

MILENE FARIA VIEIRA

**Biologia Reprodutiva de Espécies de Oxypetalum
(Asclepiadaceae), na Região de Viçosa, MG, Sudeste Brasileiro**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese de (a) candidato a)
Milene Faria
Vieira
e aprovada pela Comissão Julgadora
03/04/98

9813029

**CAMPINAS
SÃO PAULO - BRASIL
ABRIL - 1998**

N.º CHAMADA:
/ NICAMP
/ 07ab
V.
T. 34155
P. 395/98
PRECIO R\$ 11,00
DATE 05/06/98
N.º CPO

CM-00112693-6

MILENE FARIA VIEIRA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE *OXYPETALUM*
(ASCLEPIADACEAE), NA REGIÃO DE VIÇOSA, MG, SUDESTE BRASILEIRO**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia,
da Universidade Estadual de Campinas, como
parte dos requisitos para a obtenção do título de
Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

CAMPINAS
SÃO PAULO - BRASIL
ABRIL DE 1998

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Vieira, Milene Faria

V676b Biologia reprodutiva de espécies de **Oxypetalum** (Asclepiadaceae) na região de Viçosa, MG, sudeste brasileiro / Milene Faria Vieira. -- Campinas,SP:[s.n.], 1998.
141f.: ilus.

Orientador: George John Shepherd

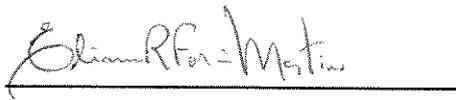
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

1. Polinização. 2. Flores - Morfologia. 3. Vespas. I. Shepherd,
George John. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

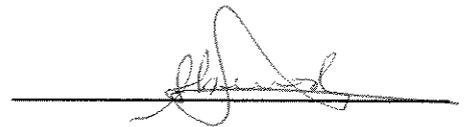
MILENE FARIA VIEIRA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE OXYPETALUM
(ASCLEPIADACEAE), NA REGIÃO DE VIÇOSA, MG, SUDESTE BRASILEIRO**

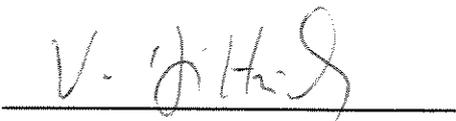
Tese apresentada ao Instituto de Biologia,
da Universidade Estadual de Campinas, como
parte dos requisitos para a obtenção do título de
Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).



Dra. Eliana R. Forni-Martins



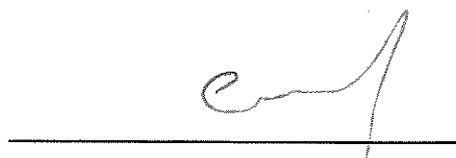
Dra. LUIZA SUMIKO KINOSH



Dr. Volker Bittrich



Dr. Jorge Fontella-Pereira



Dr. George John Shepherd
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

À minha família pelo amparo e carinho, sem os quais as minhas realizações não seriam possíveis.

À Universidade Federal de Viçosa (UFV), que me deu a oportunidade de crescer profissionalmente, como parte do seu quadro de docentes.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado.

Aos professores Alexandre F. da Silva, Rita M. de Carvalho-Okano, João A. A. Meira-Neto e Flávia C. P. Garcia, do Setor de Sistemática do Departamento de Biologia Vegetal (DBV), que assumiram os meus encargos didáticos, para que eu pudesse concluir o doutorado.

Ao Prof. George John Shepherd pela orientação e incentivo.

Aos professores Eliana R. Forni-Martins, Paulo Y. Kageyama e Volker Bittrich, pelas relevantes sugestões durante a pré-banca.

Ao Prof. Jorge Fontella-Pereira pela pronta identificação das espécies de **Oxypetalum** estudadas e por ter fornecido importantes referências bibliográficas.

À Profa. Marília de M. Castro pelas discussões, sempre cheias de informações, sobre a anatomia floral, pelas orientações no uso de técnicas anatômicas e por ter, como responsável, cedido o Laboratório de Anatomia do

Departamento de Botânica da UNICAMP para a realização das técnicas anatômicas.

Ao Prof. Antonio J. Mayhé Nunes pela identificação das formigas.

Ao Prof. J. R. Cure pela identificação das abelhas Halictidae.

Ao Gabriel A. R. de Melo pela identificação de outras abelhas e das vespas Vespidae.

Ao Prof. Servio Tulio Amorante pela identificação das vespas Sphecidae.

Ao Prof. Paulo S. Fiuza Ferreira pela identificação dos percevejos, borboletas e besouros.

À Georgina M. de Faria pelas sugestões indispensáveis no tópico sobre os visitantes florais e pela identificação de algumas abelhas.

À Profa. Eveline Mantovani Alvarenga, por ter cedido o Laboratório de Sementes do Departamento de Fitotecnia da UFV, para a realização dos testes de germinação de sementes.

À Profa. Rita M. de Carvalho-Okano, pelas inúmeras vezes que dispôs do seu tempo para ouvir minhas dúvidas e tentar me ajudar; sua amizade foi essencial.

Ao Prof. Lúcio A. de Oliveira Campos por sua amizade e por ter cedido seu sítio em Airões, onde dividi o brejo e os carrapatos com os seus eqüinos.

Aos funcionários do Setor de Sistemática do DBV da UFV, Luís, Maurício, Nilton, Seu Vivi e, especialmente, ao José do Carmo e Celso, pelo auxílio com o trabalho de campo e na montagem e manutenção dos canteiros experimentais.

À Marlei, Natália, Viviane, Alexandre e, especialmente, ao Reinaldo, pela ajuda e agradável companhia durante os trabalhos de campo.

Ao Reinaldo pelos desenhos feitos com tanta habilidade e precisão e ao Ary pela ajuda com as fotomicrografias.

Aos professores do Departamento de Botânica da UNICAMP, que participaram da minha formação profissional.

Aos funcionários do Departamento de Botânica da UNICAMP, especialmente Iara, Tião e Ana, que me ajudaram com os trabalhos de laboratório.

Aos amigos da pós-graduação da UNICAMP, em especial ao Cláudio, Silvana, Simone e Tereza, pela amizade, apoio e companheirismo.

A todas as outras pessoas que, de alguma forma, colaboraram na elaboração deste trabalho.

CONTEÚDO

	Página
RESUMO.....	ix
ABSTRACT.....	xi
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1. Fenologia de floração.....	4
2.2. Morfologia e biologia floral de Asclepiadeae.....	5
2.3. Polinização.....	12
2.4. Visitantes florais.....	16
2.5. Sistema reprodutivo.....	18
2.5.1. Taxas de frutificação.....	18
2.5.2. Sistemas de compatibilidade.....	19
2.6. Hibridação interespecífica.....	20
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
3.1. Espécies estudadas.....	22
3.2. Locais de estudo.....	23
3.3. Fenologia de floração.....	25
3.4. Morfologia e biologia floral.....	26
3.5. Polinização.....	29
3.6. Visitantes florais.....	29
3.7. Sistema reprodutivo.....	30

3.7.1. Dados sobre as taxas de frutificação.....	30
3.7.2. Experimentos de polinizações intra-específicas.....	31
3.7.3. Experimentos de polinizações interespecíficas.....	33
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	36
4.1. Fenologia de floração.....	36
4.2. Morfologia e biologia floral.....	40
4.2.1. Oxypetalum banksii subsp. banksii	40
4.2.2. O. appendiculatum	54
4.2.3. O. jacobinae , O. mexiae e O. subriparium	62
4.2.4. O. alpinum var. alpinum e O. pachyglossum	66
4.3. Polinização.....	70
4.4. Visitantes florais.....	84
4.5. Sistema reprodutivo.....	98
4.5.1. Dados sobre as taxas de frutificação.....	98
4.5.2. Polinizações intra-específicas.....	102
4.5.3. Polinizações interespecíficas.....	104
4.6. O híbrido Oxypetalum appendiculatum x O. banksii subsp. banksii	110
4.6.1. Características morfológicas.....	110
4.6.2. Fenologia de floração, visitantes florais e dados sobre as taxas de frutificação.....	113
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	116
BIBLIOGRAFIA.....	118

RESUMO

VIEIRA, MILENE FARIA. Universidade Estadual de Campinas. **Biologia reprodutiva de espécies de Oxypetalum (Asclepiadaceae), na região de Viçosa, MG, sudeste brasileiro.** Orientador: George John Shepherd.

O presente trabalho tem como objetivo esclarecer questões básicas sobre a biologia reprodutiva de sete espécies de **Oxypetalum** (**O. alpinum** var. **alpinum**, **O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii**, **O. jacobinae**, **O. mexiae**, **O. pachyglossum** e **O. subriparium**), no município de Viçosa, Zona da Mata do Estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro. O trabalho foi realizado ao longo dos anos de 1994 a 1997, em nove locais. As espécies são simpátricas, exceto **O. mexiae**, e florescem ao longo do ano, exceto **O. jacobinae**, que floresce de fevereiro a junho, e **O. subriparium**, que floresce de novembro a julho. As flores são longevas e duram, em média, cerca de oito a 25 dias. **O. banksii** subsp. **banksii** apresenta características de morfologia e biologia floral ainda não mencionadas para a família Asclepiadaceae, como por exemplo, a presença de "compitum extrapistilar". Nova proposta é apresentada sobre a localização do estigma. O néctar é o recurso procurado pelos visitantes florais e

acumula-se dentro do tubo floral. Vários atributos florais guiam o aparelho bucal dos insetos dentro da flor, contribuindo para que ocorra remoção e inserção de polínias. As espécies apresentam flores com, principalmente, um ou dois polinários removidos e uma câmara estigmatífera polinizada por flor. As polinizações são de uma polínia inserida por câmara, exceto em **O. appendiculatum**. Esta espécie apresenta comumente inserções de duas polínias por câmara, sendo as duas polínias de um mesmo polinário. As taxas de polinários removidos e polínias inseridas por flor, nas espécies estudadas, são baixas, variando, respectivamente, de 0,09 a 1,86 e de 0,01 a 2,09. Nas flores de **O. mexiae**, endêmica da região de Viçosa, foram verificadas as menores taxas de remoção e inserção de polínias, até agora registradas entre as Asclepiadaceae. Esta espécie pode estar apresentando limitações reprodutivas. As espécies são polinizadas por vespas (Vespidae e/ou Pompilidae) ou abelhas (Anthophoridae, Apidae ou Halictidae). A vespa **Polybia ignobilis** parece exercer importante papel como promotora de cruzamentos interespecíficos, especialmente entre **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**. Os testes de polinizações intra-específicas efetuados em **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** mostraram que essas espécies são auto-compatíveis. As outras espécies não foram testadas devido à dificuldade de realizar os cruzamentos, porque suas flores são muito pequenas ou não resistem ao manuseio. Flores de **O. jacobinae** podem apresentar germinação de tubos polínicos "in situ". Os cruzamentos entre **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** são compatíveis e o híbrido F₁ é fértil. Esse híbrido não foi observado na natureza, significando que as barreiras reprodutivas entre as espécies parentais não foram quebradas. O mecanismo "chave-fechadura" é descartado como o principal motivo do isolamento reprodutivo entre as espécies estudadas.

ABSTRACT

VIEIRA, MILENE FARIA. Universidade Estadual de Campinas. **Reproductive biology of species of Oxypetalum (Asclepiadaceae) in the Viçosa region, Minas Gerais, south-east Brazil.** Supervisor: George John Shepherd.

This study investigated basic aspects of reproductive biology in seven species of **Oxypetalum** (**O. alpinum** var. **alpinum**, **O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii**, **O. jacobinae**, **O. mexiae**, **O. pachyglossum** e **O. subriparium**) in the municipality of Viçosa, Minas Gerais State, in south-east Brazil. Field work was carried out from 1994 to 1997 in nine individual sites. All of the species, except **O. mexiae**, are sympatric and flower throughout the year, except **O. jacobinae**, which flower from February to June, and **O. subriparium**, which flower from November to July. The flowers are long-lived, lasting on average from 8 to 25 days. **O. banksii** subsp. **banksii** showed a number of features of morphology and floral biology not previously noted for Asclepiadaceae, such as the presence of an "extrapistilar compitum". New proposals are made for stigma localization. Nectar is the resource used by floral

visitors and it accumulates inside the floral tube. Several morphological features guide the mouthparts of the insects within the flower, ensuring removal and insertion of the pollinia. Most of the species commonly showed one or two pollinia removed per flower and one pollinated stigmatic chamber. Pollinations normally consist of a single pollinium inserted into the stigmatic chamber, but in **O. appendiculatum** two pollinia from the same pollinarium were commonly found. Rates of pollinarium removal and insertion pollinia per flower of the studied species were low, varying from 0.09 to 1.86 and 0.01 to 2.09 respectively. **O. mexiae**, an endemic species to the Viçosa region, presented the lowest rate of removal and insertion of pollinia up to now registered among the Asclepiadaceae. This species was found to show considerable reproductive limitations. The species were pollinated by wasps (Vespidae and/or Pompilidae) or bees (Anthophoridae, Apidae or Halictidae). The wasp **Polybia ignobilis** appears to play an important role as a promoter of interspecific crosses, especially between **O. alpinum** var. **alpinum** and **O. pachyglossum**. Intraspecific pollinations showed that **O. appendiculatum** and **O. banksii** subsp. **banksii** are self-compatible. The remaining species were not tested because of difficulties in manipulating the very small flowers successfully. Pollen germination "in situ" may occur in **O. jacobinae** flowers. Crosses between **O. appendiculatum** and **O. banksii** subsp. **banksii** were compatible and the F₁ hybrid was at least partially fertile. This hybrid has not been observed under natural conditions, apparently indicating that reproductive barriers between these species are functional in these conditions. The "lock and key" isolation mechanism does not appear to play a significant role in this group of species.

1. INTRODUÇÃO

A família *Asclepiadaceae* R. Br. pertence à ordem *Gentianales*, juntamente com as *Loganiaceae*, *Gentianaceae*, *Saccifoliaceae* e *Apocynaceae* (CRONQUIST, 1988). A *Asclepiadaceae* é a maior delas, com cerca de 300 gêneros e 2200 espécies distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do mundo, mas especialmente no sul da África e na América do Sul (ROSATTI, 1989; SWARUPANANDAN et al., 1996); no Brasil está representada por aproximadamente 45 gêneros (BARROSO et al., 1986). De acordo com CRONQUIST (1981), esta família compreende duas subfamílias: *Periplocoideae* e *Asclepiadoideae*. BRUYNS & FORSTER (1991) reconheceram três subfamílias e seis tribos: *Periplocoideae* com uma tribo, *Periploceae*; *Secamonoideae* com uma tribo, *Secamoneae*; e *Asclepiadoideae* com quatro tribos, *Asclepiadeae*, *Gonolobeae*, *Marsdenieae* e *Stapelieae*. KUNZE et al. (1994) estabeleceram uma quinta tribo, *Fockeeae*, para a subfamília *Asclepiadoideae* de BRUYNS & FORSTER. LIEDE & ALBERS (1994) arrolaram os gêneros pertencentes às tribos de cada subfamília, considerando o sistema dos autores anteriormente citados, e mencionaram que esse sistema tem sido amplamente aceito, pois as tribos são, no mínimo, bem delimitadas e, portanto, unidades taxonômicas facilmente identificáveis. SWARUPANANDAN et al. (1996) sugerem uma classificação modificada para *Asclepiadaceae* R. Br. (s.l.), dividindo-a em duas

famílias: Periplocaceae, com cerca de 50 gêneros e 200 espécies, e Asclepiadaceae (s.s.), com cerca de 250 gêneros e 2000 espécies distribuídas em três tribos: Secamoneae, Stapelieae e Asclepiadeae.

O gênero **Oxypetalum** R. Br. pertence à subfamília Asclepiadoideae e à tribo Asclepiadeae (LIEDE & ALBERS, 1994). Ele consta de 170 espécies exclusivamente neotropicais, das quais 115 são encontradas no Brasil; desse total, 42% ocorrem no Estado de Minas Gerais, considerado o Estado que apresenta a maior diversidade nesse gênero (OCCHIONI, 1953, 1956). No município de Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais, esse gênero apresenta oito espécies, uma delas endêmica (**O. mexiae**; FONTELLA-PEREIRA, com. pes.).

As flores de Asclepiadaceae são, entre as dicotiledôneas, as mais complexas, apresentando uma estrutura sem similar entre os outros grupos de angiospermas. Dentre as famílias que compõem a ordem Gentianales, Apocynaceae é a mais próxima e a sua morfologia floral auxilia no entendimento dos prováveis caminhos evolutivos que conduziram às Asclepiadaceae. De acordo com CRONQUIST (1988), existe uma linha evolutiva direta entre essas famílias, que diferem entre si principalmente nas estruturas relacionadas aos mecanismos de polinização. Análise cladística, realizada por SENNBLAG & BREMER (1996), mostrou que Asclepiadaceae está encaixada dentro de Apocynaceae, e esses autores recomendaram a união dessas famílias.

Os estudos sobre a biologia reprodutiva das angiospermas têm sido importante instrumento para compreensão dos caminhos evolutivos dessas plantas (STEBBINS, 1970). Vários autores têm acumulado exemplos para mostrar como diferenças na morfologia floral, entre categorias taxonômicas de todos os níveis, estão relacionadas a vários tipos de adaptações que conduzem à eficiência reprodutiva (BAKER, 1963; BAKER & HURD, 1968; GRANT & GRANT, 1965; VAN DER PIJL, 1960, 1961; RAVEN, 1979).

Trabalhos sobre a biologia reprodutiva de espécies de Asclepiadaceae são conhecidos desde o século passado (BROWN, 1833; ROBERTSON, 1886).

Entretanto, até os dias atuais, os estudos vêm sendo desenvolvidos utilizando-se poucos gêneros, sendo **Asclepias** o mais amplamente analisado, embora os estudos desse gênero estejam restritos a algumas espécies da América do Norte (cf. WYATT & BROYLES, 1994). Pesquisas realizadas com outros gêneros (cerca de 20, com destaque para **Calotropis**, **Sarcostemma**, **Ceropegia** e outros representantes de Stapelieae) foram desenvolvidas sobretudo na Índia (PANT et al., 1982; CHATURVEDI & PANT, 1986; CHATURVEDI, 1993), na Austrália (FORSTER, 1989, 1992a, 1992b, 1994) e em países africanos (KUNZE, 1991; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; MEVE & LIEDE, 1994). De acordo com OLLERTON & LIEDE (1996), há informações sobre a biologia reprodutiva de apenas 6% das espécies de Asclepiadaceae. Trabalhos nessa área são desconhecidos para as espécies de **Oxypetalum**.

No presente trabalho foram estudados a fenologia de floração, a morfologia e biologia floral, a polinização e o sistema reprodutivo de sete espécies de **Oxypetalum**, da região de Viçosa, Estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro. O objetivo deste trabalho foi esclarecer as seguintes questões sobre a biologia reprodutiva dessas plantas:

- a) Há sobreposição no período de floração das espécies estudadas?
- b) Qual a localização do estigma e o percurso dos tubos polínicos nessas espécies?
- c) Quais são as taxas de remoção e inserção de polínias de cada espécie e quais são as estruturas florais que participam do processo de remoção e inserção de polínias?
- d) Quem são os polinizadores? Espécies co-ocorrentes podem compartilhar do mesmo visitante floral? Há possibilidades de hibridações interespecíficas?
- e) Qual(is) o(s) sistema(s) reprodutivo(s) dessas espécies?

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Fenologia de floração

Estudos sobre a fenologia de floração, disponíveis para a família *Asclepiadaceae*, foram realizados principalmente com algumas espécies de ***Asclepias***, da região temperada dos Estados Unidos (WYATT, 1981; KEPHART, 1987; KEPHART et al., 1988; KAUL et al., 1991). KEPHART (1987) demonstrou haver variação da fenologia de floração dentro e entre populações de ***A. incarnata***, ***A. verticillata*** e ***A. syriaca***. A autora citada verificou que o período de floração de ***A. incarnata*** e ***A. verticillata*** variava de duas a nove semanas, entre junho e setembro, com uma sobreposição de, no mínimo, 30 dias, e o de ***A. syriaca*** de duas semanas, entre junho e julho. As inflorescências dessas espécies apresentam flores abertas por cinco a nove dias e as flores duram de quatro a seis dias (KEPHART, 1987). Período sobreposto de floração também foi observado nas espécies ***A. exaltata*** e ***A. syriaca***, entre junho e agosto (KEPHART et al., 1988). WYATT (1981) observou que as flores de ***A. tuberosa*** duram sete ou oito dias e que o período de floração dessa espécie é em média de quatro semanas, entre maio e julho, havendo uma evidente sobreposição de flores disponíveis aos visitantes dentro e entre inflorescências de um dado indivíduo. KAUL et al. (1991) forneceram dados sobre a fenologia de floração de

15 espécies de **Asclepias** e de **Cynanchum laeve**, ocorrentes em Nebraska. De acordo com esses autores, o período de floração dessas plantas compreende os meses de maio a outubro, com ampla sobreposição de floração de algumas espécies de **Asclepias** entre junho e agosto.

LIEDE & WHITEHEAD (1991) observaram que **Sarcostemma viminalis**, espécie sul-africana, floresce também num dado período do ano e a floração entre indivíduos é extremamente assincrônica. Esses autores comentaram que as flores dessa espécie duram de quatro a cinco dias e as inflorescências de oito a 12 dias e que a maioria das inflorescências, de um dado indivíduo, amadurecem aproximadamente ao mesmo tempo, acarretando um curto pico de floração, de duas a três semanas.

Dados sobre duração das flores e/ou período de floração de outras espécies estão disponíveis em estudos sobre biologia reprodutiva ou taxonomia, realizados em diferentes localidades. SKUTCH (1988) observou, na Costa Rica, que a floração de **Fischeria funebris** estende-se de abril a meados de setembro e suas flores duram de 10 a 15 dias. LUMER & YOST (1995) observaram, nos Estados Unidos, que **Vincetoxicum nigrum**, espécie européia, floresce de maio a julho e suas flores duram de seis a oito dias. Algumas espécies do neotrópico florescem o ano todo: **Oxypetalum banksii** (OCCHIONI, 1953), **O. appendiculatum**, **Tassadia subulata**, **Barjonia erecta**, **Gomphocarpus fruticosus** (FONTELLA-PEREIRA et al., 1984). Esses autores observaram, no Brasil, que a floração de **Asclepias curassavica**, espécie cosmopolita, estende-se ao longo do ano; a duração de suas flores varia de cinco a oito dias (WOLFE, 1987; obs. pes.).

2.2. Morfologia e biologia floral de Asclepiadeae

Diversos autores têm descrito a morfologia das flores de Asclepiadaceae (p.ex. HOLM, 1950; WOODSON, 1954; SAFWAT, 1962; CRONQUIST, 1981;

BARROSO et al., 1986; ROSATTI, 1989; SWARUPANANDAN et al., 1996). Entretanto, devido a complexidade dessas flores, alguns autores têm restringido seus estudos nas características morfológicas de uma dada tribo (KUNZE, 1995) ou de um dado verticilo floral (LIEDE & KUNZE, 1993; KUNZE, 1996; LIEDE, 1996) ou, ainda, de uma dada estrutura floral (KUNZE, 1993, 1994). A tribo Asclepiadeae possui 182 gêneros (LIEDE & ALBERS, 1994) e caracteriza-se por possuir anteras biloculares, cada lóculo com uma polínia pendente (BRUYNS & FORSTER, 1991). Os dados disponíveis sobre a morfologia e biologia das flores dessa tribo estão restritos a poucos gêneros (VALENTE, 1977; CHRIST & SCHNEPF, 1985; ESIKOWITCH, 1986; KUNZE, 1991, 1996; KUNZE & LIEDE, 1991; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; LUMER & YOST, 1995; LIEDE, 1996), sendo **Asclepias** o que apresenta maior volume de informações (p.ex., GALIL & ZERONI, 1965, 1969; BOOKMAN, 1981; KEVAN et al., 1989; SAGE et al., 1990; ENDRESS, 1994; SAGE & WILLIAMS, 1995).

As flores são andróginas, actinomorfas, completas, com cálice, corola, corona, androceu e gineceu (Figura 2) (FOURNIER, 1885; WOODSON, 1954; ENDRESS, 1994); geralmente abrem pela manhã e permanecem expostas aos visitantes florais durante vários dias e noites consecutivos (WILLSON et al., 1979; JENNERSTEN & MORSE, 1991; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; LUMER & YOST, 1995). O cálice é gamossépalo com cinco sépalas (Figura 2) (HOLM, 1950; WOODSON, 1954) e, comumente, apresenta coléteres, ou seja, estruturas secretoras multicelulares (THOMAS, 1991). A corola é gamopétala com cinco lacínios reflexos, radiais ou eretos, alternos às sépalas (Figura 2) (HOLM, 1950; WOODSON, 1954; SAFWAT, 1962).

A corona é uma das características mais usadas para a identificação das Asclepiadaceae; seus segmentos são geralmente em número de cinco, localizados entre a corola, alternos às pétalas, e o androceu, opostos às anteras (Figura 2) (BARROSO et al., 1986; LIEDE & KUNZE, 1993). Os segmentos da corona das espécies de **Asclepias** apresentam denominações próprias, "cuculo"

e “cornículo” (JOLY, 1983; “hood” e “horn”, BOOKMAN, 1981), devido às suas peculiaridades morfológicas. LIEDE & KUNZE (1993) introduziram um sistema de descrição de coronas encontradas na família, baseado na identificação dos componentes constituintes da coroa, na relação entre esses componentes e na relação entre esses componentes e outras características florais.

O androceu tem sido, recentemente, estudado sob vários aspectos. KUNZE (1996) abordou a morfologia dos estames de espécies das subfamílias de Asclepiadaceae e de duas espécies de Apocynaceae e verificou a relevância do androceu para a sistemática dessas plantas. LIEDE (1996) apresentou um estudo detalhado de diferenciação (forma e função) do androceu na tribo Asclepiadeae, baseando-se em espécies de **Cynanchum**. O androceu possui cinco estames, alternos às pétalas (Figura 2); os estames apresentam os filetes unidos, formando o tubo estaminal (Figuras 4E, F) que cobre os ovários e os estiletes (KUNZE, 1996). As anteras biloculares são livres entre si; cada antera, com duas polínias pendentes, é provida de apêndices estéreis laterais (as “alas da antera”), um em cada margem, e provida, no seu ápice, de apêndice membranoso, que cobre parcialmente a cabeça dos estiletes (Figura 3E) (BOOKMAN, 1981; LIEDE, 1996). As alas de duas anteras adjacentes formam a fenda anteral (total de cinco fendas), oposta às pétalas (Figura 2) e paralelas às polínias (Figura 3E) (BOOKMAN, 1981; KUNZE, 1996, LIEDE, 1996). As fendas anterais apresentam-se esclerenquimatosas (HOLM, 1950; BOOKMAN, 1981, KUNZE, 1996) e, comumente, encontram-se subdivididas em dois canais: um externo, podendo apresentar pêlos ao longo de sua margem, e o outro interno (Figura 4F) (KUNZE, 1991; KUNZE, 1996). Sob as fendas, encontram-se as cinco câmaras estigmatíferas (Figura 4F) (GALIL & ZERONI, 1965; KUNZE, 1991). O tecido do tubo estaminal, que forra o interior de cada câmara, pode ser secretor (Figura 4F). GALIL & ZERONI (1965), analisando flores de **Asclepias curassavica**, demonstraram que esse tecido é nectarífero. Em algumas espécies, os tecidos nectaríferos começam abaixo das fendas, entre os segmentos da

corona, e prolongam-se para dentro das câmaras estigmatíferas, até o seu ápice (KUNZE, 1991), formando uma coluna contínua de tecido secretor (Figuras 8B, D). A porção apical dessa coluna localiza-se próximo ou em contato com a porção basilar (Figura 8D), ou raramente a porção lateral, da cabeça dos estiletes (KUNZE, 1991). Para essas espécies, a câmara estigmatífera também é uma câmara nectarífera (GALIL & ZERONI, 1965; KUNZE, 1991). No caso de **Cynanchum vincetoxicum**, as câmaras nectaríferas localizam-se logo abaixo das câmaras estigmatíferas (CHRIST & SCHNEPF, 1985). A localização primária dos tecidos nectaríferos nessa família é no tubo estaminal, entre os filetes (KUNZE, 1991), e o néctar pode acumular-se na corona (nos cuculos, GALIL & ZERONI, 1965; EISIKOWITCH, 1986), ou na base da corola (KUNZE, 1991). O néctar é o recurso procurado pelos visitantes florais e exerce importante papel na reprodução dessas plantas, como estimulador da germinação dos tubos polínicos (EISIKOWITCH, 1986; KEVAN et al., 1989; KUNZE, 1991), pois as polínias não germinam em câmaras estigmatíferas secas (KEVAN et al., 1989).

O gineceu é apocárpico, com dois ovários súperos e dois estiletes (Figura 4B); cada ovário possui um lóculo e numerosos óvulos e a placentação é marginal; os estiletes encontram-se unidos no ápice, formando uma estrutura dilatada e mais ou menos cilíndrica, denominada cabeça dos estiletes ou cabeça estigmatífera (Figura 4B) (cf. LIEDE, 1996; SWARUPANANDAN et al., 1996). Na região lateral da cabeça encontram-se tecidos secretores (KUNZE, 1993, 1994), localizados logo acima de cada fenda anteral e responsáveis pela formação de cinco transladores (Figuras 4B, 19). Cada translador é constituído de um retináculo, no centro, e duas caudículas, laterais em relação ao retináculo e opostas entre si (Figuras 3F, 4B); cada retináculo apresenta um sulco ao longo de sua extensão, na região mediana (Figuras 19B, C); as caudículas sustentam, cada uma, uma polínia de anteras adjacentes (Figura 3E) (WOODSON, 1954; SAFWAT, 1962; BARROSO et al., 1986). O conjunto translador (retináculo + caudículas) mais duas polínias denomina-se polinário (Figura 3F) (BOOKMAN,

1981); o polinário, portanto, é formado pelo androceu e pelo gineceu; nesse caso, estames e cabeça dos estiletos juntos formam uma unidade denominada ginostégio (Figuras 3D, E) (HOLM, 1950; ENDRESS, 1994). A área de união entre estames e cabeça dos estiletos é formada pelo encaixe de células epidérmicas e/ou fusão cuticular (KUNZE, 1996). De acordo com esse autor, essa área, nas *Asclepiadeae*, é restrita às partes do tubo dos filetes e aos anéis radiais (duas protusões laterais dos filetes conectadas com a parte interna das alas), que encontram-se em contato direto com a superfície basilar da cabeça dos estiletos (Figuras 8C, D).

A relação espacial entre as cinco câmaras estigmatíferas e os dois ovários foi determinada por meio de experimentos de polinizações cruzadas manuais realizadas em flores de ***Asclepias amplexicaulis*** (SAGE et al., 1990). Esses autores observaram que os tubos polínicos de polínias inseridas em três câmaras estigmatíferas adjacentes crescem e alcançam os óvulos de apenas um dos ovários; as outras duas câmaras adjacentes quando polinizadas, os tubos crescem e alcançam os óvulos do outro ovário (Figura 18). O sulco localizado na porção superior da cabeça dos estiletos possibilita identificar as câmaras associadas a um ou outro estilete/ovário; as três câmaras adjacentes e o seu ovário correspondente localizam-se num dos lados do sulco, as duas câmaras remanescentes e o seu ovário localizam-se do outro lado do sulco (SAGE et al., 1990). Espécies de ***Sarcostemma*** parecem seguir o mesmo padrão de distribuição dos tubos polínicos (KUNZE & LIEDE, 1991).

HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) classificaram o estigma de *Asclepiadaceae* como úmido ou seco; o gênero ***Asclepias*** apresentando os dois tipos. Corry (1884, in HOLM, 1950) relatou que a área receptiva de ***Asclepias cornuti*** é um anel contínuo localizado na cabeça dos estiletos, logo acima do ponto de contato do tubo estaminal com a cabeça, similar ao de *Apocynaceae*. HOLM (1950) mencionou que a cabeça estigmatífera é funcionalmente receptiva somente nas cinco regiões que se alternam com as

anteras, acessíveis através das câmaras estigmatíferas. Segundo GALIL & ZERONI (1965), a superfície receptiva de **Asclepias curassavica** localiza-se na porção superior da câmara estigmatífera. O contato entre polínia e estigma é necessário para que ocorra a germinação dos tubos polínicos (HOLM, 1950; GALIL & ZERONI, 1969). KEVAN et al. (1989) demonstraram que a germinação dos tubos polínicos de **Asclepias syriaca** ocorre sem que a polínia entre em contato com a superfície receptiva, sendo o néctar essencial nesse processo. KUNZE (1991) também observou que o contato direto da polínia com a superfície receptiva parece ser desnecessário em **Microloma calycinum** e **Astephanus triflorus**. Nessas espécies a germinação dos tubos polínicos foi observada também em polínias que se encontravam fora da câmara estigmatífera, provavelmente devido à umidade do néctar. Os tubos dessas polínias cresceram ao longo da câmara estigmatífera, de baixo para cima, penetraram na cabeça dos estiletos, na sua porção basilar, atravessaram o tecido da cabeça e atingiram o estilete e ovário. KUNZE (1991) comenta que se a superfície receptiva for definida como a área na qual os tubos penetram na cabeça dos estiletos, essa área é, em seis das sete espécies estudadas, a região basilar da cabeça, no local onde a coluna do filete (que contém o nectário) entra em contato com a essa região, exceto em **Secamone alpinii** (o gênero **Secamone** pertence à subfamília Secamonoideae, cf. LIEDE & ALBERS, 1994). Nessa espécie, a área receptiva é a região lateral da cabeça dos estiletos (KUNZE, 1991). SAGE et al. (1990) e KUNZE & LIEDE (1991) verificaram em **Asclepias amplexicaulis** e **Sarcostemma** spp., respectivamente, que os tubos polínicos penetram na região basilar da cabeça, no mesmo local das espécies estudadas por KUNZE. Recentemente, SAGE & WILLIAMS (1995) classificaram o estigma de **Asclepias exaltata** como do tipo seco e as células epidérmicas da superfície estigmatífera apresentam-se alongadas. Esse estigma, segundo esses autores, também localiza-se na região mencionada acima por KUNZE e o seu papel na

germinação dos tubos foi transferido para o androceu, isto é, para o néctar secretado dentro das câmaras estigmatíferas.

Os tubos polínicos de uma polínia, após penetrarem na superfície receptiva, crescem intercelularmente num tecido sólido, localizado na cabeça dos estiletos (KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991; SAGE & WILLIAMS, 1995). Esse tecido, em **Asclepias exaltata**, é rico em substâncias pécticas (teste realizado com vermelho de rutênio; SAGE & WILLIAMS, 1995) e, em **A. amplexicaulis**, suas células encontram-se cheias de amido e estão embebidas numa matriz de paredes celulares rica em polissacarídeos (SAGE et al., 1990). Em seguida, os tubos percorrem um dos canais estilares (SAGE et al., 1990; KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991; SAGE & WILLIAMS, 1995) ou, mais raramente, os dois canais (KUNZE, 1991), em direção a um dos ovários ou aos dois, respectivamente. A distribuição dos tubos de uma polínia para ambos os ovários de uma flor pode ocorrer devido a uma área interconectiva dos estiletos ("compitum" **sensu** CARR & CARR, 1961), localizada logo acima deles (KUNZE, 1991). Os canais estilares são ocos (SAGE et al., 1990; KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991; SAGE & WILLIAMS, 1995), rodeados por células contendo grãos de amido (SAGE et al., 1990; SAGE & WILLIAMS, 1995) e com paredes celulares histoquimicamente ricas em pectina e carboidrato insolúvel (SAGE & WILLIAMS, 1995). Os tubos polínicos obliteram o canal estilar e destroem o tecido adjacente ao canal, durante seu crescimento em direção ao ovário (SAGE et al., 1990). No ovário, os tubos entram entre os óvulos, crescendo ao longo da superfície placentar (KUNZE & LIEDE, 1991; SAGE & WILLIAMS, 1995) e alcançando a micrópila dos óvulos. Durante todo o percurso dos tubos polínicos, seu crescimento ocorre imerso em exudados secretados pelo tecido transmissor do gineceu (SAGE & WILLIAMS, 1995).

2.3. Polinização

A polinização das Asclepiadaceae ocorre com a remoção de polinários e a inserção de polínias nas câmaras estigmatíferas, realizadas pelos insetos polinizadores (MACIOR, 1965; KEPHART, 1981; KUNZE, 1991; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; MEVE & LIEDE, 1994).

Durante a remoção, os polinários podem prender-se principalmente nas pernas dos insetos, como acontece com os polinizadores de **Asclepias** spp. (FROST, 1965; MACIOR, 1965), **Calotropis gigantea** (WANNTORP, 1974), **C. procera** (EISIKOWITCH, 1986) e **Sarcostemma viminale** (LIEDE & WHITEHEAD, 1991), ou prender-se principalmente no aparelho bucal, como acontece com os polinizadores de **Leptadenia reticulata** e **Wattakaka volubilis** (PANT et al., 1982), **Sarcostemma pannosum** e **S. clausum** (KUNZE & LIEDE, 1991), **Secamone alpinii**, **Tylophora** sp., **Leptadenia** cf. **abyssinica**, **Sisyranthus** sp., **Astephanus triflorus**, **Microloma calycinum**, **Vincetoxicum officinale** (KUNZE, 1991), **V. nigrum** (LUMER & YOST, 1995), **Ceropegia** spp. (CHATURVEDI, 1993) e outros representantes de Stapelieae (MEVE & LIEDE, 1994). O local de acúmulo de néctar é o principal responsável pela posição do polinário preso ao corpo do inseto: quando o néctar acumula-se nos cuculos, opostos às anteras e alternos às fendas e aos retináculos, a polinização é feita pelas pernas; quando o néctar acumula-se na base do tubo da corola, diretamente abaixo das fendas e oposto aos retináculos, a polinização é feita pelas partes bucais (Müller, 1883 in LUMER & YOST, 1995). Nas **Ceropegia** spp. a estratégia de remoção está relacionada às "janelas de luz", localizadas na base do tubo da corola, responsáveis pela orientação dos insetos dentro do tubo (CHATUVERDI, 1993), pois suas flores não produzem néctar (VOGEL, 1961; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; CHATUVERDI, 1993).

A remoção de polinários pelas pernas dá-se quando uma garra ou uma cerda da perna dos insetos se encaixa entre as alas laterais de duas anteras

adjacentes (fenda anteral, Figura 3E) e as percorre de baixo para cima (MACIOR, 1965; BOOKMAN, 1981). No final desse percurso, o inseto tende a puxar a perna, encaixando-a ao sulco do retináculo, localizado imediatamente acima da fenda (Figura 3E), e retirando o polinário (BOOKMAN, 1981). Nas espécies em que o polinário prende-se nas partes bucais, o polinizador, ao visitar a flor, introduz o aparelho bucal na base do tubo da corola (KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991). Por conseguinte, alguma parte do aparelho bucal pode ser “capturado” pela fenda e o inseto, para se livrar da flor, comporta-se de modo semelhante ao descrito acima, quando as pernas são “capturadas” (KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991; MEVE & LIEDE, 1994). Com a retração do aparelho bucal ocorre a remoção do polinário (KUNZE, 1991).

Após a remoção de polinários, as polínias podem modificar sua posição original, principalmente devido à alteração da posição das caudículas (rotação de até 90°), durante a sua desidratação (MACIOR, 1965; BOOKMAN, 1981; KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991). Essa modificação é o primeiro passo para o processo de inserção de polínia, nas espécies que apresentam essa característica (Corry, 1884 in SPARROW & PEARSON, 1948; GALIL & ZERONI, 1969; WYATT, 1976; LYNCH, 1977; KEPHART, 1981; QUELLER, 1985).

