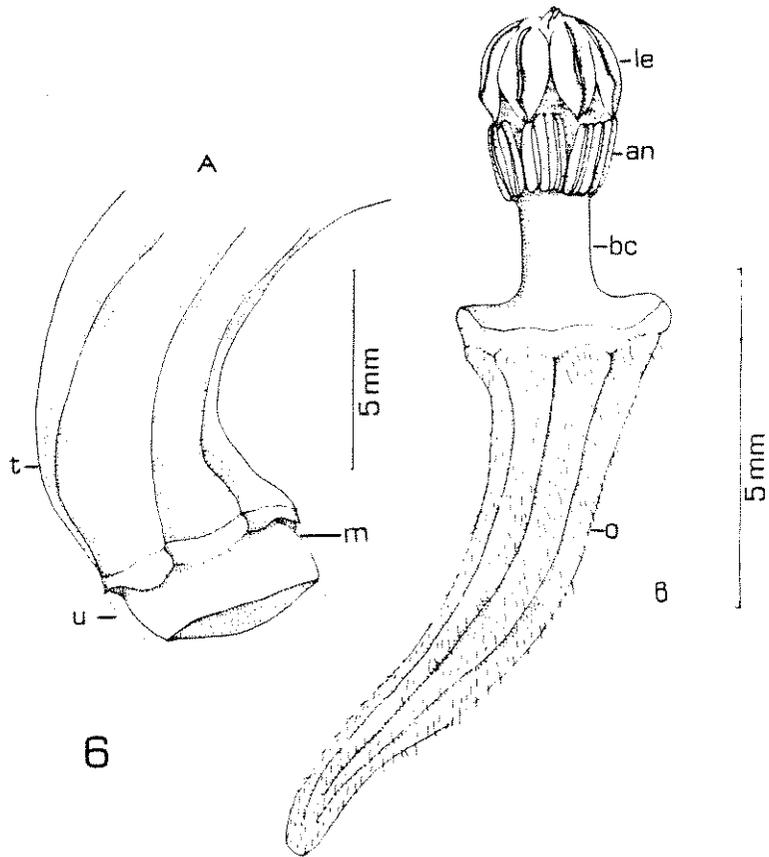
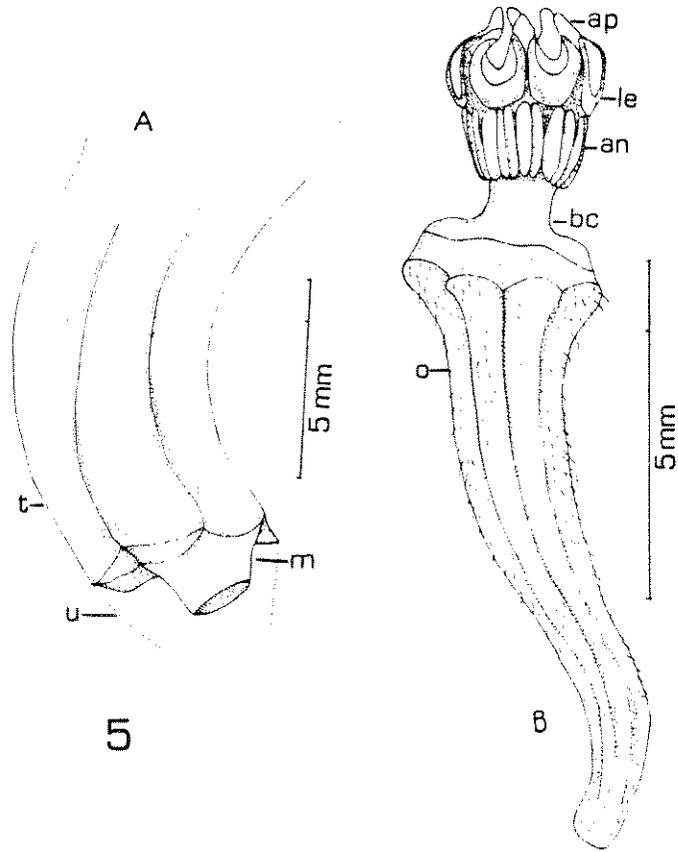


Figura 4 - Morfologia externa do perianto de A. melastoma. l = lãbio; gl = glãndula; f = fauce; t = tubo; o = ovario; u = utrĩculo.

Entre o tubo e o utrículo existe uma membrana em forma de funil que os separa internamente, sendo que a comunicação entre ambos é feita por um pequeno orifício (Fig. 5A). O ginostêmio é arredondado, com cerca de 3 mm de comprimento e possui a base mais delgada. Os lóbulos estigmáticos são subtriangulares, livres até perto da base e possuem ápice apiculado. Esses lóbulos possuem bordos papilosos rebatidos e cobrem a parte superior das anteras. As duas pequenas manchas de pêlos do nectário estão situadas na parte superior do utrículo, e podem ser evidenciadas externamente por coloração vinácea (Fig. 3).

As flores abrem antes das 0700 horas da manhã. Exalam um forte odor de fruta em decomposição semelhante a melancia e possuem protoginia bem pronunciada. No dia da antese, a região estigmática está brilhante e receptiva. As anteras estão fechadas e o diâmetro do orifício de comunicação entre o utrículo e o tubo mede cerca de 1 mm (Fig. 5A). A base do ginostêmio é curta (Fig. 5B). Nessa ocasião, a distância entre os lóbulos estigmáticos e a parede do utrículo é cerca de 2 mm. No dia seguinte, os lóbulos estigmáticos fecham, as anteras amadurecem e liberam parte do pólen que fica aderida aos pêlos do utrículo, próximos do ginostêmio. O orifício de comunicação entre o tubo e o utrículo mede cerca de 4 mm de diâmetro nessa ocasião (Fig. 6A). A base do ginostêmio possui o dobro do comprimento daquele do dia anterior (Fig. 6B). Um dia após a antese, o lábio do perianto murcha e enrola (Fig. 7) e quatro dias depois, o perianto cai.

O fruto de A. melastoma é uma cápsula elíptica com cerca de 25-25 mm de comprimento por 10-18 mm de largura, glabra com coloração castanho-escuro. O desenvolvimento dos frutos demora de quatro a seis meses. Tanto as sementes dos frutos



que se desenvolve em condições naturais, como aquelas obtidas através dos experimentos de polinização, quando colocadas para germinar, fungaram.

Os testes para verificação da presença de glucose foram positivos em toda região de pêlos do utrículo. Os bastonetes não mudaram de cor, quando no campo, foram esfregados na gota de secreção acumulada no ápice do lábio da flor de A. melastoma. Porém, coloriram-se fortemente, quando em laboratório, foram esfregados em partes do lábio de diferentes flores que foram previamente macerados em água destilada. Os resultados também foram positivos quando os apículos dos lóbulos estigmáticos de diferentes flores foram macerados em água destilada.

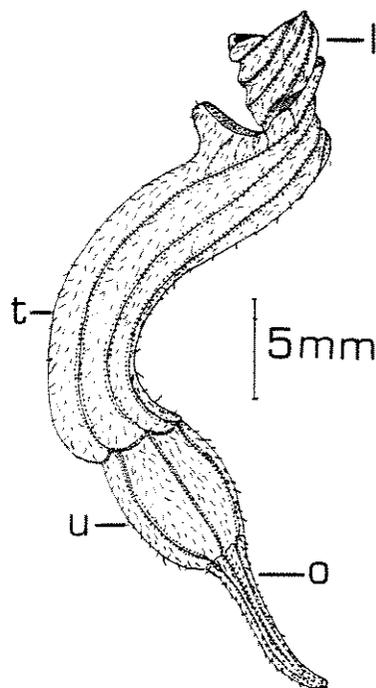


Figura 7 - Aspecto do perianto da flor de A. melastoma no dia seguinte à antese. l = lábio; t = tubo; u = utrículo; o = ovário.

Os resultados de viabilidade de pólen das populações estudadas de A. melastoma estão resumidos na Tabela I.

Tabela I - Resultados de viabilidade do pólen em diversas populações de A. melastoma, no período de 1982 a 1984

Técnicas	População do Horto Florestal de Sumaré.			População da Faz. Sta. Elisa.
	1982	1983	1984	1983
Carmim Acético	98.0%	95.1%	86.3%	85.6%
Verde malaquita + Fucsina ácida	-	95.22%	88.1%	94.7%

Na tabela II, estão os resultados dos experimentos das polinizações manuais, bem como os de frutos formados em condições naturais em A. melastoma.

Tabela II - Resultados das observações de polinizações manuais e da formação natural de frutos em A. melastoma.

Tratamento	Flores (N)	Frutos (N)	Sucesso (%)
Pólen de plantas diferentes (Xenogamia)	55	16	29.0
Pólen da mesma planta (geitonogamia)	24	7	29.0
Flores ensacadas não tratadas (autogamia espontânea)	51	0	0.0
Flores emasculadas (apomixia)	4	0	0.0
Flores em condições naturais (inflorescências marcadas).	ca. 150	9	6.0

Dos frutos obtidos através do cruzamento entre flores da mesma inflorescência ou da mesma planta, três não se desenvolveram e pareciam atrofiados. Dos frutos obtidos através do cruzamento entre flores de plantas diferentes, dois deles também pareciam atrofiados, sendo que outros dois apenas iniciaram seu desenvolvimento. Os demais doze frutos obtidos através do cruzamento entre flores de plantas diferentes eram se-

melhantes aos que a espécie habitualmente desenvolve, em condições naturais.

Nas lâminas preparadas para observação de tubos polínicos, foi possível verificar que se desenvolveram 24 horas após as polinizações manuais. Nas lâminas feitas a partir de flores polinizadas com pólen de plantas diferentes, pode-se observar tubos até a região do ovário, entretanto não foi possível observar se houve fertilização. As lâminas preparadas com flores polinizadas com pólen da mesma planta mostraram o desenvolvimento de tubos polínicos até a região da base do ginostêmio (fig. 10), não tendo sido possível observar tubos na região do ovário. As figuras 8 e 9 mostram o desenvolvimento dos tubos polínicos em flores de A. melastoma fixadas 24 horas após as polinizações manuais, com pólen de plantas diferentes.

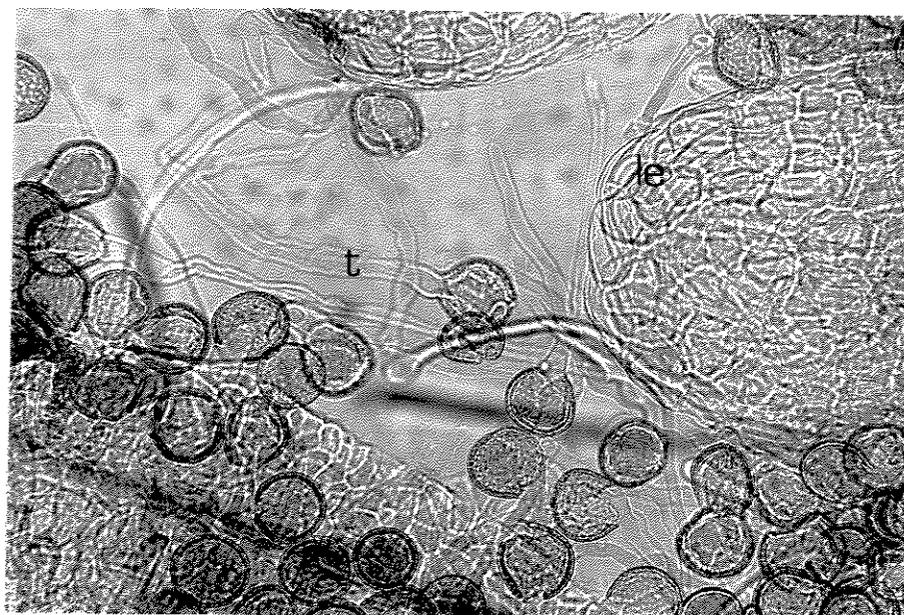


Figura 8 - Tubos polínicos que germinaram nos lóbulos estigmáticos de A. melastoma. le = lóbulo estigmático; t = tubo. (A=16 x 1.25 x 3.2).

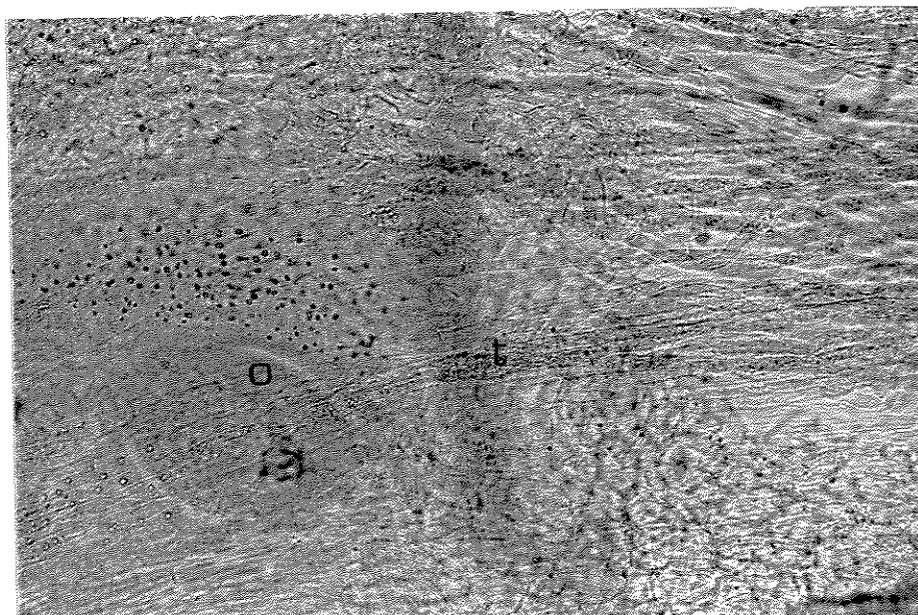


Figura 9 - Detalhe dos tubos polínicos na região do ovário de A. melastoma. Observar que os tubos chegam próximos aos óvulos. t = tubo; o = óvulo. (A = 16 x 1.25 x 3.2).

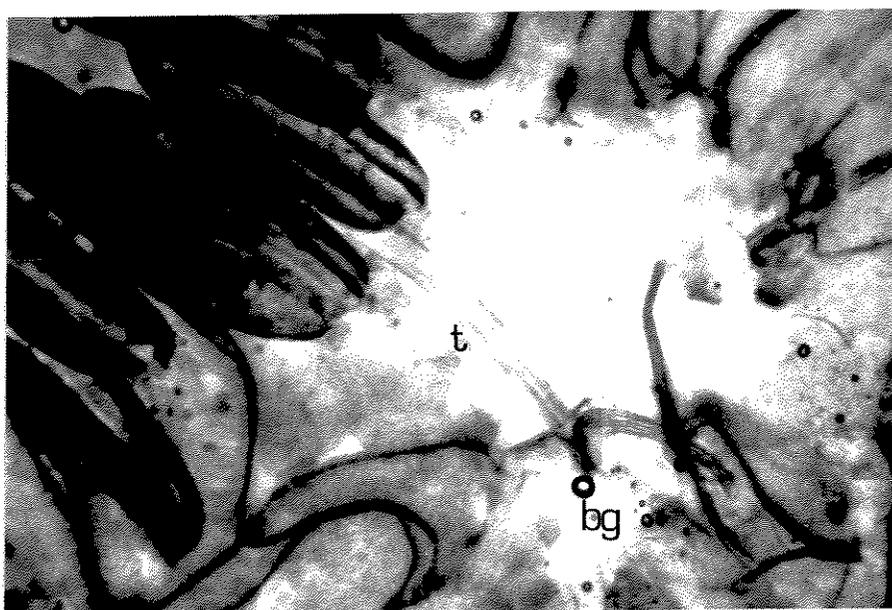


Figura 10 - Tubos polínicos na região da base do ginostêmio de A. melastoma. t = tubos; bg = base do ginostêmio. (A=16x1.25x3.2)

Visitantes

Os seguintes representantes de insetos foram observados visitando as flores de A. melastoma: Diptera Phoridae (três espécies de Megaselia e um gênero não determinado); Cecidomyiidae; Mycetophilidae; Sciaridae; Ceratopogonidae; Sarcophagidae (dois gêneros não determinados); Tachynidae; Hemiptera; Lepidoptera; Coleoptera; Hymenoptera (Formicidae).

Os dípteros que visitam as flores de A. melastoma são muito semelhantes morfologicamente e apresentam comportamento semelhante, o que dificultou a sua distinção no campo. Dessa forma, a frequência das visitas de cada espécie foi inferida a partir da amostra de dípteros coletada em A. melastoma ao longo do trabalho de campo (tab.III). A maioria dos indivíduos de Megaselia spp. possui cerca de 1 mm de altura total. A altura dos indivíduos das demais famílias de dípteros coletados em A. melastoma foi sempre inferior à essa medida.

Tabela III - Frequência de famílias de dípteros visitantes das flores de A. melastoma nas populações estudadas.

Famílias	nº de indivíduos
Phoridae (<u>Megaselia</u> spp.)	94
Cecidomyiidae	19
Mycetophilidae	4
Sciaridae	3
Muscidae	3
Ceratopogonidae	1

Durante o período de observação, foi observado que a grande parte das flores não recebia visitas. Em várias ocasiões, num período de cerca de quatro horas de observação de campo, nenhuma mosca foi observada próximo das flores. Os dados sobre o comportamento dos visitantes foram obtidos durante o ano de 1985, período em que o número de visitantes, aparentemente, foi maior em relação aos anos anteriores. As visitas tiveram início ao redor das 1000 horas e foram frequentes por volta das 1300 horas, tornando-se mais raras depois desse horário. A maioria das moscas que se aproxima das flores não apresenta pólen aderido em seu corpo. Muitas das moscas sobrevoaram as flores várias vezes e se afastaram. Algumas delas, voltam pouco depois e entram voando ou pousam no lábio da flor (fig. 11). Neste último caso, podem entrar na flor também voando ou caminhando. Em raras ocasiões, as moscas conseguem sair da região de pêlos existentes no início do tubo e deixar a flor. Não foi possível observar se as moscas que pousam na flor, contactavam a secreção das glândulas do lábio, nos poucos segundos em que permaneciam nessa região. Uma vez no tubo, as moscas passam voando ou caminhando pelo orifício da membrana, para chegar ao utrículo. Dentro da flor, caminham em várias direções, sobre o estigma e a parede do utrículo. Várias vezes as moscas foram observadas estacionárias na região do nectário e pareciam lamber a secreção dos pêlos. A observação dessa atividade foi prejudicada pelo calor, uma vez que a umidade embaçava a janela de PVC e impedia a observação de detalhes. Em nenhuma ocasião as moscas foram observadas lambendo os apículos do estigma. Depois de certo tempo, as flores, que haviam sido manipuladas para este tipo de observação, murchavam e muitas moscas conseguiam escapar. No laboratório, não foi possível observar a atividade das moscas dentro da flor.

Foram encontradas até doze indivíduos de moscas numa mesma flor de A. melastoma. As moscas habitualmente deixam a flor no dia seguinte, entre 0900 e 1030 horas, sendo que nos dias chuvosos e de muito vento, saem mais tarde. Na maioria das vezes, as moscas que saem das flores não apresentam carga de pólen. Quando presente, a carga de pólen nas moscas localiza-se na face dorsal do tórax.

Das duas espécies de Sarcophagidae que visitaram as flores de A. melastoma, a de tamanho médio foi a mais frequente. A outra espécie foi observada visitando as flores de A. melastoma em raras ocasiões. Um grande número da espécie de tamanho médio foi observado próximo às flores dessa espécie. Essas moscas estiveram ativas no período das 0800 às 1600 horas e não entraram nas flores de A. melastoma, mas as visitaram para lamber a secreção das glândulas existentes no lábio. Aproximam-se aos poucos das flores, geralmente pousando em folhas até chegar na mais próxima de uma flor aberta, podendo demorar vários minutos antes de pousar na flor. Quando pousam na flor (Fig. 12), estendem a proboscide contatando as glândulas no lábio da flor, uma a uma. Podem demorar cerca de dois minutos lambendo a secreção dessas glândulas, quando então se dirigem novamente a folhas próximas. Algumas vezes permanecem na flor por até 20 minutos limpando-se ou voltam a lamber as glândulas antes de se dirigir a folhas próximas e voar em seguida. Em várias ocasiões estas moscas foram observadas em cópula no lábio das flores e nas folhas de A. melastoma. Durante a permanência desse tipo de mosca no lábio, diversos outros dípteros visitantes adentram as flores. Em apenas uma ocasião um desses Sarcófagídeos pareceu dirigir-se ao encontro de uma mosca Phoridae visitante de A. melastoma. Essa espécie de Sarcófagídeo apresentou comportamento aparentemente

agressivo, quando um indivíduo de outra espécie de Sarcófagi-
deo tentou se aproximar da mesma flor. Em ambos os casos, a

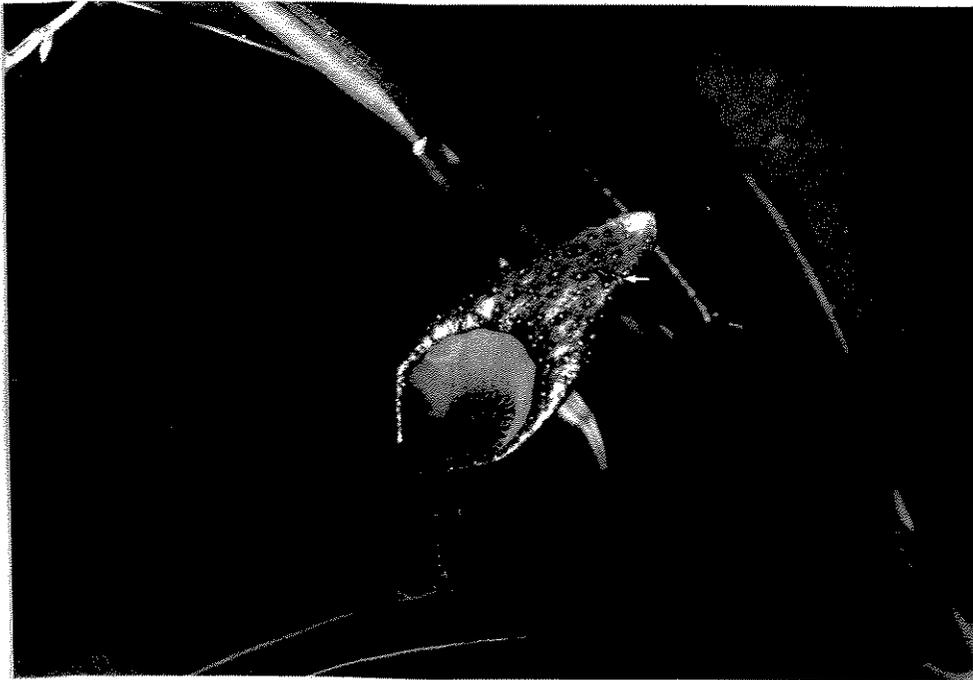
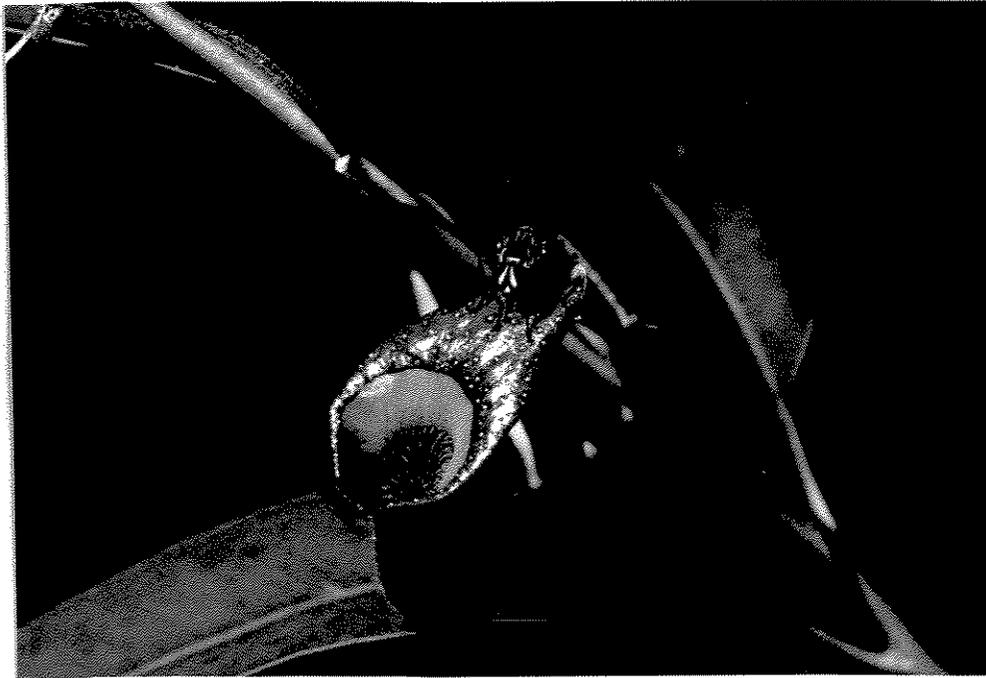


Figura 11 - Indivíduo de Megaselia sp. (Phoridae) pousado no lãbio da flor de A. melastoma, momentos antes de entrar (seta).

mosca "agressiva" dirigiu-se voando ao encontro do visitante, espantando-o. Em raras ocasiões foram observadas moscas da família Tachinidae lambendo as glândulas do lãbio de A. melastoma. Durante o período de estudo, apenas um tipo de Himenóptero (Formicidae) foi coletado na flor de A. melastoma. A visita de formigas coincidiu com a presença de moscas mortas dentro de uma flor, que parecia atrofiada. Algumas moscas mortas foram carregadas para fora da flor pelas formigas. Um tipo de Coleóptero, pequeno, foi observado na região do lãbio da flor, em uma única ocasião. Em outra ocasião, uma borboleta lambeu a secreção acumulada nas glândulas do lãbio da flor.



3

Figura 12 - Indivíduo de Sarcophagidae pousado no lábio da flor de A. melastoma. Observe o grande número de glândulas (pontões claros) em toda extensão superior do lábio da flor.

3.3 - Aristolochia elegans

A população estudada de A. elegans cresce margeando ambos os lados de uma trilha secundária que percorre a plantação de eucalíptos do Horto Florestal de Sumaré. A população penetra no sub-bosque dos eucalíptos e ocupa uma área de cerca de 50 m².

As plantas de A. elegans são volúveis e crescem emaranhadas entre si ou sobre outras plantas do local como Tragia sellowiana (Euphorbiaceae), Solanum spp. (Solanaceae), Hyptis

suaveolens (Labiatae). A. elegans possui folhas reniformes, com ápice arredondado e base cordada com cerca de 6-11 cm de largura. Alguns indivíduos de A. elegans crescem muito, tendo como suporte os troncos dos eucalíptos. No mesmo local crescem plantas de Aristolochia arcuata. O florescimento das populações estudadas estendeu-se de outubro a maio.

A Flor

As flores de A. elegans são solitárias e desenvolvem-se nas axilas das folhas. São flores grandes, pendentes, e algumas vezes ficam encobertas pela densa folhagem. O ovário mede cerca de 90 mm de comprimento e é de cor esverdeada. O perianto é unilabiado e externamente é glabro, com estrias esverdeadas da mesma cor do ovário (graugrün). O utrículo tem forma ovóide, coloração verde-acinzentada e mede cerca de 30 mm de comprimento. Os pêlos do nectário estão densamente dispostos na parede interna do utrículo, formando duas pequenas almofadas de formato ligeiramente triangular (Fig.13). Nas proximidades do tubo, imediatamente acima do nectário ocorre uma região glabra (Fig.13). O tubo é ascendente, cilíndrico, paralelo ao utrículo, de cor verde-acinzentada (dunkelbraun), medindo cerca de 30 mm de altura e terminando num lábio de formato peltado, côncavo com cerca de 75 mm de comprimento por 70 mm de largura. Externamente o lábio é branco-acinzentado com manchas e listas de cor marron-avermelhada e internamente é esbranquiçado, com manchas e veias de cor marron-avermelhada (violettbraun). A fauce do lábio é verde-amarelada (gelbgrün) e na sua porção superior destaca-se uma região com aspecto aveludado de cor vinho escuro (Fig. 14).

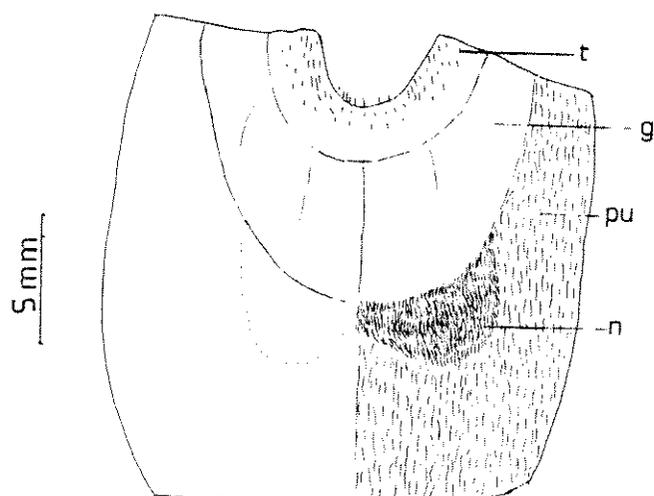


Figura 13 - Detalhe da região do nectário de *A. elegans*. t = tubo; g = porção glabra do utrículo; pu = pêlos da região interna do utrículo; n = nectário.