A inserção ocorre quando a polínia é depositada na câmara estigmatífera, região interna da fenda anteral (Figuras 4D, F), começando quando parte da polínia, região próxima à caudícula, entra na porção basilar da câmara (MACIOR, 1965; KUNZE, 1991). Em seguida, a polínia deve ser arrastada ao longo da câmara, pela perna ou aparelho bucal do inseto guiado pela fenda, até atingir a sua porção superior (GALIL & ZERONI, 1965; BOOKMAN, 1981; KUNZE, 1991). A polínia inserida corretamente apresenta a sua margem externa convexa (considerando sua posição original na flor) direcionada para o eixo floral, pois os tubos emergem dessa margem (SPARROW & PEARSON, 1948; GALIL & ZERONI, 1969; KUNZE & LIEDE, 1991). Nas polínias que não apresentam uma margem convexa, os tubos emergem da base ou ápice, regiões que devem ser

inseridas na câmara ou posicionadas próximo dela (cf. PANT et al., 1982; KUNZE, 1991; KUNZE et al., 1994). Após a inserção, usualmente ocorre a quebra da caudícula e o remanescente do polinário permanece preso ao inseto (BOOKMAN, 1981; KUNZE, 1991). A parte da caudícula que permanece no corpo do inseto pode funcionar como um apêndice adicional. Esse apêndice pode encaixar-se no sulco do retináculo localizado logo acima da fenda que acabou de receber a polínia, resultando na remoção de um novo polinário e numa cadeia de polinários carregada pelos insetos (FROST, 1965; MACIOR, 1965; BOOKMAN, 1981). A inserção, entretanto, não garante a remoção de novo polinário, principalmente quando a polínia inserida aloja-se abaixo da fenda (não chega a ser inserida na câmara) ou na metade inferior da câmara (KUNZE, 1991; KUNZE et al., 1994).

KUNZE (1991) menciona que, para que ocorra remoção ou inserção de polínias, estruturas altamente especializadas têm evoluído nas Asclepiadaceae, especialmente naquelas que apresentam flores tipo fechada (o polinizador permanece fora do tubo da corola e apenas o aparelho bucal é introduzido na flor). Esse autor cita vários atributos, tais como: pilosidade da corola (p.ex., em **Sisyranthus** sp.), características morfológicas da corona (p.ex., em **Leptadenia** cf. **abyssinica**) e o tecido nectarífero iniciando-se abaixo da fenda estigmatífera (p.ex., em **Sisyranthus** sp. e **Tylophora** sp.), que guiam o aparelho bucal dos insetos dentro do tubo floral. A fenda anteral é o atributo mais importante, pois funciona como um trilho que guia a parte capturada do inseto, resultando em remoção e inserção de polínias (KUNZE, 1996; LIEDE, 1996). A fenda quando encontra-se subdividida em dois canais, pode apresentar dupla estrutura com dupla função: o canal externo captura e conduz a parte do corpo do inseto ao retináculo e o canal interno recebe a polínia (Figura 4F) (KUNZE, 1991, 1996).

As taxas de remoção de polinários e de inserção de polínias permitem estimar, respectivamente, a atividade dos visitantes nas flores (WILLSON & RATHKE, 1974) e o sucesso na polinização (LIEDE & WHITEHEAD, 1991).

Apesar desses parâmetros serem facilmente obtidos nas Asclepiadaceae, dados de poucas espécies estão disponíveis na literatura e, muitas vezes, de modo incompleto, com informações ou sobre a remoção ou sobre a inserção de polínias (Tabela 1). Além disso, não houve uma padronização da idade das flores utilizadas na quantificação das taxas de remoção e inserção: por ex., SPARROW & PEARSON (1948) e LYNCH (1977) utilizaram flores senescentes, LIEDE & WHITEHEAD (1991) e LIEDE (1994) utilizaram flores de diferentes idades, CABIN et al. (1991) não mencionaram a idade das flores.

SPARROW & PEARSON (1948) examinaram 1275 flores de 30 inflorescências de *Asclepias syriaca* e observaram que, entre as flores polinizadas (cerca de 64,5% das flores), 56,8% apresentavam uma polínia inserida por flor, 25,5% apresentavam duas polínias inseridas por flor e o restante das flores com três (11,5%), quatro (4,9%) ou cinco (1,3%) polínias inseridas. CABIN et al. (1991) constataram diferenças nas taxas de remoção de

Tabela 1 - Taxas de remoção de polinários e/ou inserção de polínias por flor, disponíveis na literatura, em espécies de Asclepiadaceae.

Espécie	Taxa de		Autores
	remoção de polinário	inserção de polínia	
<i>Asclepias quadrifolia</i> ¹	0,64 a 2,23	0,02 a 1,28	CABIN et al., 1991
<i>A. solanoana</i>	3,6	1,48	LYNCH, 1977
<i>A. speciosa</i>	-	3,21	BOOKMAN, 1984
<i>A. syriaca</i>	-	1,09	SPARROW & PEARSON, 1948
<i>A. syriaca</i>	3,6	-	WILLSON & RATHKE, 1974
<i>A. syriaca</i> ¹	2,08 a 2,48	0,81 a 0,82	CABIN et al., 1991
<i>Cynanchum foetidum</i>	0,87	0,02	LIEDE, 1994
<i>Funastrum arenarium</i>	2,68	2,01	LIEDE, 1994
<i>Matelea reticulata</i>	0,94	0,19	LIEDE, 1994
<i>Sarcostemma viminale</i>	0,97	0,2	LIEDE & WHITEHEAD, 1991
<i>S. clausum</i>	2,5	2,5	KUNZE & LIEDE, 1991
<i>S. pannosum</i>	2,5	1,48	KUNZE & LIEDE, 1991

1. Foi fornecida a amplitude das taxas entre as diferentes populações estudadas.

polinários e inserção de polínias entre populações de **A. quadrifolia**, o mesmo não ocorrendo entre populações de **A. syriaca** (Tabela 1). Entretanto, esta última espécie também apresentou taxas diferentes de remoção e inserção de polínias, considerando os resultados obtidos por outros autores (Tabela 1). LIEDE & WHITEHEAD (1991) comentaram que, entre as flores com polinários removidos, 93% apresentavam um ou dois polinários removidos e, entre as flores com polínias inseridas, 79% apresentavam apenas uma polínia inserida.

2.4. Visitantes florais

O efetivo papel dos insetos na polinização das Asclepiadaceae é conhecido desde o século passado, em estudos realizados com **Asclepias** (p.ex. BROWN, 1833; ROBERTSON, 1886). Nessas plantas foi observado um grande número de insetos, diurnos e noturnos, visitando suas flores (FROST, 1965; MACIOR, 1965; McNEIL, 1977; WILLSON & BERTIN, 1979; WILLSON et al.; 1979; BERTIN & WILLSON, 1980; KEPHART, 1983; MORSE, 1982, 1985; MORSE & FRITZ, 1983; SOUTHWICK, 1983; JENNERSTEN & MORSE, 1991; FISHBEIN & VENABLE, 1996), sendo consideradas generalistas com respeito à polinização (WILLSON et al.; 1979; KEPHART, 1983; FISHBEIN & VENABLE, 1996). De acordo com esses autores, os principais polinizadores das **Asclepias** são os Hymenoptera (abelhas sociais: Apidae, **Bombus** spp. e **Apis mellifera**; vespas solitárias e sociais: Sphecidae e Vespidae) e os Lepidoptera (borboletas: HesperIIDae, Nymphalidae; mariposas: Noctuidae). Outros insetos dessas ordens e de outras (p.ex. Diptera, Coleoptera e Hemiptera) também são observados visitando as flores, mas atuam principalmente como pilhadores de néctar (WILLSON & BERTIN, 1979; WILLSON et al.; 1979; MORSE, 1985). Alguns autores têm observado que a fauna de visitantes florais pode variar com o local de estudo, com a quantidade de flores disponíveis ao longo do período de floração e de um ano de floração para outro (WILLSON & BERTIN, 1979;

WILLSON et al.; 1979; KEPHART, 1983; FISHBEIN & VENABLE, 1996). KEPHART (1983) demonstrou que espécies co-ocorrentes de **Asclepias** podem competir pelos mesmos polinizadores, resultando em polinizações interespecíficas.

Espécies de outros gêneros de Asclepiadaceae têm demonstrado serem generalistas com respeito à polinização, semelhantemente às **Asclepias**: **Sarcostemma secamone** (PANT et al., 1982) e **S. viminale** (LIEDE & WHITEHEAD, 1991), **Gomphocarpus physocarpus** (FORSTER, 1994), **Calotropis procera**, **Leptadenia reticulata** e **Wattakaka volubilis** (PANT et al., 1982). LIEDE & WHITEHEAD (1991) também observaram variação da fauna de visitantes das flores de **Sarcostemma viminale**, nas diferentes áreas de estudo.

Outras espécies são dependentes de um ou dois insetos, p.ex. as abelhas **Xylocopa** (Apidae) polinizam **Calotropis gigantea** (WANNTORP, 1974), **C. procera** (EISIKOWITCH, 1986) e **Asclepias solanoana** (LYNCH, 1977), a borboleta **Ocybadistes walkeri sothis** (Hesperiidae) poliniza **Hoya australis** (FORSTER, 1992b) e o besouro **Metriorrhynchus lateralis** (Lycidae) poliniza **Marsdenia fraseri** (FORSTER, 1989). Vários insetos pertencentes a uma mesma ordem, p.ex. Diptera, atuam na polinização de **Ceropegia** (VOGEL, 1961; CHATURVEDI, 1993) e outros representantes de Stapelieae (MEVE & LIEDE, 1994), **Marsdenia cymulosa** (FORSTER, 1992) **Matelea reticulata** (LIEDE, 1994) e **Vincetoxicum nigrum** (LUMER & YOST, 1995). HOLM (1950) mencionou que espécies de **Sarcostemma** são dependentes de um tipo particular de polinizador e que ambos, plantas e insetos, no seu habitat, devem ter evoluído mais ou menos juntos. Esse autor exemplifica com **S. pannosum**, espécie mexicana, que, quando cultivada nos Estados Unidos, é visitada por vários insetos, mas nenhum deles remove polinários e as plantas não produzem frutos.

2.5. Sistema reprodutivo

2.5.1. Taxas de frutificação

A taxa de frutificação nas *Asclepiadaceae*, em populações naturais, é baixa, variando de 0,33 a 5% entre as espécies de *Asclepias* (WYATT & BROYLES, 1990), praticamente as únicas estudadas sob esse aspecto. Vários autores têm considerado diversas hipóteses na tentativa de esclarecer essa questão (WILLSON & PRICE, 1980; WYATT, 1976, 1980, 1981; BOOKMAN, 1984; QUELLER, 1985; CABIN et al., 1991). A produção de frutos é, segundo WYATT (1981), o resultado de fatores extrínsecos, controlados pelo polinizador (polinizadores legítimos atuando na remoção e inserção de polínias e inserções corretas ocorrendo) e de fatores intrínsecos, controlados pela planta (germinação dos tubos polínicos e fecundação dos óvulos e recursos suficientes para a produção dos frutos).

A taxa de frutificação por inflorescência também é baixa (MOORE, 1947; SPARROW & PEARSON, 1948; BERTIN & WILLSON, 1980; KEPHART, 1981; MORSE, 1985). WYATT (1980) observou, em *A. tuberosa*, que a porcentagem média de produção de frutos por inflorescência é maior quando apenas duas flores são polinizadas; esta produção cai em até três vezes quando seis ou mais flores são polinizadas. BERTIN & WILLSON (1980) registraram uma média de 0,53 a 1,6 fruto por inflorescência em *A. syriaca* e de 0,15 fruto por inflorescência em *A. verticillata*. BOOKMAN (1984) registrou, em *A. speciosa*, uma média de 0,13 a 2,17 frutos por inflorescência e SHANNON & WYATT (1986) registraram, em *A. exaltata*, uma média de 0,43 fruto por inflorescência; a média de flores por umbela foi de cerca de 17,8.

As flores fecundadas de *Asclepias* spp. desenvolvem, geralmente, um dos ovários, resultando na produção de apenas um folículo (SAGE et al., 1990; MORSE, 1993). SPARROW & PEARSON (1948) examinaram 1992 frutos

maduros de **A. syriaca** e constataram que somente 5,4% deles eram de folículos gêmeos (os dois folículos da mesma flor). Espécies de outros gêneros têm apresentado resultados semelhantes aos de **Asclepias: Vincetoxicum officinale, Microloma calycinum, Leptadenia cf. abyssinica** (KUNZE, 1991) e **Sarcostemma** spp. (KUNZE & LIEDE, 1991). A produção de um folículo por flor está relacionada à inserção de uma única polínia por flor, fato observado na natureza na grande maioria das flores polinizadas de Asclepiadaceae (SPARROW & PEARSON, 1948; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; veja o tópico 2.3. Polinização). Para ocorrer a produção de folículos gêmeos são necessárias duas polínias por flor, inseridas em câmaras estigmatíferas opostas (SPARROW & PEARSON, 1948; WYATT, 1976; SAGE et al., 1990; veja o tópico 2.2. Morfologia e biologia floral de Asclepiadeae).

2.5.2. Sistemas de compatibilidade

Os experimentos sobre os sistemas de compatibilidade em Asclepiadaceae são restritos às espécies de **Asclepias** (SPARROW & PEARSON, 1948; KEPHART, 1981; WYATT & BROYLES, 1994; 1997). Essas plantas apresentam, segundo WYATT & BROYLES (1994), duas categorias distintas: aquelas que são principalmente ou inteiramente auto-incompatíveis (**A. exaltata, A. perennis, A. subulata, A. syriaca, A. texana, A. tuberosa e A. verticillata**) e aquelas que são principalmente ou inteiramente autocompatíveis (**A. curassavica, A. fruticosa e A. incarnata**). A incompatibilidade de ação tardia parece ser comum entre as **Asclepias** (SPARROW & PEARSON, 1948; KEPHART, 1981; KAHN & MORSE, 1991; BROYLES & WYATT, 1993).

CHATURVEDI & PANT (1986) registraram a autogamia, com germinação da polínia "in situ", pela primeira vez na família e em três espécies de três diferentes gêneros: **Hemidesmus indicus, Gymnema sylvestre e Tylophora hirsuta**. Autogamia semelhante foi observada em **Tylophora** sp. (KUNZE, 1991)

e em **Vincetoxicum nigrum** (LUMER & YOST, 1995). Sementes testadas, de algumas dessas autofecundações, mostraram-se viáveis (CHATURVEDI, 1989; LUMER & YOST, 1995). WYATT & BROYLES (1997) observaram autopolinizações espontâneas em flores de **Asclepias curassavica**, em plantas cultivadas em casa de vegetação. Segundo esses autores, as autopolinizações são raras e ocorrem quando a polínia, dentro da antera, fica embebida pelo néctar; os tubos crescem ao longo da parede da antera até alcançarem a câmara estigmatífera. A germinação “in situ” é improvável de ocorrer no habitat de **A. curassavica**, pois o néctar é regularmente removido pelos visitantes florais e as anteras mantêm-se secas (WYATT & BROYLES, 1997).

2.6. Hibridação interespecífica

STEVENS (1945) produziu híbridos artificiais de **Asclepias speciosa** com **A. syriaca**, e muitos botânicos têm coletado, na natureza, plantas semelhantes a esses híbridos (WOODSON, 1954; ADAMS et al., 1987). Dentre as 108 espécies de **Asclepias** da América do Norte, WOODSON (1954) notou apenas nove possíveis casos de hibridações interespecíficas. Alguns autores têm atribuído a baixa frequência de hibridação ao mecanismo denominado “chave-fechadura”, um tipo de isolamento mecânico resultante da combinação específica entre polínia e câmara estigmatífera (WOODSON, 1954; MACIOR, 1974). KEPHART & HEISER (1980) forneceram os primeiros registros sobre polinizações interespecíficas entre as espécies simpátricas **A. incarnata**, **A. syriaca** e **A. verticillata**, em populações naturais e experimentais. Esses autores constataram que o mecanismo “chave-fechadura” e o posicionamento de polinários de diferentes espécies em diferentes partes do corpo de um dado polinizador em comum (cf. MACIOR, 1965) são fatores insuficientes para evitar cruzamentos interespecíficos. KEPHART & HEISER (1980) registraram um isolamento mecânico unilateral, ou seja, polínias maiores (as de **A. syriaca**) não

foram inseridas em câmaras estigmatíferas menores (as de **A. incarnata** e **A. verticillata**), o inverso ocorrendo com frequência.

Os frutos obtidos a partir de algumas combinações de polinizações interespecíficas abortam, mostrando que fortes barreiras fisiológicas tardias evitam as hibridações (MOORE, 1946; WOODSON, 1954; KEPHART, 1981).

Esterilidade híbrida tem sido observada a partir de híbridos produzidos artificialmente entre **A. perennis** e **A. texana** (Edwards et al., dados não publicados in WYATT & BROYLES, 1994).

Estudos morfológicos em indivíduos de **A. exaltata** e **A. syriaca** e de indivíduos de populações intermediárias entre essas espécies, realizados por KEPHART et al. (1988), demonstraram que hibridação ocorre entre essas plantas, com possível introgressão. Documentações adicionais sobre esse híbrido vêm de análise de flavonóides e de estudos com marcadores genéticos obtidos por eletroforese de isoenzimas (WYATT & HUNT, 1991; WYATT & BROYLES, 1992).

WYATT & HUNT (1991) comentaram que espécies simpátricas de **Asclepias** ocasionalmente se inter cruzam e que retrocruzamentos e, conseqüentemente, introgressões devem ocorrer, embora cruzamentos interespecíficos entre espécies desse gênero sejam raros, se comparados com os de outros grupos de plantas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Espécies estudadas

Foram estudadas sete espécies de **Oxypetalum**, de hábito trepador, caule volúvel: **O. alpinum** (Vell.) Font. & Schw. var. **alpinum** e **O. pachyglossum** Decne., encontradas em locais abertos e alagados (brejos); **O. mexiae** Malme, encontrada em beira de mata sobre a vegetação, acompanhando curso d'água; **O. subriparium** Malme, encontrada em beira de mata, sobre árvores, e em locais abertos (pastos e beiras de estradas); **O. appendiculatum** Mart., **O. banksii** Roem & Schult. subsp. **banksii** e **O. jacobinae** Decne., encontradas em locais abertos (pastos e beira de estradas). Entre essas espécies, **O. appendiculatum** é a que apresenta a maior distribuição geográfica, sendo encontrada nos estados do sul e sudeste brasileiro e no Paraguai e Argentina (OCCHIONI, 1953; FONTELLA-PEREIRA et al., 1984). As outras espécies são encontradas apenas no território nacional: **O. banksii** subsp. **banksii** na BA e nos estados do sul e sudeste (FONTELLA-PEREIRA et al., 1971); **O. pachyglossum** na BA, MG, RJ, SP, PR e SC (FONTELLA-PEREIRA et al., 1984); **O. jacobinae** na BA, MG e RJ (FONTELLA-PEREIRA et al., 1984); **O. alpinum** var. **alpinum** em MG, ES e RJ (FONTELLA-PEREIRA & SCHWARZ, 1984); **O. subriparium** em MG (OCCHIONI, 1956); **O. mexiae** em MG, até agora só coletada na mata do Centro

de Pesquisas de Florestas Naturais (Mata do Paraíso) da Universidade Federal de Viçosa (FONTELLA-PEREIRA, com. pes). Material botânico testemunho das espécies de **Oxypetalum** estudadas foi coletado e depositado no Herbário VIC do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa (M. F. Vieira - 700, 701, 705, 711, 785, 786, 789, 821, 826, 827, 828, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835). Duplicatas das espécies foram enviadas ao especialista da família, Dr. Jorge Fontella-Pereira, do Herbário Bradeanum, no Rio de Janeiro, para identificação.

3.2. Locais de estudo

Os estudos sobre a biologia reprodutiva das sete espécies de **Oxypetalum** foram realizados nos anos de 1994 a 1997 no município de Viçosa, Estado de Minas Gerais, que se encontra inserido na microrregião também denominada de Viçosa. Essa microrregião possui 4700 km² de superfície, que englobam 20 municípios, e apresenta relevo predominantemente forte ondulado e montanhoso (IBGE, 1968; 1991). Originalmente, a vegetação da microrregião era caracterizada como floresta tropical subperenifolia (VALVERDE, 1958), derrubada em grande parte para o cultivo de café, em meados do século XIX (SOUTO MAYOR, 1965). Atualmente, a cobertura vegetal dominante é de pastagens e de fragmentos de matas secundárias.

O município de Viçosa possui cerca de 279 km² e localiza-se a 20°45'S e 42°51'W, com altitude de cerca de 600 a 850 metros. Caracteriza-se climaticamente por temperatura média anual de 19°C, precipitação anual de 1300 a 1400 mm, ocorrendo maior precipitação no período de outubro a março, e umidade relativa do ar de 80 a 85%. De acordo com a classificação de KOEPPEN (1948), o clima de Viçosa é do tipo Cwb, ou seja, tropical de altitude com verões frescos e chuvosos (IBGE, 1968).

Os trabalhos de campo foram realizados em locais escolhidos (Tabela 2), distantes entre si o mínimo de 0,5 km e o máximo de 15 km, após considerar: os dados das exsicatas depositadas no Herbário VIC, o levantamento preliminar dos locais de ocorrência das espécies, o número de indivíduos disponíveis nesses locais e a sua facilidade de acesso.

Indivíduos das espécies estudadas, num dado local (Tabela 2), foram encontrados crescendo próximos, exceto os de *O. mexiae*, espécie restrita à Mata do Paraíso e distante das demais espécies por cerca de, no mínimo, um quilômetro (local onde encontravam-se indivíduos de *O. jacobinae*). Indivíduos de *O. alpinum* var. *alpinum* e *O. pachyglossum* ou de *O. appendiculatum* e *O. banksii* subsp. *banksii* podiam ser encontrados crescendo lado a lado.

Tabela 2 - Relação dos locais de estudo e abreviações dos nomes, características gerais e espécies encontradas em cada local.

Nome do local de estudo	Abreviação do nome	Características gerais do local	Espécies observadas no local ¹
Airões	AI	Área de pastagem e brejo	<i>O. alp.</i> ; <i>O. app.</i> ; <i>O. ban.</i> ; <i>O. pac.</i>
Belvedere	BE	Mata da Biologia, reserva localizada no Jardim Botânico da Universidade Federal de Viçosa	<i>O. sub.</i>
Cemitério	CE	Área na beira de estrada asfaltada	<i>O. app.</i> ; <i>O. ban.</i> ; <i>O. jac.</i> ; <i>O. sub.</i>
Fundão	FU	Área na beira de estrada asfaltada	<i>O. app.</i>
Horto Botânico	HB	Área na beira de estrada asfaltada	<i>O. ban.</i> ; <i>O. sub.</i>
Linha Férrea	LF	Área com capoeira de um lado e estrada asfaltada do outro	<i>O. app.</i> ; <i>O. ban.</i> ; <i>O. jac.</i> ; <i>O. sub.</i>
Mata do Paraíso	MP	Reserva do Departamento de Engenharia Florestal da Universidade Federal de Viçosa	<i>O. jac.</i> ² ; <i>O. mex.</i>
Sítio São Mateus	SM	Área de pastagem e brejo	<i>O. alp.</i> ; <i>O. app.</i> ; <i>O. ban.</i> ; <i>O. jac.</i>
Trevo	TR	Área de pastagem e estrada de terra	<i>O. app.</i> ; <i>O. ban.</i> ; <i>O. sub.</i>

1. *O. alp.* = *O. alpinum* var. *alpinum*; *O. app.* = *O. appendiculatum*; *O. ban.* = *O. banksii* subsp. *banksii*; *O. jac.* = *O. jacobinae*; *O. mex.* = *O. mexiae*; *O. pac.* = *O. pachyglossum*; *O. sub.* = *O. subriparium*.

2. Os indivíduos de *O. jacobinae* encontravam-se em local aberto, fora da mata propriamente dita.

Para testes complementares foram montados canteiros experimentais, entre os anos de 1995 a 1997, com indivíduos de **O. alpinum** var. **alpinum** (5 plantas), **O. appendiculatum** (25), **O. banksii** subsp. **banksii** (25), **O. jacobinae** (7), **O. mexiae** (1) e **O. subriparium** (10), no Horto Botânico do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa. Para as espécies que ocorrem em locais alagados (**O. alpinum** var. **alpinum** e **O. mexiae**) foram construídos pequenos "brejos" artificiais. Um único indivíduo de **O. mexiae** foi cultivado por ser difícil conseguir as condições apropriadas para o seu desenvolvimento, uma vez que esta espécie ocorre em mata. Os indivíduos de **O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii**, **O. jacobinae** e **O. subriparium** foram conduzidos, cada um, inicialmente, em pedaço de bambu e, posteriormente, sobre fios paralelos de nylon com aproximadamente 2,5 m de comprimento e cerca de 1,2 m de altura do chão, amarrados em uma das extremidades no bambu do início do desenvolvimento da planta e, na outra extremidade, em outro pedaço de bambu. As plantas floresceram ao longo dos fios. Os indivíduos de **O. alpinum** var. **alpinum** cresceram, cada um, apoiando-se, inicialmente, em pedaço de bambu e, posteriormente, sobre um ripado de bambu, construído sobre o "brejo". O indivíduo de **O. mexiae** cresceu apoiando-se sobre indivíduos de **Ipomoea** sp. (planta arbustiva). As mudas dessas plantas ($N = 73$) foram coletadas em diferentes localidades (exceto **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. mexiae**).

3.3. Fenologia de floração

A presença de flores em antese foi registrada nas espécies estudadas, ao longo do ano, em indivíduos de populações naturais e de canteiros experimentais.

Inflorescências das espécies estudadas com a primeira flor aberta e botões em diferentes estádios de desenvolvimento foram utilizadas para contar o

número de flores por inflorescência, com exceção de **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**. Nestas espécies, devido ao grande número de flores, foram utilizadas inflorescências com muitas flores abertas e, às vezes, com flores já caídas. Estas foram incluídas na contagem, pois deixavam cicatrizes.

Algumas inflorescências de indivíduos cultivados, das diferentes espécies (exceto **O. jacobinae**, todos os indivíduos cultivados morreram pouco antes da floração), foram acompanhadas diariamente, a partir da primeira flor em antese até a última. Desde modo foram obtidas: a dinâmica de abertura das flores nas inflorescências e a duração das flores e inflorescências. A duração das flores e inflorescências de **O. jacobinae** foram obtidas utilizando-se indivíduos de populações naturais; no caso de **O. mexiae**, esses dados foram obtidos no indivíduo cultivado e em indivíduos de populações naturais. A duração das flores foi considerada como o período que elas permaneceram na planta, após a antese.

3.4. Morfologia e biologia floral

Flores das diferentes espécies foram analisadas, quando necessário sob lupa, frescas ou após terem sido conservadas em álcool 70%. Desenhos foram realizados utilizando-se estereomicroscópio Wild (modelo M7) munido de câmara clara e fotografias foram obtidas utilizando-se estereomicroscópio Olympus (modelo SZH) munido de máquina fotográfica.

Flores em antese das espécies estudadas, de diferentes indivíduos e de várias localidades (exceto **O. mexiae** e **O. pachyglossum**, cf. Tabela 2), foram coletadas e mantidas em álcool 70%. Nessas flores foram realizadas várias medições, utilizando-se uma ocular micrométrica acoplada a um estereomicroscópio (exceto com as variáveis 1 e 2): 1) comprimento do tubo floral, 2) comprimento do lacínio, 3) comprimento da fenda anterolateral, 4) comprimento da região abaixo da fenda, 5) comprimento da polínia, 6) maior

largura da polínia, 7) espessura da polínia, 8) comprimento do retináculo, 9) comprimento da caudícula, 10) largura da caudícula. De cada flor foi escolhido, ao acaso, um lacínio da corola, uma fenda anteral e a região abaixo dela e um polinário.

Flores em pré-antese de todas as espécies estudadas e flores de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** polinizadas com uma polínia (polinizações cruzadas, 72 horas) foram fixadas em FAA 50 (JOHANSEN, 1940), imediatamente após terem sido coletadas. No mesmo dia da coleta ou na manhã do dia seguinte, os vidros contendo as flores e fixador foram colocados em câmara de vácuo por aproximadamente 24 horas. Em seguida, o FAA foi substituído por álcool 50% e, após 12 horas, por álcool 70%. Estas flores foram utilizadas para os estudos morfo-anatômicos. Para o preparo de lâminas permanentes, as flores foram desidratadas em série butílica (álcool butílico terciário) e incluídas em parafina (JOHANSEN, 1940). Os cortes seriados longitudinais e transversais, de 12 a 15 μm , foram obtidos em micrótomo rotativo e corados com safranina e azul de astra (GERLACH, 1969) e as lâminas foram montadas em resina sintética. As fotomicrografias dos cortes selecionados foram efetuadas em microscópio Olympus (modelo BMAX-50-IV) munido de máquina fotográfica.

Os horários de abertura das flores das diferentes espécies foram observados ao longo do dia. O processo de abertura foi registrado para as flores de **O. banksii** subsp. **banksii**. Para identificar a parte floral que emite odor, as pétalas, os segmentos da corola, a cabeça dos estiletes (região acima dos retináculos) e o restante das flores de **O. banksii** subsp. **banksii** e **O. mexiae** foram isolados em frascos de vidro. Para verificar a presença de glicose na secreção floral coletada pelos visitantes, foi inserida a glico-fita (fita para teste enzimático da glicose, fabricada pela Eli Lilly do Brasil Ltda.) na base do tubo da corola de flores das espécies estudadas, local de acúmulo dessa secreção.

Glicose, frutose e sacarose são os açúcares mais comuns presentes no néctar (cf. BAKER & BAKER, 1983).

Teste histoquímico, utilizando-se o vermelho de rutênio (JOHANSEN, 1940), foi realizado em flor de *O. banksii* subsp. **banksii**, na pré-antese, para detectar estruturas secretoras de substâncias pécticas, de acordo com JOHANSEN (1940) e JENSEN (1962), ou mucilagem, de acordo com ENDRESS (1980) e JOEL & FAHN (1980). Foram utilizados cortes seriados transversais, de 15 µm, de lâminas permanentes (flor desidratada em série butílica e incluída em parafina, JOHANSEN, 1940). Essas lâminas foram desparafinadas e gradativamente colocadas na série etílica e hidratadas. Os cortes foram cobertos com solução aquosa de vermelho de rutênio (1:5000) por 30 minutos. As lâminas foram montadas em gelatina. Fotomicrografias foram obtidas em microscópio Olympus (modelo BMAX-50-IV) munido de máquina fotográfica.

Flores de *O. appendiculatum*, *O. banksii* subsp. **banksii** e *O. subriparium* foram ensacadas na pré-antese e etiquetadas e datadas na antese. No terceiro dia após a antese, foram coletadas e imediatamente armazenadas em recipientes plásticos (gerbox) contendo solução de ágar ou gelatina natural. Estas flores, no mesmo dia, foram polinizadas (autopolinizações e polinizações cruzadas) com polínias (1, 2 ou 3 por flor) depositadas em diferentes câmaras estigmatíferas (1 polínia por câmara), em diferentes arranjos, de modo semelhante aos experimentos realizados por SAGE et al. (1990). As polinizações foram realizadas com auxílio de estereomicroscópio e pinça de relojoeiro (no. 5). Em seguida às polinizações, as flores foram mantidas na solução de ágar ou gelatina por 12, 24, 36 ou 48 horas (24 e 48 horas para *O. subriparium*), em temperatura ambiente. Após esses períodos, o crescimento dos tubos polínicos foi interrompido mergulhando as flores em álcool 70%. O gineceu dessas flores foi colocado em vidros de penicilina contendo NaOH 9N. Esses vidros foram deixados em estufa a 60°C por 15-20 minutos. Após esse período, os gineceus foram lavados em água destilada, corados com azul de

anilina e analisados em microscópio (Wild Leitz-Leica) com fluorescência (MARTIN, 1959), quanto: 1) à localização da área estigmatífera, 2) ao percurso dos tubos polínicos, 3) ao crescimento desses tubos no(s) estilete(s), de acordo com o tratamento, o número de polínia depositada na flor e a posição da(s) câmara(s) em que foi depositada a polínia.

Para a obtenção de dados semelhantes aos mencionados anteriormente, para as demais espécies (exceto *O. mexiae*), foram utilizadas as mesmas flores coletadas para a quantificação das taxas de remoção e inserção de polínias (veja o tópico 3.5. Polinização). Essas flores, após a análise dessas taxas, foram isoladas em frascos de vidro, contendo álcool 70%, de acordo com o número (1, 2 ou 3) de polínias inseridas e o arranjo das inserções nas câmaras estigmatíferas de cada flor, e passaram pelo mesmo processo das três espécies já citadas.

3.5. Polinização

Para quantificar a remoção e inserção de polínias em cada espécie, foi utilizado o mínimo de 500 flores em estágio de senescência (flores com coloração desbotada ou em início de murchamento). As flores foram coletadas de indivíduos de populações naturais, mantidas em álcool 70% e dissecadas sob lupa. As flores que apresentavam polínia ou polínias inseridas foram mantidas em álcool 70% para serem analisadas em microscópio com fluorescência (veja tópico 3.4. Morfologia e biologia floral).

3.6. Visitantes florais

Os insetos visitantes das flores de cada espécie foram observados ao longo do dia, mas principalmente entre as 10:00 e 14:00 h, em indivíduos de populações naturais. Foram anotados, para todas as espécies, dados sobre o

comportamento de visita dos principais visitantes e observada a frequência dos insetos em flores de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**.

Os indivíduos de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** encontravam-se numa mesma área, com cerca de 300 m². Nessas plantas a frequência de visitantes foi registrada por quatro dias não-consecutivos e por quatro horas consecutivas por dia. Essas horas diárias foram divididas em blocos de 25 minutos, com as leituras de dados alternando entre as espécies, num total de aproximadamente uma hora e 30 minutos diária de observações para cada espécie. Após cada bloco, foi feito um intervalo de cinco minutos. No primeiro e terceiro dia cobriu-se o horário das 13:00 às 17:00 horas e no segundo e quarto dia cobriu-se o horário das 09:00 às 13:00 horas. Nos indivíduos escolhidos (um para cada espécie e o mesmo indivíduo sendo utilizado ao longo dos quatro dias) foi contado, em cada um, o número de flores abertas, disponíveis aos visitantes.

Todos os insetos capturados foram montados em alfinetes entomológicos, etiquetados e depositados na coleção do Museu Regional de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa. Cada inseto foi analisado quanto à presença, ao número e à disposição do(s) polinário(s) e o local onde fica(m) preso(s) no seu corpo. Alguns insetos foram enviados para especialistas para identificação.

3.7. Sistema reprodutivo

3.7.1. Dados sobre as taxas de frutificação

Inflorescências de **O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii**, **O. jacobinae** e **O. subriparium**, de indivíduos de populações naturais, foram etiquetadas e suas flores mantidas expostas aos polinizadores para verificar, nas inflorescências que produziram frutos, o número de frutos por inflorescência e a posição da flor que resultou em fruto. Esses resultados auxiliaram nos

experimentos de polinizações realizados no presente estudo, pois apenas a primeira flor das inflorescências foi utilizada nos cruzamentos.

Foram observadas, nas espécies estudadas, de modo não-sistemático e ao longo de quatro anos, as taxas de frutificação por inflorescência e por flor. Para realizar essas observações, foram consideradas inflorescências com frutos maduros. Nos testes de polinização realizados no presente estudo (veja tópico 3.7.2. Experimentos de polinizações intra-específicas), foram considerados os resultados obtidos nessas observações (p. ex., a utilização de uma flor por inflorescência para realizar os cruzamentos manuais).

Foram coletadas flores abortadas de indivíduos de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**. Estas flores foram mantidas em álcool 70% e, posteriormente, dissecadas sob lupa para verificar a provável taxa de aborto de flores polinizadas.

3.7.2. Experimentos de polinizações intra-específicas

As polinizações manuais foram realizadas somente em indivíduos cultivados de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**. As outras espécies não foram testadas devido à dificuldade de realizar os cruzamentos, porque suas flores são muito pequenas (**O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**) ou porque não resistem ao manuseio (**O. subriparium**) ou, ainda, porque não foi possível o cultivo de vários indivíduos (**O. jacobinae** e **O. mexiae**). As polinizações foram realizadas com o auxílio de lupa apoiada sobre um suporte de altura semelhante à da planta, esta conduzida sobre fios de nylon (veja tópico 3.2. Local de estudo). As flores (até 10 por indivíduo, o mínimo de 20 para cada tratamento e sempre a primeira flor das inflorescências) foram isoladas na pré-antese com sacos de pano do tipo organza. Na antese, foram etiquetadas e datadas. No terceiro dia após a antese (idade padrão de todas as flores utilizadas nas polinizações manuais do presente estudo), pela manhã (das

10:00 às 12:00 h), as flores foram polinizadas com polínias de flores também isoladas e de três dias. As polínias foram inseridas nas câmaras estigmatíferas com a sua região convexa oposta ao eixo floral. As autopolinizações foram realizadas com polínias da própria flor. As polínias, uma para **O. banksii** subsp. **banksii** e duas para **O. appendiculatum**, foram depositadas em uma única câmara de cada flor. As flores de **O. appendiculatum** receberam duas polínias porque os insetos, ao polinizar essa espécie, geralmente deixam todo o polinário na câmara e também por ser mais fácil de realizar a polinização desse modo. As polinizações cruzadas foram realizadas sempre utilizando polínias de plantas de local diferente das plantas que receberam as polínias; a quantidade de polínias e o número de câmaras polinizadas por flor foram os mesmos utilizados para os testes de autopolinização.

Nas inflorescências de **O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii**, **O. jacobinae** e **O. subriparium** etiquetadas e mantidas expostas aos visitantes também foram observadas as taxas de polinizações abertas (veja tópico 3.7.1. Dados sobre as taxas de frutificação). O cálculo da porcentagem de flores em frutificação por inflorescência, para cada espécie, foi realizado considerando o número médio de flores por inflorescência. Outras inflorescências de **O. jacobinae**, com flores em botão, foram isoladas com sacos de pano do tipo organza, para verificar a ocorrência de autopolinização espontânea. Esse teste foi realizado apenas nessa espécie porque foi observado, em algumas flores utilizadas na quantificação das taxas de remoção e inserção de polínias (tópico 3.5. Polinização), a germinação de tubos polínicos em polínias ainda dentro de anteras. Uma dessas flores foi analisada sob microscópio com fluorescência (segundo MARTIN, 1959).

Os frutos resultantes dos testes supracitados permaneceram ensacados até a deiscência. Nessa ocasião, foram coletadas e contadas as sementes. Algumas sementes (100 por espécie e por teste, divididas em 4, 5 ou 6 lotes, cada um com 15, 20 ou 25 sementes) foram testadas quanto à porcentagem de

germinação. As sementes foram preparadas mergulhando-as em água destilada por 24 horas e, após este período, foi realizado, em cada uma, pequeno corte no tegumento, na região da radícula. A seguir foram colocadas em recipientes plásticos (gerbox), sobre papel de filtro umedecido. Os recipientes foram colocados em estufa com temperatura de 20-30°C e luz suplementar. As sementes consideradas viáveis foram aquelas que apresentaram todas as estruturas (radícula, hipocótilo e plúmulas) normais, de acordo com as “Regras para análise de sementes” (BRASIL, 1992).

Flores de **O. appendiculatum**, previamente ensacadas e de três dias, foram coletadas, imediatamente armazenadas em recipientes plásticos (gerbox) contendo solução de ágar ou gelatina natural. Essas flores receberam, cada uma, duas polínias. Uma dessas polínias era da própria flor (autopolinização) e foi inserida em uma câmara estigmatífera, e a outra polínia, de outra flor de outro indivíduo (polinização cruzada), foi inserida em outra câmara. As câmaras foram escolhidas de tal modo que os tubos polínicos, de cada tratamento, crescessem em estiletos diferentes. Deste modo, foi verificado se ocorre diferença na velocidade de crescimento dos tubos polínicos entre os dois tratamentos, realizados na mesma flor. As flores, após as polinizações, foram mantidas na solução de ágar ou gelatina por 12, 24, 36 e 48 horas, em temperatura ambiente. Após esses períodos, as flores foram conservadas em álcool 70% e, posteriormente, analisadas sob microscópio com fluorescência (segundo MARTIN, 1959).

3.7.3. Experimentos de polinizações interespecíficas

Foram realizados cruzamentos interespecíficos entre indivíduos cultivados de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**. As flores de ambas as espécies foram isoladas na pré-antese. No terceiro dia de antese, cada flor de **O. appendiculatum** (até 10 flores por indivíduo e sempre a primeira das

inflorescências) foi polinizada com uma polínia, também de três dias, de **O. banksii** subsp. **banksii**. Os frutos resultantes das polinizações foram, na deiscência, coletados e as sementes (F_1) foram contadas. Algumas dessas sementes (100 divididas em 6 lotes, cada um com 15 ou 20 sementes) foram testadas quanto à porcentagem de germinação, de modo semelhante aos testes realizados com sementes formadas a partir das polinizações intra-específicas; as sementes do F_1 foram mantidas intactas, sem corte no tegumento. Outras sementes foram colocadas para germinar em recipientes plásticos (gerbox), sobre papel de filtro úmido e mantidas em temperatura ambiente. As plântulas, com o primeiro par de folhas definitivas em desenvolvimento, foram transferidas para sacos plásticos preto contendo terra e, quando apresentavam quatro ou cinco pares de folhas, foram transplantadas para canteiros experimentais. Essas plantas foram conduzidas do mesmo modo das outras cultivadas e testadas quando à sua fertilidade. Esses testes consistiram de autopolinizações (polínia da própria flor) e da porcentagem de germinação das sementes (F_2) oriundas dessas polinizações.

Nos indivíduos cultivados do F_1 foi observado o período de floração, o número de flores por inflorescência, a duração das inflorescências e flores. Foram realizadas descrições morfológicas, incluindo medidas de folhas, partes florais e frutos. Em alguns indivíduos foram registradas as porcentagens de flores férteis e de flores com esterilidade masculina. Os insetos visitantes foram coletados, mortos, identificados e observados quando a presença ou ausência de polinários no aparelho bucal. Foram verificados o número de frutos produzidos por inflorescência e por flor e a posição da flor que resultou em fruto.

Flores de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, previamente ensacadas e de três dias, foram coletadas e imediatamente armazenadas em recipientes plásticos (gerbox) contendo gelatina natural. As flores de **O. banksii** subsp. **banksii** receberam, cada uma, uma polínia de **O. appendiculatum** e foram mantidas no gerbox por 48 horas. Após esse período, as flores foram

conservadas em álcool 70% e, posteriormente, analisadas sob microscópio com fluorescência (segundo MARTIN, 1959) para verificar o crescimento de tubos polínicos.

Outras flores de **O. appendiculatum** receberam, cada uma, uma polínia da própria flor (autopolinização) numa câmara e outra polínia de **O. banksii** subsp. **banksii** em outra câmara. As polínias foram inseridas de tal modo que os tubos polínicos de cada uma crescessem em estiletes diferentes, para verificar se ocorre diferença na velocidade de crescimento dos tubos entre os tratamentos. Essas flores foram mantidas no gerbox por 48 horas e, após esse período, foram conservadas em álcool 70% e, posteriormente, analisadas sob microscópio com fluorescência (segundo MARTIN, 1959).

Nas populações naturais, foram realizadas observações para verificar a ocorrência de prováveis híbridos interespecíficos.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Fenologia de floração

As espécies estudadas de **Oxypetalum** floresceram ao longo do ano, com exceção de **O. jacobinae**, que floresceu de fevereiro a junho, e **O. subriparium**, de novembro a julho (Tabela 3). Durante a floração, os indivíduos de **Oxypetalum** aumentam o seu tamanho em 3-10 ou mais vezes, pois, nesse período, continuam crescendo e desenvolvendo novas inflorescências. Fatores abióticos são freqüentemente associados aos períodos de floração (RATHCKE & LACEY, 1985). De acordo com CROAT (1975), as ervas aquáticas, no neotrópico, florescem ao longo do ano, sem apresentar sazonalidade (pico de floração num determinado período do ano), pois estão menos sujeitas a flutuações climáticas, como, por exemplo, estação seca pronunciada. Dentre as cinco espécies de **Oxypetalum** que floresceram ao longo do ano, **O. alpinum** var. **alpinum**, **O. mexiae** e **O. pachyglossum** ocorrem em ambientes saturados de água e, portanto, não experimentam estresse hídrico, confirmando as observações de CROAT. As outras duas espécies, **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, embora observadas crescendo principalmente em ambientes secos (área de pastagem e beiras de estradas), são plantas dotadas de grande plasticidade, sendo encontradas também próximas de córregos e

Tabela 3 - Resultados da fenologia de floração de *Oxypetalum* spp.

Espécie	Período de floração	Flores por infloresc.	Duração da infloresc., em dias	Duração da flor, em dias	
		Média ± DP	Média ± DP	Média	Amplitude
<i>O. alpinum</i> var. <i>alpinum</i>	jan. a dez.	55,23 ± 22,56 (N = 13)	41,60 ± 3,37 (N = 10)	19,90 (N = 10)	16-22
<i>O. appendiculatum</i>	jan. a dez.	6,10 ± 1,89 (N = 25)	27,10 ± 5,47 (N = 10)	8,48 (N = 35)	5-14
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i>	jan. a dez.	8,20 ± 1,66 (N = 35)	21,85 ± 6,85 (N = 20)	9,91 (N = 35)	7-12
<i>O. jacobinae</i>	fev. a junho	10,95 ± 4,46 (N = 20)	38,64 ± 6,65 (N = 11)	10,80 (N = 10)	9-13
<i>O. mexiae</i>	jan. a dez.	7,60 ± 1,84 (N = 10)	45,40 ± 8,44 (N = 05)	25,20 (N = 15)	13-54
<i>O. pachyglossum</i>	jan. a dez.	39,30 ± 19,98 (N = 10)	-	9,21 (N = 14)	9-10
<i>O. subriparium</i>	nov. a julho	6,05 ± 2,51 (N = 18)	41,30 ± 5,72 (N = 10)	15,43 (N = 35)	9-20

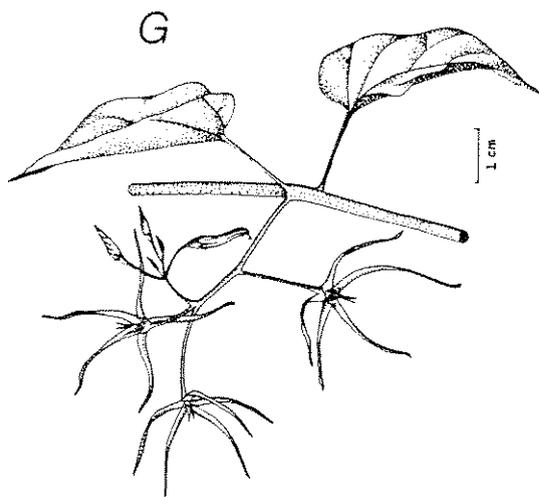
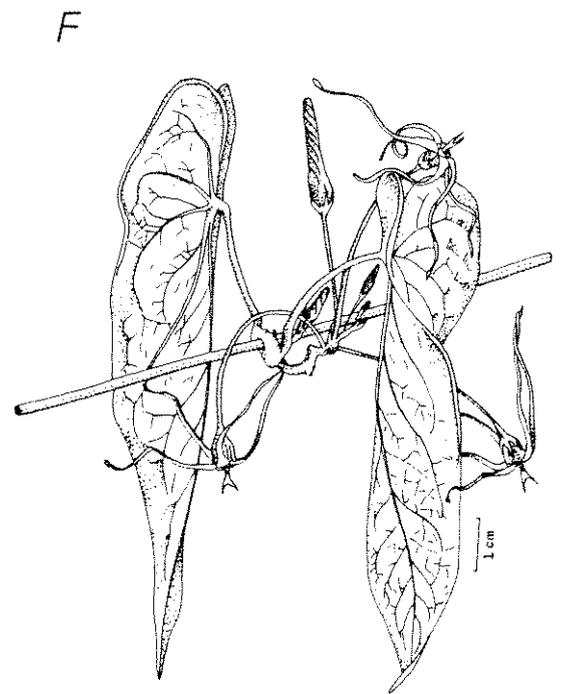
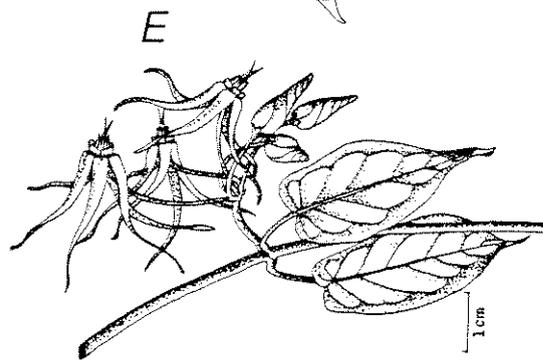
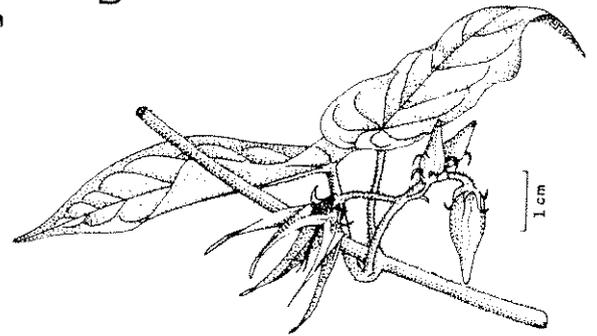
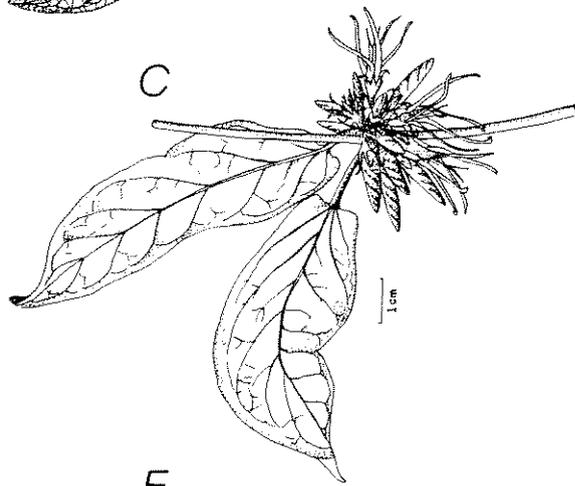
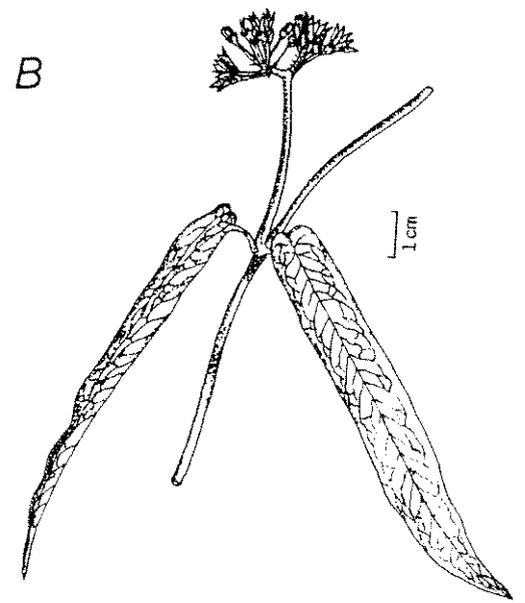
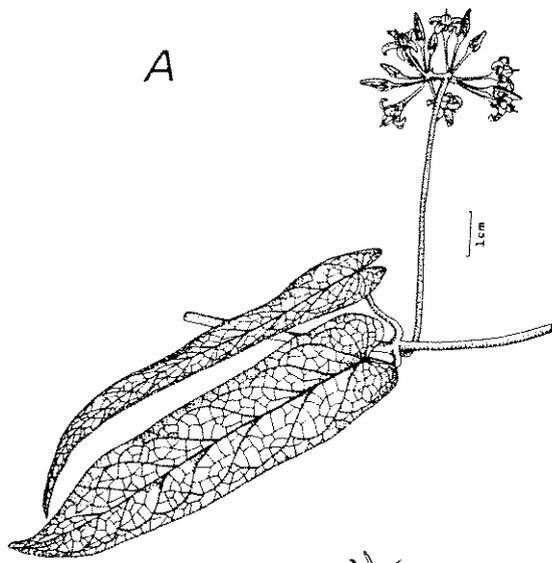
brejos (OCCHIONI, 1953; obs. pes.). Os indivíduos cultivados dessas espécies, no presente estudo, foram irrigados durante os meses mais secos (de maio a setembro), para que pudessem crescer e florescer.

Há uma evidente sobreposição no período de floração das espécies de *Oxypetalum* (Tabela 3), de modo semelhante ao observado para as espécies de *Asclepias* (KEPHART, 1987; KEPHART et al., 1988; KAUL et al., 1991). O período de floração dos indivíduos foi de cerca de oito (*O. jacobinae*, N = 2) a 16 semanas (*O. banksii* subsp. *banksii*, N = 4), exceto para *O. mexiae*. O indivíduo cultivado dessa espécie permaneceu florido por, pelo menos, 40 semanas (um ano inteiro).

As inflorescências de *O. alpinum* var. *alpinum* e *O. pachyglossum* apresentaram os maiores números médios de flores, respectivamente, 55,23 e 39,30, e *O. appendiculatum* e *O. subriparium* os menores números, respectivamente, 6,10 e 6,05 (Tabela 3). Todas as espécies apresentaram, ao longo da floração, diversas inflorescências com botões florais e flores em vários estádios de desenvolvimento, inclusive flores senescentes ou em frutificação. Foi

observado que as inflorescências (Figura 1) podem apresentar uma a várias flores em antese (p. ex., 3-4 flores em antese numa inflorescência de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, 4-5 em **O. subriparium**, 5-7 em **O. mexiae**, 6-7 em **O. jacobinae**, 8-10 em **O. pachyglossum** e 12-20 em **O. alpinum** var. **alpinum**). Sobreposição de flores disponíveis aos visitantes dentro e entre inflorescências de um dado indivíduo também foi observado para outras Asclepiadaceae (WYATT, 1981; KEPHART, 1987; LIEDE & WHITEHEAD, 1991). A primeira flor das inflorescências do tipo monocásio (Figuras 1D, E, F e G) pode permanecer aberta por um a 14 dias (em média 3,75 dias para **O. banksii** subsp. **banksii**, $N = 20$; 4,93 para **O. appendiculatum**, $N = 15$; 6,0 para **O. mexiae**, $N = 5$; 7,2 para **O. subriparium**, $N = 10$), antes da abertura da segunda flor.

Oxypetalum mexiae apresentou a maior duração média, em dias, das inflorescências e flores, respectivamente, 45,40 e 25,20; o menor valor da duração média das inflorescências foi de 21,85 dias, para **O. banksii** subsp. **banksii**, e das flores foi de 8,48 dias, para **O. appendiculatum** (Tabela 3). Comparando esses valores com outros disponíveis na literatura para a família Asclepiadaceae (WYATT, 1981; KEPHART, 1987; SKUTCH, 1988; LIEDE & WHITEHEAD, 1991), as inflorescências das espécies de **Oxypetalum** apresentaram longa duração e suas flores, especialmente as de **O. subriparium**, **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. mexiae** (Tabela 3), também foram longevas. Entretanto, é importante mencionar que os valores registrados de duração das flores de **Oxypetalum** spp. (Tabela 3) podem estar superestimados, pois foi considerado o período em que a flor permaneceu ligada à planta, sem considerar sua vida útil, ou seja, com néctar disponível aos visitantes e androceu e gineceu funcionais. As flores de **O. appendiculatum** e **O. subriparium**, por exemplo, permaneceram na planta por 1-2 dias com aspecto senescente (corola murcha, ápices dos lacínios em contato e coloração desbotada), antes da sua queda, e, nesse período, as flores não foram visitadas. Outro exemplo, muito peculiar, são



as flores longo-pediceladas de **O. mexiae** (Figura 1F). Essas flores, à medida que envelhecem, mudam de posição na inflorescência, de eretas, passando pela posição horizontal, até tornarem-se pendentes. As flores eretas e horizontais apresentavam néctar e foram visitadas pelos insetos; as flores pendentes eram desbotadas, sem néctar e não foram visitadas. As flores demoravam, em média, cerca de 10 dias ($N = 6$) para atingirem a posição pendente. Portanto, as flores de **O. mexiae** permaneceram na planta por períodos longos (Tabela 3), mas parecem apresentar vida útil de 8-12 dias. De acordo com PRIMACK (1985) e ENDRESS (1994), existe frequentemente uma relação entre longevidade floral e os mecanismos de polinização. As flores de vida longa das Asclepiadaceae, incluindo as espécies de **Oxypetalum** do presente estudo, assim como das Orchidaceae, confirmam essa relação, pois são flores complexas, com complexo mecanismo de polinização e, geralmente, dependentes de polinizadores específicos (PRIMACK, 1985).

4.2. Morfologia e biologia floral

4.2.1. **Oxypetalum banksii** subsp. **banksii**

O número de peças de cada verticilo das flores de **O. banksii** subsp. **banksii** e sua disposição estão representados em diagrama floral (Figura 2) e assemelham-se ao de outras Asclepiadeae (WOODSON, 1954; ENDRESS, 1994). As flores abrem ao longo do dia e permanecem expostas aos visitantes florais durante vários dias e noites consecutivos (Tabela 3), também à semelhança de outras Asclepiadeae (WILLSON et al., 1979; JENNERSTEN & MORSE, 1991; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; LUMER & YOST, 1995). O processo de abertura das flores caracteriza-se pela lenta separação dos lacínios da corola e dura cerca de 18 horas. O odor é produzido na corola.

As flores, na antese, são eretas (Figura 1E; Tabela 4). O cálice apresenta

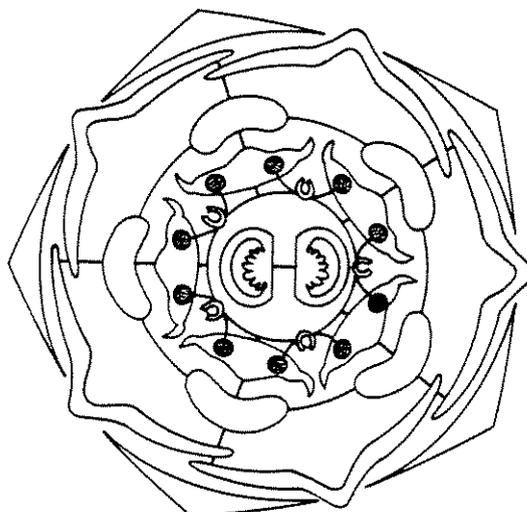


Figura 2 - Diagrama floral de **Oxypetalum banksii** subsp. **banksii**. As peças dos verticilos, na ordem centrípeta, são: cinco sépalas, cinco pétalas, cinco segmentos de coroa, cinco anteras e dois ovários. Cada pétala forma uma "bolsa" projetada radialmente entre as sépalas. Cada antera possui duas polínias ligadas ao retináculo (estrutura em forma de ferradura) pelas caudículas; os retináculos e as caudículas estão ligados à cabeça dos estiletos (representada pelo círculo). As linhas representam a união entre e dentre as peças dos verticilos (ENDRESS, 1994, modificado).

coléteres (cf. VALENTE, 1977) e a corola, tubo curto e lacínios longos, reflexos e amarelo-esverdeados (Tabela 4; Figura 3A). No tubo, entre as sépalas, encontram-se "bolsas" que podem ser observadas externamente, pois apresentam-se projetadas radialmente (Figuras 2 e 3D). Essas "bolsas" ampliam o espaço dentro do tubo floral, desde a sua base.

A coroa apresenta os segmentos sem ornamentação (Figura 3C) e expostos laxamente fora do tubo da corola (Tabela 4; Figuras 3A, B). Os segmentos são unidos ao tubo da corola, à coluna estaminal e entre si, na região interestaminal (Figura 2). Essa união caracteriza o tipo de coroa interestaminal ($C_{(is)}$) + coroa anular (C_a), do sistema de classificação de LIEDE & KUNZE (1993). De acordo com esses autores, o tipo $C_{(is)}$ é a fusão da coroa estaminal (C_s , segmentos presos no dorso dos estames) com a interestaminal (C_i , segmentos unidos na base do filete, na região interestaminal) e o tipo C_a é a

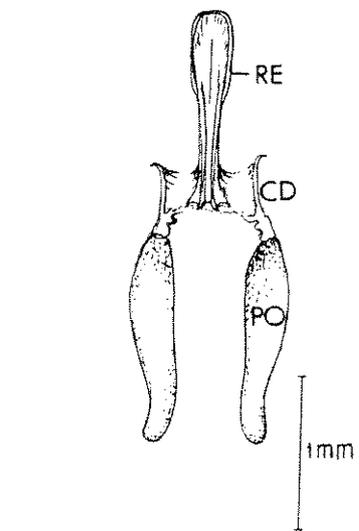
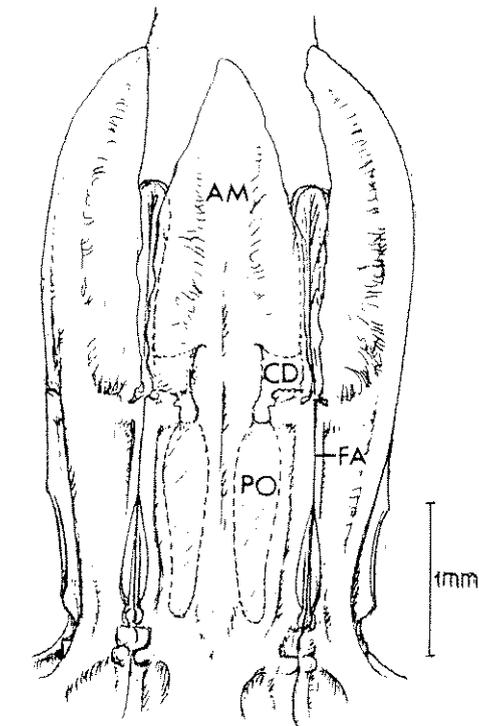
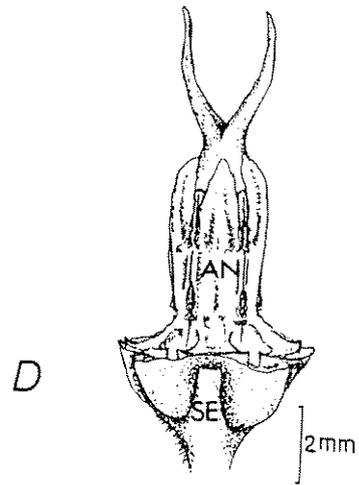
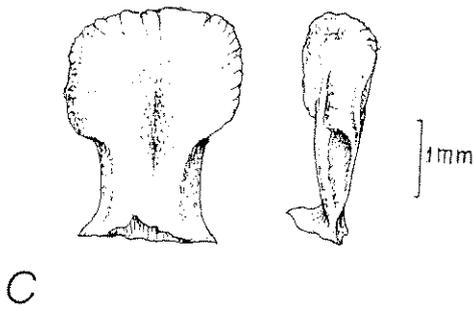
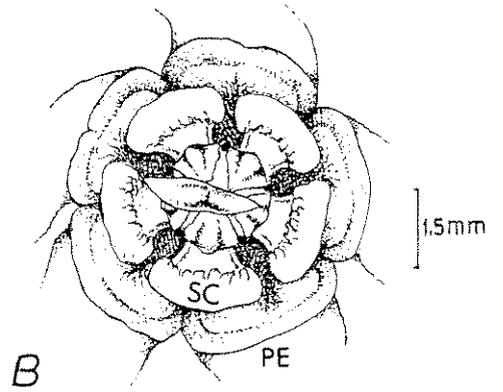
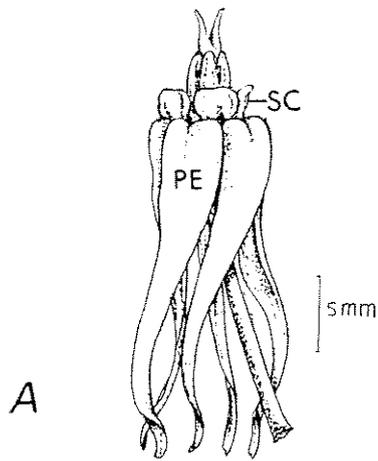
Tabela 4 - Alguns dados morfológicos comparativos de flores ($N = 10$) de sete espécies de *Oxypetalum*. Nos valores das medições foi fornecida a média. (O. alp. = *O. alpinum* var. *alpinum*, O. pac. = *O. pachyglossum*, O. app. = *O. appendiculatum*, O. ban. = *O. banksii* subsp. *banksii*, O. jac. = *O. jacobinae*, O. sub. = *O. subriparium*, O. mex. = *O. mexiae*).

Característica floral (medidas em mm)	O. alp.	O. pac.	O. app.	O. ban.	O. jac.	O. sub.	O. mex.
Posição da flor na inflorescência, na antese	ereta	ereta	pendente	ereta	ereta	horizontal	ereta e horizontal
Corola							
Cor	branco-esverdeada	amarelo-esverdeada	amarelo-esverdeada	amarelo-esverdeada	branco-esverdeada	branco-esverdeada	branco-esverdeada
Tubo (compr.)	2,80	2,00	7,30	2,00	6,00	3,00	4,50
Posição lacínio	reflexo	ereto	ereto	reflexo	ereto	radial	reflexo
Lacínio (compr.)	4,20	3,10	15,55	17,20	13,30	19,30	23,40
Corona							
Posição	exserto	exserto	incluso no tubo floral	exserto	incluso	incluso	incluso
Ornamentação	sem	sem	duas gibas basilares	sem	um apêndice longitudinal	duas gibas basilares	um apêndice longitudinal
Espaço abaixo da fenda anteral (inclui a cavidade nectarífera; comp.)	1,04	0,59	0,93	1,75	0,98	0,59	1,46
Androceu							
Fenda (compr.)	0,71	0,83	1,35	1,57	1,51	0,85	1,11
Polínia							
Comprimento	0,63	0,66	0,76	1,33	0,59	0,63	0,83
Largura	0,21	0,21	0,21	0,21	0,14	0,09	0,20
Espessura	0,08	0,08	0,16	0,15	0,10	0,08	0,13
Gineceu							
Retináculo (compr.)	0,42	0,46	1,21	1,63	0,59	0,70	1,42
Caudícula							
Comprimento	0,17	0,16	0,42	0,27	0,17	0,08	0,21
Largura	0,08	0,08	0,29	0,55	0,21	0,13	0,21

fusão dos segmentos com as pétalas. Nas regiões interestaminais, a corona e as “bolsas” da corola formam cavidades (Figura 4A) que funcionam como reservatório de recurso floral e ampliam o espaço abaixo das fendas anterias (Tabela 4).

O androceu apresenta características semelhantes às observadas em outras Asclepiadeae (cf. KUNZE, 1996; LIEDE, 1996). Os filetes são unidos, formando uma coluna que cobre os ovários e os estiletos (Figuras 4E, F). O ápice do tubo dos filetes une-se à região basilar da cabeça dos estiletos e as anteras localizam-se no seu dorso (cf. KUNZE, 1996; Figura 4C). Cada antera, com duas polínias pendentes, apresenta um apêndice membranoso apical, que cobre

Figura 3 - **Oxypetalum banksii** subsp. **banksii**: **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. **C**- segmentos da coroa vistos de frente (região adaxial) e de perfil. **D**- flor mostrando metade de uma sépala, corola quase totalmente removida, exceto as "bolsas" entre as sépalas, e o ginostégio. **E**- ginostégio ampliado apresentando três das cinco anteras e quatro das cinco fendas anterais. Em uma das anteras estão representadas as duas polínias pendentes; cada polÍNIA está ligada a uma caudÍCULA e cada caudÍCULA está ligada a um retinÁCULO; abaixo de cada retinÁCULO, e paralela à polÍNIA ligada a esse retinÁCULO pela caudÍCULA, localiza-se uma fenda anteral. **F**- polinário. **AM** apêndice membranoso da antera, **AN** antera, **CD** caudÍCULA, **FA** fenda anteral, **PE** pétala, **PO** polÍNIA, **RE** retinÁCULO, **SC** segmento de coroa, **SE** sépala.

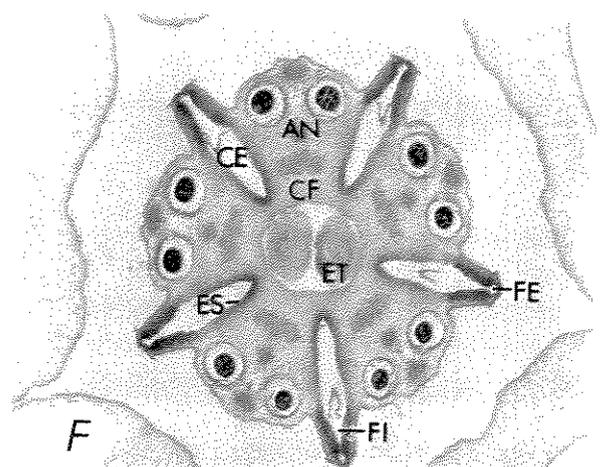
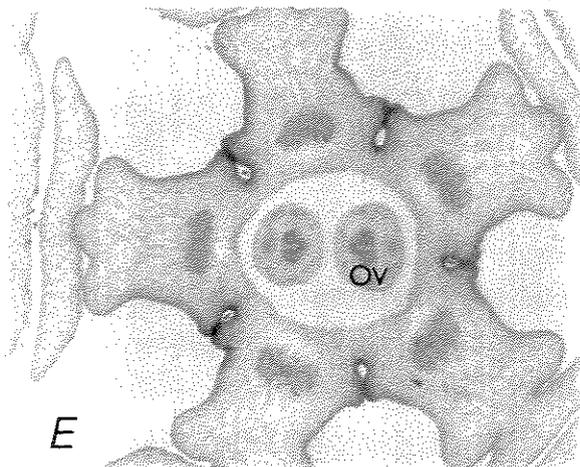
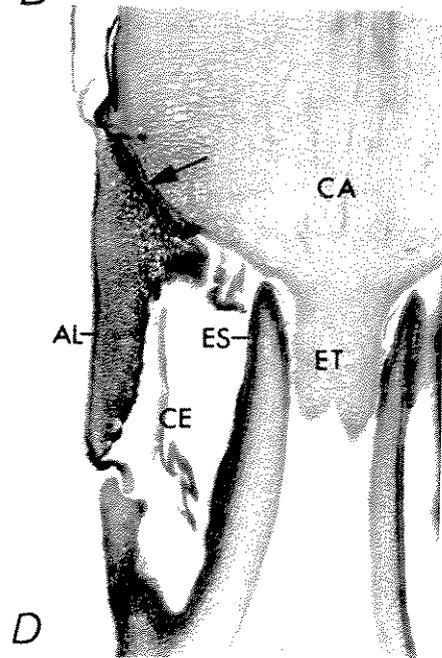
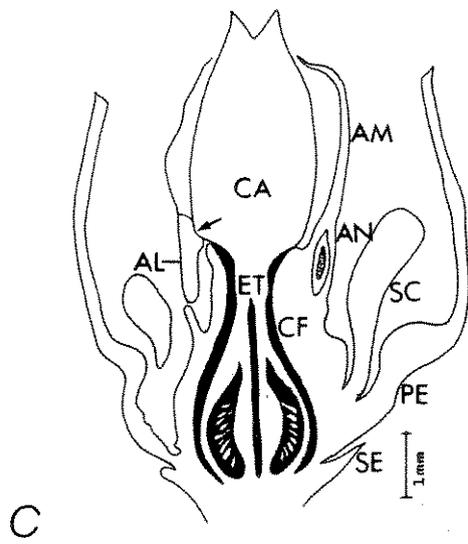
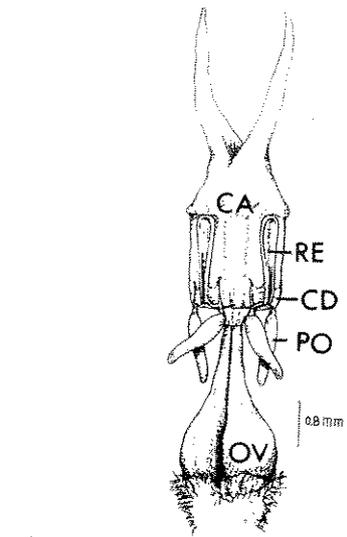
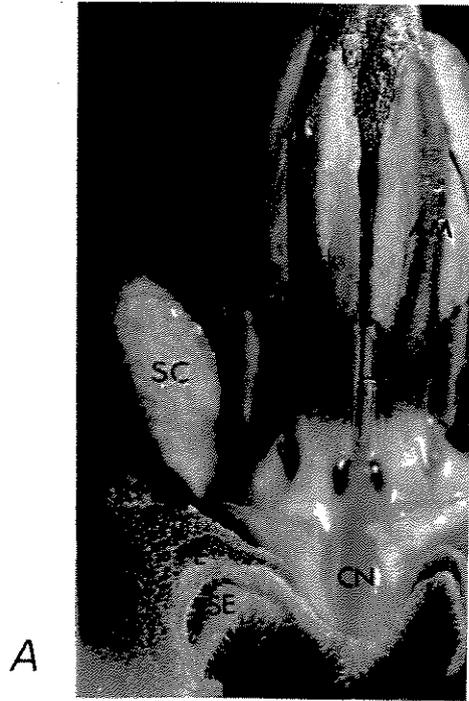


E

F

parcialmente o retináculo e a cabeça dos estiletos (Figuras 3D, E), e apêndices estéreis laterais, as “alas da antera”, um em cada margem. As alas de duas anteras adjacentes formam a fenda anteral (Figuras 3E, 4F). **O. banksii** subsp. **banksii** apresenta as maiores polínias e fendas anterais, se comparadas com as das outras espécies estudadas (Tabela 4). As fendas encontram-se subdivididas em dois canais: um externo, com pêlos, e outro interno (cf. KUNZE, 1996) e projetam-se radialmente em toda sua extensão (Figuras 3E, 4F). Sob cada fenda, encontra-se uma câmara (Figuras 4D, F). O tecido interestaminal do tubo dos filetes, que forra o interior de cada câmara, é secretor (cf. GALIL & ZERONI, 1965; VALENTE, 1977; CHRIST & SCHNEPF, 1985; KUNZE, 1991). Os tecidos secretores iniciam-se nas regiões interestaminais e já dentro de câmaras (Figura 4E), localizadas abaixo das fendas anterais e dentro das cavidades formadas pela corola e corona; prolongam-se para dentro das fendas, revestindo o interior das câmaras (Figura 4F), da base para o ápice, formando uma coluna contínua, até alcançarem a parte interna do tubo dos filetes, próximo aos estiletos (Figura 4D). Nesse local, os tecidos secretores circundam a porção unida dos estiletos e em torno deles também observa-se material secretado. Esses tecidos, alcançando a parte interna da coluna estaminal, é o primeiro e único registrado entre as Asclepiadaceae e confere a **O. banksii** subsp. **banksii** características peculiares em relação à sua reprodução. Os tecidos são constituídos por uma camada de células epidérmicas cilíndricas e outra camada, logo abaixo da epidérmica, de células parenquimáticas isodiamétricas, ambas organizadas compactamente e com citoplasma denso (Figura 5A). A aplicação do vermelho de rutênio evidenciou polissacarídeos pécticos ou mucilagem no protoplasto das células da epiderme e do parênquima abaixo dela. O teste realizado com a glicofita, no material acumulado nas cavidades formadas pela corola e corona, foi positivo, indicando presença de glicose, um dos principais monossacarídeos encontrados no néctar (BAKER & BAKER, 1983). O néctar, portanto, é o recurso procurado pelos visitantes florais. Os testes supracitados mostraram, pela

Figura 4 - *Oxypetalum banksii* subsp. *banksii*: **A**- flor com uma pétala e dois segmentos de corona removidos, mostrando uma das cavidades nectaríferas, formada pela corola e corona interestaminal, localizada abaixo da fenda anteral. **B**- gineceu: dois ovários, dois estiletes e a cabeça dos estiletes. Nota-se na cabeça dos estiletes o apêndice bifurcado no ápice, dois polinários e a posição do tecido secretor dos dois transladores (retináculo + caudículas). **C**- desenho esquemático da flor, em corte longitudinal, mostrando a posição dos verticilos florais e sua união. Nota-se, à direita, parte de uma sépala, de uma pétala, um segmento de corona, uma antera no dorso da coluna dos filetes; essa coluna contata frouxamente a cabeça dos estiletes. No centro, encontram-se o gineceu com os dois ovários, dois estiletes e a cabeça dos estiletes; à esquerda, vestígio de uma sépala, parte de uma pétala, parte de um segmento de corona, uma ala de antera unida à cabeça dos estiletes (seta), uma câmara estigmatífera e uma coluna interestaminal contendo o tecido secretor; essa coluna não contata a cabeça dos estiletes (para mais detalhes veja a próxima figura). **D**- corte longitudinal da flor mostrando: duas colunas contendo o tecido secretor que alcança a parte interna do tubo dos filetes, próximo aos estiletes; protusão lateral do filete, conectada com a parte interna da ala da antera, unida à cabeça dos estiletes (seta); uma câmara estigmatífera; a porção unida dos estiletes; e parte da cabeça dos estiletes. **E**- corte transversal da flor mostrando a porção basilar da coluna dos filetes contendo as cinco câmaras com o tecido secretor (corado pela safranina) forrando seu interior e, dentro da coluna, a porção apical dos dois ovários. **F**- corte transversal da flor mostrando a coluna dos filetes circundando os dois estiletes. Notam-se as cinco anteras, cada antera com duas polínias; as alas de duas anteras adjacentes formam a fenda anteral (cinco fendas), projetada radialmente; cada fenda apresenta um canal externo e outro interno e, no interior da fenda, localiza-se a câmara estigmatífera e o epitélio secretor. **AL** ala da antera, **AM** apêndice membranoso da antera, **AN** antera, **CA** cabeça dos estiletes, **CD** caudícula, **CE** câmara estigmatífera, **CF** coluna dos filetes, **CN** cavidade nectarífera, **ES** epitélio secretor, **ET** estilete, **FA** fenda anteral, **FE** fenda externa, **FI** fenda interna, **OV** ovário, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SE** sépala, **SC** segmento da corona.