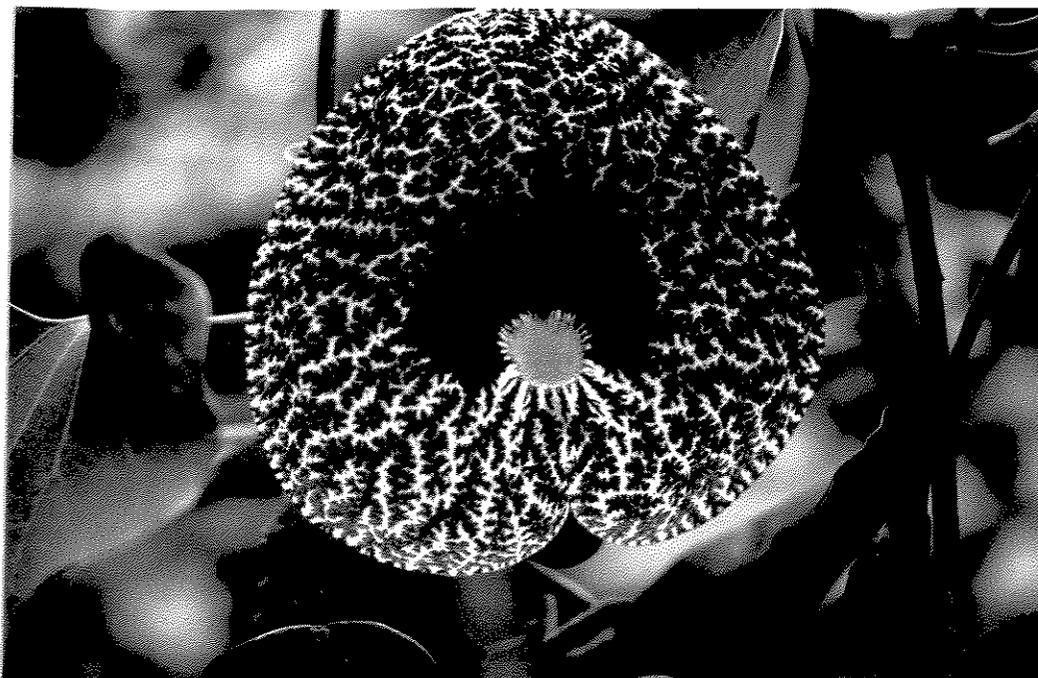


Figura 14 - Detalhe da região interna do lábio de *A. elegans*. Note o contraste entre a coloração verde-amarelada da fauce e a da mancha marron-avermelhada, acima. (foto: A.B.Moraes).

O ginostêmio é subcilíndrico, com cerca de 7 mm de comprimento. Os lóbulos estigmáticos são triangulares e livres entre si no terço superior. Os bordos estigmáticos são papilosos e margeiam os lóbulos estigmáticos desde o ápice (porção livre) até a base (porção soldada) (Fig. 15). As anteras estão profundamente soldadas na coluna.

As flores abrem por volta das 0530 horas. No dia em que a flor abre, os bordos papilosos dos lóbulos estigmáticos estão voltados para fora do ginostêmio e provavelmente perceptivos (Fig. 15). As flores exalam odor fraco, "ácido". A distância entre os lóbulos estigmáticos e a parede do utrículo é cerca de 2-3 mm nessa ocasião. No segundo dia, as anteras amadurecem, o pólen é liberado e espalhado em pequenos grumos que se concentram mais na parte do utrículo próxima ao ovário da flor, embora também estejam espalhados por toda a região do utrículo, podendo chegar próximo ao nectário. Neste dia, os bordos estigmáticos tendem a cobrir os lóbulos estigmáticos da flor, embora os lóbulos estigmáticos não se fechem. Nessa ocasião, a coloração do lábio se torna opaca. No terceiro dia, o perianto murcha e no dia seguinte, cai.

O fruto de A. elegans é uma cápsula de formato oblongo, com cerca de 60 mm de comprimento. A formação e o amadurecimento dos frutos demora cerca de três meses. As sementes obtidas através das polinizações cruzadas manuais tiveram 50% de sucesso na germinação. A maioria das sementes colocadas para germinar em laboratório, foi contaminada por fungos.

Os testes para verificação da presença de glucose tiveram resultados semelhantes aos encontrados em A. melastoma, com relação aos pêlos do utrículo e do nectário. Os testes com bastonetes também indicaram pequena quantidade de glucose nas papilas estigmáticas.

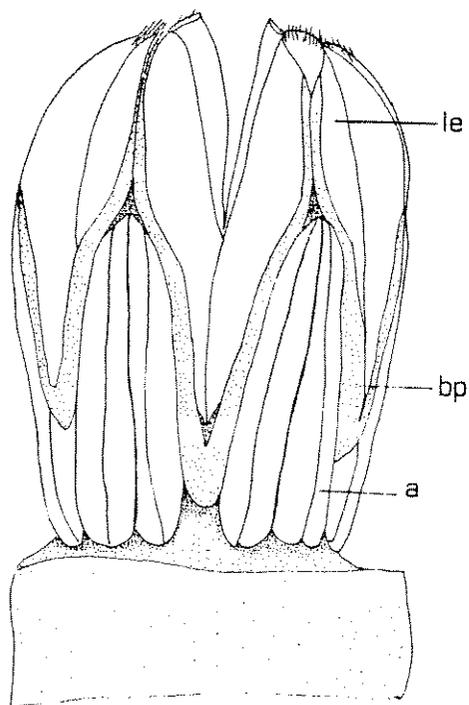


Figura 15 - Ginostêmio de uma flor recém aberta de A. elegans. Note o bordo estigmático papiloso voltado para fora do ginostêmio. bp = = bordo papiloso; a = antera; le = lóbulo estigmático.

Os resultados sobre a viabilidade do pólen das diferentes populações estudadas de A. elegans estão resumidos na tabela IV.

Tabela IV - Resultados da viabilidade do pólen de A. elegans.

Técnicas	População do Horto Florestal de Sumaré.		Plantas cultivadas - Cidade Universitária.
	1982	1983	1983
Carmim acético	91.6%	95.6%	85%
Verde malaquita Fucsina [†] ácida	-	96.8%	83.2%

Os resultados dos experimentos sobre a formação de frutos a partir de polinizações manuais, bem como os de polinizações em condições naturais, estão resumidos na tabela V.

Tabela V - Resultados das observações de polinizações manuais e da formação natural de frutos em A. elegans.

Tratamento	nº flores	nº frutos	% Sucesso
Pólen de plantas diferentes (Xenogamia)	43	21	48
Pólen da mesma planta (geitonogamia)	16	4	25
Flores não tratadas (autogamia espontânea)	44	0	0.0
Flores emasculadas (apomixia)	21	0	0.0
Flores em condições naturais	40	29	72.5

Foi possível verificar que em A. elegans os tubos polínicos desenvolvem-se 24 horas após a polinização com flores de plantas diferentes. Foram observados tubos polínicos na região do ovário, mas devido a problemas de coloração, não foi possível observar se os tubos estavam penetrando nos óvulos.

Nas lâminas preparadas com flores polinizadas com pólen da mesma planta, também foram observados tubos polínicos na região do ovário. Não houve germinação de pólen nas flores de A. elegans cujos grãos foram transferidos manualmente para o estigma da própria flor.

Visitantes

As seguintes espécies de dípteros da família Phoridae visitam as flores de A. elegans: Megaselia scalaris Loew, Megaselia sp. e Dohrniphora divaricata Aldrich.

A altura dos indivíduos de Megaselia scalaris e Megaselia sp. é cerca de 2 mm e 1.5 mm, respectivamente. Os indivíduos de Dohrniphora divaricata medem cerca de 2 mm de altura.

As visitas às flores de A. elegans tiveram início ao redor das 0630 horas, sendo o pico máximo de visitas entre 0800 e 1030 horas. Durante o período de estudo não foi observada nenhuma visita às flores de A. elegans entre 1100 e 1500 horas. O comportamento dos dípteros visitantes é semelhante nas três espécies. Habitualmente, as moscas se aproxima das flores, sobrevoam-nas em "zigue-zague" e entram voando pelo tubo. Algumas vezes, antes de entrar, pousam em folhas próximas ou na fauce da flor. Outras vezes, as moscas pousam no lábio das flores, caminham em direção à fauce e entram voando. Algumas moscas podem ficar estacionárias no lábio da flor por períodos variáveis de 45 segundos a 20 minutos, quando então se dirigem caminhando para o interior da flor. A maioria das moscas que entra nas flores de A. elegans já vem carregada de pólen na face dorsal do tórax. O número de visitantes por flor

é variável. Foram observados até 16 indivíduos dentro de uma única flor. Uma vez no interior das flores, as moscas tentam com frequência, escapar pelo tubo, caminhando em várias direções dentro do utrículo. Com frequência, as moscas lambem os pêlos do nectário por até cerca de 2 minutos. Não foi possível observar o comportamento das moscas em flores trazidas ao laboratório. A saída das moscas ocorre no dia seguinte à antese e tem início ao redor das 0615 horas, sendo que em dias chuvosos e frios, saem por volta das 1100 horas. Durante a saída, as moscas, com ou sem pólen no dorso do tórax dirigem-se caminhando até o lábio da flor, onde permanecem por alguns segundos antes de voar (Fig.16). As moscas saem isoladas ou uma seguida da outra. O pólen adere à face dorsal do tórax das moscas, em massa compacta e localizada (Fig.17).



Figura 16 - Megasetia sp. ao abandonar o interior de uma flor de A. elegans. Note a massa de pólen acumulada no tórax da mosca(seta).



Figura 17 - Massa de pólen acumulada na face dorsal do tórax de Megaselis scalaris Loew, após visita a uma flor de A. elegans.

3.4 - Aristolochia arcuata

As plantas de A. arcuata são invasoras ocorrendo geralmente em terrenos baldios, picadas, ou às margens de matas. No Horto Florestal de Sumaré, as plantas dessa espécie desenvolvem-se rente ao solo, principalmente à beira das trilhas que cortam a plantação de eucalíptos. Durante o presente estudo, A. arcuata dessa área raramente floresceu e pouco cresceu vegetativamente. Na mata da Reserva Municipal Fazenda Santa Genebra, as plantas desenvolvem-se à beira da mata, rente ao solo ou se apoiam em pequenos arbustos. É comum essa espécie se desenvolver à beira de terrenos gramados da Cidade Universitária de Campinas e se espalhar sobre essa cobertura vegetal (Fig. 18). A. arcuata possui folhas oblongo-cordiformes, glabras, de

ápice agudo e base inciso-cordada, com cerca de 80 mm de comprimento por 30-50 mm de largura. Com exceção da população da Reserva Municipal Fazenda Santa Genebra, que floresceu de julho a setembro, durante os períodos de observação, as demais populações estudadas floresceram praticamente o ano todo, sendo que o pico máximo da floração ocorreu de maio a setembro.

A Flor

Na axila de cada folha desenvolve-se uma inflorescência uniflora. As flores são eretas e possuem tamanho muito variável, podendo atingir cerca de 40-70 mm de comprimento. O ovário é de cor verde-escuro e mede cerca de 15 mm de comprimento. O perianto é glabro, ereto e unilabiado. O utrículo é ovóide, inflado, com manchas de coloração marron-avermelhada (graubraun), externamente medindo cerca de 25 mm de comprimento por 15 mm de largura. O tubo é estreito, de coloração marron-avermelhada e mede, aproximadamente, 15 mm de comprimento. Tanto o tubo como o utrículo possuem estrias esverdeadas salientes. O lábio tem formato, tamanho e desenho muito variáveis. Pode ser obovóide, espatulado ou ainda apresentar um estreitamento no terço superior. Neste caso, é maior e mais desenvolvido no lado inferior da fauce. Na porção superior interna, o lábio apresenta um região glabra com manchas de cor marron-avermelhada (violettbraun), e próximo ao bordo, destacam-se elevações cônicas aveludadas, da mesma cor das manchas, sobre as quais existem barbelas que também ocorrem na margem superior do lábio (Fig. 19). O tamanho do lábio varia de 10-35 mm de comprimento por 10-20 mm de largura. A região do nectário dessa espécie, é menor que a das flores de A. elegans e A. me-

lastoma, mas também é do tipo tricomático. O ginostêmio das flores de A. arcuata é sêssil, campanulado e possui cerca de 5 mm de comprimento. Os lóbulos estigmáticos são de formato triangular, agudos e livres entre si no terço superior.

É possível distinguir duas "formas" nessa espécie: forma campestre Hoehne (população I e II) e forma silvestre Hoehne (população III). A diferença entre essas duas formas é dada principalmente pela morfologia do lábio das flores de A. arcuata. O desenho das manchas negro-avermelhadas é diferente nessas duas formas. A janela de luz, é mais evidente nas flores da forma silvestre.



Figura 18 - Planta de A. arcuata à beira de um terreno da Cidade Universitária Zeferino Vaz, em Campinas (população I).

As flores, geralmente, abrem antes das 0700 horas embora tenham sido observadas flores abrindo por volta das 0900 horas. No dia da ântese, os bordos papilosos dos lóbulos estigmáticos estão voltados para fora do ginostêmio. As flores exalam um odor "ácido" e fraco. Nessa ocasião, a distância entre os lóbulos estigmáticos e a parede do utrículo é cerca de 1-2 mm. No dia seguinte, os bordos dos lóbulos estigmáticos adquirem uma coloração rosada e o ginostêmio adquire formato piriforme, devido ao fechamento dos lóbulos estigmáticos. Os grãos de pólen amadurecem e permanecem nas anteras, sem se espalhar em pêlos do utrículo. No terceiro dia, o perianto murcha e cai após dois dias.

O fruto de A. arcuata é uma cápsula oblonga, com cerca de 50-70 mm de comprimento por 20 mm de largura. As sementes dos frutos que desenvolveram em condições naturais nas populações estudadas, quando colocadas para germinar, fungaram.

Os resultados dos testes para verificar a presença de glucose nos pêlos do utrículo foram semelhantes aos obtidos para as espécies anteriores. Esse açúcar existe em maior concentração nos pêlos do nectário do que nos demais pêlos do utrículo. Não foi detectada a presença de glucose nos pêlos da porção inferior do lábio de A. arcuata. Os resultados sobre a viabilidade de pólen das populações estudadas estão resumidos na tabela VI.

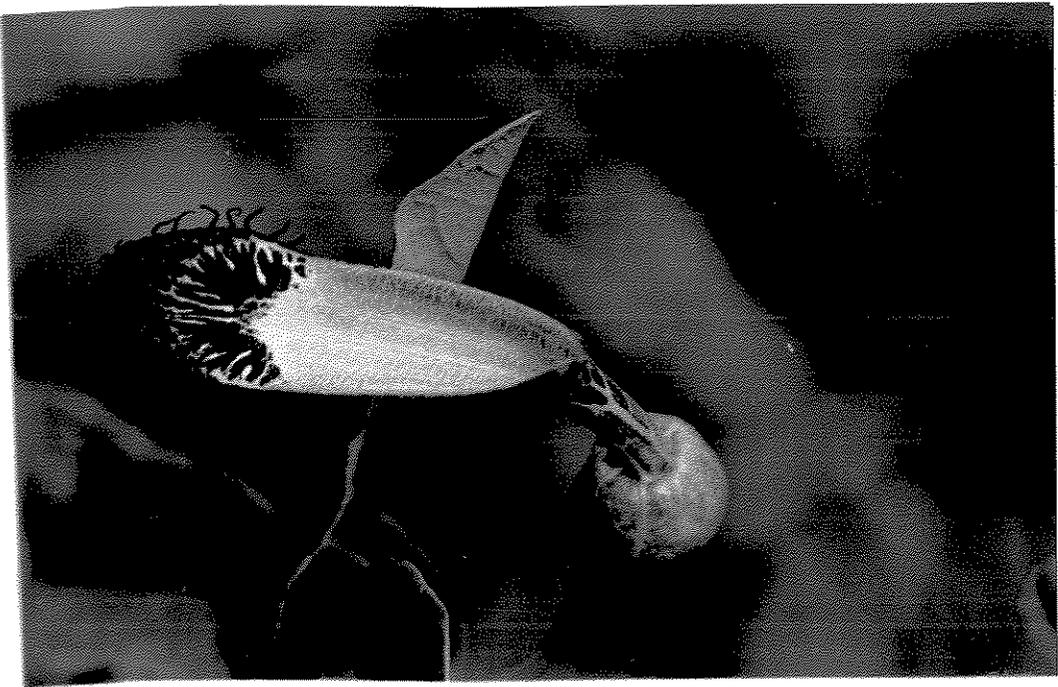


Figura 19 - Detalhe do lãbio da flor de A. arcuata. Observe a forma das manchas e as barbelas existentes no terço superior do lãbio.

Tabela VI - Resultados de viabilidade do pãlen em A. arcuata.

Técnicas	População da mata Res. Mun. Faz. Sta. Genebra.	População invasora dos terrenos do Campus da Cidade Universitãria de Campinas.			
	1983	Pop.I 1983	1984	Pop.II 1983	Pop.III 1984
Carmim Acético	95.2%	95.9%	72.2%	71%	95%
Verde mala- quita + Fucsina ácida	-	-	-	-	96.18%

Na tabela VII estão os resultados dos experimentos de polinizações manuais realizadas para verificar o sistema reprodutivo de A. arcuata. O único fruto obtido a partir das polinizações manuais resultou do cruzamento entre flores de formas diferentes. A polinização manual foi feita com pólen de flores da população III (forma silvestre).

Tabela VII - Resultados dos experimentos de polinizações manuais em A. arcuata.

Tratamento	nº flores	nº frutos	% Sucesso
Pólen de plantas diferentes (Xenogamia)	11	1*	10
Pólen da mesma planta (geitonogamia)	7	0	0.0
Flores não tratadas (autogamia espontânea)	12	0	0.0

*Cruzamento da forma silvestre com campestre.

Quanto ao desenvolvimento de tubos polínicos, foram observados alguns na região do ovário de A. arcuata, em lâminas preparadas a partir de flores fixadas 24 horas após a polinização cruzada. Não foi possível observar tubos polínicos nas

lâminas preparadas com flores fixadas após a polinização com pólen da mesma planta.

Visitantes

Os seguintes representantes de dípteros visitam as flores de A. arcuata: Milichiidae, Chloropidae e cinco espécies de Megaselia - Phoridae.

Dentre as moscas Milichiidae, foi possível distinguir três grupos. O primeiro deles inclui moscas robustas, aparentemente da mesma espécie, com cerca de 4 mm de comprimento por 1.1 mm de altura total. O segundo grupo inclui moscas de tamanho médio, provavelmente de espécies diferentes, que variam de tamanho e apresentam cerca de 1 mm de altura (fig.20). O terceiro grupo apresenta moscas menores, com cerca de 0.8 mm de altura, cuja frequência de visita às flores de A. arcuata foi muito baixa. O tamanho dos indivíduos da família Chloropidae é muito variável. No geral, os Cloropídeos que apresentaram pólen no dorso possuem cerca de 1 mm de altura total. Não foi observado pólen no dorso dos Cloropídeos com altura inferior à mencionada. Os Forídeos coletados nas flores de segundo dia de A. arcuata não apresentaram pólen no dorso. No geral, as espécies de Megaselia spp. são muito pequenas, sendo que apenas algumas possuem 1 mm de altura total.

Da mesma forma que em A. melastoma, o comportamento dos dípteros que visitam as flores de A. arcuata foi baseado no conjunto de moscas que visitou as flores, uma vez que a identificação das mesmas, no campo, é muito difícil. As visitas das moscas às flores de A. arcuata tiveram início por volta das 0930 horas, sendo o pico máximo de visitas entre 1000 e 1400

horas. Com frequência, as moscas voltam a uma mesma flor várias vezes antes de entrar, ora sobrevoando a fauce em "zig-zague", ora pousando no lábio da flor. Em várias ocasiões, durante o período de cerca de quatro horas de observações no campo, nenhuma mosca entrou nas flores, embora houvesse muitas sobrevoando as flores. As moscas entram nas flores em voo direto ou pousam no lábio da flor antes de entrar. Várias vezes foram observadas moscas pequenas "escorregando" para dentro da flor, ao se deslocarem sobre a parte escura e lisa do lábio. Em duas ocasiões foram observadas moscas, de tamanho médio, debatendo-se no final do tubo, antes de caírem no utrículo. Em dias de muito vento, as moscas apresentaram dificuldade para pousar nas flores. Quando duas ou mais moscas se aproximam de uma mesma flor, elas podem se "chocar" em voo e neste caso, se afastam da flor, ou apenas uma delas pousa. Foi possível observar, pela transparência do utrículo, os deslocamentos desordenados das moscas no interior da flor. Em laboratório, quando colocadas junto às flores, as moscas procuraram com frequência os pêlos da parede interna do utrículo, e os pêlos do nectário. Foram observadas até dezenove indivíduos em uma mesma flor de A. arcuata, com representantes das três famílias de dípteros. As moscas contatam as anteras durante seu deslocamento pela parede do utrículo e o pólen é recebido na face dorsal do tórax, que aí fica aglutinado (Fig.20). As moscas saem das flores no dia seguinte entre 0730 horas e 1100 horas, isoladas ou em grupos e permanecem alguns segundos no lábio da flor antes de voar (Fig. 21). A maioria das moscas que visita as flores apresenta pólen acumulado no tórax.

Em uma ocasião foram encontradas muitas formigas vivas dentro da flor de A. arcuata. Nesta flor, havia uma mosca morta.



Figura 20 - Indivíduo de Milichiidae com pólen na face dorsal do tórax. Note que os grãos se mantêm aglutinados.

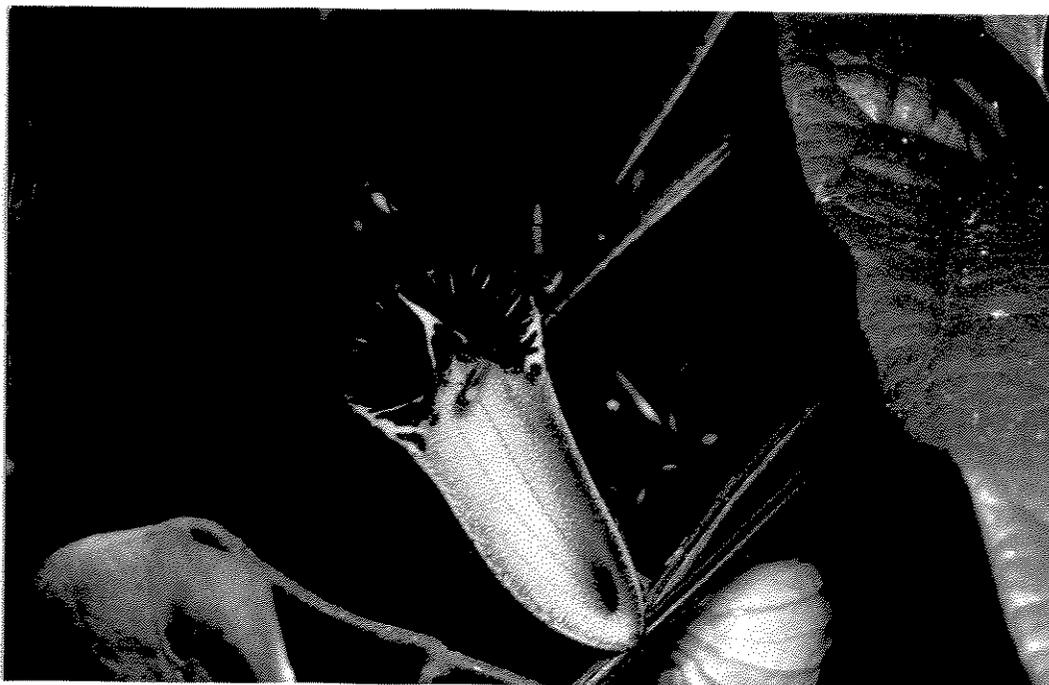


Figura 21 - Indivíduo de Milichiidae sobre o lábio da flor de *A. arcuata*. Note o pólen acumulado na parte superior do tórax da mosca. (Foto I. Sazima).

I V - D I S C U S S Ã O

4.1. - A Flor

As flores das espécies aqui estudadas são, no geral, de cor esverdeada ou marron com manchas púrpura. De acordo com PROCTOR & YEO (1973) e FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) as moscas saprófagas tem preferência por cores marron ou púrpura escuro. Brantjes, Sazima & Sazima (manuscrito inédito) sugerem que a intensidade da cor púrpura varia no perianto de A. esperanzae, A. cymbifera e A. brasiliensis (= labiata) e está relacionada ao mecanismo de aprisionamento dos visitantes. Segundo Brantjes, Sazima & Sazima (manuscrito inédito), essa variação de cores é um dos mecanismos responsáveis pela especificidade de polinizadores nas espécies de Aristolochia acima citadas. Experimentos (VAN DER PIJL, 1960; PERCIVAL, 1965) provaram que, embora essas cores lembrem carcaças em decomposição, tem pouco significado se não forem associadas aos odores liberados pelas flores.

As flores de Aristolochia liberam odores que ativam o instinto de alimentação e oviposição das moscas saprófagas (WILLIAMS, 1983; VAN DER PIJL, 1960; 1961; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). Essa reação "instintiva", segundo os últimos autores, poderá ser fatal para os ovos que eclodem dentro das flores, uma vez que as larvas não encontrarão alimento para

seu desenvolvimento.

A. melastoma tem odor definido e pronunciado de fruta em decomposição, lembrando melancia. A. arcuata e A. elegans possuem odor "ácido", discreto ao olfato. Os odores desagradáveis, muitas vezes fecalóides, o que não é o caso das espécies aqui estudadas, são dados por componentes aminóides ou aminas e escatóis (WILLIAMS, 1983; KEVAN & BAKER, 1983 e PERCIVAL, 1965). De acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) as moscas que desovam em esterco ou carne em decomposição localizam rapidamente fontes de alimento distantes, ou devido ao sentido olfativo aguçado, ou por estarem em constante deslocamento. PERCIVAL (1965) aponta que os insetos percebem substâncias voláteis através de estruturas das pernas e do corpo e pelas antenas. A aproximação das moscas às flores de Aristolochia é dada por orientação química à distância, tendo pouco significado o efeito ótico (Sehmucher, 1930 apud CAMMERLOHER, 1931; GRANT, 1953; DAUMANN, 1971).

As glândulas da porção superior do lábio de A. melastoma liberam líquido de cor marron, que parece estar relacionado com a produção de odor. Não foi possível verificar os locais de produção de odor nas floras de A. elegans e A. arcuata. Segundo PETCH (1924), em A. ridicula o odor é liberado por glândulas existentes no lábio. Em A. gigantea o odor está relacionado a óleos essenciais produzidos em células especiais da epiderme inferior do perianto (COSTA & HIME, 1982).

De acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) a atração "fraudulenta" é uma característica importante da sapromiofilia, uma vez que as moscas saprófagas obtêm sua nutrição a partir de substâncias como o esterco, a carne em decomposição, o humus, a seiva de plantas etc. Segundo Kugler (1929 apud JAEGER, 1957) não existem relações estreitas entre flores e

certas moscas, para se designar uma classe de flores visitadas por elas. Kugler (1955 apud PERCIVAL, 1965) considera como exceção as adaptações entre o olfato das moscas saprófagas e os odores produzidos pelas flores visitadas por elas.

Em A. melastoma, a região brilhante e úmida do lábio da flor provavelmente apenas estimula a visita dos insetos. JAEGER (1957) aponta que superfícies brilhantes de certas flores parecem exercer efeito estimulante sobre os dípteros e que o poder de atração de uma superfície líquida sobre as moscas é meramente ótico. De acordo com PERCIVAL (1965) moscas Calliphora são atraídas por superfícies brilhantes e úmidas. Embora tenha sido constatada pequena quantidade de açúcar na secreção dessa região brilhante, na flor de A. melas-toma, raras vezes os visitantes a procuraram, e, nessas ocasiões, não foi possível observar se lambiam a secreção. Os visitantes de A. clematitis também não se importavam com o açúcar secretado pelo exterior do perianto da flor (DAUMANN, 1971).

Embora a porção superior do lábio de A. melastoma seja lisa, não parece funcionar como escorregador (armadilha externa) uma vez que os visitantes caminham por esta região sem escorregar, antes de voar ou caminhar para dentro da flor. Por outro lado, a porção superior lisa, de coloração escura do lábio de A. arcuata parece funcionar como um "escorregador", pois vários visitantes escorregaram para dentro, enquanto caminhavam nessa região. Segundo Brantjes, Sazima & Sazima (manuscrito inédito) as moscas que visitam A. brasi-liensis (= labiata), mais andam do que escorregam no lábio piloso da flor. De acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL (1979), nas espécies de Aristolochia existem superfícies lisas, com camadas escorregadias causando insegurança aos visitantes, que

caem nas armadilhas. A. clematitidis possui a porção interna do lábio cerosa, que desequilibra os insetos que aí pousam (Kugler apud AHUMADA, 1967).