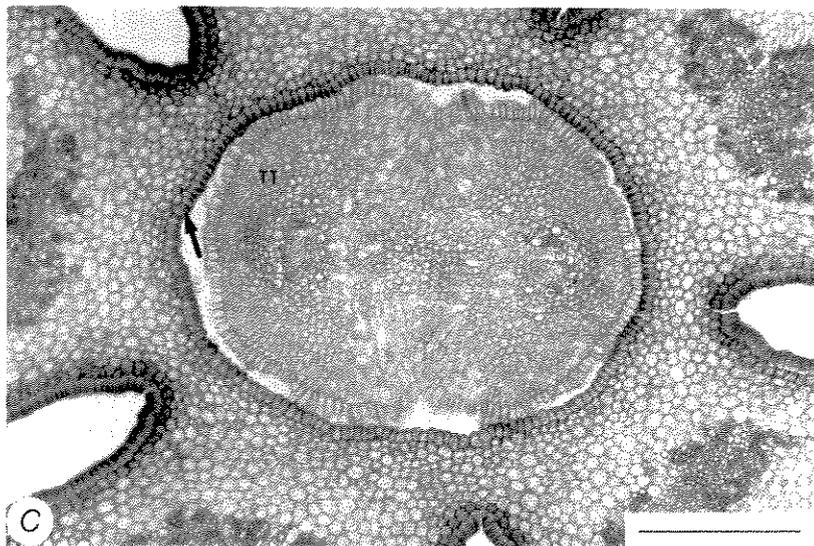
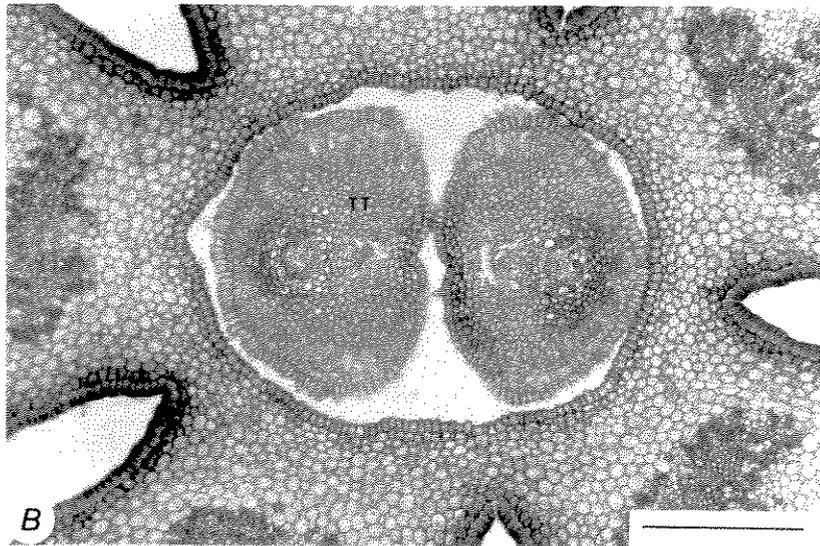
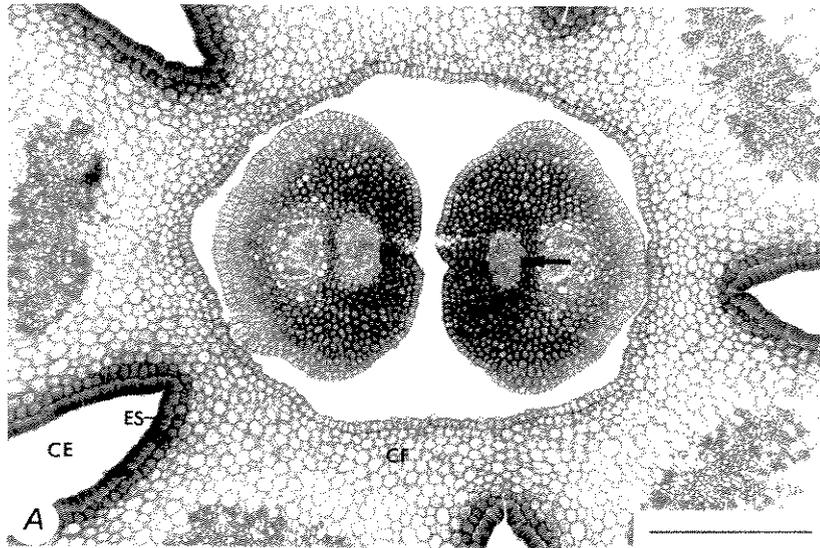


primeira vez, secreção mista de mono-(glicose) e polissacarídeos, num tecido considerado apenas nectarífero (cf. GALIL & ZERONI, 1965; VALENTE, 1977; CHRIST & SCHNEPF, 1985; KUNZE, 1991, 1995). O néctar e a mucilagem parecem exercer importante papel na reprodução de **O. banksii** subsp. **banksii**: o néctar provavelmente como estimulador da germinação de tubos (cf. EISIKOWITCH, 1986; KEVAN et al., 1989; KUNZE, 1991) e a mucilagem como meio para o crescimento dos tubos (cf. ENDRESS, 1980). KUNZE (1995) menciona para duas espécies de Gonolobeae (**Matelea reticulata** e **M. argentinensis**) a existência de dois tipos de nectários com funções distintas: o primário, localizado dentro da fenda anteral, produz o néctar responsável pela germinação dos tubos polínicos e pelo seu crescimento até alcançar a cabeça dos estiletos, após a inserção da polínia; e o secundário, localizado dentro de cavidades nectaríferas formadas pela corona, produz o néctar procurado pelos polinizadores. Estudos histoquímicos nessas estruturas secretoras, especialmente no “nectário primário”, seriam necessários para verificar se exudam apenas néctar.

O gineceu possui dois ovários súperos, cada ovário com numerosos óvulos e placentação marginal, dois estiletos e a cabeça dos estiletos (cf. VALENTE, 1977; Figuras 4B, C). As células epidérmicas da placenta apresentam características de células secretoras (VALENTE, 1977; Figura 17A). Os estiletos, enquanto isolados, são do tipo oco, e apresentam, cada um, as características mencionadas por VASIL & JOHRI (1964) para esse tipo, ou seja, um canal estilar forrado por epiderme glandular que funciona como tecido transmissor (Figura 17C). As células epidérmicas do canal estilar são contínuas às células epidérmicas da placenta (cf. JOHRI, 1966; SAGE & WILLIAMS, 1995; Figura 17). Estudos ultraestruturais e histoquímicos confirmaram o caráter secretor dessas células em flores de **Asclepias exaltata** (SAGE & WILLIAMS, 1995). Os estiletos fundem-se na sua porção apical e, durante a união, o canal estilar, de cada um deles, é substituído por células parenquimáticas, isodiamétricas (Figura 5A);

essas células, com a safranina, ficam com o citoplasma corado (Figura 5B), provavelmente devido ao seu conteúdo denso (cf. JOHRI, 1966). Esse tecido parenquimático modifica sua posição, de central para periférico (Figuras 5, 9, 18), à medida que os estiletos unidos aproximam-se da cabeça dos estiletos, e deve funcionar como tecido transmissor, agora em estiletos do tipo sólido (cf. VASIL & JOHRI, 1964; JOHRI, 1966). O tecido transmissor, de cada estilete sólido, parece manter sua individualidade, mesmo após a união dos estiletos; os tecidos apresentam-se em posições opostas e separados por células parenquimáticas organizadas frouxamente (Figura 5C). Em **A. exaltata**, o estilete sólido é representado pelas células subepidérmicas, frouxamente organizadas, que se estendem da superfície estigmatífera (localizada na face abaxial da cabeça dos estiletos) até o canal estilar (SAGE & WILLIAMS, 1995). As diferenças entre **A. exaltata** e **O. banksii** subsp. **banksii** estão relacionadas principalmente ao percurso dos tubos polínicos, que na primeira espécie penetram no tecido da cabeça dos estiletos, ao passo que em **O. banksii** subsp. **banksii** os tubos polínicos não penetram nesse tecido (percurso descrito a seguir). Muitas das características dos estiletos de **Oxypetalum** (presente estudo) e **Asclepias** (SAGE & WILLIAMS, 1995) são comuns em monocotiledôneas (VASIL & JOHRI, 1964) e estilete sólido na sua porção superior e oco na porção inferior também foram observados em alguns táxons de Amaryllidaceae (JOHRI, 1966). A cabeça dos estiletos apresenta um apêndice crasso, alongado e bifurcado no ápice (Figura 3D) e, na sua região lateral, logo acima das fendas anterais, encontram-se os tecidos secretores dos transladores (cf. VALENTE, 1977; Figura 4B); estes tecidos são semelhantes aos observados em outras Asclepiadaceae (KUNZE, 1993, 1994). Cada translador é constituído de retináculo longo e duas caudículas laminares largas (Tabela 4) e dotadas, cada uma, de um dente (Figura 3F). Cada retináculo apresenta um sulco ao longo de sua extensão (Figura 19C), na região mediana e as caudículas sustentam, cada uma, uma polínia de anteras adjacentes (Figura 3E). O conjunto constituído pelo translador mais as duas

Figura 5 - Processo de união dos estiletos e de substituição do canal estilar por células parenquimáticas para formação dos estiletos sólidos de **Oxypetalum banksii** subsp. **banksii**. **A**- início da substituição do canal estilar por células parenquimáticas. Nota-se que o estilete da direita ainda mostra vestígio do canal estilar (seta). **B**- células parenquimáticas dos estiletos, agora sólidos, ficam coradas pela safranina (citoplasma vermelho). **C**- estiletos unidos e dois conjuntos de células parenquimáticas localizados opostamente; essas células ficam coradas pela safranina (tecido transmissor de cada estilete sólido). Notam-se células epidérmicas alongadas e irregulares, principalmente entre os estiletos e o início da formação do tecido secretor, internamente à coluna dos filetes (seta). **CE** câmara estigmatífera, **CF** coluna dos filetes, **ES** epitélio secretor, **TT** células parenquimáticas do tecido transmissor. Barra = 1 mm.



polínias forma o polinário (Figura 3F), unidade carregada pelos polinizadores.

O ginostégio é cilíndrico, séssil (cf. LIEDE, 1996) e exposto fora do tubo da corola (Figuras 3A, E, 4A). A área de fusão entre estames e cabeça dos estiletos ocorre na parte superior do tubo dos filetes e, principalmente, dos anéis radiais (duas protruções laterais dos filetes conectadas com a parte interna das alas) com a região basilar da cabeça dos estiletos (Figuras 4C, D), confirmando o observado por KUNZE (1996) em outras espécies de *Asclepiadeae*. A fusão ocorre pelo encaixe das células epidérmicas.

A posição do estigma nas *Asclepiadaceae* é controversa (cf. HOLM, 1950; GALIL & ZERONI, 1965; HESLOP-HARRISON & SHIVANNA, 1977; VALENTE, 1977; KUNZE, 1991). Mais recentemente, SAGE & WILLIAMS (1995) classificaram o estigma de *Asclepias exaltata* como do tipo seco, localizado na face abaxial da cabeça dos estiletos. Esses autores mencionaram que a hidratação das polínias, para que ocorra a germinação dos tubos polínicos, é feita por tecidos não-estigmatíferos (tecidos nectaríferos), localizados no androceu. De acordo com HESLOP-HARRISON (1981), funcionalmente, a superfície receptiva deve apresentar certos requisitos mínimos: ela deve capturar grãos de pólen, fornecer a eles a oportunidade de se hidratarem, condições para germinação dos tubos polínicos e pontos de entrada para esses tubos, além de guiá-los em direção ao estilete. Considerando esses requisitos, as câmaras, localizadas sob as fendas anterais, recebem a polínia e dentro delas ocorre a germinação dos tubos polínicos, estimulada pela secreção do tecido glandular interestaminal (cf. EISIKOWITCH, 1986; KEVAN et al., 1989; KUNZE, 1991), indicando que as câmaras e o seu tecido secretor atuam como estigma, embora localizados no androceu. Além disso, polínia deixada abaixo da fenda (na cavidade nectarífera) ou parcialmente inserida na câmara (parte da polínia fica fora da fenda) tem seus tubos germinados e crescendo em direção à cabeça dos estiletos (KUNZE, 1991; KUNZE et al., 1994; presente estudo), indicando que a câmara e a secreção dentro dela também oferecem as condições necessárias

para que os tubos cresçam e sejam guiados até o estilete. Em *O. banksii* subsp. *banksii*, a polínia é inserida na câmara com a sua região convexa posicionada defronte do tecido secretor e dessa região emergem os tubos polínicos. Os tubos crescem em direção à cabeça dos estiletos e, no topo da coluna interestaminal, mudam de direção, descrevendo um ângulo de aproximadamente 180°, acompanhando o tecido secretor agora localizado na porção interna da coluna estaminal, próximo aos estiletos. No espaço entre a coluna estaminal e os estiletos, os tubos distribuem-se ao redor da região unida dos estiletos (Figura 6), localizada logo abaixo da cabeça dos estiletos, e penetram nessa região. O tecido secretor parece ser essencial para o crescimento e condução dos tubos até os estiletos, provavelmente devido à secreção da mucilagem. ENDRESS (1979, 1980, 1982) registrou nas flores femininas em forma de sicônio de alguns gêneros de Monimiaceae a produção de mucilagem; essa secreção estende-se numa camada contínua, do “poro” apical da flor, onde são depositados os grãos de pólen, até os óvulos localizados dentro da taça floral. De acordo com esse autor, essa mucilagem funciona como um meio transmissor de tubos polínicos; a área secretora da estreita entrada da taça floral (o “poro” apical) representa um “hiperestigma” e a polinização é não-carpelar. De modo semelhante, o tecido glandular interestaminal de *O. banksii* subsp. *banksii*, além do néctar, secreta mucilagem, que estaria funcionando como um meio transmissor, e a câmara funcionaria como um “hiperestigma”, caracterizando uma polinização não-carpelar. Em algumas Apocynaceae (espécies mais evoluídas da subfamília Apocynoideae) a captura do pólen da probóscide dos insetos polinizadores foi completamente transferida para o androceu, isto é, para chumaços de pêlos semelhantes à escovas, localizados na face ventral das anteras (FALLEN, 1986). De acordo com essa autora, esses pêlos podem ser secretores, produzindo substância aderente (mucilagem?), e sua função primária parece ser a de aumentar as chances de remoção dos grãos de pólen dos insetos. Nessas plantas o estigma estaria localizado no nível de ligação entre antera e cabeça

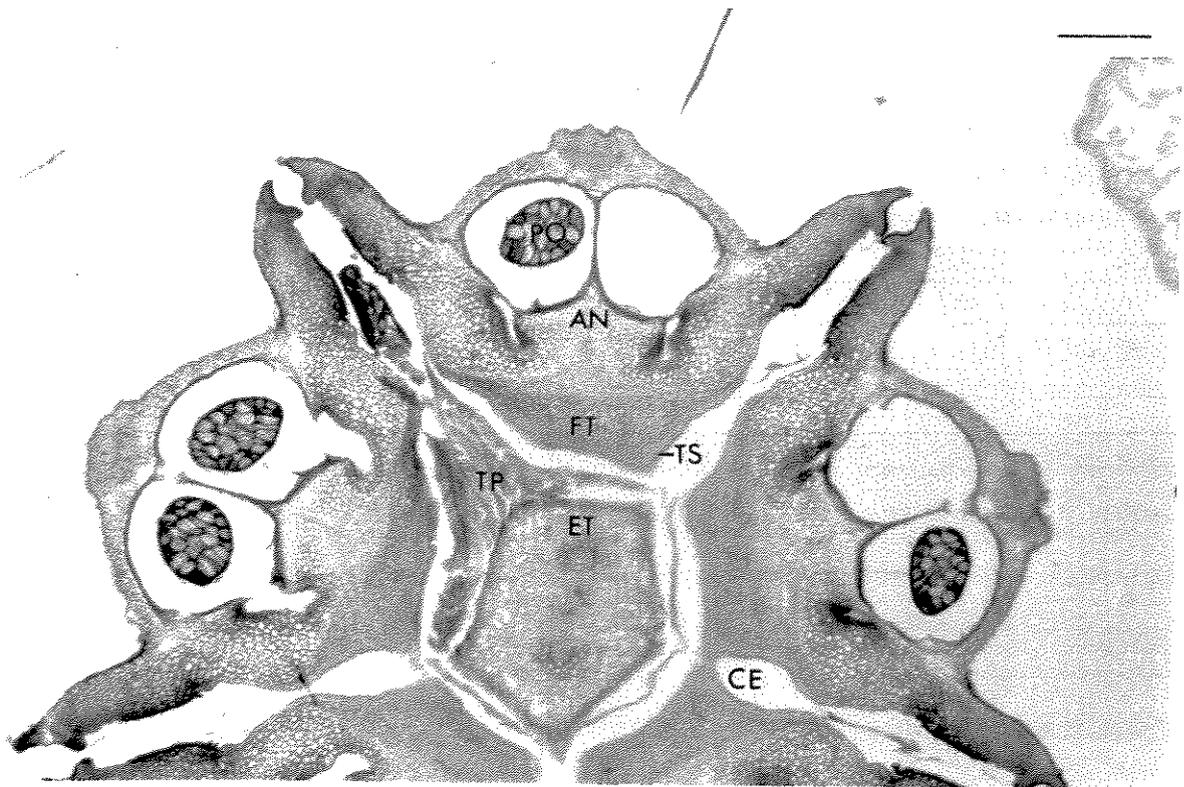


Figura 6 - Corte transversal de uma flor de **Oxypetalum banksii** subsp. **banksii**, polinizada com uma polínia, mostrando a porção apical da coluna dos filetes rodeando os estiletes unidos e os tubos polínicos crescendo ao redor dos estiletes, acompanhando o tecido secretor interno. AN antera, CE câmara estigmatífera, ET estilete, FT filete, PO polínia, TP tubos polínicos, TS tecido secretor. Barra = 1 mm.

dos estiletes ou pouco abaixo dessa ligação (FALLEN, 1986). Considerando o exposto para **O. banksii** subsp. **banksii**, seria interessante verificar se os grãos de pólen capturados nos pêlos das anteras dessas Apocynaceae germinam e iniciam o seu crescimento na secreção produzida por esses pêlos. Mais estudos morfológicos, ultraestruturais e histoquímicos em flores de Asclepiadaceae são necessários, considerando os níveis de complexidade do ginostégio, para melhor definir a localização da região estigmatífera.

Os tubos polínicos de uma polínia penetram nos estiletes, sólidos e unidos (Figura 6), através da epiderme composta por células alongadas e irregulares (cf. SAGE et al., 1990; SAGE & WILLIAMS, 1995; Figura 5C) e distribuem-se nos

dois canais estilares (Tabela 5) e ovários. Assim, parece haver um “compitum” (cf. KUNZE, 1991) na região dos estiletos sólidos, possibilitando esse padrão de distribuição de tubos, que resulta na produção de folículos gêmeos (os dois frutos da mesma flor), independentemente da câmara estigmatífera que recebeu a polínia. Entretanto, nessa região, cada estilete apresenta o seu próprio tecido transmissor e, provavelmente, inexistente uma interligação entre eles. Novamente, a secreção mucilagínosa do tecido glandular interno da coluna dos filetes parece permitir que os tubos cresçam ao redor dos estiletos e alcancem os seus tecidos transmissores, desempenhando o papel do “compitum”, embora seja de natureza não-carpelar. Tipo semelhante de “compitum” é encontrado em espécies de Monimiaceae, Annonaceae, Austrobaileyaceae, Lardizabalaceae e Nymphaeaceae (ENDRESS, 1982). De acordo com esse autor, essas plantas apresentam uma camada comum de mucilagem sobre os estigmas e essa camada funciona como receptora de pólen para todos os carpelos e é denominada de “compitum extrapistilar”. Nas Apocynaceae, o “compitum” está presente e é do tipo intrapistilar (CARR & CARR, 1961; FALLEN, 1986). Nas Asclepiadaceae, KUNZE (1991) discute a sua presença em sete espécies, concluindo que apenas **Secamone alpinii** e **Tylophora** sp. devem apresentar uma área interconectiva dos lóculos, localizada logo acima dos estiletos livres; por falta de material dessas plantas, não realizou uma observação direta do percurso dos seus tubos. Esse autor conclui que, para as espécies de Asclepiadaceae altamente evoluídas, a estratégia é de alocação dos tubos polínicos de uma polínia para fertilizar somente um carpelo, resultando na produção de um folículo por flor, e ressaltou que o número de grãos de pólen de uma polínia é limitado e uma distribuição similar de tubos polínicos em ambos os ovários resultaria em muitos óvulos não-fertilizados. A produção principalmente de folículos gêmeos em **O. banksii** subsp. **banksii** (cf. Tabelas 11, 12) indica uma outra estratégia na família e demonstra que uma polínia inserida por flor

Tabela 5 - Crescimento de tubos polínicos no(s) estilete(s) de flores de seis espécies de *Oxypetalum*, de acordo com o número e posição da câmara estigmatifera que recebeu a polínia.

Espécie	Total de flores examinadas	Fenda com polínia (nº. de estilete com tubos polínicos/ nº. de flores examinadas)												
		2ª										3ª		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
<i>O. alpinum</i> var. <i>alpinum</i>	26	1/20	1/1	-	-	-	-	-	-	-	-	2/1	2/3	1/1
<i>O. appendiculatum</i>	59	1/20	1/5	-	1/1	1/2	2/5	2/5	2/1	2/3	2/3	2/3	2/9	1/4 2/1 ^c
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i>	22	1/2 2/20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. jacobinae</i>	48	1/19 2/1	1/6	1/2	1/1	-	2/4	2/6	2/2	2/2	2/1	2/1	2/3	1/1
<i>O. pachyglossum</i>	71	1/20	1/3	1/5 2/1 ^c	1/7	1/4 2/1 ^c	2/2	2/6	2/5	2/6	2/5	2/5	2/4	1/1 2/1 ^c
<i>O. subriparium</i>	46	1/7 2/1 ^c	1/5	1/1 2/1 ^c	-	1/7 2/1 ^c	2/8	-	-	2/2	-	-	1/2 2/6	1/4 2/1 ^c

a. Foram consideradas as 10 possibilidades de se inserir duas polínias por flor. Os esquemas mostram as câmaras que receberam polínias, considerando que três câmaras localizam-se ao lado de um dos ramos da bifurcação e as outras duas ao lado do outro ramo da bifurcação. o = com polínia inserida; - = sem polínia inserida.

b. Foram inseridas três polínias nas três câmaras adjacentes, ao lado do ramo da bifurcação correspondente à essas câmaras. o = com polínia inserida; - = sem polínia inserida.

c. Um dos estiletos com poucos tubos polínicos (p.ex. 3 a 8) e o outro com diversos tubos.

apresenta grãos de pólen suficientes para fecundar os óvulos dos dois ovários; essa estratégia é possível devido à presença do “compitum”.

O. banksii subsp. **banksii** apresentando um “hiperestigma” e, ao mesmo tempo, “compitum extrapistilar” é um resultado único entre as espécies estudadas (Tabela 5), entre outras Asclepiadaceae (SAGE et al., 1990; KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991) e entre outras angiospermas (ENDRESS, 1982).

Após penetrarem nos estiletos, os tubos obliteram os tecidos transmissores sólidos e, em seguida, fazem o mesmo com o tecido transmissor dos canais estilares, durante o seu crescimento em direção aos ovários. Atingem os ovários em 36 horas após a polinização. Nos ovários, os tubos crescem ao longo da superfície placentar, entre os óvulos (cf. KUNZE & LIEDE, 1991; SAGE & WILLIAMS, 1995) e alcançam a micrópila dos vários óvulos, em 48 horas.

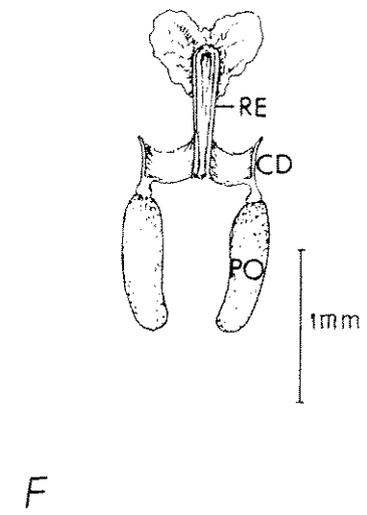
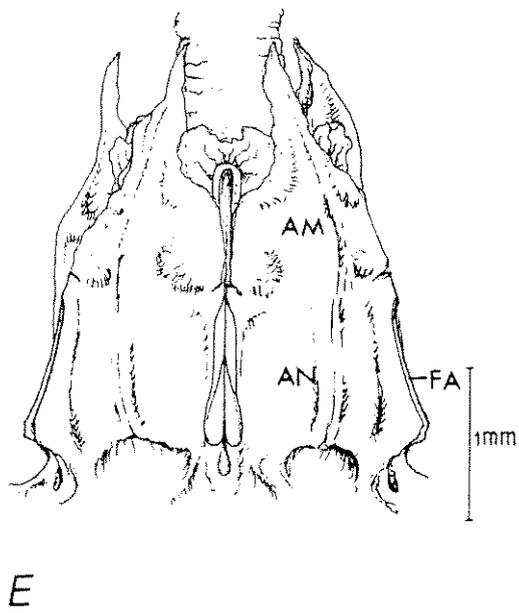
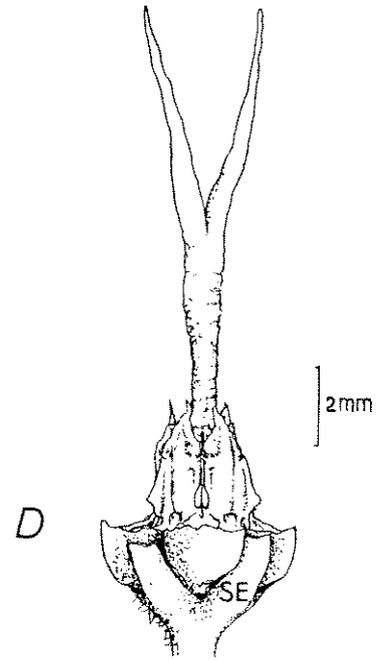
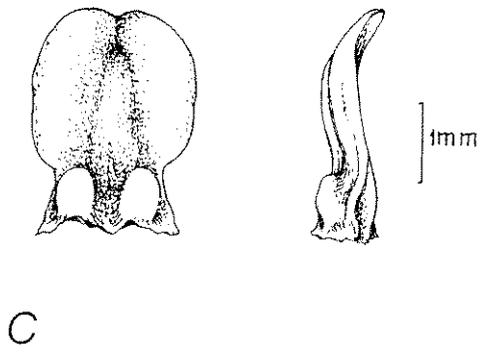
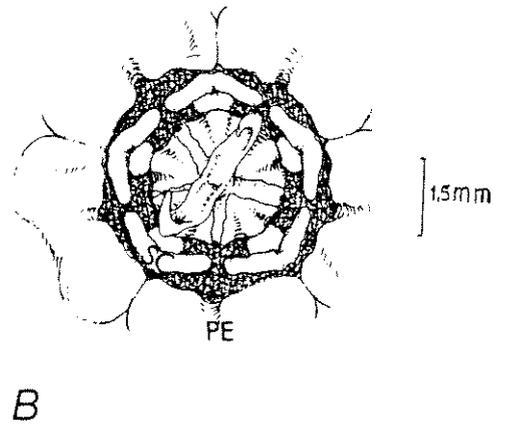
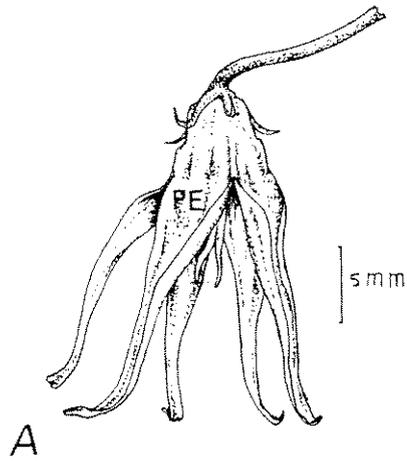
4.2.2. **Oxypetalum appendiculatum**

O número de peças de cada verticilo das flores de **O. appendiculatum** e sua disposição são os mesmos observados em **O. banksii** subsp. **banksii** (Figura 2). As flores também abrem ao longo do dia e permanecem expostas aos visitantes florais durante vários dias e noites consecutivos (Tabela 3).

As flores, na antese, são pendentes (Figura 1D; Tabela 4). O cálice apresenta coléteres e a corola, tubo longo, se comparado com o de **O. banksii** subsp. **banksii**, e lacínios eretos, longos e amarelo-esverdeados (Tabela 4, Figura 7A). As “bolsas” também estão presentes na corola, entre as sépalas (Figura 7D).

A coroa apresenta os segmentos inclusos no tubo da corola e cada segmento possui duas protuberâncias gibosas, localizadas na região ventral basilar (Tabela 4; Figura 7C). O tipo de coroa é também a interestaminal ($C_{(is)}$) + anular (C_a). Nas regiões interestaminais também observam-se cavidades, formadas pela coroa e pela corola (Figura 8A), que ampliam o espaço abaixo

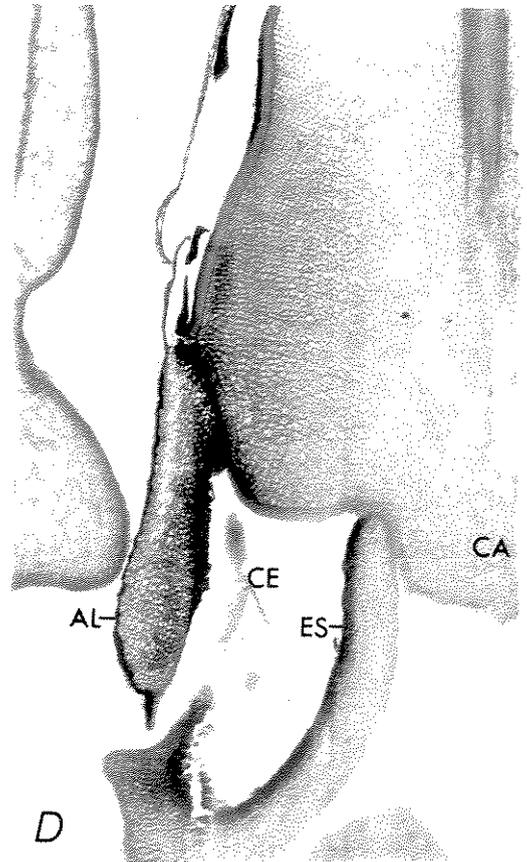
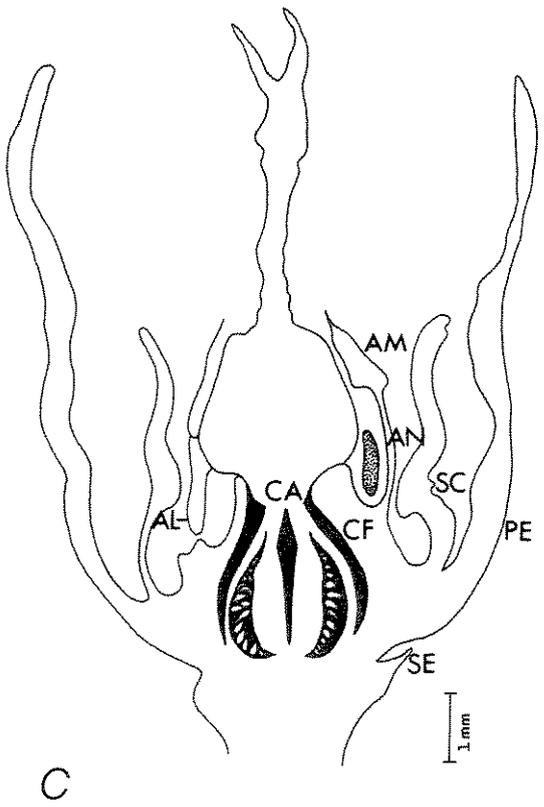
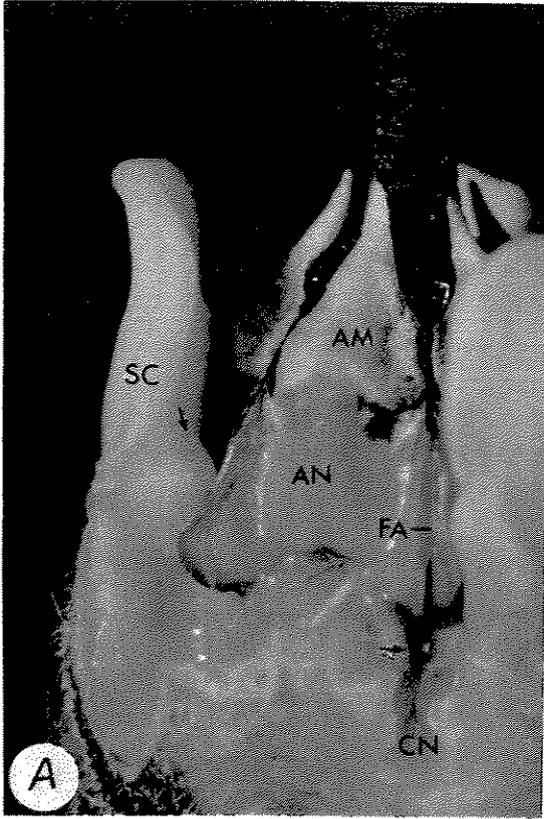
Figura 7 - **Oxypetalum appendiculatum**: **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. Notam-se as cinco unidades de polinização; cada unidade compreendendo o espaço entre dois segmentos adjacentes de coroa. **C**- segmentos da coroa vistos de frente (região adaxial) e de perfil. **D**- flor mostrando metade de duas sépalas, corola quase totalmente removida, exceto as "bolsas" entre as sépalas, e o ginostégio. **E**- ginostégio ampliado apresentando duas das cinco anteras e três das cinco fendas anterais. **F**- polinário; o retináculo apresenta um apêndice, característico dessa espécie. **AM** apêndice membranoso da antera, **AN** antera, **CD** caudícula, **FA** fenda anterai, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SC** segmento de coroa, **SE** sépala.



das fendas anteriores (Tabela 4). Os segmentos da coroa contatam o dorso das anteras, dividindo a flor em cinco unidades independentes de polinização (Figura 7B). As protuberâncias, de cada segmento, formam os obstáculos entre as anteras (Figuras 7B, 8A), criando as unidades. Cada unidade é composta de uma cavidade, uma fenda anterior e, acima dela, o retináculo. Essas unidades devem apresentar função semelhante às unidades observadas em flores de algumas Apocynaceae (FALLEN, 1986), ou seja, dirigem o aparelho bucal dos insetos dentro do tubo floral, provavelmente aumentando as chances de polinização.

O androceu de **O. appendiculatum** difere do de **O. banksii** subsp. **banksii** principalmente sob dois aspectos: apresenta maior área de união do tubo dos filetes com a região basilar da cabeça dos estiletes (Figura 8C) e os seus tecidos secretores interestaminais não alcançam a região interna do tubo dos filetes. Nesse aspecto, o androceu de **O. appendiculatum** assemelha-se ao de outras Asclepiadeae (KUNZE, 1996), com os tecidos secretores iniciando-se na região interestaminal, abaixo das fendas anteriores, e prolongando-se para dentro das câmaras, localizadas sob as fendas, até alcançar a cabeça dos estiletes; a cabeça encontra-se projetada radialmente sobre a câmara (Figuras 8C, D). Esse tipo de tecido secretor, limitado pela cabeça dos estiletes, define um percurso de tubos polínicos (descrito a seguir) diferente do observado em **O. banksii** subsp. **banksii**. Outras diferenças no androceu dessas espécies estão relacionadas ao tamanho das fendas anteriores e das polínias (Tabela 4; Figuras 7E, F). As fendas, na sua porção basilar, apresentam o canal externo amplo e aberto (Figuras 7E, 8A) e separado do canal interno por uma constricção; encontram-se projetadas radialmente em toda a sua extensão, mas principalmente na sua porção basilar (Figuras 7E, 8A). Logo abaixo de cada fenda, observa-se uma abertura mais ampla do tecido onde inicia-se a formação do epitélio secretor (Figuras 8A, B), ausente em **O. banksii** subsp. **banksii**. O teste realizado com a glico-fita, no material acumulado nas cavidades formadas pela coroa e corola, também foi positivo; o néctar é o recurso procurado pelos insetos.

Figura 8 - *Oxypetalum appendiculatum*: **A-** flor com corola e um segmento de corona removidos, mostrando: um segmento de corona de perfil contatando uma antera com sua porção gibosa basilar (seta); duas cavidades nectaríferas, localizadas abaixo das fendas anterais; a corona interestaminal revestindo a cavidade nectarífera (à esquerda); a abertura localizada logo abaixo da fenda (seta; mais detalhes na próxima figura); duas fendas, a da esquerda mostra sua projeção radial, principalmente na porção basilar; e uma antera completa. **B-** corte longitudinal mostrando a abertura localizada logo abaixo da fenda (observam-se as duas alas de anteras adjacentes em vermelho); a epiderme (seta) que forra essa abertura é secretora (observa-se material secretado junto à epiderme). **C-** desenho esquemático da flor, em corte longitudinal, mostrando a posição dos verticilos florais e sua união. Notam-se, à direita, parte de uma sépala, de uma pétala, um segmento de corona, uma antera (com polínia) no dorso da coluna dos filetes; essa coluna une-se à cabeça dos estiletes numa grande extensão. No centro está representado o gineceu com os dois ovários, dois estiletes e a cabeça dos estiletes. À esquerda, notam-se parte de uma pétala, de um segmento de corona, uma ala de antera unida à cabeça dos estiletes, uma câmara estigmatífera e uma coluna interestaminal que contém o tecido secretor (mais detalhes na próxima figura). **D-** corte longitudinal mostrando parte da cabeça dos estiletes, protusão lateral do filete (conectada com a parte interna da ala da antera) unida à cabeça dos estiletes, câmara estigmatífera e a coluna interestaminal contendo o tecido secretor e contatando a cabeça dos estiletes. O tecido secretor inicia-se na região interestaminal abaixo da fenda (observado também na Figura B) e prolonga-se até alcançar a cabeça dos estiletes. **AL** ala da antera, **AM** apêndice membranoso da antera, **AN** antera, **CA** cabeça dos estiletes, **CE** câmara estigmatífera, **CF** coluna dos filetes, **CN** cavidade nectarífera, **ES** epitélio secretor, **FA** fenda anterai, **PE** pétala, **SE** sépala, **SC** segmento da corona.



O gineceu assemelha-se ao de *O. banksii* subsp. *banksii*, exceto em relação à posição da cabeça dos estiletos e do tecido transmissor dos estiletos sólidos. Em *O. appendiculatum* a formação da cabeça dos estiletos inicia-se dentro da coluna dos filetes (Figuras 8C, 9A). Nesse local, são acrescentadas células aos estiletos unidos (Figura 9), preenchendo todo o espaço e culminando na fusão da epiderme da cabeça dos estiletos com a epiderme da coluna dos filetes (Figura 9C; compare com *O. banksii* subsp. *banksii*, Figura 5C). Esta fusão assemelha-se à observada em outras Asclepiadeae (KUNZE, 1996). Os tecidos transmissores dos estiletos sólidos estendem-se dos canais estilares até a região da cabeça posicionada logo acima da coluna dos filetes contendo o tecido secretor (Figura 10A). Ao longo desse trajeto, o tecido transmissor de cada estilete também modifica sua posição de central para periférico, parece manter sua individualidade e é constituído de células parenquimáticas com o citoplasma que fica corado pela safranina (Figuras 9, 10B). Características do translador (retináculo + caudículas) são apresentadas na Tabela 4 e Figura 7F.

O ginostégio é cônico, séssil (cf. LIEDE, 1996) e incluso no tubo da corola (Figuras 7A, D, E).

A localização da área receptiva de *O. appendiculatum* é semelhante à de *O. banksii* subsp. *banksii* e, portanto, a câmara, sob as fendas anterais, é estigmatífera (“hiperestigma”, *sensu* ENDRESS, 1979). As polínias de *O. appendiculatum* são parcialmente inseridas nas câmaras, ocupando apenas a metade inferior, com sua região convexa posicionada defronte do tecido secretor. Dessa região emergem os tubos polínicos, que crescem acompanhando o tecido secretor em direção à cabeça dos estiletos. A secreção do tecido glandular interestaminal também parece ser essencial para a germinação, crescimento e orientação dos tubos polínicos até atingirem o gineceu. Provavelmente, esse tecido também produz mucilagem, além de néctar, que estaria funcionando como meio transmissor. Testes histoquímicos e estudos ultraestruturais são necessários para esclarecer essa questão.

Figura 9 - Processo de união dos estiletos, de substituição do canal estilar por células parenquimáticas para formação dos estiletos sólidos e de formação da cabeça dos estiletos de **Oxypetalum appendiculatum**. **A**- início da união entre os estiletos, ainda com canais estilares, e da formação da cabeça dos estiletos. Nota-se a adição de células parenquimáticas ao redor dos estiletos. **B**- estiletos unidos e totalmente envolvidos pelas células da cabeça dos estiletos. Notam-se dois grupos de células parenquimáticas que se coram com a safranina (tecidos transmissores dos estiletos sólidos) substituindo os canais estilares. **C**- tecidos transmissores na posição periférica. Nota-se a fusão das células epidérmicas da cabeça dos estiletos com as células epidérmicas da coluna dos filetes (seta). **AN** antera, **CE** câmara estigmatífera, **CF** coluna dos filetes, **ES** epitélio secretor, **TT** tecido transmissor dos estiletos sólidos. Barra = 1 mm.