Uma das características da síndrome da sapromiiofilia é apresentar flores que podem ter tricomas pequenos e clavados ou pêlos móveis (VAN DER PIJL, 1960; PERCIVAL, 1965 e FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). De acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) essas estruturas podem simular a presença de moscas nas flores, que associadas a manchas escuras podem ativar o instinto de agregação das moscas. Boulet (apud JAEGER, 1957) sugeriu ainda que, objetos em movimento, como certas estruturas das flores, podem simular um inimigo ou presa, desencadeando a fuga ou aproximação de animais. VOGEL (1961) também observou que os cílios existentes em espécies inodoras de Ceropegia (Asclepiadaceae) vibram a menor corrente de ar, desencadeando o vôo de aproximação e visita dos dípteros às flores. O terço superior do lábio de A. arcuata possui manchas escuras com elevações cônicas e é rodeado por barbelas em constante movimento, que acredito simularem a presença de moscas nas flores, atraindo os visitantes.

A grande mancha púrpura acima da fauce da flor de A. elegans contrasta bastante com a coloração verde-amarelada da entrada do tubo e provavelmente tem a mesma função apontada por Brantjes, Sazima & Sazima (manuscrito inédito) para A. cymbifera, onde a área púrpura encontrada na parte basal do lábio superior, parece induzir o vôo assustado do visitante para dentro da flor, escolhendo uma região mais clara. Esta é uma explicação plausível, pois de acordo com MCCANN (1943) as moscas saprófagas são insetos diurnos e precisam de luz para ver e se alimentar.

Na maioria das vezes, as moscas entraram em vôo direto

nas flores dos Aristolôquias aqui estudadas ficando retidas no interior do utrículo. Algumas moscas conseguiram se "desvencilhar" dos pêlos do início do tubo de A. melastoma e não entraram na flor. Tais pêlos não participam diretamente da captura das moscas nas flores das três espécies estudadas, mas estão relacionados com a função de impedir a fuga das moscas, uma vez que os insetos praticamente só conseguem sair quando esses pêlos estão murchos. O estudo anatômico, de várias espécies do gênero, mostrou que os pêlos do interior do tubo dos Aristolôquias só se movem para baixo, sendo o movimento oposto impedido, devido às características especiais de suas células basais (MEEUSE, 1961; AHUMADA, 1967). De acordo com PETCH (1924) a disposição de tais pêlos, voltados para baixo, teria a função de facilitar a entrada dos visitantes e impedir seu retorno. Entretanto, nem sempre os pêlos do tubo tem a função de facilitar a entrada dos visitantes, já que, muitas vezes, os insetos entram por si nas flores de Aristolochia (BOR & RAIZADA, 1939). Segundo DAUMANN (1971) existe uma supervalorização da função dos pêlos superiores do tubo para impedir a fuga dos insetos visto que, em A. clematitis, 50% dos visitantes escapam e são até mesmo auxiliados neste sentido para escapar através dos pêlos superiores do tubo. Brantjes, Sazima & Sazima (manuscrito inédito) observaram que as moscas grandes que escorregam para o tubo de A. esperanzae, acabam caindo dentro da flor, quando movimentam suas asas ao tentar escapar, ao contrário das moscas muito pequenas, que conseguem sair da flor, caminhando através dos pêlos do tubo. As moscas que conseguem escapar provavelmente não são adequadas para a polinização. De acordo com BRANTJES (1980) somente as moscas de tamanho certo conseguem passar através da parte mais estreita do tubo de A.

esperanzae, que funciona como um "filtro" que seleciona os polinizadores específicos da espécie.

A porção invaginada lisa e espessa encontrada no utrículo de A. elegans provavelmente também funciona como escorregador e impede que as moscas voltem ao tubo, Segundo PETCH (1924) essa região também ocorre em A. ridicula e teria a função de manter a flor rígida e prevenir o colapamento do tubo.

Em A. melastoma tanto a membrana em forma de funil como o tubo são ligeiramente mais pigmentados que o utrículo. Embora a membrana seja amarelada, possui manchas escuras e uma parede muito espessa que provavelmente limita a entrada da luz de maneira que os insetos se direcionam para o utrículo que é mais claro. Em A. lindneri a membrana está associada à coloração escura do tubo da flor, deixando passar através de sua abertura, a luz proveniente do utrículo, menos pigmentado. Os visitantes são atraídos e mantidos dentro do utrículo da flor, até que no dia seguinte, a coloração do tubo e o utrículo se inverta (MEEUSE, 1961). A ausência da inversão da coloração do tubo e utrículo, um dia após a antese da flor de A. melastoma é provavelmente compensada pelo grande alargamento do orifício da membrana. Isto, associado ao murchamento dos pêlos do tubo, deixa passar mais luz nessa região da flor e permite passagem para os insetos.

Nas três espécies aqui estudadas, tanto os pêlos do nectário, como os demais pêlos encontrados no utrículo, fornecem alimento aos insetos. A grande procura da região do nectário pelos insetos aprisionados nas flores dessas espécies, certamente está relacionada à maior quantidade de açúcar (glucose) nesse local. DAUMANN (1959) também observou grande quantidade de açúcar nos pêlos do nectário de A. cle-

matitis e aponta que a secreção nos demais pêlos do utrículo dessa flor é irregular e só ocorre no segundo dia. COSTA & HIME (1982) sugerem que as moscas são atraídas ao nectário de A. gigantea ou por ser essa região rica em antocianina ou devido à absorção de UV nesse local o que, possivelmente, o torna fluorescente. Para FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) as flores sapromiíófilas nada oferecem ou recompensam muito pouco seus visitantes, citando a presença de nêctar em A. grandiflora. Entretanto, a produção de nêctar nas várias espécies de Aristolochia foi confirmada por DAUMANN (1959).

Em nenhuma ocasião, durante as observações aqui relatadas, os apículos dos lóbulos estigmáticos de A. melastoma foram procurados pelos visitantes, embora pequena quantidade de glucose esteja presente nesses locais. Da mesma forma, nunca observei visitantes lambendo a secreção estigmática das outras duas espécies de Aristolochia. Esse comportamento, entretanto, talvez tenha sido alterado devido ao murchamento das flores, provocados pela manipulação para as observações. Baker et. al. (1973 apud SIMPSON & NEFF, 1983) citam que em Aristolochia e Anthurium (Araceae) as secreções estigmáticas são muito ricas em aminoácidos e servem de alimento aos visitantes. De acordo com Baker & Baker (1982 apud KEVAN & BAKER, 1983) a quantidade de aminoácidos presentes no nêctar das flores polinizadas por moscas do esterco ou de carne em decomposição (12.500 micromoles/ml), é muito grande se comparada com aquelas das flores visitadas por outros animais, que podem obter aminoácidos dos grãos de pólen. Além dos aminoácidos, a secreção estigmática contém todos os demais componentes do nêctar, servindo de recompensa e ocorrem nas plantas com grande superfície estigmática (Martin, 1979 e Baker et. al., 1973 apud SIMPSON & NEFF, 1983). Os açúcares são raramen

te encontrados nessas secreções (Portnoi e Horovitz, 1977 apud SIMPSON & NEFF, 1983).

As moscas não cuidam de sua prole e se alimentam de açúcar para seu próprio consumo (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). De acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) os insetos que colocam seus ovos em matéria em decomposição também consomem açúcares. Insetos que se alimentam de sangue tem como dieta principal o açúcar, segundo Haeger e Nilssen (apud FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979).

Em A. elegans, uma certa quantidade de glucose está presente nos pêlos encontrados na região do utrículo, próxima ao pedúnculo e nos pêlos próximos da margem púrpura da janela de luz, embora em menor quantidade que no nectário da flor. DAUMANN (1959) também observou a presença de açúcar no fundo do utrículo de A. clematitidis provando ser essa secreção proveniente da epiderme papilosa. Em A. brasiliensis, DAUMANN (1959) verificou que a secreção da parede pilosa encostada à margem púrpura da janela de luz era mais rica em açúcar que o nectário floral. DAUMANN (1959) sugere que a partir de nectários como os de A. clematitidis ocorreram duas tendências evolutivas em Aristolochia: diferenciação de manchas pilosas em nectários (mais frequente) ou secreção de líquido açucarado a partir do tecido do perianto próximo da janela de luz, ao redor do ginostêmio (A. barbata). Em A. brasiliensis, tanto os pêlos das manchas do nectário como o tecido do perianto próximo a janela de luz secretam nectar (DAUMANN, 1959). Esse parece ser o caso de A. elegans embora não tenham sido observados insetos lambendo a secreção da epiderme próxima da janela de luz da flor, no presente estudo. A parte terminal de cada pelo multicelular do nectário de A. clematitidis secreta nectar, na fase feminina da flor e seca

no dia seguinte. Naquelas espécies que seguiram a segunda tendência evolutiva, os pêlos do nectário perderam a função de secreção e apenas assimilam o líquido secretado pelas células epidérmicas locais (DAUMANN, 1959). Em outras, segundo este autor, as duas manchas de nectário se fundiram num único nectário com nítida concentração de açúcar. Nesse grupo, estão incluídas dentre outras, A. elegans e A. macroura.

Em A. elegans, os grãos de pólen são liberados das anteras e lançados aos pêlos do utrículo, onde ficam aderidos na região imediatamente oposta às anteras. Pequenas quantidades de grãos foram também observados nos pêlos da região do utrículo, próxima ao pedúnculo da flor. Provavelmente, os dípteros recebam a carga de pólen na face dorsal do tórax, na ocasião em que os grãos são lançados das anteras ou contatem os grãos de pólen retidos nos pêlos do utrículo da flor, durante seu deslocamento sobre o ginostêmio de A. elegans. De acordo com COSTA & HIME (1982, 1983) os pêlos do utrículo, existentes ao redor do ginostêmio das flores de A. gigantea e A. macroura tem a função de reter os grãos de pólen, antes da sua remoção pelos dípteros. Provavelmente, a liberação do pólen em dias úmidos é retardada e coincide com a saída tardia das moscas das flores de A. elegans.

Em A. arcuata e A. melastoma os grãos de pólen permanecem nas anteras. Em ambos os casos, provavelmente os insetos recebam o pólen durante o deslocamento ao redor do ginostêmio das flores. Em A. melastoma, a elevação do ginostêmio da flor no segundo dia provavelmente facilita o deslocamento dos insetos ao seu redor, favorecendo a deposição do pólen no dorso das moscas.

De acordo com HUANG (1972) e SALGADO-LABOURIAU (1973) os grãos de pólen das Aristolochia possuem sexina reticulada

ou tegitilada. Em A. elegans, os grãos de pólen são esculpturados (JOHRI & BHATNAGER, 1955). Naquelas espécies de Aristolochia que possuem exina lisa, como é o caso de A. melastoma, sua deposição ao corpo dos insetos é facilitada graças à substância viscosa que agrupa os grãos. Segundo HILJE (1984) a esculptura dos grãos de pólen de Herrania purpurea (Sterculiaceae) contribui para sua aderência no dorso dos fórides que as polinizam.

As "janelas de luz" nas espécies aqui estudadas mantêm os dípteros próximos dos órgãos reprodutivos das flores. Essa função das janelas de luz basais, em Aristolôquias, foi sugerida por MCCANN (1943) e VAN DER PIJL (1953). De acordo com Troll (apud VAN DER PIJL, 1953), as janelas de luz guiam os insetos aos órgãos sexuais das flores de Aristolochia, Cypripedium calceolus, Arisaema ringens, A. fargesii e em espécies de Darlingtonia. VAN DER PIJL (1953) comenta que o comportamento das moscas em relação às regiões claras é dado pela conhecida fototaxia desses insetos. Neger e Vogel (apud VAN DER PIJL, 1953) sugerem que esse comportamento é dado por um reflexo relacionado com "medo". A linha púrpura, que delimita a janela de luz internamente, acentua o contraste dessa região com o resto do utrículo (VAN DER PIJL, 1953; VOGEL, 1961).

Nas espécies de Aristolochia aqui estudadas o ginostêmio é de coloração amarela. HILJE (1984) sugere que o aspecto do ginostêmio das espécies de Aristolochia, de cor amarela brilhante, atrai as moscas, favorecendo a deposição do pólen nos lóbulos estigmáticos. De acordo com JAEGER (1957) e PERCIVAL (1965) as moscas reagem, com taxia positiva à cor amarela. Segundo PERCIVAL (1965) os estaminódios de cor amarela, brilhantes e não secretores de Parnassia palustris, servem com guias óticos à distância, uma vez que as moscas aprendem rapidamen-

te a se dirigir para o verdadeiro nectário da flor.

As flores das três espécies de Aristolochia, estudadas nesse trabalho, apresentam diversas características tais como, cor, odor e armadilhas, todas pertencentes à síndrome da sapromiiofilia descrita por GRANT (1953) e FAEGRI & VAN DER PIJL (1979). Essas diversas características sapromiiofilas ocorrem em vários grupos taxonômicos tais como: Asclepiadaceae, Aristolochiaceae, Sterculiaceae, Rafflesiaceae, Hydnoraceae, Araceae, Burmanniaceae e Orchidaceae (VAN DER PIJL, 1960). Segundo VAN DER PIJL (1960) a repetição dessas características nas várias espécies de Aristolochia e nos demais grupos são adaptações paralelas.

4.2 - Sistemas de Reprodução

A. melastoma e A. elegans apresentaram alta taxa de polinização entre flores da mesma planta (tabelas II e V).

Durante o pico máximo de floração, foram observadas três a quatro flores de diferentes estádios, num mesmo rãcemo de A. melastoma. O fato dessa espécie de Aristolochia apresentar diversas flores abertas por dia, favorece os insetos a visitarem uma flor após outra, na mesma inflorescência ou na mesma planta. Segundo CAMMERLOHER (1923) a polinização entre flores da mesma planta nas espécies de Aristolochia é a forma de reprodução mais frequente, uma vez que os insetos, como os pássaros, procuram todas as flores de uma mesma planta antes de se dirigirem para outras plantas.

CAMMERLOHER (1930) obteve frutos de A. lindneri através de polinizações manuais realizadas com pólen da própria planta. PETCH (1924) também observou a formação de frutos em

A. ridicula, através da polinização com pólen da mesma planta. As moscas, que visitam as espécies de Aristolochia do presente trabalho, permanecem certo tempo sobre o lábio das flores de segunda dia e frequentemente entram em flores próximas, da mesma planta. De acordo com PETCH (1924) as moscas que saem das flores de A. ridicula também permanecem pousadas sobre o lábio, antes de se dirigirem a flores próximas. HILJE (1984) afirma que depois de ficarem encerradas nas flores de Aristolochia várias horas, as moscas estariam enfraquecidas para percorrer grandes distâncias e possivelmente, por isso, visitem flores próximas. De acordo com ARROYO (1976) a quantidade de transferência de pólen através de geitonogamia, numa dada espécie, depende do comportamento do grupo específico de polinizadores. Segundo LEVIN (1975) o polinizador pode promover diversos efeitos genéticos numa dada população de plantas, como a redução do fluxo gênico, através de seu comportamento alimentar. A estratégia de floração em massa, de certas espécies, também contribui para a redução do fluxo gênico, uma vez que, os polinizadores permanecem longo período explorando os recursos de uma única planta (FRANKIE, et.al., 1974; AUGSPURGER, 1980).

As espécies estudadas neste trabalho não formam frutos através de autopolinização espontânea (tabelas II, V e VII). Não houve germinação de pólen nas flores de A. elegans autopolinizadas manualmente, embora as experiências de PETCH (1924) com plantas cultivadas dessa espécie de Aristolochia, durante anos consecutivos, mostrem que esta espécie pode ser autopolinizada. HILJE (1984) sugere que A. elegans, de Sri Lanka, forma frutos através de autopolinização, embora não tenha realizado estudos aprofundados com essa espécie. Segundo Burck (apud PETCH, 1924) as moscas que visitam as

flores de A. barbata, em Java, transferem pólen da própria flor para seu estigma, promovendo a autopolinização nesta espécie. CAMMERLOHER (1922) em estudos com plantas cultivadas de A. arborea obteve frutos por autopolinização com flores cuja cleistopetalia passageira estava condicionada a problemas de umidade local. Thompson (apud PFEIFER, 1966) também cita autopolinização em flores cleistógamas de A. serpentearea. HILJE (1984) fez experiências de autopolinização sem ter obtido resultados positivos em A. grandiflora, embora considere que não tenha feito número suficiente de experimentos. Entretanto, a maioria dos experimentos acima mencionados, foram realizados com espécies de Aristolochia fora de seu ambiente natural, o que, possivelmente pode ter alterado o funcionamento normal das flores. Deve-se considerar ainda, que, embora em condições experimentais se verifique que algumas espécies de Aristolochia apresentam o estigma receptivo na fase "masculina" da flor, isso não ocorre em condições naturais.

A dicogamia (protoginia) nas espécies de Aristolochia estudadas, conduz a geitonogamia. De acordo com CRUDEN (1976) a protoginia favorece a polinização cruzada, porém não impede que ocorra autopolinização. A geitonogamia, em termos genéticos, tem o mesmo efeito da autopolinização (ARROYO, 1976; GENTRY, 1978; LEWIS, 1980). As flores de Aristolochia apresentam protoginia associada a armadilhas e possuem duração de dois dias (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). De acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) nas flores com armadilhas, a protoginia é característica essencial para a síndrome da sapromiiofilia.

As plantas de A. melastoma e A. arcuata apresentam alta taxa de auto-compatibilidade. É provável que A. arcuata também produza frutos provenientes de geitonogamia, uma vez

que houve formação de frutos em plantas isoladas dessa espécie. A auto-compatibilidade apresentada pelas *Aristolóquias* aqui estudadas, provavelmente está associada ao tipo de ambiente perturbado, em que as espécies se desenvolvem: beira de matas, clareiras e áreas abertas. De acordo com BAWA (1974) é comum encontrar auto-compatibilidade em espécies herbáceas de estágios iniciais de sucessão, que devem se reproduzir e dispersar suas sementes antes de serem substituídas por outras espécies na sucessão. As populações de plantas adaptadas a certos tipos de ambientes temporários, como as espécies colonizadoras de novos habitats, tendem a ser auto-compatíveis (STEBBINS, 1957). De acordo com STEBBINS (1957) e CRUDEN (1976) a replicação dos genótipos bem adaptados, nas plantas que se desenvolvem em ambientes perturbados, assegura que os descendentes serão igualmente bem adaptados nas mesmas condições ambientais. A principal vantagem da auto-compatibilidade, segundo BAWA (1974) é aumentar o sucesso da polinização das espécies, no caso de ausência de polinizadores. Deve-se considerar entretanto, que as espécies de *Aristolochia* estudadas não possuem autogamia espontânea e necessitam de polinizadores para a produção de frutos.

Em algumas espécies auto-compatíveis, a dicogamia favorece certa taxa de polinização cruzada (BAWA, 1974). É provável, que polinizações cruzadas ocasionais mantenham certo grau de variabilidade genética, nas espécies de *Aristolochia* aqui estudadas. No caso de *A. melastoma*, existe maior probabilidade das polinizações cruzadas ocorrerem nas fases iniciais e finais da floração, quando existem poucas flores abertas na população. CARPENTER (1976) observou esse fato em *Metrosideros collina*, uma espécie de Mirtácea colonizadora das ilhas do Hawai, que possui estratégia de floração em mas

sa.

Nas espécies de Aristolochia deste trabalho, foi verificado que os tubos polínicos desenvolvem-se normalmente 24 horas após a polinização manual, tanto com pólen da própria planta, como com pólen de plantas diferentes (fig. 10 e 11). CRUDEN (1977) sugere que o sucesso da polinização cruzada, em certas espécies auto-compatíveis, está relacionado a diferenças na velocidade do crescimento do tubo polínico a partir de grãos de pólen da própria planta ou de plantas diferentes. CRUDEN (1977) verificou que em Bidens lemmonii (Compositae), os grãos de pólen das polinizações cruzadas se desenvolvem mais rápido no estigma da flor, mesmo quando as autopolinizações são efetuadas antes. Os dados obtidos no presente trabalho não são suficientes para confirmar essa hipótese, embora em A. elegans eu tenha observado que os tubos polínicos alcançam a região do ovário, em 24 horas, independente do tipo de polinização realizada.

Segundo HELLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) a região estigmática propriamente dita, ainda não foi definida para o gênero Aristolochia. De acordo com os autores, a maioria das espécies de Aristolochia está incluída no grupo de plantas com estigma seco, de superfície papilosa e papilas unicelulares, sendo que algumas espécies possuem estigma úmido. A correlação entre o tipo de estigma e o sistema de incompatibilidade sugerido por HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) não pode ser considerada para as Aristolochias deste trabalho, uma vez que essas espécies são auto-compatíveis.

A. elegans e A. arcuata floresceram praticamente ao longo do ano nas populações estudadas e apresentaram alta taxa de frutificação em condições naturais. De acordo com OPLER et. al. (1980) as espécies que ocupam os estágios ini-

ciais de sucessão possuem período de floração mais longo que as espécies de estágios mais avançados de sucessão, nas florestas tropicais. A produção de frutos ao longo do ano, garante a contínua produção de sementes, o que pode ser vantajoso para as espécies de estágios iniciais de sucessão, que se desenvolvem em ambientes com constantes perturbações (BAWA, 1983).

Ao contrário de A. elegans e A. arcuata, A. melastoma apresentou baixa taxa de frutos em condições naturais (tab. II) apesar do grande número de flores e da presença de dípteros no local. COSTA & HIME (1983) também observaram que poucos frutos se formaram em A. macroura, apesar da alta frequência de insetos na área estudada. HILJE (1984) constatou que a porcentagem real de frutificação em A. grandiflora é menor que a potencial. HILJE (1984) considera ainda, que o aumento de 40% para 80% na frutificação dessa espécie, em anos consecutivos, se deve à coincidência do pico máximo de floração da espécie com a época da abundância de seus dois polinizadores efetivos. A. melastoma atrai várias espécies de Forídeos polinizadores. Para que haja maior taxa de frutificação em A. melastoma é desejável que o período de floração da espécie coincida com a fenologia dos diferentes Forídeos que a polinizam efetivamente. De acordo com HILJE (1984) a baixa frutificação em A. grandiflora pode ser explicada pela inespecificidade de polinizadores. Fato semelhante pode ter acontecido com A. melastoma.

A floração de A. melastoma ocorre em picos de curta duração e nem todas as flores da população estudada foram visitadas. Nas espécies que produzem alta taxa de flores em relação a produção de frutos (como por exemplo, Catalpa speciosa - Bignoniaceae), algumas flores supérfluas teriam a fun-

ção de atrair polinizadores (Janzen apud STEPHENSON, 1982). O fato de muitas flores de A. melastoma estarem abertas concomitantemente, provavelmente reduz o número de visitantes por flor. As ocasiões em que foram observados vários visitantes em uma única flor de A. melastoma, geralmente coincidiram com o final da floração, quando existiam poucas flores abertas na população.

O número reduzido de visitantes por flor de A. melastoma implica numa baixa quantidade de pólen transportada, que possivelmente é insuficiente para a polinização da espécie. A formação de frutos atrofiados em A. melastoma possivelmente ocorreu devido à baixa quantidade de pólen utilizada nas polinizações manuais, efetuadas no início das pesquisas. De acordo com HILJE (1984) o número de visitantes por flor de A. grandiflora seria insuficiente para transportar quantidade de pólen proporcional ao número de óvulos da espécie. Segundo CRUDEN (1977) são necessários mais de um grão de pólen por óvulo da flor, para que as espécies apresentem alta taxa de produção de sementes, considerando que nem todos os grãos que atingem o estigma são viáveis e alguns tubos polínicos não alcançam os óvulos. Gomez (apud HILJE, 1984) sugere que a fertilização dos óvulos em A. grandiflora induziria a formação de algumas sementes estéreis através da partenocarpia e explicaria a baixa porcentagem de germinação das sementes. Os frutos de A. melastoma formados em condições naturais, embora em número reduzido, são aparentemente bem desenvolvidos.

A viabilidade do pólen nas três espécies de Aristolochia do presente trabalho foi geralmente acima de 80% (tabelas I, IV e VI). A alta viabilidade dos grãos de pólen de A. melastoma possivelmente aumenta a probabilidade da fertilização dos óvulos, assegurando a produção de sementes férteis, no caso

de haver poucos grãos de pólen no estigma da flor.

As espécies de Aristolochia aqui estudadas, apresentam reprodução vegetativa. No Horto Florestal de Sumaré, A. arcuata desenvolve-se de preferência por reprodução vegetativa e raramente produziu frutos. Este tipo de reprodução é comum em ervas perenes, que se desenvolvem em ambientes perturbados e assegura a rápida multiplicação de indivíduos com genótipos bem adaptados ao ambiente (BAKER, 1974). De acordo com HILJE (1984) a reprodução vegetativa, associada à dispersão por sementes em A. grandiflora, é favorável uma vez que a planta modifica a orientação da parte em crescimento, dependendo das características do habitat, podendo favorecer a germinação por sementes em locais mais apropriados.

As três espécies estudadas de Aristolochia desenvolvem-se em áreas abertas e apresentam frutos secos e abertos, na estação seca. Além disso, as características dos frutos e sementes destas espécies sugerem que a dispersão seja feita pelo vento. HILJE (1984) observou que as plantas de A. grandiflora se desenvolvem em bosques secundários que atenuam a ação dos ventos e apresentam frutos secos na estação chuvosa, sugerindo que as sementes dessa espécie de Aristolochia estejam mais adaptadas à dispersão pela água, embora não descarte a última forma de disseminação.

4.3 - Visitantes

Moscas da família Phoridae visitam as três espécies de Aristolochia estudadas, sendo que as espécies de Megaselia podem ser consideradas como os polinizadores efetivos dessas Aristolôquias.

Em A. melastoma, as várias espécies de Megaselia parecem ser os únicos polinizadores. Embora moscas das famílias Sciaridae, Cecydomyiidae, Mycetophilidae e Ceratopogonidae visitem as flores de A. melastoma, não parecem estar relacionadas com a polinização dessas flores. A maioria das moscas acima mencionadas é composta de micro-dípteros, que nunca apresentaram pólen quando coletados nas flores de segundo dia de A. melastoma. Espécies de Ceratopogonidae são conhecidas como polinizadores de Aristolochia clematitis, Ceropegia (DAUMANN, 1971; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979), Theobroma cacao (DESSART, 1961; KEVAN & BAKER, 1983) e são visitantes frequentes de várias Aristolochia. Os representantes das demais famílias de dípteros ovipõem preferencialmente em cogumelos (BORROR & DELONG, 1969) e Mycetophilidae são importantes polinizadores de plantas das florestas da Califórnia (BAKER & KEVAN, 1983). Sciaridae e Cecydomyiidae também visitam ocasionalmente Herrania purpurea (Sterculiaceae), habitualmente polinizada por moscas Phoridae (YOUNG, 1984). De acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL (1979), as espécies de Aristolochia polinizadas por Mycetophilidae imitam cogumelos em forma e odor.

Megaselia scalaris Loew é o polinizador efetivo de A. elegans, dada a sua abundância e a alta frequência de visitas às flores desta espécie. Outra espécie de Phoridae, Dohniphora divaricata Aldrich, poliniza ocasionalmente A. elegans, uma vez que foi encontrada em menor número que M. scalaris. BRUES (1928) identificou dois gêneros de Phoridae como visitantes de A. elegans em Cuba. PETCH (1924) identificou 502 espécies de Megaselia entre os 504 Forídeos coletados nas plantas desta espécie, cultivada em Sri Lanka.

Foi constante a presença de Forídeos sem pólen em flores de segundo dia de A. arcuata, ao lado das demais famí -

lias de moscas visitantes da espécie, que na maioria das vezes apresentavam pólen no dorso. BRANTJES (1980) também não observou pólen no dorso dos Forídeos coletados em A. arcuata. Por outro lado, moscas Milichiidae e Chloropidae polinizam efetivamente A. arcuata. Espécies de ambas as famílias foram coletadas com frequência nas flores desta Aristolochia, embora os representantes de Milichiidae tenham sido mais frequentes e abundantes sendo, portanto, os principais polinizadores de A. arcuata. Em raras ocasiões, foram coletadas somente moscas Chloropidae. Segundo PROCTOR & YEO (1973) espécies dessa família também polinizam Ceropegia wodii e C. nilotica (Asclepiadaceae). Chloropidae e Milichiidae são os polinizadores de A. pilosa no Panamá (WOLDA & SABROSKY, 1986). Moscas da família Chloropidae são visitantes frequentes de muitas espécies de plantas (PROCTOR & YEO, 1973; KEVAN & BAKER, 1983). De acordo com BRANTJES (1980), embora os Cloropídeos visitem A. labiata, A. cymbifera e A. esperanzae, não polinizam tais espécies, uma vez que conseguem "escapar" das flores. As moscas dessa família possuem probóscide curta, do tipo sugador, e visitam flores de Compostas e Umbelíferas (PROCTOR & YEO, 1973). Embora PETCH (1924) cite vários gêneros de Chloropidae como visitantes de A. ridicula, nada menciona sobre sua importância como polinizadores dessa espécie. De acordo com BORROR & DELONG (1969) os adultos de ambas as famílias acima mencionadas são comuns em áreas abertas, locais semelhantes aos onde se desenvolvem as plantas de A. arcuata.