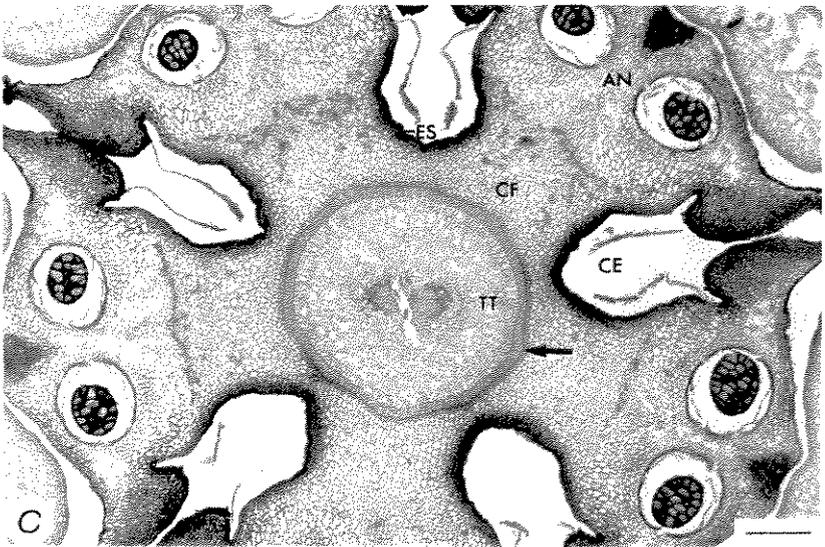
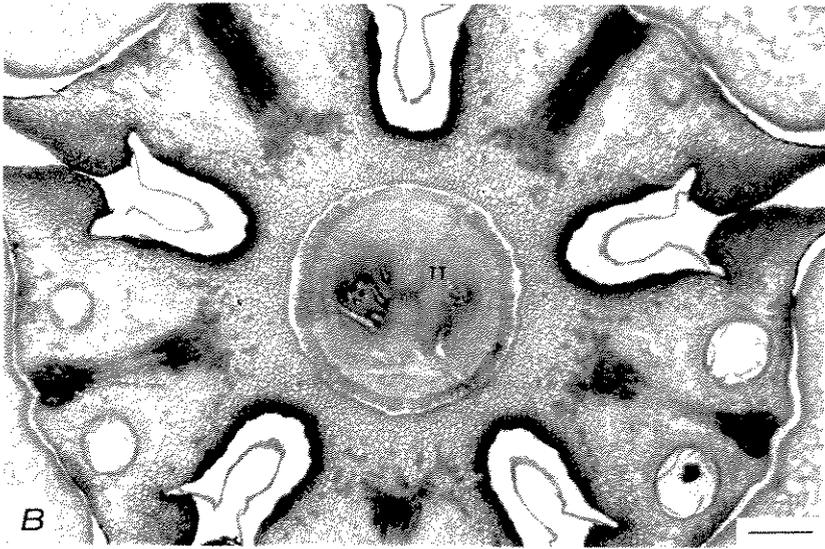
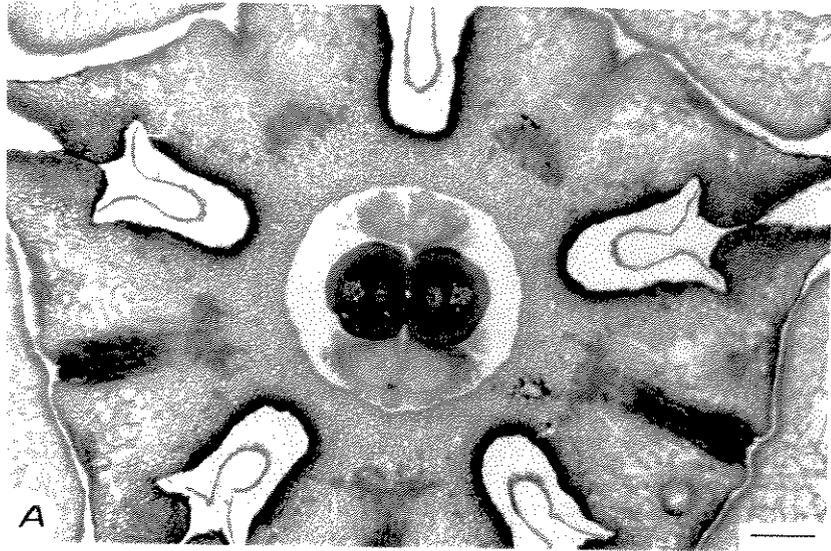
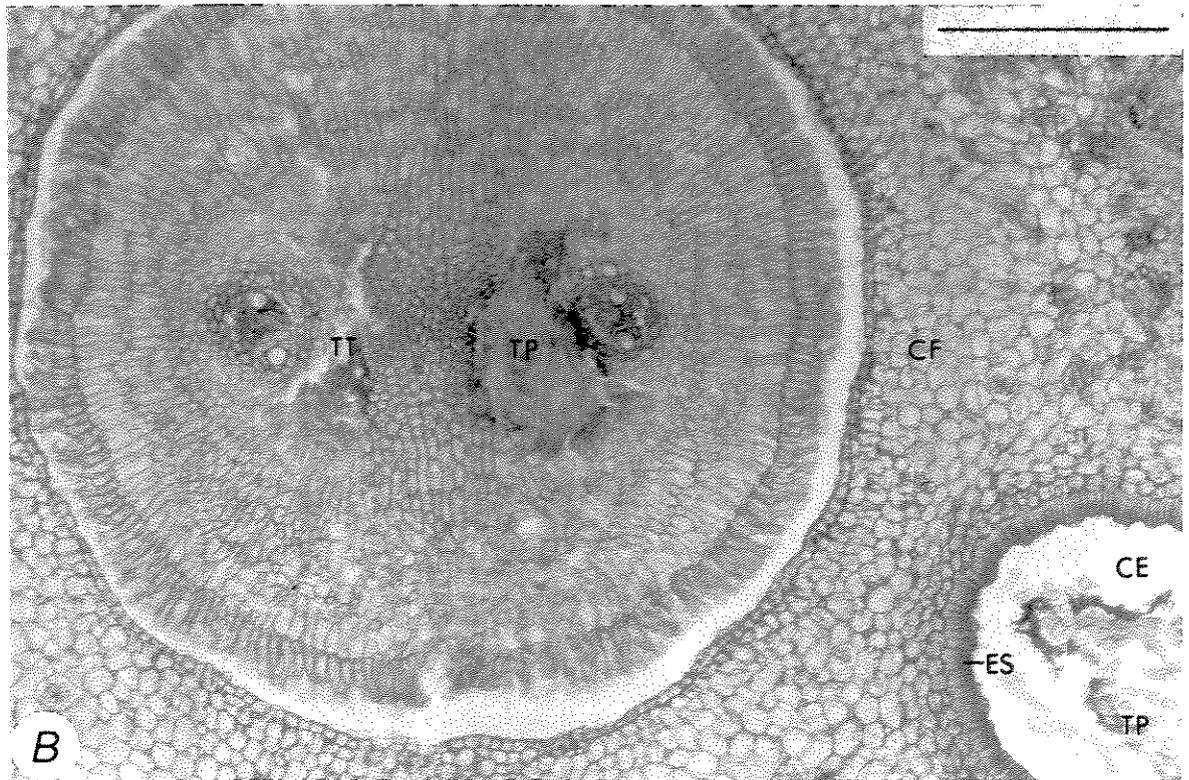
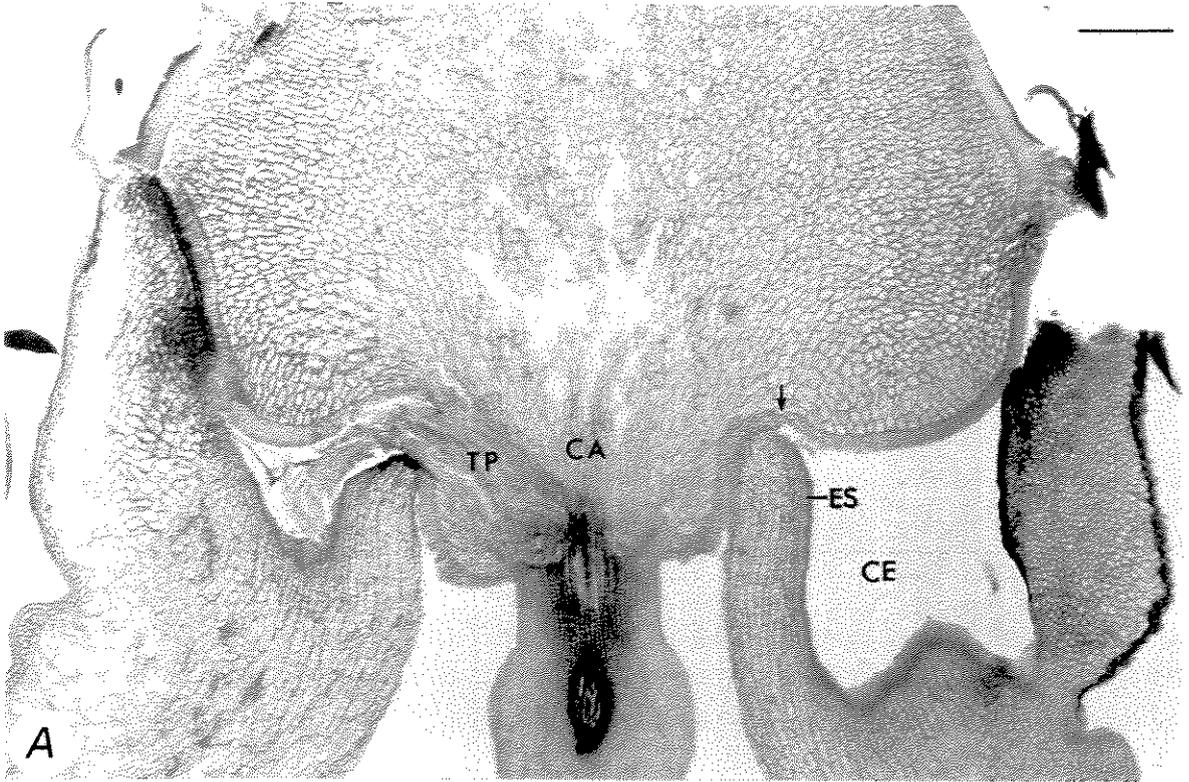


Figura 10 - Flor polinizada de **Oxypetalum appendiculatum**: **A**- corte longitudinal mostrando, à esquerda, os tubos polínicos de uma polínia atravessando o tecido transmissor do estiletes sólido até atingir o canal estilar do estiletes oco correspondente. À direita, observam-se uma coluna contendo o tecido secretor e as células epidérmicas atípicas (seta), logo acima da coluna, que recebem os tubos polínicos ao penetrarem no gineceu. **B**- corte transversal mostrando a cabeça dos estiletes, dentro da coluna dos filetes, e os dois grupos de células parenquimáticas representando os tecidos transmissores dos estiletes sólidos. Observam-se tubos polínicos em um dos tecidos transmissores e, à direita, a câmara estigmatífera que recebeu a polínia, também com tubos polínicos. **CA** cabeça dos estiletes, **CE** câmara estigmatífera, **CF** coluna dos filetes, **ES** epitélio secretor, **TP** tubos polínicos, **TT** tecido transmissor do estilete sólido. Barra = 1 mm.

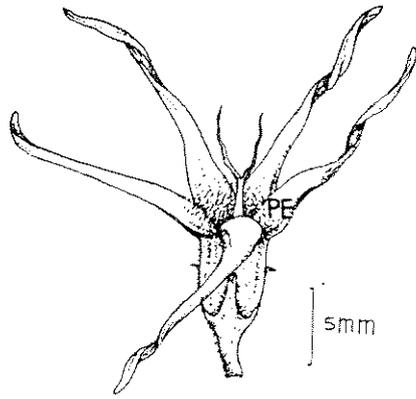


Os tubos polínicos de uma polínia inserida em uma câmara estigmatífera por flor penetram no gineceu através de células epidérmicas atípicas, células longas e posicionadas obliquamente, da região basilar da cabeça dos estiletos, localizada logo acima da coluna dos filetes que contém o tecido secretor (Figura 10A). Os tubos obliteram o tecido transmissor de um dos estiletos sólidos (Figura 10) e, em seguida, fazem o mesmo com o tecido transmissor do estilete oco correspondente ao estilete sólido. A relação entre as cinco câmaras estigmatíferas e os dois estiletos/ovários é a mesma observada em **Asclepias amplexicaulis** (SAGE et al., 1990), isto é, considerando os ramos da bifurcação do apêndice da cabeça dos estiletos, as câmaras estigmatíferas organizam-se da seguinte maneira: três localizam-se ao lado de um dos ramos e estão associadas a um dos estiletos/ovários; as outras duas câmaras ao lado do outro ramo e estão associadas ao outro estilete/ovário (Tabela 5; cf. Figura 18). Desse modo, polínias inseridas nas três câmaras adjacentes crescem e alcançam os óvulos de apenas um dos ovários; as outras duas câmaras adjacentes quando polinizadas, os tubos crescem e alcançam os óvulos do outro ovário (Tabela 5). As células parenquimáticas, localizadas entre os tecidos transmissores dos estiletos sólidos (Figura 10B), parecem funcionar como uma barreira, impedindo que os tubos de polínias inseridas em câmaras adjacentes alcancem o estilete não-correspondente a essas câmaras. Às vezes, alguns tubos polínicos (p.ex. de 3 a 8) conseguem quebrar essa barreira e atingir o estilete oposto (Tabela 5). Entretanto, para que haja a produção de folículos gêmeos, duas polínias devem ser inseridas por flor e em câmaras associadas a estiletos/ovários diferentes (cf. SAGE et al., 1990). Os tubos, no ovário, crescem ao longo da epiderme placentar e atingem a micrópila dos óvulos em 48 horas.

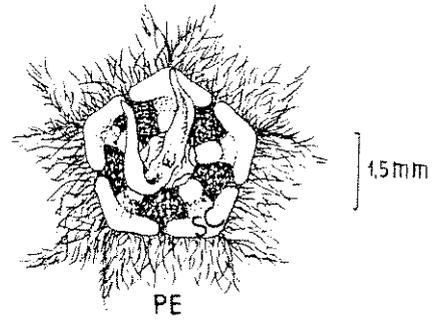
4.2.3. *Oxypetalum jacobinae*, *O. mexiae* e *O. subriparium*

As flores de *O. jacobinae* (Figura 11), *O. mexiae* (Figura 12) e *O. subriparium* (Figura 13) apresentam características semelhantes às de *O. banksii* subsp. *banksii* e *O. appendiculatum*, em relação ao número de peças de cada verticilo, disposição das peças (cf. Figura 2), flores abertas por vários dias e noites (Tabela 3), presença de coléteres no cálice, “bolsas” na corola (Figuras 11D, 12D, 13D) e tipo de corona. As flores, na antese, são eretas ou horizontais e as corolas variam em cor, tamanho e posição dos lacínios (Tabela 4; Figuras 11A, 12A, 13A). A corola de *O. jacobinae* apresenta densa pilosidade, com pêlos longos, principalmente na região basilar adaxial dos lacínios (Figura 11B) e, internamente, no tubo. O odor das flores de *O. mexiae* é, como em *O. banksii* subsp. *banksii*, produzido na corola. As coronas, assim como a de *O. appendiculatum*, apresentam os segmentos inclusos e com ornamentações (Tabela 4), que dividem a flor em cinco unidades de polinização (Figuras 11B, 12B, 13B). A ornamentação de cada segmento de *O. jacobinae* (Figura 11C) e *O. mexiae* (Figura 12C) difere da observada em *O. appendiculatum* (Figura 7C) e *O. subriparium* (Figura 13C) ou seja, apresenta um apêndice longitudinal, em vez de gibas basilares (Tabela 4). As cavidades nectaríferas (o teste com a glico-fita foi positivo), formadas pela corola e corona, estão presentes e ampliam o espaço abaixo das fendas anerais (Tabela 4). O androceu, o gineceu, o ginostégio (Figuras 11E, 12E, 13E), a relação entre as cinco câmaras estigmatíferas e os dois estiletos/ovários (cf. Figura 18C) e, por conseguinte, o padrão de distribuição dos tubos polínicos de uma polínia inserida por flor (Tabela 5), são similares aos de *O. appendiculatum*. Outras características do androceu e gineceu, comparativamente às das demais espécies estudadas, encontram-se na Tabela 4.

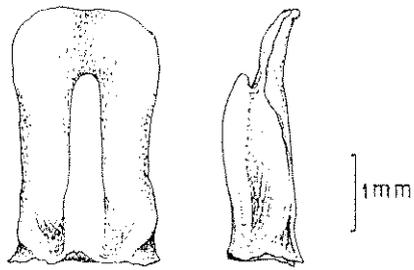
Figura 11 - ***Oxypetalum jacobinae***: **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. Notam-se densa pilosidade na corola e as cinco unidades de polinização. **C**- segmentos da corola vistos de frente (região adaxial) e de perfil. **D**- flor mostrando metade de uma sépala, corola quase totalmente removida, exceto as "bolsas" entre as sépalas, e o ginostégio. **E**- ginostégio ampliado apresentando três das cinco anteras e duas das cinco fendas anterais. **F**- polinário. **AM** apêndice membranoso, **AN** antera, **CD** caudícula, **FA** fenda anterai, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SC** segmento de corola, **SE** sépala.



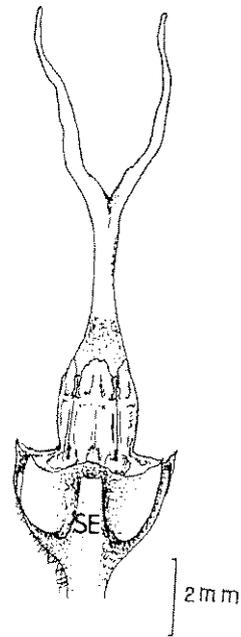
A



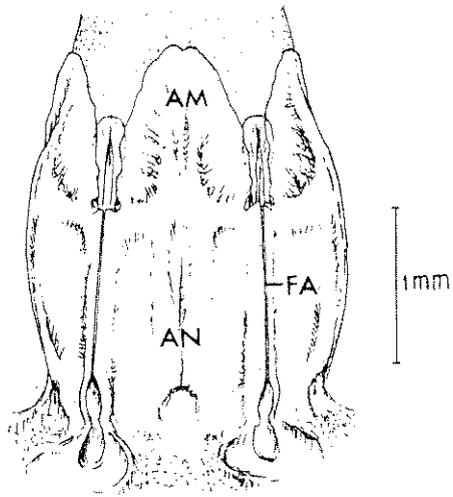
B



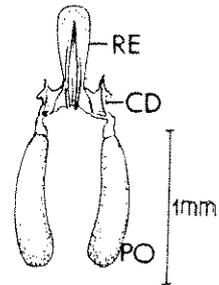
C



D

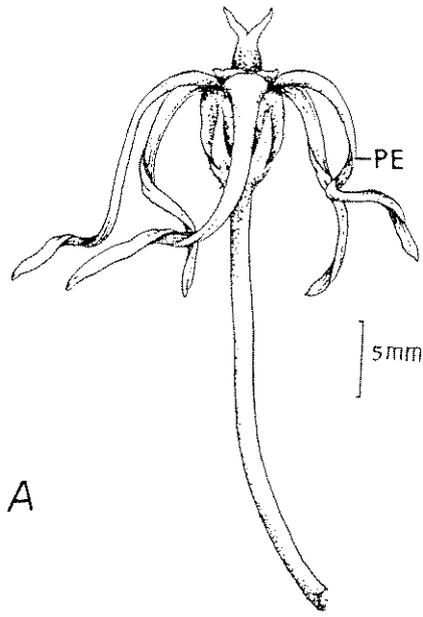


E

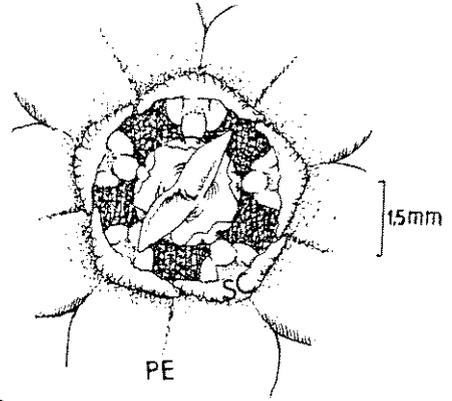


F

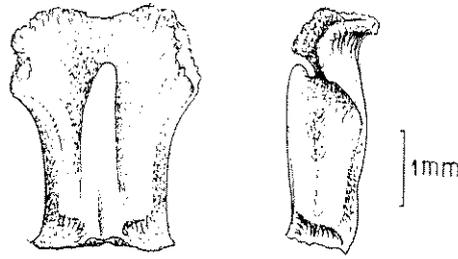
Figura 12 - **Oxypetalum mexiae**: **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. Notam-se as cinco unidades de polinização. **C**- segmentos da coroa vistos de frente (região adaxial) e de perfil. **D**- flor mostrando metade de uma sépala, corola quase totalmente removida, exceto as "bolsas" entre as sépalas, e o ginostégio. **E**- ginostégio ampliado apresentando três das cinco anteras e duas das cinco fendas anterais. **F**- polinário. **AM** apêndice membranoso, **AN** antera, **CD** caudícula, **FA** fenda anterai, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SC** segmento de coroa, **SE** sépala.



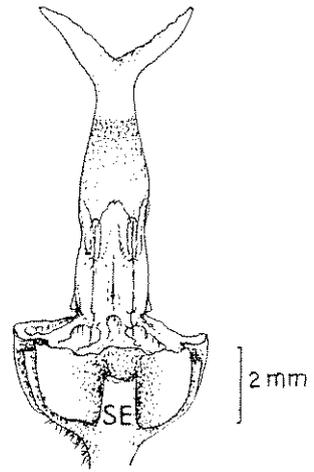
A



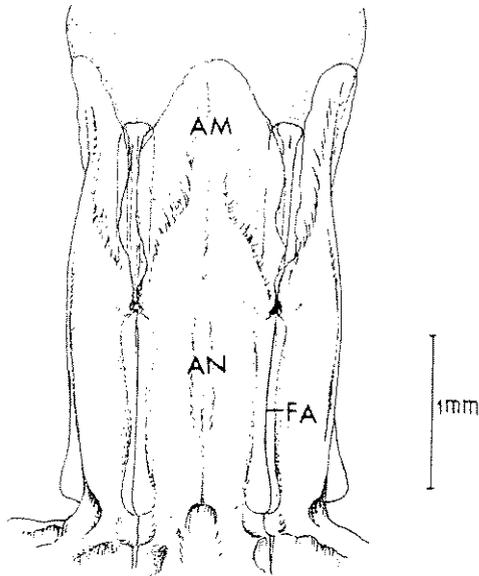
B



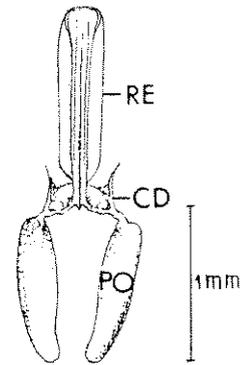
C



D

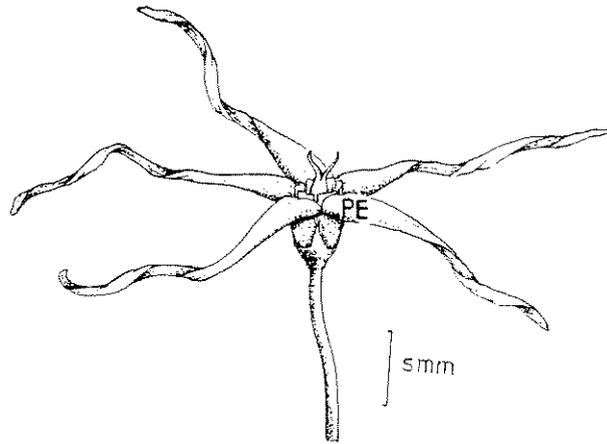


E

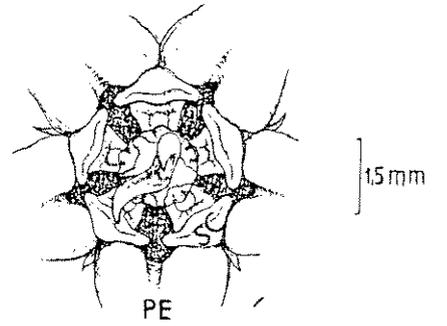


F

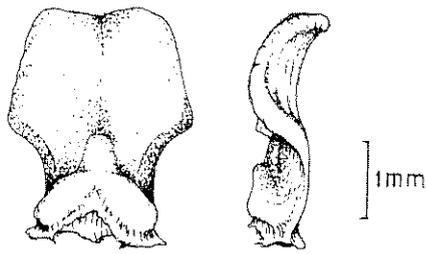
Figura 13 - **Oxypetalum subriparium**: **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. Notam-se as cinco unidades de polinização. **C**- segmentos da coroa vistos de frente (região adaxial) e de perfil. **D**- flor mostrando metade de duas sépalas, corola quase totalmente removida, exceto as "bolsas" entre as sépalas, e o ginostégio. **E**- ginostégio ampliado apresentando três das cinco anteras e duas das cinco fendas anterais. **F**- polinário. **AM** apêndice membranoso, **AN** antera, **CD** caudícula, **FA** fenda anteral, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SC** segmento de coroa, **SE** sépala.



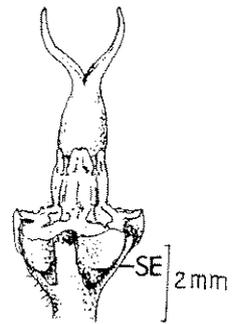
A



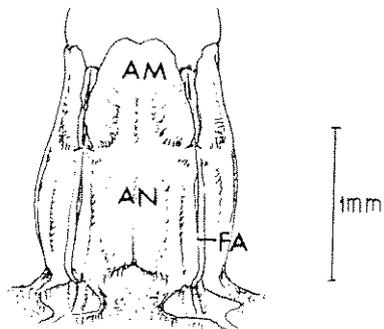
B



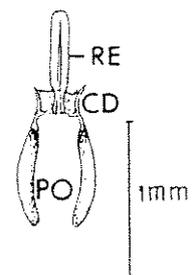
C



D



E



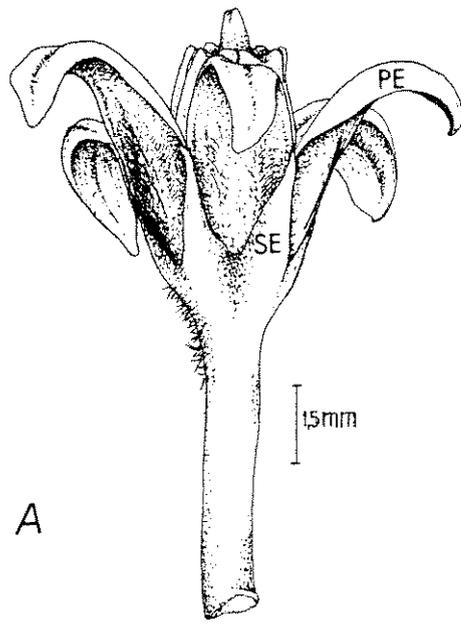
F

4.2.4. *Oxypetalum alpinum* var. *alpinum* e *O. pachyglossum*

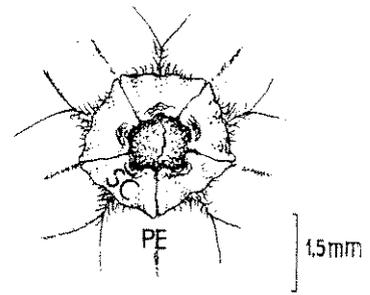
As flores de *O. alpinum* var. *alpinum* (Figura 14) e *O. pachyglossum* (Figura 15) apresentam número e disposição de peças semelhantes aos das demais espécies estudadas. Suas flores também são longevas (Tabela 3) e, na antese, são eretas e apresentam tubos e lacínios da corola curtos (Tabela 4; Figuras 14A, 15A). As "bolsas" da corola são pouco evidentes (Figuras 14D, 15D), especialmente em *O. pachyglossum*, e a corola apresenta um anel de pêlos longos localizado na região apical do tubo (Figuras 14B, 15B). Esses pêlos projetam-se radialmente entre os segmentos da corola (Figura 16A). As coronas parecem ser do tipo interestaminal (Ci) + anular (Ca), do sistema de classificação de LIEDE & KUNZE (1993), estando os segmentos presos à corola numa maior extensão (Figuras 16A, B), se comparados com os das demais espécies estudadas (cf. Figuras 4C, 8C). Os segmentos apresentam-se fora do tubo da corola (Figuras 16A) e sem ornamentação (Tabela 4; Figuras 14C, 15C); ocultam quase que totalmente o ginostégio, pois convergem para o centro floral, contactando e rodeando o apêndice da cabeça dos estiletos, com sua porção apical mais crassa (Figuras 14B, C, 15B, C, 16A, B). As cavidades, também nectaríferas (o teste com a glico-fita foi positivo), estão presentes, embora sejam mais superficiais. O comprimento do espaço abaixo das fendas anterais é, entretanto, semelhante ao das outras espécies (Tabela 4), devido ao ginostégio curto-estipitado (Figuras 14D, E, 15D, E; cf. LIEDE, 1996).

A coluna do androceu, de ambas as espécies, une-se com a porção basilar da cabeça dos estiletos e apresenta as anteras no dorso da coluna dos filetes (Figura 16B, D). O tecido secretor também inicia-se entre os filetes, abaixo das fendas anterais e já dentro de câmaras (cf. Figura 4E), e prolongam-se para dentro das fendas, forrando o interior das câmaras estigmatíferas e formando uma coluna contínua de epitélio secretor (Figuras 16B, C). O ápice dessa coluna, entretanto, não se une com a cabeça dos estiletos, tal como ocorre em

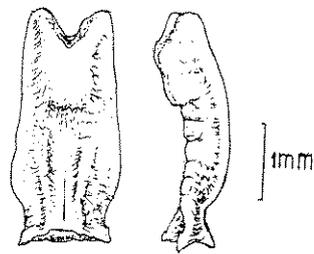
Figura 14 - **Oxypetalum alpinum** var. **alpinum**: **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. Notam-se pêlos no ápice do tubo da corola e os segmentos da coroa ao redor do apêndice da cabeça dos estiletes, ocultando o interior da flor. **C**- segmentos da coroa vistos de frente (região adaxial) e de perfil. **D**- flor mostrando metade de duas sépalas, corola quase totalmente removida e o ginostégio. **E**- ginostégio ampliado apresentando duas das cinco anteras e três das cinco fendas anterais. **F**- polinário. **AM** apêndice membranoso da antera, **AN** antera, **CD** caudícula, **FA** fenda anteral, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SC** segmento de coroa, **SE** sépala.



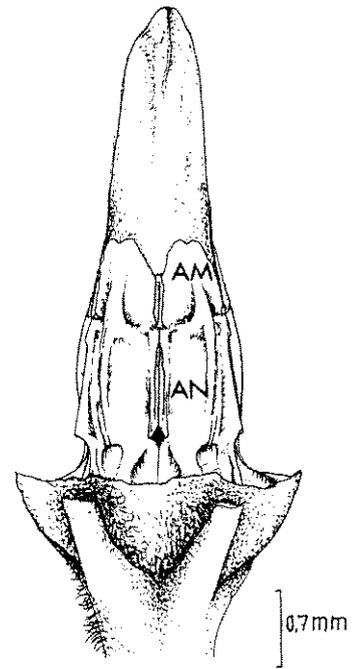
A



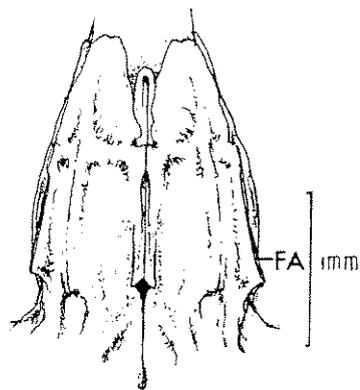
B



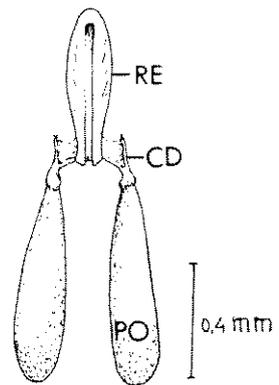
C



D

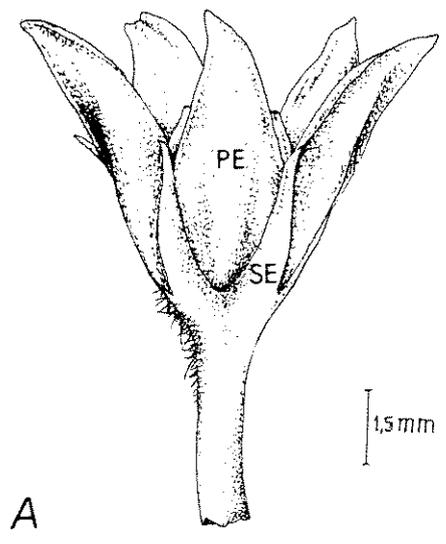


E

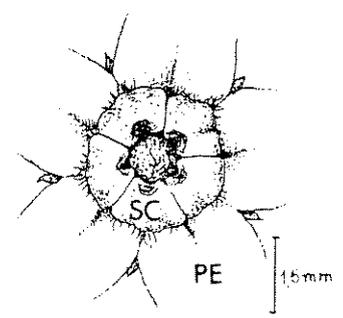


F

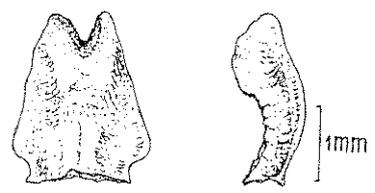
Figura 15 - **Oxypetalum pachyglossum**: **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. Notam-se pêlos no ápice do tubo da corola e os segmentos da coroa ao redor do apêndice da cabeça dos estiletes, ocultando o interior da flor. **C**- segmentos da coroa vistos de frente (região adaxial) e de perfil. **D**- flor mostrando metade de duas sépalas, corola quase totalmente removida e o ginostégio. **E**- ginostégio ampliado apresentando duas das cinco anteras e três das cinco fendas anterais. **F**- polinário. **AM** apêndice membranoso da antera, **AN** antera, **CD** caudícula, **FA** fenda anteral, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SC** segmento de coroa, **SE** sépala.



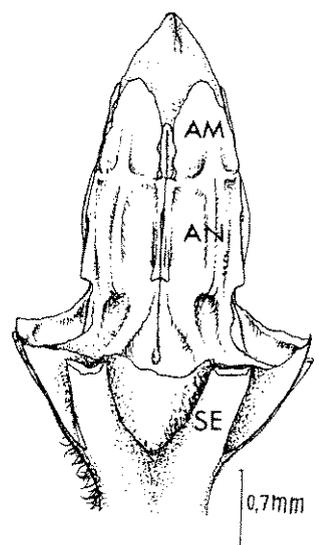
A



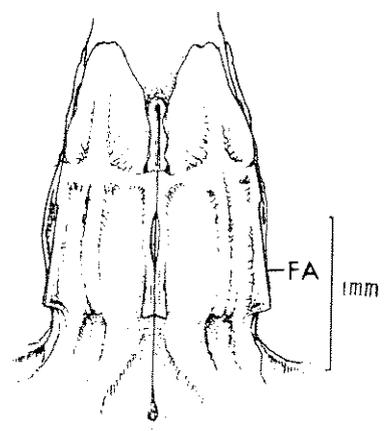
B



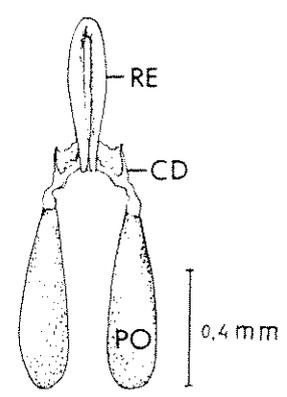
C



D

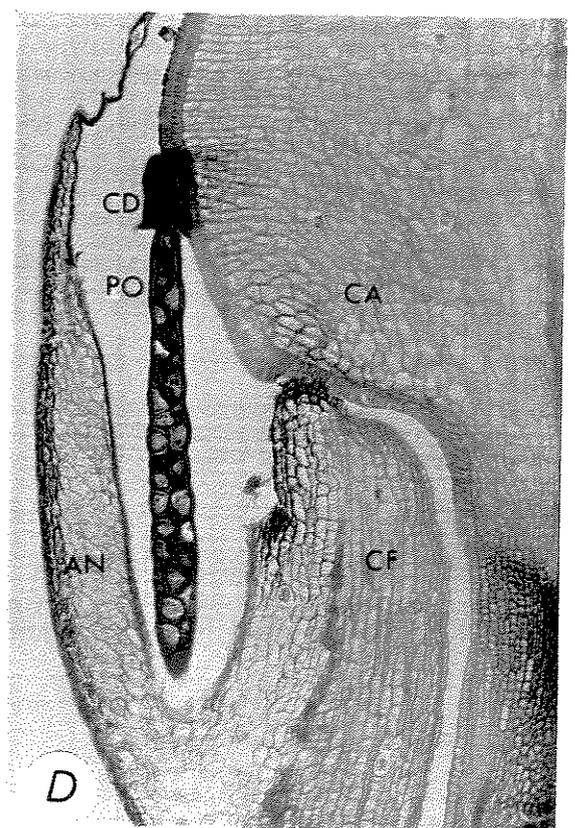
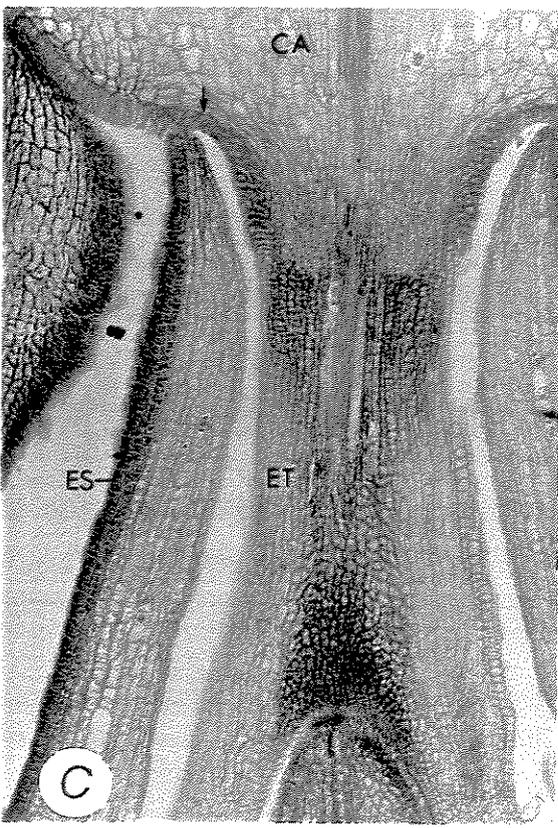
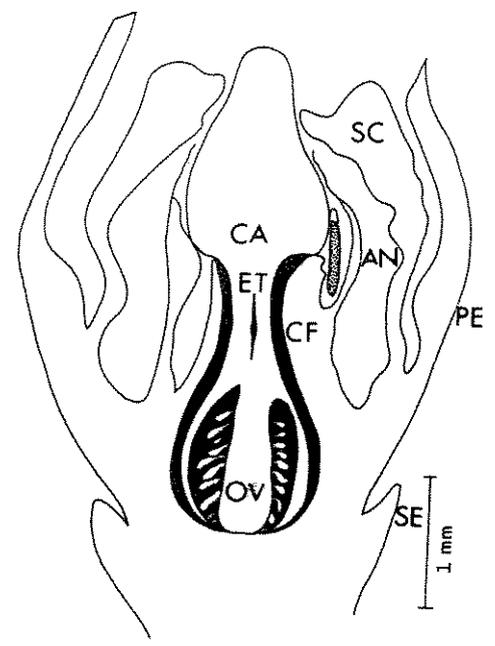


E



F

Figura 16 - **Oxypetalum pachyglossum**: **A**- flor com uma pétala e um segmento de corona removidos mostrando: pêlos da corola projetando-se radialmente para dentro do tubo da corola; segmentos da corona contatando o apêndice da cabeça dos estiletos; e o ginostégio. **B**- desenho esquemático da flor, em corte longitudinal, mostrando a posição dos verticilos e sua união. Notam-se, à direita, parte de uma sépala, de uma pétala, um segmento de corona, uma antera (com polínia ligada à caudícula secretada pela cabeça dos estiletos) no dorso da coluna dos filetes (mais detalhes em D). No centro está representado o gineceu com um dos ovários, um dos estiletos e a cabeça dos estiletos. À esquerda, notam-se parte de uma sépala, de uma pétala, um segmento de corona, a coluna dos filetes e uma coluna interestaminal que contém o tecido secretor (mais detalhes na próxima figura). **C**- corte longitudinal mostrando porção basilar da cabeça dos estiletos, um estilete e a coluna interestaminal contendo o tecido secretor. Notam-se as células epidérmicas atípicas (seta) localizadas logo acima da coluna do tecido secretor. **D**- corte longitudinal mostrando: parte apical da coluna dos filetes; a antera, no dorso da coluna, com a polínia ligada à porção basilar da caudícula secretada por células epidérmicas da região lateral da cabeça dos estiletos. **AN** antera, **CA** cabeça dos estiletos, **CD** caudícula, **CF** coluna dos filetes, **ES** epitélio secretor, **ET** estilete, **OV** ovário, **PE** pétala, **PO** polínia, **SE** sépala, **SC** segmento da corona.