No dia da antese, o diâmetro do canal existente no tubo da flor de A. melastoma mede cerca de 1 mm. As espécies de Megaselia, coletadas nessa flor, apresentam tamanho variado, porém a maioria dos indivíduos possui cerca de 1 mm de altura. BRANTJES (1980) sugere que, em A. melastoma, a seleção do

tamanho dos visitantes é feita na abertura do "funil" existente no tubo da flor.

A especificidade de polinizadores nas Aristolôquias está intimamente relacionada com o espaço compreendido entre os lóbulos estigmáticos-parede do utrículo da flor e tamanho dos polinizadores (BRANTJES, 1980). HILJE (1984) denomina tal espaço como "ponto geográfico da flor" ou "área chave da polinização" e sugere que apenas insetos que possuam altura suficiente para o encaixe nessa região da flor realizam a polinização em Aristolochia. A altura da maioria dos indivíduos de Megaselia spp. que visitam A. melastoma coincide com o tamanho compreendido entre os lóbulos estigmáticos e a parede do utrículo da flor (1-2 mm). Dessa forma, explica-se a ausência de pólen em indivíduos com altura inferior a essa medida. Os Forídeos polinizadores de A. elegans, já descritos anteriormente, são robustos e possuem altura suficiente para contatar os lóbulos estigmáticos da espécie, cuja distância até a parede do utrículo varia de 2-3 mm de comprimento. A espécie não identificada de Megaselia, que visita A. elegans, é menor que os demais Forídeos, sendo provavelmente um polinizador ocasional. Dentre os três grupos de Milichiidae que visitam A. arcuata, apenas dois deles parecem ser os polinizadores mais eficientes. A altura desses dois grupos de moscas Milichiidae (cerca de 1 mm), somada ao comprimento das patas, coincide com o "espaço-chave" para a polinização, que na flor de A. arcuata varia de 1-2 mm. As moscas do terceiro grupo de Milichiidae que visitam A. arcuata, são provavelmente polinizadores ocasionais da flor, visto que embora apresentassem pólen no dorso do tórax, possuem altura inferior à dos insetos dos grupos acima citados. Os forídeos coletados nessa espécie de Aristolochia não apresentam pólen no dorso e, no geral, pos-

suem altura inferior a 1 mm, não realizando portanto, a polinização da espécie.

Megaselia scalaris e Dohrniphora divaricata polinizam efetivamente A. elegans. A visita exclusiva de Forídeos às flores de A. elegans, bem como a polinização de A. melastoma por espécies de Megaselia (Phoridae) sugere certo grau de especialização entre esses insetos e as espécies de Aristolochia citadas. De acordo com YOUNG (1984) Megaselia scalaris e Megaselia spp. procriam em plantas e animais em decomposição, fungos e vários outros microhabitats. Segundo PERCIVAL (1965) essa eventualidade da relação entre moscas e flores de Aristolochia limita o desenvolvimento de adaptações recíprocas. YOUNG (1984) sugere que, embora os Forídeos encontrem outros recursos durante o ano, uma espécie indeterminada de Megaselia e outra de Dohrniphora são os principais vetores de pólen de três espécies de Herrania (Sterculiaceae) em Costa Rica.

A polinização por moscas depende muito do habitat (PERCIVAL, 1965). Os Otitídeos e Muscídeos, abundantes nos locais úmidos onde se desenvolvem as plantas de A. grandiflora, são atraídos por odores aminóides dessas flores (HILJE, 1984). Os Forídeos que polinizam Herrania spp. tem afinidade por lugares úmidos e também são atraídos pelos odores aminóides dessas flores (YOUNG, 1984). A produção de essências específicas por certas espécies de Aristolochia, segundo BRANTJES (1980), seria um dos fatores responsáveis pela especificidade de polinizadores. VOGEL (1961) observou que essências específicas produzidas por diferentes espécies de Ceropegia (Asclepiadaceae) atraem certos grupos de moscas e estariam relacionadas à oviposição.

Os Forídeos e as outras famílias de dípteros que visi

tam as espécies de Aristolochia, estudadas neste trabalho, utilizam vários outros recursos alimentares durante o ano, que não as flores. De acordo com YOUNG (1984) embora os dípteros não especializados utilizem vasta gama de recursos nas florestas tropicais, sustentam alta taxa de frutificação nas populações de plantas, dada sua abundância, afinidade com locais sombrios e úmidos e baixa demanda energética. Os Forídeos podem ser incluídos em um grupo principal de polinizadores associados com florestas (Baumann, apud YOUNG, 1984).

De acordo com KEVAN & BAKER (1983) a coevolução origina uma forte relação entre necessidades do polinizador e a recompensa oferecida pela flor. Ao contrário de vegetais polinizados por insetos especializados ou por vertebrados voadores que desenvolveram adaptações recíprocas, os dípteros não tem desenvolvido uma dependência obrigatória com as flores que polinizam (Gentry, apud HILJE, 1984). A sugestão de YOUNG (1984) de uma polinização específica, efetuada por Forídeos em Herrania spp., levando em conta a estrutura floral das espécies e o comportamento desses insetos pode ser estendida às flores de A. elegans, uma vez esta espécie também é polinizada por duas espécies de Forídeos.

As flores de A. arcuata atraem Forídeos, além dos Miliquídeos e Cloropídeos. De acordo com WOLDA & SABROSKY (1986) as flores de A. pilosa atraem vários outros visitantes ocasionais além dos Cloropídeos e Miliquídeos que a polinizam efetivamente. Segundo WOLDA & SABROSKY (1986) a diversidade de visitantes ocasionais em A. pilosa demonstra que esta espécie não possui agentes atrativos específicos.

Os Sarcófagídeos que visitam A. melastoma não se acasalam como também se alimentam da secreção do lábio da flor. A presença de Sarcófagídeos nas flores nem sempre impediu a visita de outras moscas, sendo muito raras as manifes-

tações de "ataque" aos Forídeos em visita a A. melastoma. Esse comportamento sugere que os Sarcófagídeos defendem território alimentar e de acasalamento. A observação de Sarcófagídeos sobre flores de A. esperanzae e A. labiata, que não receberam visitas, bem como a agressividade desses dípteros em relação aos visitantes potenciais dessas flores levaram Ivan Sazima (com. pessoal) à suposição de que este seja um comportamento de defesa de território, possivelmente para acasalamento.

A visita de uma espécie de borboleta à flor de A. melastoma foi observada em uma única ocasião. Saturniidae visitam flores caídas de Herrania purpurea (Sterculiaceae) atraídas pelo forte odor aminóide ainda liberado pelas flores murchas (YOUNG, 1984).

Nas poucas ocasiões em que havia moscas mortas nas flores de A. arcuata e A. melastoma, foi constatada a presença de formigas. De acordo com CAMMERLOHER (1923), PETCH (1924) e Brantjes, Sazima & Sazima (manuscrito inédito) a morte desses visitantes é causada por formigas. Além de formigas, outros predadores podem ser responsáveis pela destruição das moscas no interior das Aristolôquias, como aranhas e coleopteros (HILJE, 1984). A presença de moscas mortas intactas e com pólen no dorso, nas flores de Aristolôquia, pode ser atribuída à fadiga desses insetos ao tentar a fuga (HILJE, 1984) ou à fadiga de machos e fêmeas ao copular e ovipor, respectivamente (Cammerloher apud HILJE, 1984).

As larvas encontradas algumas vezes no interior do utrículo de A. elegans não foram identificadas. De acordo com Cammerloher apud HILJE, 1984) as larvas de Lucilia (Calliphoridae) e outras espécies de moscas que eclodem na flor de A. grandiflora morrem por falta de alimento. Embora apenas fê-

meas de moscas da família Chloropidae e Milichiidae visitem as flores de A. pilosa, WOLDA & SABROSKY (1986) não observaram ovos no utrículo dessa espécie.

V - CONCLUSÕES

De acordo com a discussão apresentada é possível concluir que as três espécies de Aristolochia apresentam diversas características sapromiíofilas como cor e odor, que associados às armadilhas, atraem moscas saprófagas e garantem sua permanência nas flores, até o dia seguinte à antese.

O aspecto brilhante do lábio da flor de A. melastoma possivelmente estimula a visita dos dípteros. Da mesma forma, as barbelas associadas às manchas escuras, do lábio de A. arcuata, parecem ativar o instinto de agregação das moscas, atraindo-as para a flor. As flores de A. arcuata também apresentam uma porção do lábio lisa, que funciona como um "escorregador", desequilibrando os dípteros que aí pousam. Já em A. elegans, o contraste entre a mancha púrpura e a coloração clara da fauce da flor provavelmente direciona os dípteros para o interior do utrículo, à procura de um local mais claro.

Em todas as espécies estudadas, os pêlos do interior do tubo estão inclinados para baixo no dia da antese, impedindo o retorno dos insetos. Em A. melastoma, o retorno é impedido por uma membrana existente entre o tubo e o utrículo, cujo diâmetro se alarga somente no dia seguinte à antese, permitindo a saída dos insetos.

Tanto os pêlos do nectário como os pêlos do interior

do utrículo secretam glucose que serve de alimento para as moscas capturadas nas espécies das Aristolôquias estudadas. As janelas de luz das flores dessas espécies mantêm os insetos ao redor do genostêmio. Esse fato faz com que haja deposição de pólen nos lóbulos estigmáticos das espécies de Aristolochia estudadas.

Em A. elegans os grãos de pólen são lançados das anteras e possivelmente nessa ocasião, os insetos recebem o pólen no dorso do tórax. Já nas flores de A. arcuata e A. melastoma, os grãos de pólen permanecem aderidos às anteras. Provavelmente, os insetos recebem o pólen dessas flores ao contatarem a face dorsal do tórax nas anteras, durante seus deslocamentos ao redor do ginostêmio.

As características das três espécies de Aristolochia, acima mencionadas, se enquadram naquelas descritas na literatura, para a síndrome da sapromiofilia. Entretanto, o conceito de que as flores sapromiófilas oferecem pouca recompensa aos visitantes deve ser reavaliado, uma vez que, as três espécies estudadas de Aristolochia possuem nectários e pêlos no interior do utrículo, que secretam nêctar.

As espécies estudadas de Aristolochia são auto-compatíveis, embora não apresentem autogamia espontânea. Nas três espécies de Aristolochia, a presença de flores em diferentes estádios na mesma planta ou inflorescência favorece a polinização entre flores da mesma planta, uma vez que as moscas visitam flores próximas antes de se dirigirem para outras, mais distantes. Dessa forma, embora ocorram polinizações cruzadas nas Aristolôquias deste trabalho, as espécies apresentam alta taxa de polinização por geitonogamia.

Em A. elegans e A. arcuata a frutificação habitual, em condições naturais, difere daquela de A. melastoma, que apre

senta número baixo de frutos, o que pode ocorrer devido a inespecificidade de seus polinizadores.

De acordo com a discussão apresentada é possível concluir que as espécies estudadas de Aristolochia possuem estratégias de reprodução adaptadas ao tipo de ambiente perturbado em que se desenvolvem. A auto-compatibilidade assegura a rápida reprodução e dispersão das sementes das Aristolôquias deste trabalho, aumentando as "chances" de colonização das três espécies, que ocupam estágios iniciais de sucessão.

As flores de A. elegans atraem somente Forídeos, sugerindo que talvez essas flores produzam essências específicas. Nesse caso, Megaselia scalaris Loew e Dohrniphora divaricata Aldrich são os polinizadores efetivos dessa espécie. A visita exclusiva de três espécies de Forídeos a essa espécie de Aristolochia, bem como as estreitas relações que existem entre a morfologia e o comportamento de Megaselia scalaris e Dohrniphora divaricata com as estruturas da flor de A. elegans, sugere certo grau de especialização entre esses Forídeos e esta espécie de Aristolochia.

É possível concluir que as três espécies de Aristolochia aqui estudadas, apresentam polinizadores específicos. Embora as flores de A. arcuata e A. melastoma atraiam várias famílias de moscas, são aquelas que apresentam altura adequada, para se encaixar no espaço existente entre a parede do utrículo e os lóbulos estigmáticos das flores, realizam sua polinização.

V I - R E S U M O

Foram estudados a biologia floral e o sistema de reprodução de três espécies de Aristolochia: A. melastoma Manso ex Duchtr., A. elegans Mast. e A. arcuata Mast.

Os estudos sobre a biologia floral de A. melastoma e A. elegans foram realizados principalmente no Horto Florestal de Sumaré, São Paulo. A biologia floral de A. arcuata foi realizada em plantas que se desenvolvem às margens da Reserva Municipal Fazenda Santa Genebra, Campinas, São Paulo e em plantas que ocorrem no campus na Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

As flores das três espécies de Aristolochia apresentam cores escuras e odores de substâncias em decomposição ou "ácida" que, associadas a armadilhas, atraem e aprisionam moscas sacrófagas. Nessas espécies, os pêlos existentes no interior do tubo estão inclinados para baixo, impedindo o retorno dos dípteros no dia da antese. Em A. melastoma existe uma membrana que separa o tubo do utrículo, cujo diâmetro só se alarga no dia seguinte à antese, permitindo a saída dos insetos.

Os pêlos do nectário e os pêlos do interior do utrículo, nas espécies estudadas, secretam glucose que serve de alimento aos visitantes.

As "janelas de luz" das flores das Aristolochias, aqui estudadas, mantêm os visitantes ao redor do ginostêmio, favo

recendo a deposição de pólen nos lóbulos estigmáticos das flores.

Em A. elegans, os insetos possivelmente recebam os grãos de pólen na face dorsal do tórax, na ocasião em que os grãos são liberados das anteras da flor. Em A. melastoma e A. arcuata, provavelmente os insetos recebam os grãos de pólen ao contactarem o tórax nas anteras, durante seus deslocamentos ao redor do genostêmio da flor.

As espécies estudadas de Aristolochia são auto-compatíveis e não apresentam autogamia espontânea. Embora ocorram polinizações cruzadas nas três espécies estudadas, a presença de flores em diferentes estádios na mesma planta e o comportamento alimentar das moscas favorecem a polinização entre flores da mesma planta.

A auto-compatibilidade é vantajosa para as Aristolóquias do presente trabalho, garantindo a rápida reprodução das três espécies que ocupam estágios iniciais de sucessão.

Foi possível verificar que os tubos polínicos desenvolvem-se normalmente, 24 horas após as polinizações manuais, realizadas com pólen da própria planta ou com pólen de plantas diferentes, nas três espécies de Aristolochia estudadas.

Ao contrário de A. elegans e A. arcuata, A. melastoma apresentou baixa taxa de frutos em condições naturais, o que pode ter ocorrido devido a inespecificidade de seus polinizadores.

Embora as flores das Aristolóquias estudadas neste trabalho atraiam várias famílias de moscas, são aquelas que apresentam altura adequada, para se encaixar no espaço existente entre os lóbulos estigmáticos do ginostêmio e a parede do utrículo, realizam a polinização destas espécies.