O. banksii subsp. **banksii**, mas difere dessa espécie por não apresentar o tecido secretor na porção interna da coluna dos filetes (Figura 16C). Outras características do androceu, comparadas com as demais espécies estudadas, encontram-se na Tabela 4.

O gineceu dessas espécies (Figuras 17, 18, 19) também assemelha-se ao de **O. banksii** subsp. **banksii**. Características do translador (Figuras 14F, 15F, 19) encontram-se na Tabela 4.

Os tubos polínicos, de uma polínia inserida em uma câmara estigmatífera por flor, crescem em direção à cabeça dos estiletes e, próximo dela, mudam de direção, descrevendo um ângulo de 90°, penetrando no tecido transmissor de um dos estiletes sólidos, através da epiderme composta de células atípicas (longas e posicionadas obliquamente, Figura 16C). A relação entre as cinco câmaras estigmatíferas e os dois estiletes/ovários (Figura 18C) é similar à de **O. appendiculatum** e, por conseguinte, o padrão de distribuição dos tubos polínicos de uma polínia também é o mesmo dessa espécie (Tabela 5).

4.3. Polinização

O processo de polinização das espécies de **Oxypetalum** é semelhante ao de outras Asclepiadaceae (BOOKMAN, 1981; KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991), ou seja, ocorre a remoção de polinários e a inserção de polínias nas câmaras estigmatíferas, realizadas pelos insetos polinizadores.

Como o local de acúmulo de néctar nessas espécies é na cavidade nectarífera, localizada abaixo da fenda anteral, durante a remoção, os polinários prendem-se, através do sulco do retináculo, principalmente no aparelho bucal dos insetos (Figuras 22, 24 e 27) (cf. Müller, 1883 in LUMER & YOST, 1995) e, raramente, nas pernas. **O. banksii** subsp. **banksii** é, entre as espécies estudadas, a única que apresenta o ginostégio totalmente exposto (nas demais espécies o ginostégio fica envolto pelo tubo da corola e/ou segmentos da

Figura 17 - Processo de formação dos canais estilares em **Oxypetalum pachyglossum**: **A**- porção apical dos ovários e de suas placentas. Observa-se a epiderme glandular das placentas (setas). **B**- início da formação dos canais estilares, devido à redução das placentas e das epidermes glandulares. **C**- canais estilares formados; a epiderme glandular circunda os canais. Barra = 1 mm.

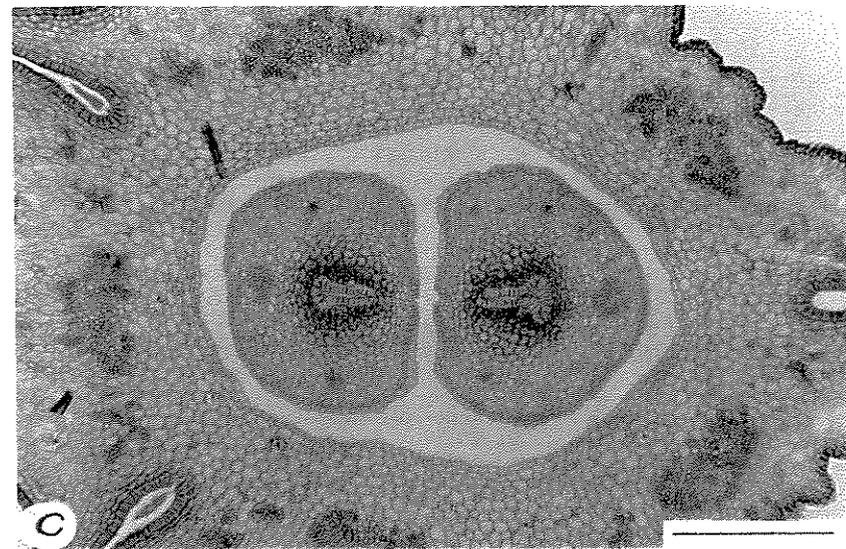
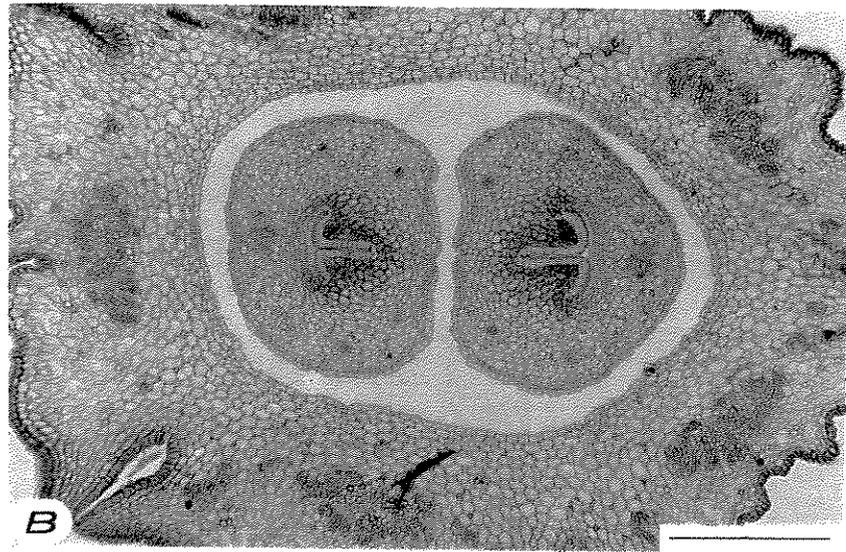
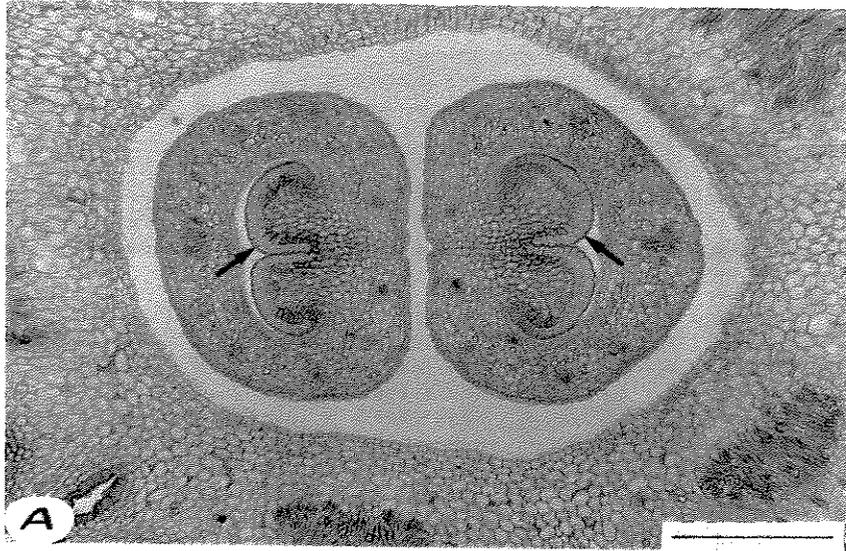


Figura 18 - Processo de união dos estiletes e de deslocamento do tecido transmissor dos estiletes sólidos, da posição central para periférica, em **Oxypetalum pachyglossum**: **A**- início de união dos estiletes e de deslocamento do tecido transmissor dos estiletes sólidos (suas células são agrupadas e ficam coradas pela safranina). Observa-se a relação entre as câmaras estigmatíferas e os dois estiletes, ou seja, as três câmaras, à esquerda, localizam-se mais próximas ao estilete também posicionado à esquerda; as outras duas câmaras localizam-se à direita mais próximas ao estilete também à direita. Os tubos polínicos de polínias inseridas em câmaras adjacentes (três ou duas) crescem e alcançam o estilete mais próximo. **B**- estiletes unidos e tecidos transmissores mais periféricos e em grupos isolados e opostos. **C**- tecidos transmissores na posição periférica. Observam-se ainda vestígios da união dos estiletes (setas) e é mantida a relação entre câmaras estigmatíferas e os estiletes; as células epidérmicas dos estiletes unidos apresentam-se alongadas. **AN** antera, **CE** câmara estigmatífera, **CF** coluna dos filetes, **ES** epitélio secretor, **TT** tecido transmissor dos estiletes sólidos. Barra = 1 mm.

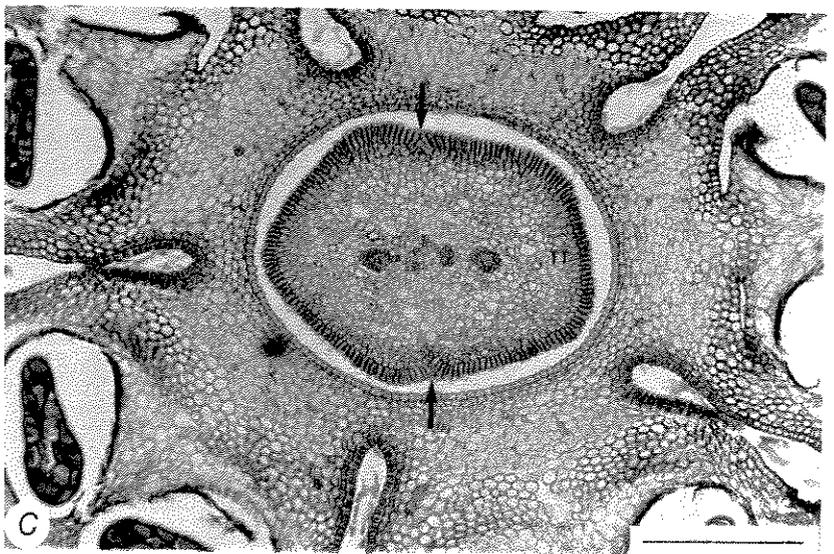
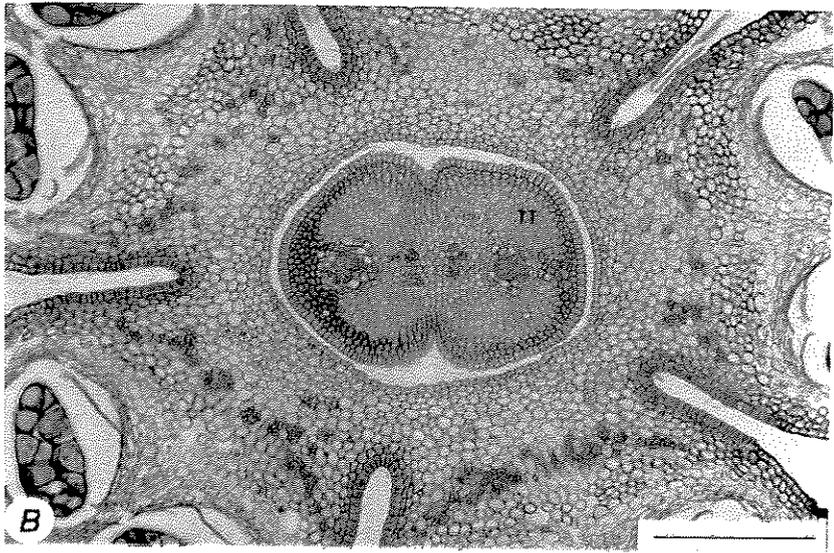
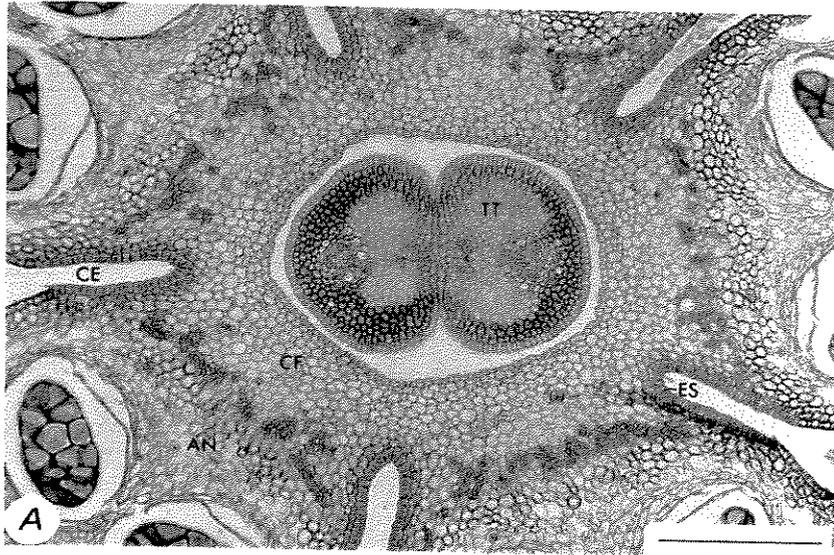
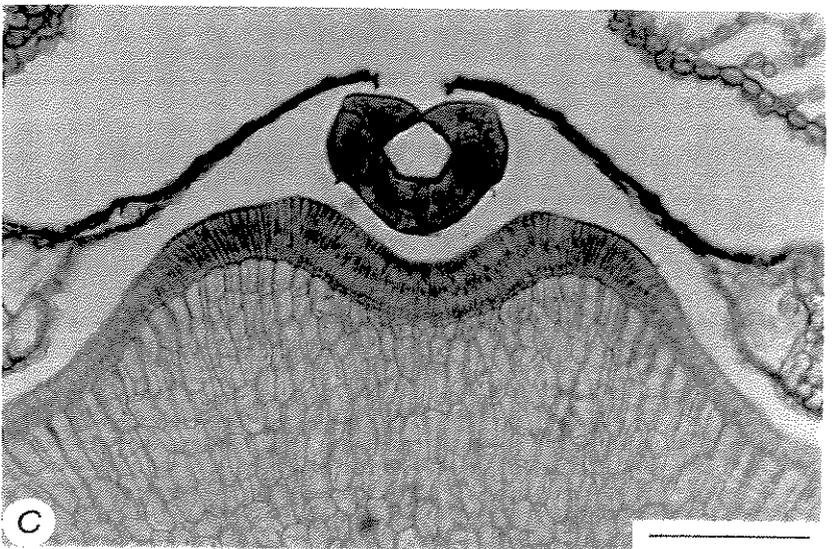
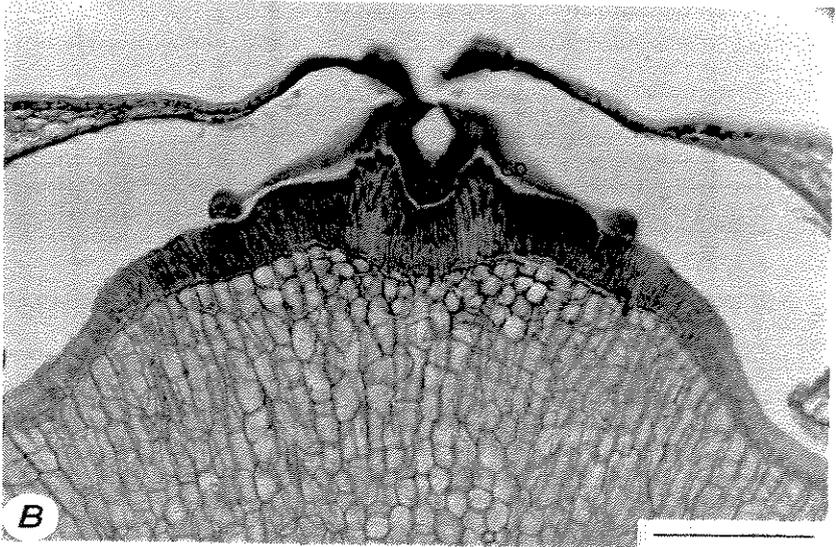
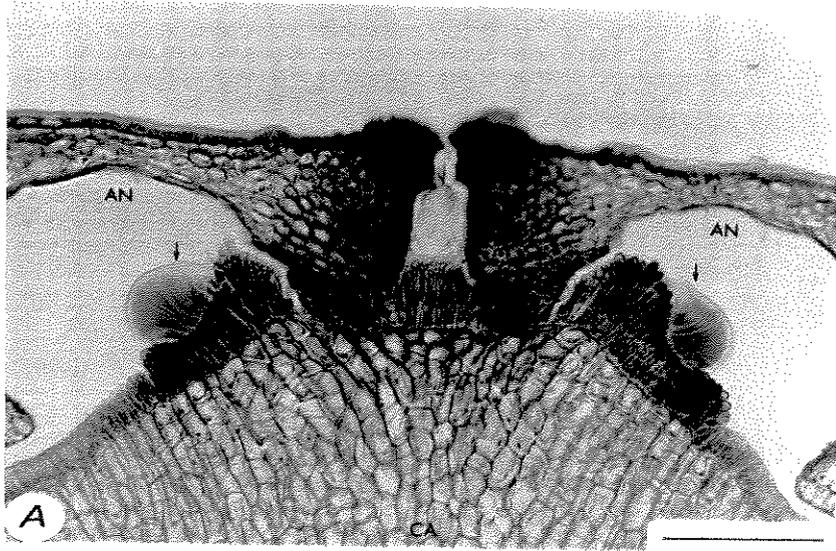


Figura 19 - Processo de formação do translador em **Oxypetalum pachyglossum**:
A- porção basilar das caudículas (setas) secretadas por células epidérmicas colunares da cabeça dos estiletes; essas células localizam-se dentro de anteras diferentes e adjacentes. **B-** caudículas e retináculo secretados por células epidérmicas colunares da cabeça dos estiletes, agora contínuas; no retináculo observa-se o sulco, na sua região mediana. **C-** retináculo mostrando o sulco. **AN** antera, **CA** cabeça dos estiletes, **CD** caudícula, **RE** retináculo. Barra = 0,5 mm.



corona), possibilitando que, às vezes, os polinários prendam-se nas pernas de alguns insetos. Esses insetos, nessa ocasião, apoiavam-se sobre o ginostégio em vez de apoiarem-se sobre os lacínios da corola (veja o tópico 4.4. Visitantes florais). KUNZE & LIEDE (1991) também observaram em **Sarcostemma pannosum** e **S. clausum** que, devido ao local de acúmulo do néctar (abaixo da fenda), seus polinários prendem-se principalmente no aparelho bucal dos insetos; quando os visitantes apoiam-se sobre ginostégio, durante as visitas às flores, suas pernas também podem carregar polinários. O processo de remoção de polinários das espécies estudadas é semelhante ao descrito por KUNZE (1991).

Logo após a remoção do polinário, as polínias de cinco espécies estudadas (**O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii**, **O. jacobinae**, **O. mexiae** e **O. subriparium**) modificam sua posição original, devido à rotação de 90° das caudículas (Figura 20A). Essa modificação é o primeiro passo para o processo de inserção de polínias, característica observada em várias outras espécies de Asclepiadaceae (MACIOR, 1965; BOOKMAN, 1981; KUNZE, 1991; KUNZE & LIEDE, 1991). Os polinários dessas espécies de **Oxypetalum**, quando corretamente posicionados no aparelho bucal dos insetos, apresentam as caudículas e as polínias pareadas e a margem externa convexa das polínias direcionada opostamente ao corpo do inseto (Figura 21). **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum** apresentaram rotação das caudículas em ângulo menor (cerca de 45°; Figura 20B) e, portanto, as polínias não se apresentam pareadas no aparelho bucal dos insetos, mas ligeiramente deslocadas da sua posição original (Figura 27). KUNZE (1991) cita algumas espécies (p.ex., **Microloma calycinum** e **Tylophora** sp.) em que as polínias mantêm sua posição original, após a remoção dos polinários, mas não menciona outras plantas com padrão semelhante a essas duas espécies de **Oxypetalum**. A modificação da posição original das polínias parece ocorrer em espécies que apresentam a germinação dos tubos polínicos num dos lados da polínia, geralmente o lado convexo (GALIL & ZERONI, 1965; KUNZE & LIEDE, 1991, presente estudo). A

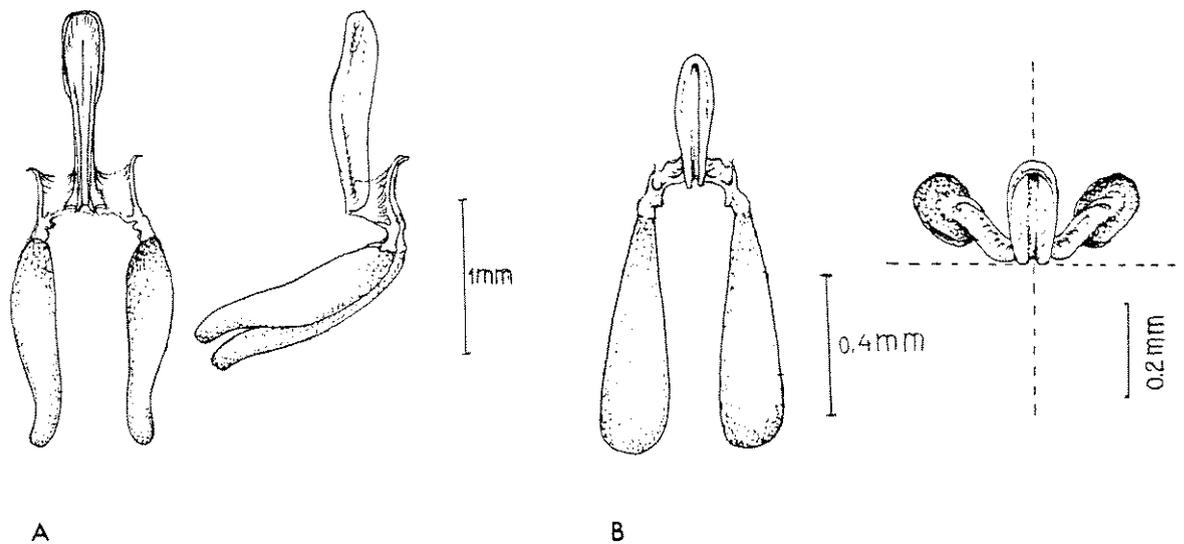


Figura 20 - Polinários. **A-** Polinários de **Oxypetalum banksii** subsp. **banksii**: à esquerda, na posição original e, à direita, após sua remoção, com rotação de 90° das caudículas. **B-** Polinários de **O. alpinum** var. **alpinum**: à esquerda, na posição original e, à direita, após sua remoção, com rotação de 45° (polinário visto de cima).

polínia deve ser inserida, na câmara estigmatífera, com esse lado em contato com o tecido secretor, localizado no interior da câmara.

Para que ocorra inserções, a polínia deve ser trazida para baixo da fenda anteral (Figura 21) e puxada para dentro da câmara estigmatífera. Após a inserção, ocorre, do mesmo modo como foi registrado em outras Asclepiadaceae (KUNZE, 1991), a quebra da caudícula e o remanescente do polinário permanece preso ao aparelho bucal do inseto, exceto em **O. appendiculatum**. Nesta espécie, geralmente, todo o polinário é depositado numa mesma fenda, ficando o inseto livre dele. Entre as espécies com remanescente de polinários no aparelho bucal, apenas **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum** apresentaram cadeias de polinários (cf. FROST, 1965; MACIOR, 1965) (Figura 27). Essas espécies são, entre as estudadas, as que apresentam as menores flores, com os menores polinários (Tabela 4) e, proporcionalmente, os maiores polinizadores (Tabela 10). Provavelmente, essas características florais associadas ao tamanho

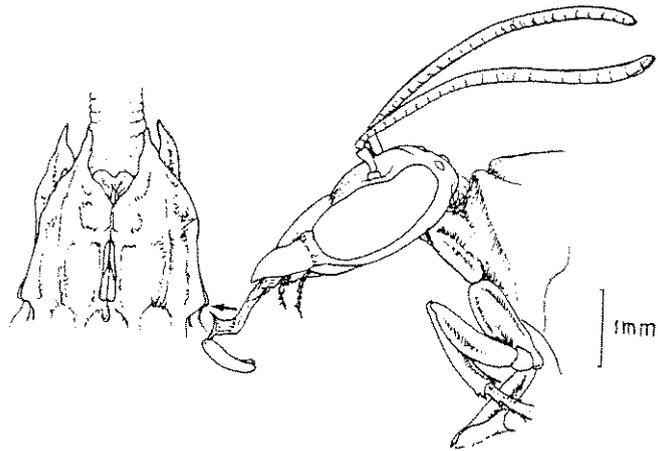


Figura 21 - Ginostégio de **Oxypetalum appendiculatum** e **Polybia ignobilis** (Hymenoptera, Vespidae) com um polinário dessa espécie no aparelho bucal; as polínias encontram-se pareadas, com sua margem convexa direcionada opostamente ao corpo do inseto, e posicionadas abaixo de uma fenda anteral (seta).

dos insetos permitem a formação de cadeias de polinários no aparelho bucal dos visitantes dessas plantas.

Vários atributos das flores de **Oxypetalum** guiam o aparelho bucal dos insetos dentro da flor, para que ocorra remoção e inserção de polínias. Entre esses atributos, também mencionados por KUNZE (1991) para outras espécies, destacam-se as características morfológicas da corona, resultando na formação de cinco unidades de polinização por flor (em **O. appendiculatum**, **O. jacobinae**, **O. mexiae**, **O. subriparium**; Figuras 7B, 11B, 12B, 13B) e o tecido nectarífero iniciando-se abaixo da fenda anteral (em todas as espécies estudadas; p.ex. Figuras 4E, 8B). Cada unidade da flor, compreendida por uma cavidade nectarífera, uma fenda e um retináculo, deve aumentar as chances de inserção e remoção de polínias, do mesmo modo que os nectários iniciando-se abaixo da fenda. KUNZE (1991) registrou em **Sisyranthus** sp., **Tylophora** sp. e **Microloma calycinum** tecido nectarífero iniciando-se abaixo das fendas e mencionou que esses nectários são excelentes guias para a probóscide dos insetos, em direção

à fenda. Além dos atributos citados anteriormente, a fenda anteral é, como observado por LIEDE (1996), a característica mais importante, pois é a estrutura que, finalmente, guia o aparelho bucal dos insetos, resultando na inserção e/ou remoção de polínias. As fendas das espécies estudadas encontram-se subdivididas em dois canais: um externo, com pêlos, e um interno (Figura 4F) (cf. KUNZE, 1991; 1996). O canal externo conduz o aparelho bucal do inseto e seus pêlos evitam o retorno ou a retirada do aparelho (cf. BOOKMAN, 1981); o canal interno recebe a polínia. Outros atributos das flores das espécies de **Oxypetalum**, que devem auxiliar na inserção de polínia dentro da câmara estigmatífera, são as caudículas largas laminares (especialmente as de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**; Figuras 3F, 7F), as fendas laterais projetadas radialmente (em todas as espécies estudadas; p.ex. Figuras 3E, 7E), também observadas em **Microloma calycinum** (KUNZE, 1991), e a abertura localizada logo abaixo das fendas (em **O. appendiculatum**, **O. jacobinae** e **O. alpinum** var. **alpinum**; Figuras 7E, 8A, B, 11E, 14E). O espaço abaixo da fenda anteral (Tabela 4; p. ex. Figuras 4A, 8A) e as “bolsas” da corola (p.ex. Figuras 3D, 7D) parecem ser importantes para a manutenção do posicionamento correto do polinário no aparelho bucal do inseto, ampliando o espaço dentro do tubo e aumentando as chances de inserções de polínias. De acordo com KUNZE (1991), nas flores do tipo fechada de **Microloma** (inseto não tendo acesso direto ao ginostégio), as estruturas que guiam o aparelho bucal dos insetos são necessárias, embora apresentem baixo nível de adaptação na precisão de inserções de polínias. No presente estudo, as flores de **O. banksii** subsp. **banksii** (tipo aberta) e **O. subriparium** (tipo fechada), apesar de apresentarem as características mencionadas anteriormente, também parecem apresentar baixo nível de adaptação na precisão de inserções (veja resultado abaixo; taxas de remoção e inserção de polínias).

As espécies estudadas de **Oxypetalum** apresentam flores com, principalmente, um ou dois polinários removidos (Tabela 6); essas flores

correspondem a cerca de 55 (**O. subriparium**) a 100% (**O. mexiae**) das flores com polinários removidos. LIEDE & WHITEHEAD (1991) comentaram que entre as flores de **Sarcostemma viminale** com polinários removidos, 93% apresentavam um ou dois polinários removidos. Embora os resultados desses autores e do presente estudo (Tabela 6) indiquem a tendência das espécies de Asclepiadaceae apresentarem principalmente um ou dois polinários removidos, essa tendência não é um padrão para a família, pois outras espécies podem apresentar valores maiores de remoção (cf. LYNCH, 1977; KUNZE & LIEDE, 1991).

A Tabela 7 apresenta a inserção de polínias nas espécies estudadas. Elas mostraram que suas flores apresentam principalmente uma (inserção simples) ou duas (inserção dupla, apenas em **O. appendiculatum**) polínias inseridas numa única câmara estigmatífera por flor. Essas flores correspondem a cerca de 65 (**O. pachyglossum**) a 100% (**O. mexiae**) das flores com polínias inseridas. **O. appendiculatum** apresentou cerca de 50% das flores polinizadas com duas polínias inseridas. Entretanto, 95% dessas flores (117 flores) tiveram as duas polínias, de um mesmo polinário, inseridas juntas numa mesma câmara estigmatífera. Por isso, as flores de **O. appendiculatum** também apresentam principalmente uma câmara estigmatífera polinizada por flor (61 flores com inserções simples + 117 flores com inserções duplas). SPARROW & PEARSON (1948) e LIEDE & WHITEHEAD (1991) observaram, respectivamente, que 57% e 79% das flores com polínias inseridas de **Asclepias syriaca** e **Sarcostemma viminale** foram polinizadas com uma polínia. Os resultados desses autores e os do presente estudo (Tabela 7) indicam a tendência das espécies de Asclepiadaceae de apresentarem, principalmente, flores com uma câmara estigmatífera polinizada, que resultaria, geralmente, na produção de apenas um dos folículos por flor (SAGE et al., 1990; KUNZE & LIEDE, 1991; presente estudo), exceto em **O. banksii** subsp. **banksii**. As flores desta espécie com uma câmara polinizada por flor produzem, geralmente, os dois folículos (veja

Tabela 6 - Remoção de polinários em flores de *Oxypetalum* spp.

Espécie (nº. de indivíduos)	Flores examina- das	Polinário removido (nº. de flores/ % de flores)					
		0	1	2	3	4	5
<i>O. alpinum</i> var. <i>alpinum</i> (10)	507	317/ 62,52	134/ 26,43	51/ 10,06	4/ 0,79	1/ 0,20	0/ 0,00
<i>O. appendiculatum</i> (7)	503	189/ 37,57	143/ 28,43	95/ 18,89	55/ 10,93	21/ 4,17	0/ 0,00
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i> (7)	510	131/ 25,69	151/ 29,61	133/ 26,10	72/ 14,12	21/ 4,12	2/ 0,39
<i>O. jacobinae</i> (3)	533	146/ 27,40	194/ 36,40	121/ 22,70	54/ 10,13	14/ 2,63	4/ 0,75
<i>O. mexiae</i> (≈3) ¹	540	491/ 90,92	48/ 8,89	1/ 0,18	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00
<i>O. pachyglossum</i> (10)	507	174/ 34,32	143/ 28,21	106/ 20,91	48/ 9,47	29/ 5,72	7/ 1,38
<i>O. subriparium</i> (3)	541	115/ 21,26	127/ 23,47	106/ 19,59	74/ 13,68	62/ 11,46	57/ 10,54

1. Foi impossível precisar o número de indivíduos. O indicado é uma aproximação.

Tabela 7 - Inserção de polínias em flores de *Oxypetalum* spp.

Espécie (nº. de indivíduos)	Flores examina- das	Polínia inserida (nº. de flores/ % de flores)					
		0	1	2	3	4	5
<i>O. alpinum</i> var. <i>alpinum</i> (10)	507	408/ 80,47	80/ 15,78	15/ 2,96	4/ 0,79	0/ 0,00	0/ 0,00
<i>O. appendiculatum</i> ¹ (7)	503	239/ 47,51	61/ 12,13	123/ 24,45	21/ 4,17	38/ 7,55	11/ 2,19
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i> (7)	510	491/ 96,27	18/ 3,53	1/ 0,20	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00
<i>O. jacobinae</i> (3)	533	193/ 36,21	227/ 42,59	88/ 16,51	20/ 3,75	5/ 0,94	0/ 0,00
<i>O. mexiae</i> (≈3) ²	540	533/ 98,70	7/ 1,30	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00
<i>O. pachyglossum</i> (10)	507	270/ 53,25	155/ 30,57	63/ 12,43	14/ 2,76	5/ 0,99	0/ 0,00
<i>O. subriparium</i> (3)	541	532/ 98,34	8/ 1,48	1/ 0,18	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00

1. Flores com 6, 8 e 10 polínias inseridas correspondem, respectivamente, a 1,59% (8 flores), 0,20% (uma flor) e 0,20% (uma flor) do total de flores examinadas.

2. Foi impossível precisar o número de indivíduos. O indicado é uma aproximação.

tópico 4.2. Morfologia e biologia floral). As flores de **O. appendiculatum** com 3, 4, 5, 6, 8 e 10 polínias inseridas (Tabela 7) também tiveram, na sua maioria, inserções duplas (respectivamente, 86% com uma inserção dupla + uma simples; 95% com duas duplas; 91% com duas duplas + uma simples; 62 com três duplas e 25% com duas duplas + duas simples; 100% com quatro duplas; e 100% com cinco duplas). O modo e a quantidade de polínias inseridas nas flores de **O. appendiculatum**, ou seja, principalmente inserções duplas com as polínias de um mesmo polinário, inserções de até 8-10 polínias numa flor e o inseto se livrando de todo o polinário, são únicos entre as Asclepiadaceae. Qual seria a vantagem de duas polínias inseridas ou um polinário inserido numa mesma fenda, como ocorre com as flores de **O. appendiculatum**? Não haveria um “desperdício” de polínias? Considerando os resultados da Tabela 7, **O. jacobinae** e **O. appendiculatum** são as espécies que apresentaram as maiores porcentagens de flores com polínias inseridas, indicando que, em **O. appendiculatum**, não ocorre prejuízo da polinização, com o “desperdício” de polínias. A inserção de todo o polinário numa câmara, parece ser uma estratégia que impede o acúmulo de restos de transladores no aparelho bucal dos insetos. Sem o acúmulo, poderiam aumentar as chances do polinário ficar corretamente posicionado no aparelho bucal, facilitando sua inserção. Outras características das flores de **O. appendiculatum**, que parecem facilitar as inserções duplas, são a fenda anteral mais projetada radialmente e com abertura mais ampla (Figuras 8A, B), se comparada com a das outras espécies estudadas, e as flores pendentes (as outras espécies apresentam flores eretas ou horizontais; Tabela 4), favorecendo o inseto na sua luta para se livrar da armadilha floral. Cada polinário inserido de **O. appendiculatum** apresentou o translador e as polínias presos na porção mediana da fenda, no local onde a fenda começa a apresentar uma constrição, que prolonga-se até o seu ápice. Em algumas flores dessa espécie, foi observado que o polinário era deixado abaixo do ponto de constrição ou abaixo da fenda. KUNZE (1991) e KUNZE et al. (1994) comentaram que polinários de,

respectivamente, **Microlooma calycinum** e **Cibirhiza albersiana** também podem ser deixados inteiros na flor, abaixo ou na porção inferior da fenda. Mesmo assim, ocorre nessas espécies, assim como em **O. appendiculatum**, a germinação das polínias e os tubos crescem ao longo da fenda, até atingirem a porção basilar da cabeça dos estiletos (KUNZE, 1991; KUNZE et al., 1994; presente estudo, para mais detalhes, veja o tópico 4.2. Morfologia e biologia floral).

As inserções simples são as mais comuns entre as espécies de Asclepiadaceae, inclusive entre as de **Oxypetalum**, com as polínias ocupando todo o espaço da câmara estigmatífera, seguida da quebra da caudícula, ficando o inseto livre da flor, mas com o remanescente do polinário preso no aparelho bucal ou em outra parte do seu corpo (BOOKMAN, 1981; KUNZE, 1991; presente estudo, tópico 4.4. Visitantes florais). Somente algumas flores de **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum** apresentaram inserções duplas e, provavelmente, as polínias pertenciam a polinários diferentes, pois encontravam-se isoladas. KUNZE (1991) também observou em **Astephanus triflorus** a inserção de duas polínias por fenda e em sucessão. Às vezes, o inseto livra-se de todo o polinário, mas, mesmo assim, apenas uma das polínias é inserida e a outra, junto ao retináculo e à caudícula, permanece fora da fenda (p.ex., **Astephanus triflorus** e **Secamone alpinii**, KUNZE, 1991; **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**, obs. pes.).

Conforme registrado em outras espécies de Asclepiadaceae (LYNCH, 1977; CABIN et al., 1991; LIEDE & WHITEHEAD, 1991), as taxas de polinários removidos e polínias inseridas por flor de **Oxypetalum** variaram entre populações (Tabelas 8 e 9). **O. subriparium** apresentou a maior variação entre as taxas de remoção (Tabela 8) e **O. appendiculatum** a maior entre as taxas de inserção (Tabela 9). Essas diferenças podem estar relacionadas à fauna de insetos dos locais de coleta das flores, pois alguns desses locais (p.ex., CE e FU; Tabela 2) encontram-se à beira de estrada asfaltada e apresentam a flora bastante alterada. LIEDE & WHITEHEAD (1991) sugerem que as baixas taxas de remoção

Tabela 8 - Polinário removido por flor de *Oxypetalum* spp., nos locais de coleta de flores.

Espécie	Locais de coleta ¹ (nº. de indiv.)	Flores examinadas ²	Polinário		
			total	removido (%)	removido por flor
<i>O. alpinum</i> var. <i>alpinum</i> ³	AI (10)	507	2535	252 (9,94)	0,50
<i>O. appendiculatum</i>	HB (1)	15	75	26 (34,67)	1,73
	TR (2)	92	460	145 (31,52)	1,58
	LF (2)	131	655	205 (31,30)	1,56
	FU (2)	265	1325	206 (15,55)	0,78
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i>	SM (1)	38	190	49 (25,79)	1,29
	TR (3)	139	695	245 (35,25)	1,76
	HB (3)	333	1665	433 (26,01)	1,30
<i>O. jacobinae</i>	MP (2)	162	810	282 (34,81)	1,74
	CE (1)	371	1855	392 (21,13)	1,06
<i>O. mexiae</i> ³	MP (≅3)	540	2700	50 (1,85)	0,09
<i>O. pachyglossum</i> ³	AI (10)	507	2535	650 (25,64)	1,28
<i>O. subriparium</i>	CE (1)	80	400	48 (12,00)	0,60
	BE (1)	182	910	526 (57,80)	2,89
	HB (1)	279	1395	520 (37,27)	1,86

1. Tabela 2.

2. O total de flores examinadas é o mesmo da Tabela 6.

3. Todas as flores foram coletadas de indivíduos de um mesmo local.

Tabela 9 - Polínia inserida por flor de *Oxypetalum* spp., nos locais de coleta de flores.

Espécie	Locais de coleta ¹ (nº. de indiv.)	Flores examinadas ²	Polínia		
			total	inserida (%)	inserida por flor
<i>O. alpinum</i> var. <i>alpinum</i> ³	AI (10)	507	5070	122 (2,41)	0,24
<i>O. appendiculatum</i>	HB (1)	15	150	19 (12,67)	1,27
	TR (2)	92	920	192 (20,87)	2,09
	LF (2)	131	1310	250 (19,10)	1,91
	FU (2)	265	2650	182 (6,87)	0,69
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i>	SM (1)	38	380	0 (0,00)	0,00
	TR (3)	139	1390	1 (0,07)	0,01
	HB (3)	333	3330	19 (0,57)	0,06
<i>O. jacobinae</i>	MP (2)	162	1620	100 (6,17)	0,62
	CE (1)	371	3710	383 (10,32)	1,03
<i>O. mexiae</i> ³	MP (≅3)	540	5400	7 (0,13)	0,01
<i>O. pachyglossum</i> ³	AI (10)	507	5070	343 (6,76)	0,68
<i>O. subriparium</i>	CE (1)	80	800	1 (0,12)	0,01
	BE (1)	182	1820	1 (0,05)	0,01
	HB (1)	279	2790	8 (0,29)	0,03

1. Tabela 2.

2. O total de flores examinadas é o mesmo da Tabela 7.

3. Todas as flores foram coletadas de indivíduos de um mesmo local.

de polinários (0,97) e inserção de polínias (0,2), em flores de **Sarcostemma viminale**, devem estar relacionadas à baixa abundância de insetos antófilos em áreas áridas, locais onde realizaram o trabalho. Os resultados do presente estudo indicam que outros fatores (p.ex., alteração da vegetação e, conseqüentemente, ausência de polinizadores), além dos climáticos, podem estar atuando a favor dos também baixos valores (embora possam ser normais para essas plantas) registrados em **Oxypetalum** (Tabelas 8 e 9). **O. mexiae** apresentou as menores taxas de remoção e inserção, dentre as espécies estudadas (Tabelas 8 e 9), e as menores já registradas entre as Asclepiadaceae (cf. CABIN et al., 1991; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; LIEDE, 1994). Essa espécie é endêmica na região de Viçosa (FONTELLA-PEREIRA, com. pes.) e esses resultados sugerem que os visitantes florais capazes de remover polinários e inserir polínias são raros (veja também o tópico 4.4. Visitantes florais). **O. mexiae** deve estar apresentando limitações reprodutivas, mas há necessidade de mais estudos sobre esta planta, para confirmar esta hipótese.

Os valores médios de remoção de polinários das espécies com flores coletadas em diferentes localidades (Tabela 8; 1,41 para **O. appendiculatum**; 1,45 para **O. banksii** subsp. **banksii**; 1,4 para **O. jacobinae**; e 1,78 para **O. subriparium**) são similares aos observados entre populações de **A. quadrifolia** (1,43), espécie com os menores valores de remoção entre as **Asclepias**, variando de 0,64 a 2,23 (CABIN et al., 1991). Entre os valores médios de inserção de polínias (Tabela 9; 1,49 para **O. appendiculatum**; 0,02 para **O. banksii** subsp. **banksii**; 0,82 para **O. jacobinae**; e 0,02 para **O. subriparium**) os de **O. banksii** subsp. **banksii** e **O. subriparium** são iguais ao menor valor observado nas Asclepiadaceae, em **Asclepias quadrifolia** (CABIN et al., 1991) e **Cynanchum foetidum** (LIEDE, 1994). De acordo com os autores citados, essas espécies parecem apresentar limitações reprodutivas e os resultados obtidos com **O. banksii** subsp. **banksii** e **O. subriparium** também poderiam sugerir

limitações reprodutivas. Entretanto, os indivíduos observados dessas espécies, nos locais de estudo do presente trabalho, sempre apresentavam frutos (Tabela 12), indicando que as taxas, embora consideradas baixas, podem ser suficientes para a multiplicação dessas plantas.

4.4 . Visitantes florais

Insetos de diferentes ordens visitam flores das espécies estudadas de **Oxypetalum** (Tabela 10). Entre esses insetos, apenas os da ordem Hymenoptera, isto é, abelhas e vespas, foram observados carregando polinário no aparelho bucal (Tabela 10), podendo, por conseguinte, atuar como polinizadores. Abelhas e/ou vespas também atuam como polinizadores de espécies de **Asclepias** (FROST, 1965; MACIOR, 1965; KEPHART, 1983; MORSE, 1985), **Sarcostemma** (PANT et al., 1982; LIEDE & WHITEHEAD, 1991), dentre outras (PANT et al., 1982; FORSTER, 1994). Os demais insetos visitantes das flores de **Oxypetalum**, da ordem Hymenoptera e de outras (Tabela 10), carregavam polinários nas pernas (p.ex., Hymenoptera, Sphecidae, **Tachytes setosus**) ou raramente os carregavam (p.ex., Hymenoptera, Sphecidae, **Tachytes hades**) ou, ainda, não carregavam polinários, sendo considerados principalmente como pilhadores de néctar, comumente observados nas Asclepiadaceae (WILLSON & BERTIN, 1979; WILLSON et al., 1979; MORSE, 1985; LIEDE & WHITEHEAD, 1991; FORSTER, 1994). Os visitantes florais das espécies estudadas foram observados e capturados durante o dia. Não foi verificado se ocorrem visitas de insetos noturnos capazes de remover e inserir polínias, como já registrado em algumas **Asclepias** (BERTIN & WILLSON, 1980; MORSE & FRITZ, 1983; MORSE, 1985; JENNERSTEN & MORSE, 1991), embora as flores de **Oxypetalum** mantenham-se abertas também durante a noite.

Tabela 10 - Relação dos insetos com polinário no aparelho bucal (AB), pernas anteriores (PA), pernas medianas (PM) ou sem polinário (SP) visitantes de flores de sete espécies de *Oxypetalum*.

Ordem/ Família (nome vulgar) espécie (comprimento, mm)	Oxypetalum						
	alpinum var. alpinum	appendiculatum	bankii subsp. bankii	Jacobinae	mexlae	pachyglossum	subriparium
Coleoptera/ Cantharidae (besouro)							
Morfo-espécie 1 (6)			SP				
Cleridae (besouro)							
Enoclerus sp. (7)			SP				
Hemiptera/ Coreidae (percevejo)							
Spilcirtus chryseis (14)			SP				
Largidae (percevejo)							
Largus humilis (13)			SP		SP		
Pentatomidae (percevejo)							
Mormidea sp. (7)					SP		
Phymatidae (percevejo)							
Phymata sp. (7-9)			SP				
Pyrrhocoridae (percevejo)							
Dysdercus sp. 1 (9-11)			SP		SP		
Dysdercus sp. 2 (11)					SP		
Dysdercus sp. 3 (14)					SP		
Hymenoptera/ Anthophoridae (abelha)							
Ceratina sp. ()					AB		
Osiris variegatus ()					SP		
Osiris sp. ()					SP		
Apidae (abelha)							
Apis mellifera (14)				AB			AB
Exomalopsis sp. (5)	SP						
Nannotrigona testaceicornis (4)			AB				AB
Plebea droryana (4-5)							AB
Plebea sp. (4)							AB
Scaptotrigona xanthotricha (7)							SP
Scaptotrigona sp. ()							
Schwarziana quadripunctata (7)					SP		
Tetragonisca angustula (5)							AB
							AB

Tabela 10 - continuação

Hymenoptera/ Vespidae (vespa)						
<i>Polybia flavifrons</i> (11)						
<i>P. ignobilis</i> (14)	AB	AB	AB e PA			AB
<i>P. platycephala</i> (6)		SP	AB			
<i>P. sericea</i> (16)	AB	AB	AB, PA e PM			AB
<i>Protopolybia sedula</i> (6)			SP			
<i>Synoeca</i> sp. (21)			AB			
Lepidoptera/ Amatiidae (mariposa diurna)						
Morfo-espécie 1 (12)						SP
Hesperiidae (borboleta)						
<i>Urbanus dorantes</i> (18)	SP				SP	
Morfo-espécie 1 (15)						
Nymphalidae (borboleta)						
<i>Adeipha erotica</i> (18)					SP	
<i>Heliconius</i> sp. (23)					SP	
<i>Philaetria</i> sp. (20)					SP	
Morfo-espécie 1 (17)					SP	

As espécies estudadas de **Oxypetalum** podem ser divididas em dois grupos, quando ao tipo de polinizador: grupo 1 - aquelas que são polinizadas principalmente por vespas (**O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii**, **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**); e grupo 2 - aquelas que são polinizadas principalmente por abelhas (**O. jacobinae**, **O. subriparium** e **O. mexiae**).

Os polinizadores das flores das plantas do grupo 1 pertencem às famílias Pompilidae (Tabela 10), vespas solitárias, e Vespidae (Tabela 10), vespas sociais, comumente encontradas tomando néctar em flores (HEITHAUS, 1979; KEVAN & BAKER, 1983; PROCTOR et al., 1996), mas raramente consideradas como polinizadoras específicas, o que ocorre na família Orchidaceae e por pseudocopulação (PROCTOR et al., 1996). As características das flores desse grupo são semelhantes às encontradas em outras flores visitadas por vespas, ou seja, corola com tubo curto e de coloração verde, amarelo-esverdeada ou branca (HEITHAUS, 1979). De acordo com este autor, 80,4% das plantas visitadas por vespas na Costa Rica apresentam essas características florais.

As espécies do grupo 1 podem ser divididas em três subgrupos, o primeiro composto por **O. appendiculatum**, o segundo por **O. banksii** subsp. **banksii** e o terceiro por **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**, considerando os polinizadores, o comportamento de visita deles e o número e arranjo dos polinários carregados no aparelho bucal das vespas de cada subgrupo.

De acordo com as observações de campo e com os insetos coletados, as flores de **O. appendiculatum** são polinizadas por vespas **Polybia** (Vespidae; Tabela 10). Essas vespas carregavam um polinário por vez (Figura 22) e não apresentavam transladores acumulados no aparelho bucal. Esses insetos, ao visitar as flores, pousavam na corola, apoiavam-se num dos lacínios da corola e na porção apical do seu tubo (Figura 23) e introduziam, em seguida, o aparelho bucal em uma das unidades de polinização da flor. As outras unidades da flor podiam ser visitadas e, nesse caso, os insetos passavam de uma unidade para

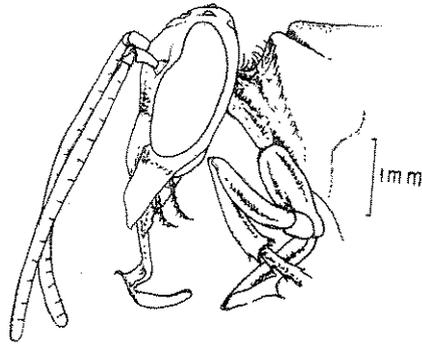


Figura 22 - **Polybia ignobilis** (Hymenoptera, Vespidae) com um polinário de **Oxypetalum appendiculatum** no aparelho bucal.

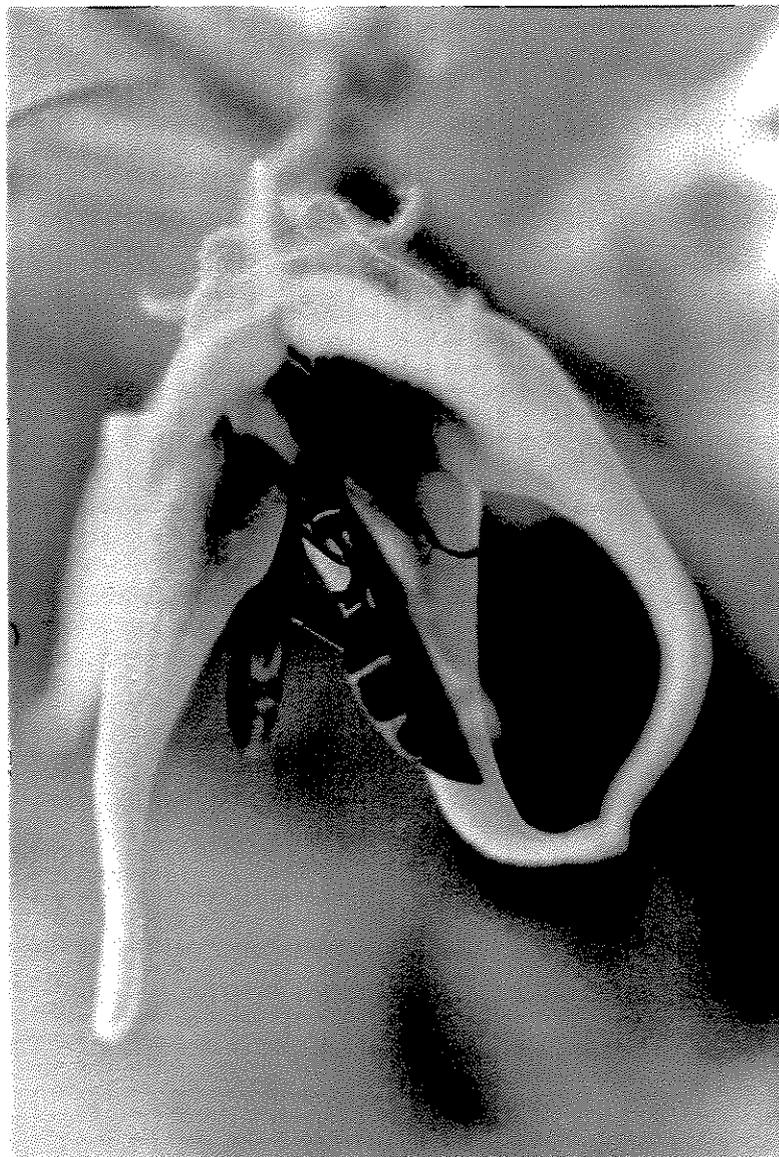
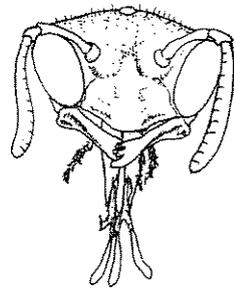


Figura 23 - **Polybia** sp. (Hymenoptera, Vespidae) visitando flor de **Oxypetalum appendiculatum**.

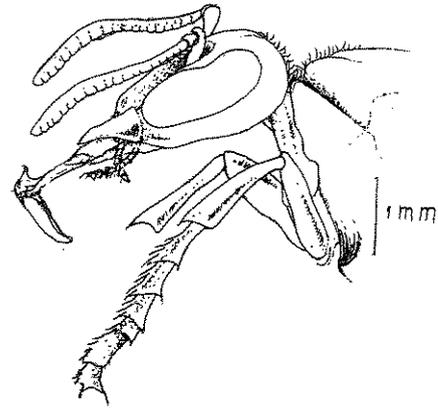
outra, caminhando sobre os lacínios e realizando movimentos circulares na flor. Para visitar outras flores, de um mesmo indivíduo, os insetos podiam abandonar a flor, num vôo curto, retornando, logo em seguida, à planta, ou caminhar até a próxima flor a ser visitada.

De acordo com as observações de campo e com os insetos coletados, as flores de **O. banksii** subsp. **banksii** são polinizadas principalmente por vespas da família Vespidae (Tabela 10). Esses insetos carregavam até três polinários no aparelho bucal, apresentando transladores acumulados (Figura 24), mas sem formação de cadeia de polinários. O comportamento de visita dessas vespas foi semelhante ao descrito para as que visitam **O. appendiculatum**. Entretanto, nas flores de **O. banksii** subsp. **banksii**, com corola reflexa, esses insetos utilizavam principalmente a porção apical do tubo da corola e os segmentos da corona para se apoiarem (Figura 25). Além disso, o ginostégio e o néctar expostos das flores dessa espécie possibilitam a visita de vários outros insetos, além dos polinizadores, com diferentes características morfológicas e comportamentais (Tabela 10). O ginostégio exposto também possibilitou que alguns insetos, p.ex. vespas **Tachytes setosus** e **Polybia** spp. (Tabela 10), carregassem polinários nas pernas. Essas vespas, nessa ocasião, apoiavam-se sobre o ginostégio, para tomar néctar.

A Figura 26 apresenta a frequência dos insetos visitantes das flores de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, num dos locais de estudo. Na frequência não foram consideradas as formigas (Tabela 10), visitantes constantes nas plantas, em todos os dias de observação, e pilhadoras de néctar. Em cada dia, a fauna de vespas visitantes das flores de **O. banksii** subsp. **banksii** variou e, nos três primeiros dias, predominou, em número de visitas, uma dada espécie de vespa; variou também o número de visitas por dia, em ambas as espécies (Figura 26). Essas observações confirmam o caráter incerto e inconstante das vespas como polinizadoras (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1976).



A



B

Fig. 24 - *Braconichygastra* sp. (Hymenoptera, Vespidae) com dois polinários de *Oxypetalum banksii* subsp. *banksii* no aparelho bucal: A- vista frontal, um polinário completo (à direita) e outro sem uma das polínias (à esquerda). B- vista lateral do mesmo inseto.

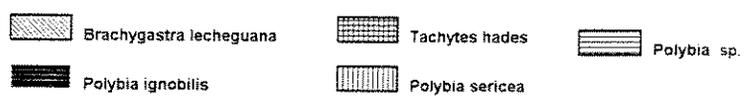
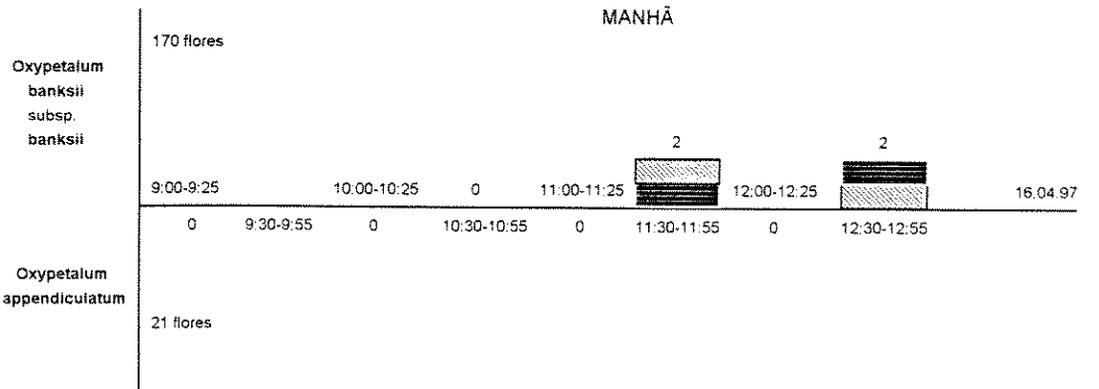
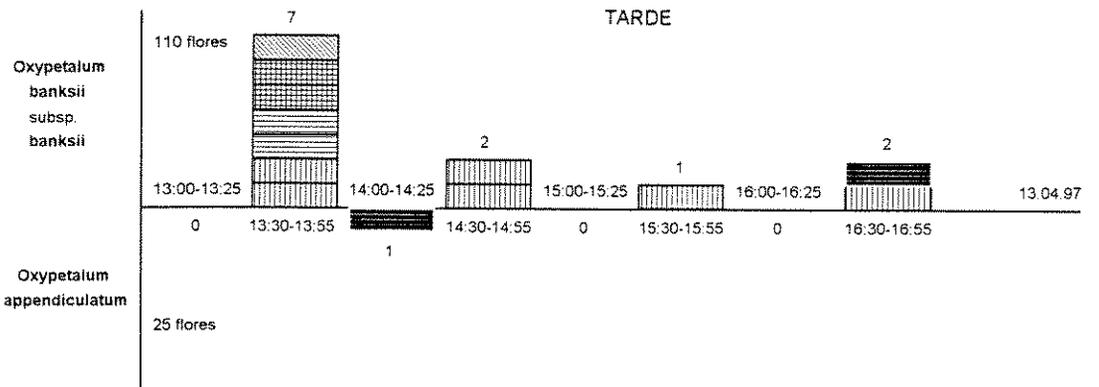
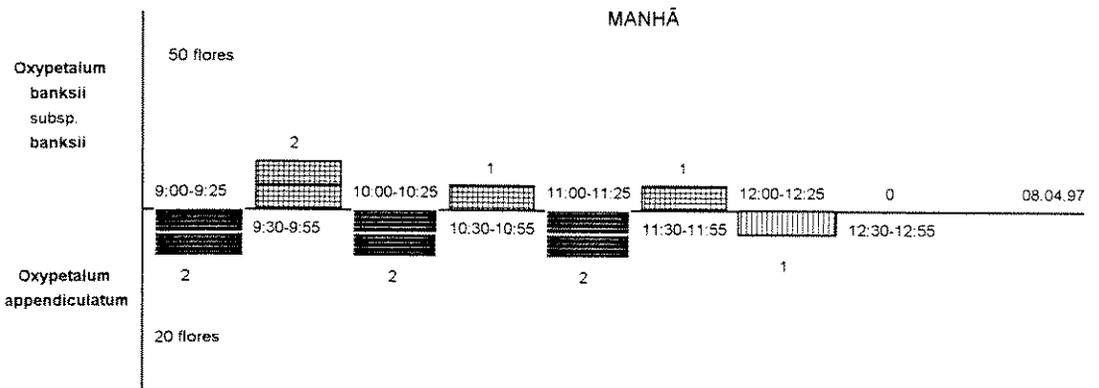
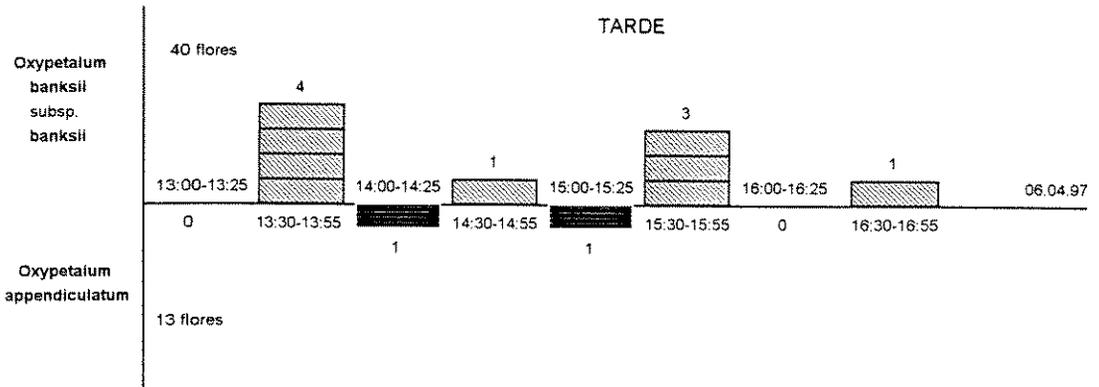


Fig. 25 - *Polistomyia* sp. (Hymenoptera, Vespidae) visitando flor de *Oxypetalum banksii* subsp. *banksii*.

Cada visita por planta era, geralmente, de uma vespa e o inseto tomava néctar em várias flores (p.ex., 8 flores em **O. appendiculatum** e 75 flores em **O. banksii** subsp. **banksii**; uma dada flor podendo ser visitada várias vezes), permanecendo na planta por até 30 minutos. O aumento do número de flores disponíveis aos visitantes parece não acarretar no aumento do número de visitas (Figura 26). HEITHAUS (1979) observou, na Costa Rica, que o aumento da taxa de visitação de vespas em plantas de 26 diferentes famílias foi positivamente correlacionado com a abundância de flores. Essas plantas foram chamadas pelo autor de "oportunistas", pois atraíam vários outros visitantes florais: abelhas, besouros, borboletas e moscas. **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** mostraram não ser oportunistas em relação aos seus polinizadores, talvez devido às suas complexas características florais e seus complexos mecanismos de polinização, se comparados com as plantas mencionadas por HEITHAUS (1979). O baixo número de visitas das vespas nas flores das espécies de **Oxypetalum** (Figura 26) pode estar relacionado com a floração de outras plantas e com características das "oportunistas". Foi observado **Polybia ignobilis** visitando flores de **Borreria** sp. (Rubiaceae), de indivíduos próximos à **O. banksii** subsp. **banksii**, sem visitar as várias flores (mais de 100) dessa última espécie. Houve a tendência de as flores de **O. appendiculatum** serem visitadas principalmente por **Polybia ignobilis** e as flores de **O. banksii** subsp. **banksii** por **Brachygastra lecheguana** (Figura 26). Entretanto, **P. ignobilis**, assim como **P. sericea**, foram visitantes das flores das duas espécies de **Oxypetalum**, inclusive num mesmo período de observação (das 13:00 às 17:00 h. do dia 13.04.97; Figura 26). Esses dados indicam que essas espécies co-ocorrentes podem competir pelos mesmos polinizadores, que poderia acarretar em polinizações interespecíficas, de modo semelhante ao observado por KEPHART (1983) em espécies de **Asclepias**.

De acordo com as observações de campo e com os insetos coletados, as flores de **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum** são polinizadas

Figura 26 - Número de visitas registradas em flores de **Oxypetalum appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, por quatro horas consecutivas (25 minutos alternados para cada espécie), em quatro diferentes dias.



por vespas Pompilidae e Vespidae (Tabela 10). Esses insetos carregavam vários polinários no aparelho bucal (foi contado até 11 polinários num indivíduo), apresentando transladores acumulados, com formação de cadeia de polinários (Figura 27). Ao visitar as flores, apoiavam-se sobre a inflorescência (Figura 28). Ao coletar néctar, separavam os segmentos da corona, que cobrem o interior do tubo e o ginostégio, com o aparelho bucal e o introduziam no tubo. As plantas eram geralmente visitadas por apenas uma vespa, de cada vez. As vespas podiam permanecer até 40 minutos na planta, visitando as várias flores abertas e cada flor podendo ser visitada várias vezes. Para passar de uma inflorescência para outra de um mesmo indivíduo, esses insetos geralmente caminhavam pela planta.

É interessante ressaltar que indivíduos de **Polybia ignobilis** (total de 16) foram capturados nas flores das quatro espécies do grupo 1 (Tabela 10), apresentando o comportamento de visita e, na maioria das vezes, o número e arranjo de polinário no aparelho bucal correspondente a cada espécie. Dos três indivíduos capturados visitando flores de **O. appendiculatum**, cada um carregava um polinário dessa planta. Dos sete capturados visitando flores de **O. banksii** subsp. **banksii**, um deles carregava um polinário de **O. appendiculatum**, um outro carregava dois polinários de **O. alpinum** var. **alpinum** ou **O. pachyglossum**, um terceiro carregava um polinário de outra Asclepiadaceae, um quarto carregava dois polinários de **O. banksii** subsp. **banksii** e um polinário de outra Asclepiadaceae e os três restantes carregavam nenhum ou um ou três polinários de **O. banksii** subsp. **banksii**. Os dois indivíduos capturados em flores de **O. alpinum** var. **alpinum** carregavam, ao todo, 19 polinários no aparelho bucal e os quatro indivíduos capturados em **O. pachyglossum** carregavam 22 polinários. Apesar de **P. ignobilis** ser visitante dessas plantas, nas mais de 500 flores analisadas de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** (tópico 4.3. Polinização) as polínias inseridas eram da própria espécie. O mesmo não pode ser afirmado em relação às flores analisadas

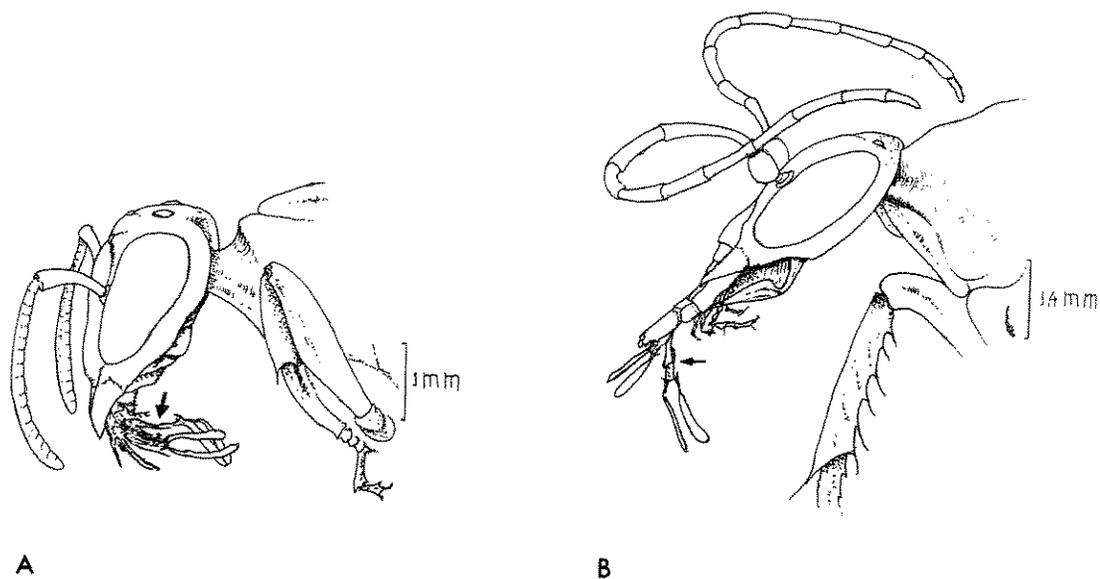


Figura 27 - Vespas com vários polinários no aparelho bucal: **A- *Polybia ignobilis*** (Hymenoptera, Vespidae) com formação de cadeia de polinários (seta) de *Oxypetalum alpinum* var. *alpinum*. **B- Morfo-espécie 1** (Hymenoptera, Pompilidae) com formação de cadeia de polinários (seta) de *O. pachyglossum*.

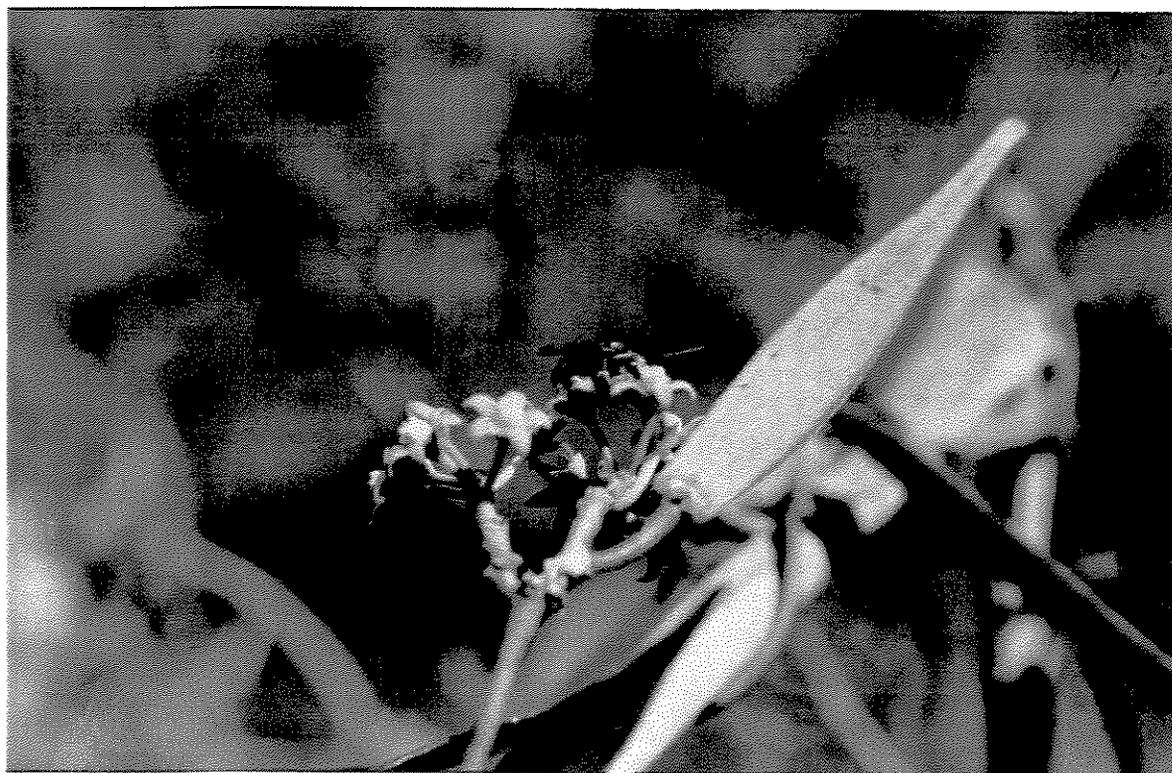


Figura 28 - Morfo-espécie 1 (Hymenoptera, Pompilidae) visitando flor de *Oxypetalum pachyglossum*.

de **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**. Essas plantas apresentam polinários pequenos e muito semelhantes (Tabela 4; Figuras 14F, 15F), características que dificultam verificar a troca de polínias inseridas entre essas plantas ou misturas de seus polinários no aparelho bucal dos insetos. De qualquer modo, o papel de **P. ignobilis** como possível promotora de cruzamentos interespecíficos deve ser considerado para essas espécies de **Oxypetalum** (mais detalhes no tópico 4.5.3. Polinizações interespecíficas).

De acordo com as observações de campo e com os insetos coletados, as espécies do grupo 2 (**O. jacobinae**, **O. subriparium** e **O. mexiae**) são polinizadas por abelhas de pequeno porte das famílias Anthophoridae, Apidae e Halictidae (Tabela 10). HEITHAUS (1979) comenta que, na Costa Rica, apenas 25,8% das flores com tubo curto e de coloração verde, amarelo-esverdeada ou branca, características das plantas desse grupo, são visitadas por abelhas. A ausência das vespas como visitantes dessas espécies de **Oxypetalum** pode estar relacionada à divisão do tubo da corola de suas flores em cinco estreitas unidades de polinização (Figuras 11B, 12B, 13B), que, provavelmente, impedem que insetos com língua muito curta, como a das vespas (PROCTOR et al., 1996), tenham acesso ao local de acúmulo do néctar, nas cavidades nectaríferas.

As flores de **O. subriparium** são polinizadas por abelhas Apidae (Tabela 10). Essas abelhas são sociais, formam colônias perenes e visitam vários tipos florais, de diferentes famílias (ROUBIK, 1989; PEDRO & CAMARGO, 1991). Esses insetos, embora generalistas, parecem exercer importante papel na reprodução de **O. subriparium**. As abelhas **Apis mellifera** (Apidae) e **Augochloropsis** (**Paraugochloropsis**) **electra** (Halictidae) são as principais polinizadoras de **O. jacobinae** (Tabela 10). Embora **A. mellifera** seja visitante comum de **O. subriparium** e **O. jacobinae** (Tabela 10), nas mais de 500 flores analisadas dessas plantas as polínias inseridas eram da própria espécie. **A. mellifera** é introduzida e comumente observada polinizando flores de outras Asclepiadaceae (p.ex., FROST, 1965; MACIOR, 1965; WILLSON et al., 1979;

KEPHART, 1983; MORSE, 1985; LIEDE & WHITEHEAD, 1991). **Ceratina** sp. (Anthophoridae, Tabela 10) parece ser capaz de polinizar flores de **O. mexiae**, pois somente um indivíduo dessa abelha foi capturado. Na ocasião de sua captura, o indivíduo encontrava-se sobre uma folha, provavelmente tentando se livrar do polinário recém-presos no aparelho bucal. Todas as abelhas mencionadas carregavam até dois polinários (Figura 29), podiam ou não apresentar transladores acumulados no aparelho bucal e, caso apresentassem, não havia formação de cadeia de polinários. O comportamento de visitas das abelhas nas flores de **O. jacobinae** e **O. subriparium** é semelhante ao comportamento das vespas nas flores de **O. appendiculatum**. Em geral, os insetos visitavam várias flores por planta (p.ex., 30 ou mais flores). Considerando a morfologia floral de **O. mexiae** e o tamanho de **Ceratina** sp., seu comportamento de visita deve ser semelhante ao das vespas que visitam as flores de **O. banksii** subsp. **banksii** (as flores de **O. mexiae** também apresentam corola reflexa). As visitas dessa abelha às flores de **O. mexiae** devem ser raras ou eventuais, pois dentre as 46 horas de observações de campo, apenas um indivíduo foi capturado.

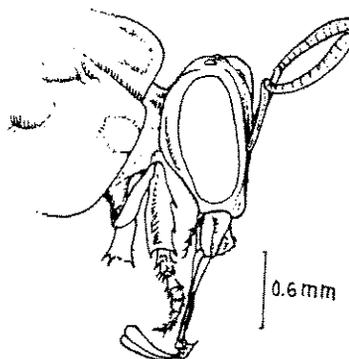


Figura 29 - **Tetragonisca angustula** (Hymenoptera, Apidae) com um polinário de **Oxypetalum subriparium** no aparelho bucal.

4.5. Sistema reprodutivo

4.5.1. Dados sobre as taxas de frutificação

A Tabela 11 mostra o número de inflorescências com frutos, a posição da flor na inflorescência que resultou em fruto, a taxa de frutificação e o número de folículos por flor, em indivíduos de populações naturais de quatro espécies de **Oxypetalum** com inflorescências etiquetadas e mantidas expostas aos polinizadores. A Tabela 12 apresenta as taxas de frutificação por inflorescência e por flor das espécies estudadas, a partir de observações não-sistemáticas e ao longo de quatro anos, de inflorescências com frutos maduros. As espécies mostraram a tendência de apenas uma flor por inflorescência resultar em fruto (cerca de 73% ou mais das inflorescências que produziram frutos, Tabelas 11 e 12). O fato de os frutos serem produzidos, principalmente pela primeira flor das inflorescências de **O. appendiculatum**, **O. banksii** subsp. **banksii** e **O. subriparium** (Tabela 11), pode estar relacionado com a antecipação, em dias, da antese dessas flores em relação à antese das demais flores da inflorescência (veja tópico 4.1. Fenologia de floração), possibilitando que a polinização da primeira flor também anteceda à das demais flores. Outra tendência das espécies foi a de produzir apenas um folículo por flor (acima de 90% dos frutos observados, Tabelas 11 e 12), exceto em **O. banksii** subsp. **banksii**. Essa espécie é única entre as Asclepiadaceae (cf. SAGE et al., 1990; MORSE, 1993) que, geralmente, produz dois folículos (folículos gêmeos) por flor (acima de 85% dos frutos observados, Tabelas 11 e 12), com apenas uma polínia inserida (veja tópico 4.2. Morfologia e biologia floral). As outras espécies estudadas apresentaram o padrão de frutificação observado na família, ou seja, produção de, principalmente, um folículo por flor, resultante da inserção de uma ou duas polínias numa única câmara estigmatífera por flor (SAGE et al., 1990; KUNZE & LIEDE, 1991; MORSE, 1993; presente estudo). A produção de folículos gêmeos

Tabela 11 - Número de inflorescências com frutos, posição da flor na inflorescência que resultou em fruto, taxa de frutificação e número de folículos por flor de *Oxypetalum* spp.

Espécie ¹ (nº. de indivíduos)	Inflorescências (nº.)				Flores (nº.)			Frutos ² (%)	Folículos por flor (%)	
	total	sem frutos	com frutos ²		total ³	resultando em frutos ²			1	2
			1	2		primeira flor da infloresc.	outra			
<i>O. app.</i> (2)	29	20	8	1	177	8	2	5,65	100,00	0,00
<i>O. ban.</i> (4)	110	104	5	1	902	4	3	0,78	14,29	85,71
<i>O. jac.</i> ⁴ (2)	47	45	2	0	515	?	2	0,39	100,00	0,00
<i>O. sub.</i> (1)	56	45	11	0	339	7	4	3,24	90,91	9,09

1. *O. app.* = *O. appendiculatum*; *O. ban.* = *O. banksii* subsp. *banksii*; *O. jac.* = *O. jacobinae*; *O. sub.* = *O. subriparium*.
2. Folículos gêmeos (dois folículos por flor) foram contados como um fruto.
3. Calculado pelo número médio de flores por inflorescência; veja Tabela 3.
4. O tipo de inflorescência (Figura 1) não permite estabelecer qual é a primeira flor a se abrir.

Tabela 12 - Observações não-sistemáticas da frutificação por inflorescência e por flor de *Oxypetalum* spp., ao longo de quatro anos.

Espécie	Infloresc. observadas (nº.)	Flores por infloresc. que resultaram frutos (%)			Frutos observados ¹ (nº.)	Folículos por flor (%)	
		1	2	3		1	2
<i>O. a. var. alpinum</i>	24	87,50	12,50	0,00	27	100,00	0,00
<i>O. appendiculatum</i>	88	96,60	3,40	0,00	91	90,10	9,90
<i>O. b. subsp. banksii</i>	184	91,85	6,52	1,63	202	8,46	91,54
<i>O. jacobinae</i>	57	98,25	1,75	0,00	58	100,00	0,00
<i>O. mexiae</i>	38	100,00	0,00	0,00	38	90,24	9,76
<i>O. pachyglossum</i>	45	73,33	26,67	0,00	56	91,10	8,90
<i>O. subriparium</i>	138	97,10	2,90	0,00	142	93,66	6,34

1. Folículos gêmeos (dois folículos por flor) foram contados como um fruto.

nessas espécies está relacionada à inserção de duas polínias por flor, cada polÍNIA numa câmara associada a um dos ovários (veja tÓpico 4.2. Morfologia e biologia floral).