As flores de A. melastoma atraem moscas das famílias

Phoridae (Megaselia spp.), Cecidomyiidae, Mycetophilidae, Sciaridae, Ceratopogonidae e Sarcophagidae. As espécies de Megaselia spp. (Phoridae) foram os visitantes mais frequentes das flores de A. melastoma e possuem características que garantem a polinização dessas espécies.

Moscas das famílias Milichiidae, Chloropidae e Phoridae (cinco espécies de Megaselia) visitam A. arcuata. Entretanto, somente as moscas das famílias Milichiidae e Chloropidae apresentam características adequadas para a polinização desta espécie de Aristolochia.

As flores de A. elegans atraem somente Forídeos, sugerindo que essas flores produzam essências específicas. As estreitas relações entre a morfologia e o comportamento de Megaselia scalaris Loew e Dohrniphora divaricata Aldrich, com as estruturas da flor de A. elegans, sugerem certo grau de especialização entre esses Forídeos e essa espécie de Aristolochia.

V I I - S U M M A R Y

I have studied the floral biology and the reproductive system of three Aristolochia species: A. melastoma Manso ex Duchtr., A. elegans Mast and A. arcuata Mast.

The studies of floral biology of A. melastoma and A. elegans were carried out mainly at "Horto Florestal de Sumaré", São Paulo. The floral biology of A. arcuata was studied with plants growing at the edge of the forest of "Reserva Municipal Fazenda Santa Genebra", Campinas, São Paulo and with plants that occur at the Campus of Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

The flowers of these three species of Aristolochia present dark colours and "acid" or putrescent odours that, in association with the traps attract and imprison carrion flies. In these species, the interior tube hairs are curved down, towards the chamber preventing the flies to get out the flower, on the day of the anthesis. In A. melastoma, there is a funnel like membrane between the tube and the chamber. The diameter of the funnel aperture enlarger the day after anthesis, allowing the exit of the flies.

In the three Aristolochia species, nectaries and chamber hairs secrete glucose, which is used as food by the flies.

The "light windows" of the three Aristolochia flowers

around the gynostemium attract the visitors in its direction. This fact seems to favour pollination.

The pollen grains in A. elegans are thrown against the chamber walls by the anthers. The insects may receive this pollen on the thorax at the moment of the pollen release. In A. melastoma and A. arcuata the insects probably receive the pollen grains on their thorax when they touch the anthers while wandering around the gynostemium.

Aristolochia species studied are self-compatible and do not present spontaneous autogamy. Although in the three species studied cross-pollination does occur, the presence of different flower stages in the same plant and the food behaviour of the flies, seems to favour geitonogamy.

The self-compatibility observed in the three species of Aristolochia is a good strategy for plants which occupy the early successional stages, promoting a quick reproduction.

The pollen tubes had a normal development 24 hours after self and cross-pollination.

A. melastoma, in contrast to A. elegans and A. arcuata showed low rates of fruit formation, probably because of its non-specific pollinators.

Although Aristolochia flowers attract a great number of fly families, only those which have the adequate size to fit in the space between the stigmatic lobes of the gynostemium and the chamber wall, are effective pollinators of these species.

The flowers of A. melastoma attract flies of the families: Phoridae (Megaselia spp.), Cecidomyiidae, Mycetophilidae, Sciaridae, Ceratopogonidae and Sarcophagidae. Species of the genus Megaselia (Phoridae) are the most frequent visitors of A. melastoma and have adequate characteristics to pollinate this species.

Flies of Milichiidae, Chloropidae and Phoridae (five Megaselia species) visit A. arcuata. However, only Milichiidae and Chloropidae flies present adequate characteristics to pollinate this Aristolochia species.

The flowers of A. elegans only attract phorids, suggesting that these flowers produce specific scents. The relationships between the morphology and behaviour of M. scalaris and Dohrniphora divaricata with the structures of A. elegans flowers, suggest some degree of specialization between this phorids and this Aristolochia species.

V I I I - R E F E R Ê N C I A S B I B L I O G R Á F I C A S

- AHUMADA, Z. 1967. Revision de las Aristolochiaceae argentinas. Op. lilloana, 16: 1-45.
- ALEXANDER, M.P. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. Stain Technol., 55(1): 13-18.
- ARROYO, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms. A stimulus for the evolution of self-incompatibility. Taxon, 25(5/6): 543-548.
- AUGSPURGER, C.W. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (Hybanthus prunifolius): influence on tropical attraction and moviment. Evolution, 34(3): 475-488.
- BAKER, H.G. 1974. The evolution of weeds. Ann. Rev. Ecol. Syst., 5: 1-24.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution, 28: 85-92.
- _____ 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. N. Z. Jl. Bot., 17: 521-524.

- _____ 1983. Patterns of flowering in tropical plants.
In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental
pollination biology. New York, Scientific and Academic
ed. pp: 394-410.
- BAWA, K.S. & BEACH, J.H. 1981. Evolution of sexual systems
in flowering plants. Ann. Mo. bot. Gdn, 68(2): 233-252.
- BOR, N.L. & RAIZADA, M.B. 1939. Some beautiful indian climbers
and shrubs. J. Bombay nat. Hist. Soc., 41(2): 203-220.
- BORROR, D.J. & DELONG, D.M. 1969. Introdução ao estudo dos in-
setos. São Paulo, EdUSP e Edgard Blucher. 653 pp.
- BRANTJES, N.B.M. 1980. Flower morphology of Aristolochia
species and the consequences for pollination. Acta bot.
neerl., 29(2/3): 212-213.
- BROWN, K.S., DAMMAN, A.J. & FEENY, P. 1980. Troidine
swallowtails (Lepidoptera: Papilionidae) in southeastern
Brazil: natural history and foodplant relationships. J. Res.
Lepid., 19(4): 199-226.
- BRUES, C.T. 1928. Some cuban Phoridae which visit the flowers
of Aristolochia elegans. Psyche, 35(3): 160-161.
- CAMMERLOHER, H. 1922. Unfruchtbarkeit als Folge vorübergehender
Kleistopetalie bei Aristolochia arborea. Ber. dt. bot. Ges.,
40: 385-393.

_____ 1923. Zur Biologie der Blüte von Aristolochia grandiflora Swartz. Osterr. bot. Z., 72: 181-197.

_____ 1931. Blütenbiologie I. Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. Berlin, Borntraeger. 199 pp.

_____ 1933. Die Bestäubungseinrichtungen der Blüten von Aristolochia lindneri Berger. Planta, 19(2): 351-365.

CARPENTER, F.L. 1976. Plant-pollinator interactions in Hawaii: pollination energetics of Metrosideros collina (Myrtaceae). Ecology, 57: 1125-1144.

COSTA, E. de L. & HIME, N. da C. 1982. Biologia floral de Aristolochia gigantea Mart. et Zucc. (Aristolochiaceae) I. Rodriguêsia, 56: 23-44.

_____ 1983. Observações sobre a biologia floral de Aristolochia macroura Gomez (Aristolochiaceae). Atas Soc. Bot. Bras., 1(11): 63-66.

CRUDEN, R.W. 1976. Intraespecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion-preliminary evidence on ecotypic adaptation. Ann. Mo. bot. Gdn., 63: 277-289.

_____ 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31: 32-46.

DAUMANN, E. 1959. Zur Kenntnis der Blütennektarien von Aristolochia. Preslia, 31: 359-372.

- _____ 1971. Zur Bestäubungsökologie von Aristolochia clematitidis L. Preslia, 43: 105-111.
- DESSART, P. 1961. Contribution à l'étude des Ceratopogonidae (Diptera). Les Forcipomya pollinisateurs du cacaoyer. Bull. agri. Congo, 52(3): 526-540.
- EUW, J.V. & REICHSTEIN, T. & ROTHSCHILD, M. 1968. Aristolochic acid - I in the swallowtail butterfly Pachlioptera aristolochiae (Fabr.) (Papilionidae). Israel J. Chem., 6: 659-670.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. VAN DER. 1979. The principles of pollination ecology. 3 ed. Oxford, Pergamon press. 243 pp.
- FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1974. The importance of pollinator behaviour in the reproductive biology of tropical trees. An. Inst. Biol. Univ. Mēx. 45 Ser. bot., 1: 1-10.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: H. LIETH (ed.). Phenology and seasonality modeling. New York, Springer-Verlag. pp. 287-296.
- FRYXELL, P.A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. Bot. Rev., 23(3): 135-233.
- GASTALPO, P. 1971. Compendio de la flora officinale italiana VII. Fitoterapia, 42(4): 137-153.

- GENTRY, A.H. 1978. Anti-pollinators for mass-flowering plants? Biotropica, 10(1): 68-69.
- GRANT, V. 1953. Flower pollination. Encicl. Am., 11: 390-395 e 12: 320-323.
- HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K.R. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. Ann. Bot., 41: 1233-1258.
- HILJE, L. 1984. Fenologia y ecologia florasl de Aristolochia grandiflora Swartz (Aristolochiaceae) in Costa Rica. Brenesia, 22: 1-44.
- HOEHNE, F.C. 1927. Monografia ilustrada das Aristoloquiaceas brasileiras. Mems. Inst. Oswaldo Cruz, 20(1): 67-178.
- HUANG, T.C. 1972. Pollen flora of Taiwan. Taiwan, Univ. Botany Dep. press. 296 pp.
- HUSSEIN, F.T. 1970. A phytochemical investigation on the seeds of Aristolochia bracteata. Planta med., 18: 30-35.
- HUSSEIN, F.T. & EL-SEBAKHY, N.A. 1974. A phytochemical investigation of the leaves of Aristolochia elegans. Planta med., 25: 311-314.
- JAEGER, P. 1957. Revue de biologie florale. Les aspects actuels du problême de l'entomogamie. Bull. Soc. bot. Fr., 104(5/6): 353-412.

- JOHRI, B.M. & BHATNAGAR, S.P. 1955. A contribution to the morphology and life history of Aristolochia. Phytomorphology, 5(1): 123-137.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Ann. Rev. Ent., 28: 407-453.
- KORNERUP, A. & WANSCHER, J.H. 1963. Tanschenlexikon der farben. Zurich, Verlag. 242 pp.
- LEVIN, D.A. 1975. Pollinator behaviour and breeding structure of plant populations. In: A.J. RICHARDS (ed.). The pollination of flowers by insects, New York, Academic press. pp. 133-150.
- LEVIN, D.A. & BERUBE, D.E. 1972. Phlox and Colias: the efficiency of a pollination system. Evolution, 26: 242-250.
- LEWIS, D. 1980. Sexual incompatibility in plants. Studies in Biology. nº 110. London, Edward Arnold.
- LIMA, O.G. & MACHADO, M.P. 1955. Breve nota sobre a atividade antibiônica de amostras de raízes de Aristolochia foetida, após longo estágio em herbário. Anais Soc. Biol. Pernamb., 13(2): 49-50.
- LINHARES, A.X. 1979. Sinantropia de dípteros muscoides de Campinas. Tese de Mestrado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas. 129 pp.

- MCCANN, C. 1943. "Light-windows" in certain flowers (Asclepiadoceae e Araceae). J. Bombay nat. Hist. Soc., 44: 180-184.
- MEEUSE, B.J.D. 1961. The story of pollination. New York, Ronald's press Co. 243 pp.
- MORETTI, C., RIDEAU, M., CHÉNIEUX, J.C. & VIEL, C. 1979. Isolement de l'acide aristolochique de deux aristoloches malgaches. Détermination de sa cytotoxicité sur cellules végétales. Comparaison avec les cellules animales. Planta med., 35: 360-365.
- NORONHA, H. 1949. Sobre as aristoloquiáceas medicinais. Rev. Flora med., 16/17: 77-87.
- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. In: J. Ewel (ed.). Tropical Succession. Biotropica, suppl. to vol. 12. pp: 40-46.
- PERCIVAL, M.S. 1965. Flower biology. Oxford, Pergamon press. 243 pp.
- PETCH, T. 1924. Notes on Aristolochia. Ann. R. bot. Gdn Peradeniya, 8: 1-108.
- PFEIFER, H.W. 1966. Revision of the North and Central American hexandroux species of Aristolochia (Aristolochiaced). Ann. Mo. bot. Gdn, 53(2): 115-196.

PIJL, L. VAN DER. 1953. On the flower biology of some plants from fava with general remarks on fly-traps. Ann. bogor., 1/2: 77-99.

_____ 1960. Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. Evolution, 14(4): 403-416.

_____ 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. Evolution, 15: 44-59.

PROCTOR, M. & YEO, P. 1973. The pollination of flowers. New York, Taplinger publ. Co. 417 pp.

PYLARCZYK, VON W. 1959. Aristolochia clematitis L., Die Osterluzei II. Mitteilung. Planta med., 1: 82-89.

RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. Vascular plant systematics. New York, Harper & Row publ. 891 pp.

SALGADO-LABOURIAU, M.L. 1973. Contribuição à palinologia dos cerrados. Tese. Rio de Janeiro. Ac. Bras. de Ciências. 291 pp.

SENNA, M.L.C. 1979. Análise e proposições para uma reserva ecológica, sua utilização científica e social. Mata da Fazenda Santa Genebra. Trabalho de graduação interdisciplinar. Faculdade de Arquitetura e Urbanismo, Pontifícia Universidade Católica de Campinas.

SIMPSON, B.B. & NEFF, J.L. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental pollination biology. New York, Scientific and Academic ed. pp. 142-159.

STEBBINS, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. Am. Nat., 91(861): 337-354.

STEPHENSON, A.G. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? Evolution, 36(4): 762-767.

VASCONCELLOS NETTO, J. 1980. Dinâmica de populações de *Ithomina* (Lep. Nymphalidae) em Sumaré, S.P. Tese de Mestrado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas. 206 pp.

VOGEL, S. 1961. Die bestäubung der Kesselfallen-blüten von *Ceropegia*. Beitr. Biol. Pfl., 36(2): 160-237.

WILLIAMS, N.H. 1983. Floral fragrances and cues in animal behaviour. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental biology. New York, Scientific and Academic ed. pp. 50-72.

WILLSON, M.F. 1979. Sexual selection in plants. Amer. Nat., 113(6): 777-790.

WOLDA, H. & SABROSKY, C.W. 1986. Insect visitor to two forms of *Aristolochia pilosa* in Las Cumbres, Panama. Biotropica, 18(4): 295-299.

WYATT, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: REAL, L.A. Pollination biology. Orlando, Academic press. pp. 51-95.

YOUNG, A.M. 1984. Mechanism of pollination by Phoridae (Diptera) in some Herraria species (Sterculiaceae) in Costa Rica. Proc. ent. Soc. Wash., 86(3): 503-518.