As taxas de frutificação das espécies de **Oxypetalum** foram baixas (Tabelas 11 e 12), semelhantes às observadas no gênero **Asclepias** (LYNCH, 1977; BERTIN & WILLSON, 1980; KEPHART, 1981; WYATT, 1981; BOOKMAN, 1984; WYATT & BROYLES, 1990; MORSE, 1993). Vários autores têm tentado esclarecer as causas das baixas taxas de frutificação nas espécies desse gênero (p. ex. WYATT, 1981; BOOKMAN, 1983, 1984; QUELLER, 1985). O presente estudo não teve como objetivo tentar esclarecer as baixas taxas de frutificação, entretanto uma das hipóteses considerada para **Asclepias**, a incompatibilidade genética nos cruzamentos após autopolinizações (BOOKMAN, 1984; WYATT & BROYLES, 1990), parece não ser válida para, pelo menos, **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, espécies auto-compatíveis (veja tÓpico 4.5.2. Polinizações intra-específicas). Entre as hipóteses mencionadas para esclarecer as baixas taxas de frutificação (cf. WYATT, 1981; QUELLER, 1985), não foi considerada a condição sanitária dos indivíduos. Entre as espécies cultivadas sob as mesmas condições, no Horto Botânico, alguns indivíduos de uma dada espécie produziram mais frutos que outros e, esses indivíduos, apresentavam-se vigorosos e com aspecto sadio. Os outros apresentavam-se menos desenvolvidos e, posteriormente, podiam sofrer uma murcha generalizada.

A Tabela 13 mostra as taxas de aborto de flores polinizadas ou não de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**. Esses resultados corroboram com os obtidos com as taxas de inserção de polínias nessas espécies (Tabelas 7 e 9), ou seja, as flores de **O. appendiculatum** são mais polinizadas (média de cerca de 1,5 polÍNIA inserida por flor) que as de **O. banksii** subsp. **banksii** (média de 0,02 polÍNIA inserida). Em **O. appendiculatum**, a falta de polinização parece não ser a causa primária para a baixa taxa de frutificação, fato também observado em **Asclepias speciosa** (BOOKMAN, 1984), pois cerca de 34% das

Tabela 13 - Flores abortadas de indivíduos de *Oxypetalum appendiculatum* e *O. banksii* subsp. *banksii*, com ou sem polínia(s) inserida(s).

Espécie (nº. de indivíduos)	Total de flores abort. examinadas	Flores abortadas nº./ %							
		sem polínia inserida	com polínia inserida						Total de flores com pol. inser.
			1	2	3	4	5	6	
<i>O. appendiculatum</i> (2)	253	167/ 66,01	24/ 9,49	37/ 14,62	12/ 4,74	8/ 3,16	4/ 1,58	1/ 0,40	86/ 33,99
<i>O. b. subsp. banksii</i> (3)	255	255/ 100,00	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00	0/ 0,00

1. Inserções duplas, ou seja, duas polínias por fenda, são comuns; veja tópico 4.3. Polinização.

flores polinizadas (Tabela 13) foram eliminadas da planta. A maioria dessas flores (cerca de 85%) apresentavam espessamento do pedicelo, o estilete enegrecido, devido ao crescimento dos tubos polínicos, e o ovário visivelmente alargado. Nesse caso, outros fatores, provavelmente intrínsecos e de pós-fertilização (p.ex., recursos insuficientes para a produção dos frutos; cf. WYATT, 1981), podem estar atuando para que ocorra o aborto dessas flores. Entretanto, a falta de polinização (fator extrínseco; cf. WYATT, 1981) parece ser o fator limitante primário da frutificação de *O. banksii* subsp. *banksii*, semelhante ao observado por MORSE (1985) em *Asclepias syriaca*. Todas as flores polinizadas de *O. banksii* subsp. *banksii* (até 10 por indivíduo e uma por inflorescência) nos testes de polinizações manuais (Tabela 14) desenvolveram frutos. Alguns indivíduos mantiveram os frutos até a maturidade, enquanto outros abortaram alguns frutos, em diferentes estádios de desenvolvimento. No caso das plantas que, após as polinizações, abortaram frutos, outros fatores, agora intrínsecos, podem estar atuando.

4.5.2. Polinizações intra-específicas

A Tabela 14 apresenta os resultados das polinizações manuais e polinizações abertas em flores de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**. Ambas são auto-compatíveis, semelhantes a algumas espécies de **Asclepias** (WYATT & BROYLES, 1994, 1997), e a viabilidade das sementes originadas das autopolinizações e das polinizações cruzadas é igualmente alta (Tabela 14). Essas espécies de **Oxypetalum** são principalmente anuais (poucos indivíduos florescem por dois ou três anos consecutivos), não apresentam propagação vegetativa, ocorrem em locais abertos, com a vegetação constantemente alterada e, muitas vezes, os indivíduos encontram-se isolados. **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum** embora encontradas em locais abertos, apresentam ramos subterrâneos com brotações aéreas, caracterizando uma propagação vegetativa. Algumas **Asclepias** com propagação vegetativa são auto-incompatíveis e essa propagação parece manter a população sob condições desfavoráveis ou permitir uma rápida proliferação de genótipos adaptativos durante a colonização de novos habitats abertos (KEPHART, 1981). De acordo com essa autora, autogamia e reprodução vegetativa podem ter evoluído como

Tabela 14 - Resultados das polinizações manuais e polinizações abertas em flores de **Oxypetalum appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**.

Tratamento	Indivíduos (n°)	Flores (n°)	Frutos ¹		Sementes por fruto		Germinação (%)
			(n°)	(%)	média	variação	
O. appendiculatum							
Autopolinização	2	43	10	23,25	143,83	113-161	93,00
Polinização cruzada	2	41	3	7,32	152,00	145-166	97,00
Polinização aberta ²	2	177	10	5,65	-	-	-
O. banksii subsp. banksii							
Autopolinização	2	17	11	64,70	148,11	86-282	66,00
Polinização cruzada	3	27	12	44,44	168,62	70-220	82,00
Polinização aberta ²	4	902	07	0,78	-	-	-

1. Os folículos gêmeos (dois folículos por flor) foram contados como um fruto.

2. Flores etiquetadas e expostas aos polinizadores; resultado também apresentado na Tabela 11.

uma estratégia alternativa para assegurar a perpetuação da espécie quando as condições são desfavoráveis à xenogamia. A presença da propagação vegetativa em espécies auto-incompatíveis tem sido verificada em outras famílias (p.ex., Alismataceae; VUILLE, 1988).

As flores de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** parecem ser incapazes de realizar a autogamia sem o auxílio dos insetos polinizadores. De acordo com RICHARDS (1986), é comum flores complexas polinizadas por animais (p.ex., flores de Scrophulariaceae, Lamiaceae e Orchidaceae) não se autopolinizarem, embora sejam auto-compatíveis. As características florais dessas plantas possibilitam um balanço estratégico entre a autogamia e xenogamia, dependente da transferência do pólen, realizada pelo polinizador, dentro ou entre indivíduos (RICHARDS, 1986). Esse balanço parece ser vantajoso para espécies tais como **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, que ocupam habitats transitórios (STEBBINS, 1957).

Entretanto, as flores de **O. jacobinae** podem apresentar autopolinizações espontâneas, também registradas em outras Asclepiadaceae (CHATURVEDI & PANT, 1986; KUNZE, 1991; LUMER & YOST, 1995). A flor observada sob microscópio de fluorescência apresentava as duas polínias, de um mesmo polinário, com tubos polínicos germinados dentro das anteras, crescendo em direção à base da cabeça dos estiletos e alcançando o estilete e o ovário, sugerindo também a auto-compatibilidade nessa espécie. **O. jacobinae** apresenta o tubo floral longo (Tabela 4) e dividido em cinco estreitas unidades de polinização (Figura 11B), características que possibilitam que o néctar, se acumulado, embeba as anteras, provocando a germinação de tubos polínicos. Mesmo assim, as autopolinizações parecem ser raras, pois as flores das inflorescências isoladas não produziram frutos. WYATT & BROYLES (1997) verificaram que, em **Asclepias curassavica**, as autopolinizações espontâneas também são raras, observadas apenas em indivíduos cultivados em casa de vegetação. Esses autores comentaram que a germinação de tubos polínicos “in

situ” só seria possível se houvesse acúmulo de néctar, difícil de ocorrer em condições naturais.

A longa permanência dos insetos polinizadores de **Oxypetalum** num mesmo indivíduo (veja tópico 4.4. Visitantes florais) favorece a geitonogamia. As taxas de frutificação após cruzamentos geitonógamos, em espécies auto-compatíveis, podem ser elevadas (SNOW et al., 1996). Estudos posteriores seriam necessários para quantificar as taxas de cruzamentos geitonógamos, que poderiam resultar em altas taxas de auto-fertilização, e para verificar as conseqüências da endogamia em indivíduos de **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**.

Nas flores de **O. appendiculatum** polinizadas (autopolinização e polinização cruzada), cada uma com duas polínias e analisadas sob microscópio de fluorescência, os tubos polínicos cresceram similarmente, alcançando os ovários em 36 horas. Estudos com vários genótipos são necessários, entretanto, para melhores esclarecimentos sobre taxas de crescimento de tubos polínicos após autopolinizações e polinizações cruzadas, pois a habilidade competitiva dos grãos de pólen da mesma flor pode diferir entre os indivíduos (JOHNSTON, 1993; SNOW & SPIRA, 1993).

4.5.3. Polinizações interespecíficas

As espécies estudadas de **Oxypetalum**, exceto **O. mexiae**, ocupam áreas similares ou sobrepostas (Tabela 2), sendo consideradas simpátricas (cf. STACE, 1989), e apresentam sobreposição no período de floração (Tabela 3). A quebra da barreira do isolamento reprodutivo entre espécies simpátricas e com período sobreposto de floração pode ser observada, resultando na produção de híbridos férteis naturais (p.ex., GRANT, 1952; GRANT & GRANT, 1971; PERKINS et al., 1975; GRANT & WILKEN, 1988; KEPHART et al., 1988).

Os cruzamentos realizados entre **Oxypetalum appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** produziram sementes viáveis (Tabela 15), que resultaram no híbrido interespecífico artificial **O. appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii**, indicando haver compatibilidade entre essas espécies. As autopolinizações, realizadas nos híbridos F₁, também produziram sementes viáveis (Tabela 15), indicando ausência da esterilidade no híbrido. Entretanto, as flores escolhidas para as autopolinizações não apresentavam esterilidade masculina (polínias mal-formadas e desligadas do translador), observada em flores de indivíduos cultivados (Tabela 16). Nestes indivíduos, a quantidade de flores estéreis por planta variou de 0 a 100%; considerando o total de flores analisadas, 36% delas eram estéreis (Tabela 16). A redução da fertilidade das flores de indivíduos híbridos é conhecida e pode variar de totalmente estéril a tão fértil quanto as espécies parentais (STACE, 1989).

De acordo com FONTELLA-PEREIRA (com. pes.), o híbrido **O. appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii** não foi observado na natureza, o que significa que as barreiras de isolamento reprodutivo entre as espécies parentais não foram quebradas, embora cresçam juntas (Tabela 2) e possam ser visitadas pelos mesmos insetos polinizadores (Tabela 10; Figura 26). Esses insetos, entretanto, apresentaram comportamento de visita e número de polinários no aparelho bucal correspondente a cada espécie: apenas um polinário de **O. appendiculatum**, e todo ele geralmente depositado numa mesma câmara estigmatífera, e até três polinários de **O. banksii** subsp. **banksii**, sem formação de cadeia de polinários. Essas características e outras, tais como a auto-compatibilidade dessas plantas e o longo período de permanência dos insetos nas flores de um dado indivíduo, favorecendo a geitonogamia, são fatores que devem estar atuando para a manutenção do isolamento reprodutivo entre essas espécies. Se houver a quebra da barreira entre **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii**, a direção mais provável do cruzamento seria **O. appendiculatum** exercendo a função feminina, como realizado artificialmente,

Tabela 15 - Resultados das polinizações interespecíficas entre flores de *Oxypetalum appendiculatum* (♀) e *O. banksii* subsp. *banksii* (♂) e das autopolinizações em flores do híbrido F₁ *O. appendiculatum* x *O. banksii* subsp. *banksii*.

Tratamento	Indivíduos	Flores (n°.)	Frutos		Sementes por fruto		Germinação (%)
			(n°.)	(%)	média	variação	
Polinização interespecífica							
<i>O. appendiculatum</i>	6	20	07	35,0	113,86	76-149	70,0
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i>	1	11	-	-	-	-	-
Autopolinização							
<i>O. appendiculatum</i> x <i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i>	3	25	8	32,0	97,38	69-111	95,0

Tabela 16 - Flores férteis e com esterilidade masculina em 12 indivíduos F₁ de *Oxypetalum appendiculatum* x *O. banksii* subsp. *banksii*.

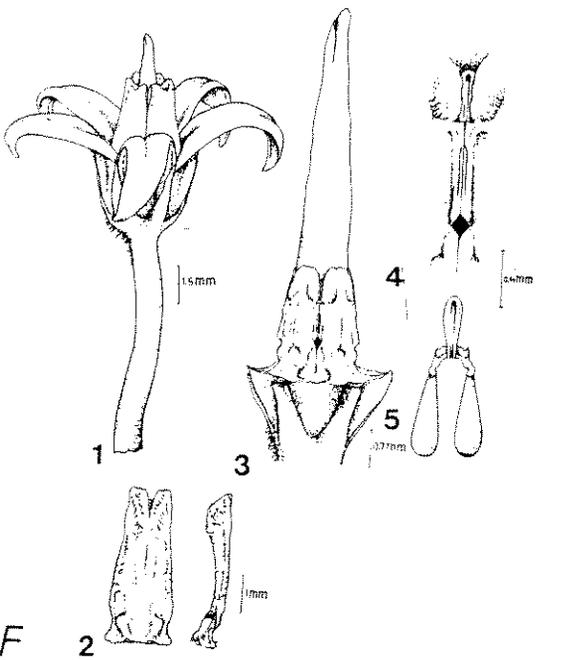
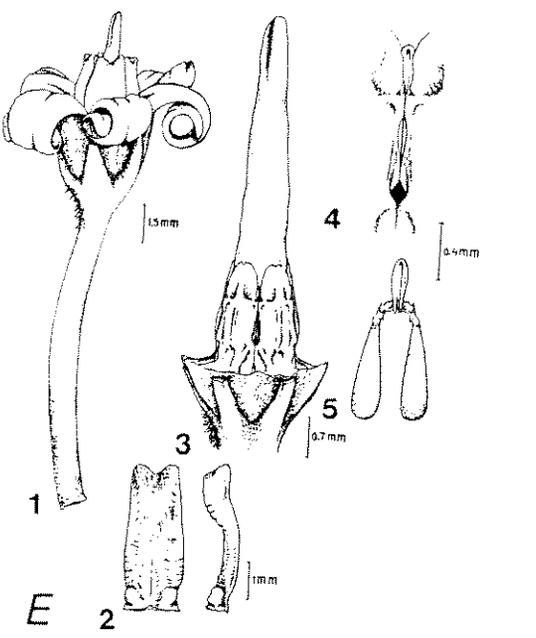
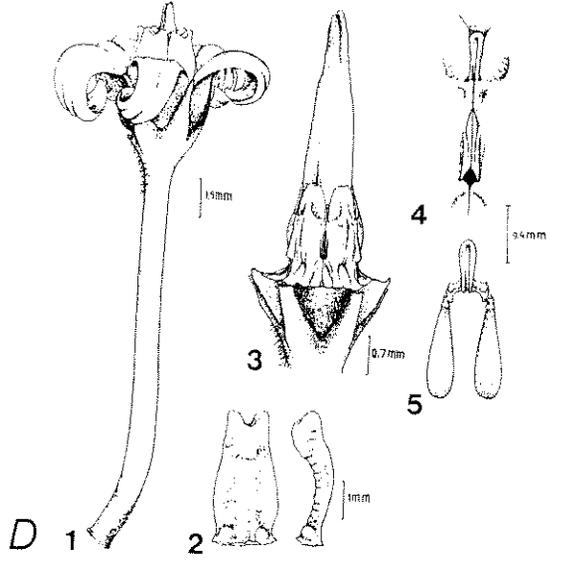
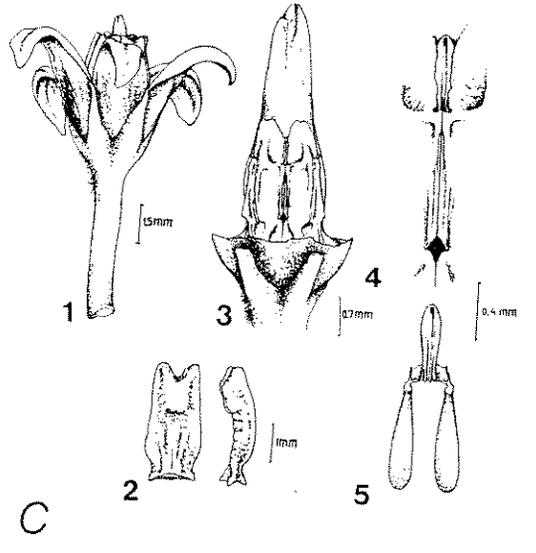
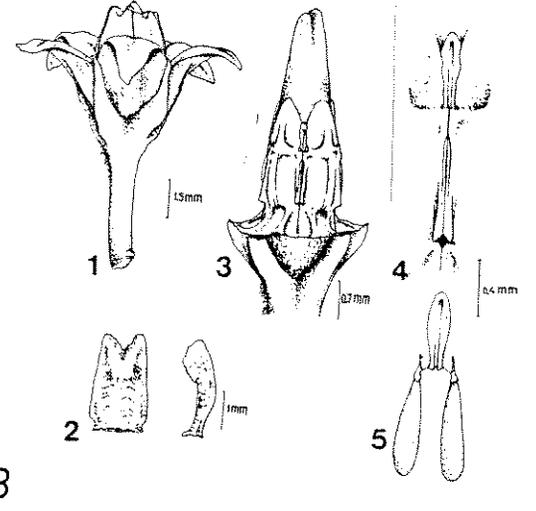
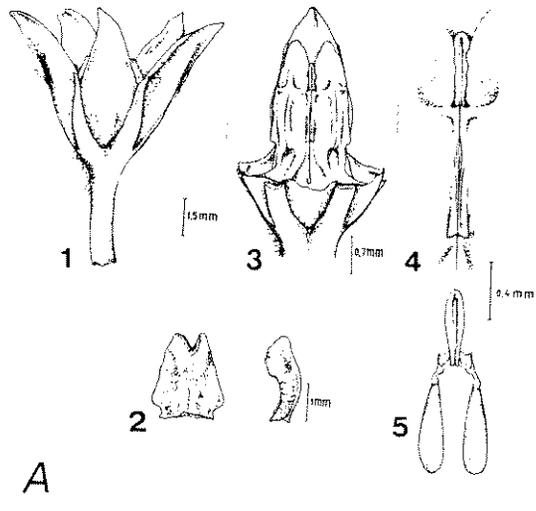
Indivíduo	Total de flores	Flores			
		Férteis		Com esterilidade masculina	
		(n°.)	(%)	(n°.)	(%)
1	10	03	30,00	07	70,00
2	11	11	100,00	00	00,00
3	25	25	100,00	00	00,00
4	28	28	100,00	00	00,00
5	37	36	97,30	01	02,70
6	37	00	0,00	37	100,00
7	42	06	14,30	36	85,71
8	52	31	59,62	21	40,38
9	64	63	98,44	01	01,56
10	73	71	97,26	02	02,74
11	84	00	0,00	84	100,00
12	101	87	86,14	14	13,86
Total geral	564	361	64,00	203	36,00

pois suas flores possuem ampla abertura abaixo da fenda anterolateral (Figuras 7E, 8B) e alta taxa de inserções duplas de polínias (Tabela 7). O inverso seria pouco provável, pois a fenda de *O. banksii* subsp. *banksii* e o espaço abaixo dela são fechados (Figura 3E) e essa espécie apresenta naturalmente baixa taxa de inserções simples de polínias (Tabela 7). Isolamento mecânico unilateral foi observado por KEPHART & HEISER (1980) em espécies de *Asclepias*.

Nas flores polinizadas de *O. banksii* subsp. *banksii* com uma polínia de *O. appendiculatum* e analisadas em microscópio de fluorescência, houve o crescimento dos tubos polínicos nos dois estiletos e ovários, em 48 horas. Nas flores de *O. appendiculatum* que receberam duas polínias, uma da própria flor e outra de *O. banksii* subsp. *banksii* e foram também analisadas em microscópio de fluorescência, houve o crescimento dos tubos polínicos no estilete correspondente a cada polínia e até os ovários, em 48 horas e em taxas de crescimento similares. Esses resultados indicam compatibilidade mútua dessas espécies, embora sejam necessários trabalhos adicionais de campo e pesquisas genéticas para melhor compreensão dos resultados obtidos no presente estudo.

Dentre as espécies estudadas, apenas *O. alpinum* var. *alpinum* e *O. pachyglossum* apresentaram indicações da quebra da barreira de isolamento reprodutivo entre elas, em populações naturais. Essas indicações incluem a semelhança das características morfológicas (Tabela 4), especialmente dos polinários (Figura 30A, C), vetores comuns de polínias (Tabela 10) carregando no aparelho bucal cadeia de polinários (Figura 27) e as variações morfológicas graduais observadas nos indivíduos de um mesmo local de estudo (Figura 30). Cadeias de polinários também são carregadas por visitantes comuns de espécies simpátricas de *Asclepias* (MACIOR, 1965; KEPHART & HEISER, 1980) e parecem ser uma característica que favorece o acúmulo de polinários de diferentes fontes. As variações morfológicas observadas tornaram os limites dos taxons *O. alpinum* var. *alpinum* e *O. pachyglossum* pouco consistentes. Essas espécies são identificadas principalmente pelas características do apêndice da

Figura 30 - Variações morfológicas graduais observadas em flores de diferentes indivíduos de **O. pachyglossum** (A e B) e **O. alpinum** var. **alpinum** (C, D, E e F), de um mesmo local de estudo (exceto o indivíduo D). Para cada indivíduo foram desenhados: **1-** o aspecto geral da flor. **2-** segmento da coroa visto de frente (região adaxial) e outro de perfil. **3-** ginostégio. **4-** detalhe da fenda anteral, com ou sem abertura abaixo dela e o retináculo acima parcialmente encoberto pelos apêndices membranosos de duas anteras adjacentes. **5-** polinário.



cabeça dos estiletes: **O. pachyglossum** com apêndice curto, 0,5-1 mm de comprimento, levemente bifido e geralmente oculto pelos segmentos da coroa (FONTELLA-PEREIRA et al., 1984); **O. alpinum** com apêndice de 2-8 mm, pouco exserto ou oculto pelos segmentos da coroa ou longamente exserto; corola densamente pubescente na parte externa (**O. alpinum** var. **alpinum**) ou glabrescente ou mais raramente glabra na parte externa (**O. alpinum** var. **pallidum**) (FONTELLA-PEREIRA & SCHWARZ, 1984). De acordo com OCCHIONI (1953), a espécie **O. umbellatum** (= **O. alpinum** var. **alpinum**; FONTELLA-PEREIRA & SCHWARZ, 1984) apresenta grande polimorfismo, motivando o aparecimento de descrições de variedades e até mesmo de novos binômios e possui afinidade com **O. pachyglossum**, ambas ocorrendo comumente no mesmo habitat. A variabilidade observada por OCCHIONI (1953) e confirmada pelas plantas do presente estudo (Figura 30), poderia ser explicada pela hibridação e pelo resultado de introgressões, semelhantes aos registros obtidos de híbridos naturais entre outras espécies e de suas populações introgressivas (GRANT & GRANT, 1971; TOMLINSON et al., 1978; GRANT & WILKEN, 1988). Entretanto, são necessários estudos genéticos posteriores para entender as causas da variação morfológica dessas plantas e definir melhor os seus status taxonômicos.

As espécies **O. jacobinae** e **O. subriparium** também crescem juntas (Tabela 2) e apresentam um vetor de polínias em comum (**Apis mellifera**; Tabela 10). Se houver a quebra da barreira reprodutiva entre elas, a direção mais provável do cruzamento seria **O. jacobinae** exercendo a função feminina, pois suas polínias são maiores (mais largas e espessas) que as de **O. subriparium** (Tabela 4), dificultando sua inserção nas flores desta última espécie. Além disso, **O. subriparium** apresenta naturalmente baixa taxa de inserções simples de polínias (Tabela 7). De qualquer modo, são necessários estudos sobre a compatibilidade entre essas plantas.

Pelo exposto, observa-se que o mecanismo de isolamento mecânico “chave-fechadura”, considerado como responsável pela baixa frequência de hibridação entre espécies simpátricas de **Asclepias** (WOODSON, 1954; MACIOR, 1974), parece ter importância secundária para as espécies estudadas de **Oxypetalum**. A primeira barreira de isolamento entre algumas espécies são os polinizadores, vespas (quatro espécies) ou abelhas (três espécies). Entre as espécies que podem ser visitadas pelos mesmos vetores de pólinias, exceto **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum**, outros fatores favorecem o isolamento: o número de pólinários carregados no aparelho bucal, o comportamento de visita dos polinizadores, o sistema de compatibilidade, as taxas de inserção de pólinias, além das diferenças morfológicas das flores.

4.6. O híbrido **Oxypetalum appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii**

4.6.1. Características morfológicas

Os indivíduos do híbrido **Oxypetalum appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii** são trepadores, com caule volúvel; as inflorescências são extra-axilares, do tipo monocásio, com flores em antese na posição horizontal e de coloração amarelo-esverdeada (Figura 31); as folhas apresentam formatos e tamanhos variados, são ovadas ou ovado-lanceoladas ou oblongo-lanceoladas e as lâminas medem cerca de 2,5 a 8,5 cm de comprimento e cerca de 1,0 a 4,5 cm de largura. Na base da lâmina foliar, na face adaxial junto ao ponto de inserção do pecíolo, encontram-se de 4 a 6 coléteres. O número e a disposição das peças dos verticilos florais são os mesmos das espécies parentais (cf. diagrama floral; Figura 2). Entre as sépalas, encontra-se comumente um coléter. Várias características florais do híbrido são intermediárias em relação às dos progenitores (Figuras 3, 7 e 32; Tabela 17). As características dos segmentos da coroa foram as que mais surpreenderam, pois apresentaram, além de duas



Figura 31 - Inflorescência extra-axilar monocasial do híbrido **Oxypetalum appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii**, com botões florais em vários estádios de desenvolvimento e a primeira flor em antese e na posição horizontal.

protuberâncias no terço inferior e na face adaxial, também observadas nos segmentos da coroa de **O. appendiculatum**, um pequeno apêndice acima e entre as protuberâncias (Figura 32C). Apêndice nos segmentos da coroa foi observado, entre as espécies estudadas, apenas em **O. jacobinae** (Figura 11C) e **O. mexiae** (Figura 12C). As protuberâncias e o apêndice contatam a região basilar e dorsal das anteras, formando as cinco unidades de polinização (Figura 32B), também presentes nas flores de **O. appendiculatum** (Figura 7B). O recurso floral acumula-se em cavidades nectaríferas (Figura 32D), abaixo das fendas anterais (compare comprimento das cavidades na Tabela 17), formada pela coroa interestaminal e pela corola, semelhante às espécies parentais (Figuras 4A, 8A). O androceu e o gineceu também são semelhantes às espécies parentais

Figura 32 - **Oxypetalum appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii**. **A**- aspecto geral da flor. **B**- flor vista de cima. Notam-se as cinco unidades de polinização (espaço entre dois segmentos adjacentes de coroa). **C**- segmento da coroa visto de frente (região adaxial) e outro de perfil. Notam-se as protuberâncias no terço inferior e o apêndice acima e entre as protuberâncias. **D**- flor mostrando um segmento da coroa de perfil, cavidades nectaríferas (duas) abaixo das fendas (duas) projetadas radialmente e o ginostégio. **E**- flor mostrando metade de duas sépalas, corola quase totalmente removida, exceto as "bolsas" entre as sépalas, e o ginostégio com o apêndice da cabeça dos estiletos bifurcado no ápice. **F**- polinário na posição original (à esquerda) e após sua remoção da flor (à direita). Observa-se o apêndice no retináculo. **G**- gineceu mostrando os dois ovários, dois estiletos e a cabeça dos estiletos. **AM** apêndice membranoso da antera, **AN** antera, **CA** cabeça dos estiletos, **CD** caudícula, **CN** cavidade nectarífera, **FA** fenda anteral, **PE** pétala, **PO** polínia, **RE** retináculo, **SC** segmento de coroa.

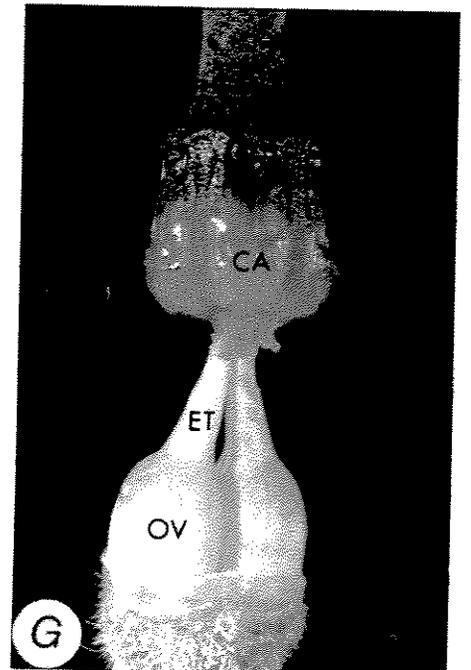
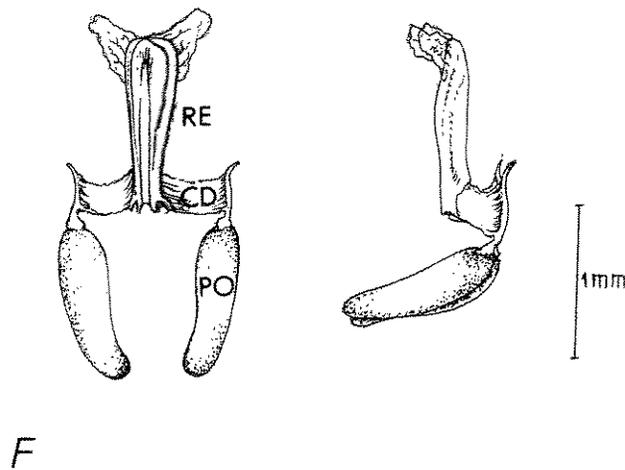
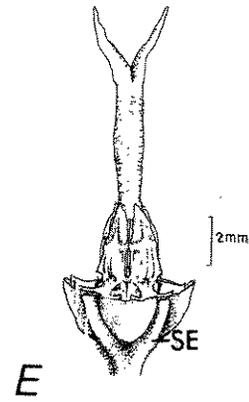
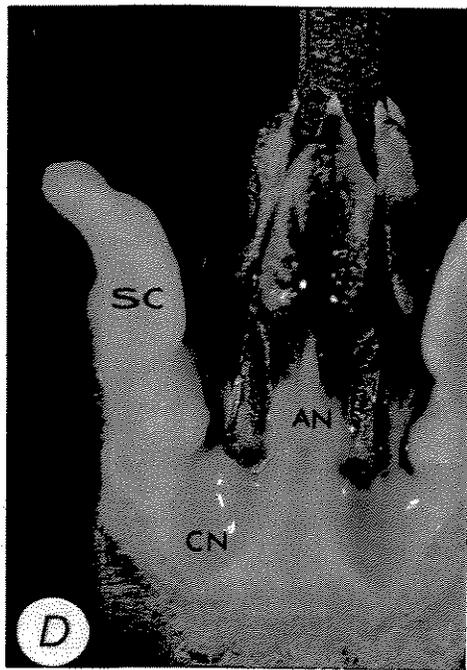
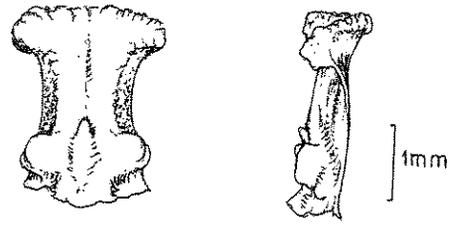
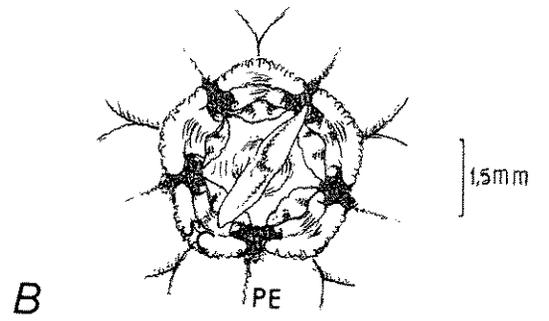
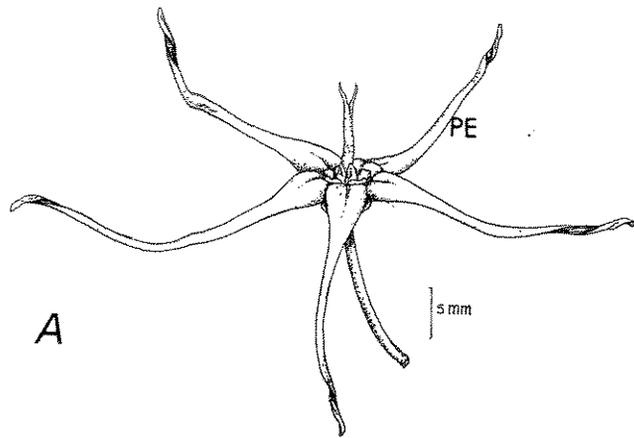


Tabela 17 - Alguns dados morfológicos comparativos entre flores ($N = 10$) do híbrido *Oxypetalum appendiculatum* x *O. banksii* subsp. *banksii* e das suas espécies parentais. Nos valores das medições foi fornecida a média.

Características florais (medidas em mm)	<i>O. appendiculatum</i> (♀)	<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i> (♂)	Híbrido
Posição da flor na infloresc.	pendente	ereta	horizontal
Tubo da corola (comprim.)	7,30	2,00	4,95
Lacínios			
Posição	eretos	reflexos	radiais, levemente reflexos
Tamanho	15,55	17,20	20,85
Segmentos da corona			
Posição	incluído no tubo floral	exserto	parcialmente incluído
Ornamentação	duas protuberâncias	sem ornamentação	duas protuberâncias e um apêndice curto
Cavidade nectarífera (comp.)	0,93	1,75	1,24
Ginostégio	incluído no tubo floral	exserto	parcialmente incluído
Androceu			
Fenda (comprimento)	1,35	1,57	1,43
Pólfia			
Comprimento	0,76	1,33	0,98
Largura	0,21	0,21	0,21
Espessura	0,16	0,15	0,13
Gineceu			
Apêndice da cabeça dos estiletos (comprimento)	8,49	4,38	7,07
Retináculo			
Comprimento	1,21	1,63	1,30
Apêndice	presente	ausente	presente, mas menor
Caudícula			
Comprimento	0,42	0,27	0,43
Largura	0,29	0,55	0,40

e com várias características intermediárias (Tabela 17), inclusive o apêndice localizado no retináculo (Figura 32F). O ginostégio encontra-se parcialmente oculto no tubo floral (compare com os progenitores na Tabela 17). Os folículos apresentam sulcos longitudinais, semelhantes aos observados em *O. banksii* subsp. *banksii*, e são levemente pilosos. Frutos pilosos são observados em *O. appendiculatum*; *O. banksii* subsp. *banksii* apresenta frutos glabros.

4.6.2. Fenologia de floração, visitantes florais e dados sobre as taxas de frutificação

O híbrido *O. appendiculatum* x *O. banksii* subsp. *banksii* floresceu o ano todo (Tabela 18). O período de floração de um dado indivíduo variou de 10 a 18

semanas ($N = 4$). Durante a floração, os indivíduos continuam crescendo e desenvolvendo novas inflorescências.

As inflorescências (Figura 31) apresentaram em média 11,2 flores e duraram cerca de 34 dias (Tabela 18), valores superiores aos observados nas espécies parentais (Tabela 3). As flores duraram cerca de 10 dias (Tabela 18). A primeira flor da inflorescência pode permanecer aberta por um a cinco dias (em média 3,45 dias, $N = 11$), antes da antese da segunda flor.

Os visitantes florais encontram-se arrolados na Tabela 19. Apenas a vespa ***Polybia ignobilis*** (Hymenoptera, Vespidae) carregava um polinário no aparelho bucal. Este inseto apresentou comportamento de visita semelhante ao das vespas que visitam flores de ***O. appendiculatum***, ou seja, apoiavam-se no lacínio da corola e introduziam, em seguida, o aparelho bucal em uma das unidades de polinização da flor. ***P. ignobilis*** é uma das principais polinizadoras das espécies parentais do híbrido, e suas visitas também às flores do híbrido poderiam resultar em retrocruzamentos, se indivíduos dessas plantas estivessem crescendo num mesmo local. As polínias, como também as das espécies parentais, modificam sua posição original quando são removidas da flor, devido à rotação de 90° das caudículas (Figura 32F). Após a rotação, a margem externa convexa das polínias fica direcionada opostamente ao corpo do inseto (cf. Figura 21), se corretamente posicionadas no seu aparelho bucal.

A Tabela 20 apresenta o número de inflorescências observadas com frutos maduros, o número de frutos por inflorescência, a posição da flor na inflorescência que resultou em fruto e o número de folículos por flor. O padrão de frutificação do híbrido foi semelhante ao padrão das espécies parentais (Tabelas 11 e 12), exceto em relação ao número de folículos produzidos por flor. Nesse aspecto, o híbrido foi semelhante à ***O. appendiculatum***, indicando que suas flores necessitam de duas polínias inseridas por flor, cada polínia inserida numa fenda associada a um dos ovários, para produzir folículos gêmeos. Entretanto,

para melhores esclarecimentos, são necessários estudos posteriores morfo-anatômicos e da biologia floral do híbrido.

Tabela 18 - Resultados da fenologia de floração do híbrido **Oxypetalum appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii**.

Período de floração	Flores por inflorescência		Duração da infloresc., em dias		Duração da flor, em dias	
	média	amplitude	média	amplitude	média	amplitude
jan. a dez.	11,2 (N = 15)	8-18	34,2 (N = 15)	20-50	9,8 (N = 15)	7-13

Tabela 19 - Relação dos insetos, com polinários (CP) ou sem polinário (SP) no aparelho bucal, visitantes de flores do híbrido **Oxypetalum appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii**.

Ordem/ Família (nome vulgar) espécie (comprimento, mm)	CP	SP
Hemiptera/ Largidae (percevejo)		
Largus humilis (13)		x
Hymenoptera/ Apidae (abelha)		
Tetragona clavipes (7)		x
Hymenoptera/ Vespidae (vespas)		
Polybia ignobilis (14)	x	
P. sericea (16)		x
Polybia sp. (8)		x

Tabela 20 - Inflorescências observadas com frutos maduros, número de frutos por inflorescência, posição da flor na inflorescência que produziu fruto e número de folículos por flor do híbrido **Oxypetalum appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii**.

Inflorescências observadas (n°.)	Frutos por inflorescência (n°.)	Flores da infloresc. resultando em frutos (n°.)		Folículos por flor (%)	
		primeira flor	outra flor	1	2
16	1	8	8	93,33	6,67

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies estudadas apresentam morfologia e biologia floral semelhantes às de outras espécies de Asclepiadeae, exceto **Oxypetalum banksii** subsp. **banksii**. Essa espécie apresenta um “compitum” funcional, ou seja, uma interconecção entre os carpelos, fornecendo uma vantagem de sincarpia num gineceu apocárpico. O resultado é a produção de folículos gêmeos em flores polinizadas com apenas uma polínia; nas demais espécies ocorre a produção de um folículo. O “compitum” é de natureza não-carpelar e representado por substâncias mucilaginosas.

O estigma de Asclepiadaceae é assunto controverso. A presença de mucilagem, detectada pela primeira vez em **O. banksii** subsp. **banksii** e num tecido comumente considerado apenas nectarífero, e seu conhecido papel como meio transmissor de tubos polínicos, trazem novas perspectivas em relação à posição da área receptiva. No presente estudo, a câmara estigmatífera é considerada como um “hiperestigma”, de natureza não-carpelar.

O período sobreposto de floração das espécies simpátricas poderia favorecer cruzamentos interespecíficos. Entretanto, há dissemelhança entre as espécies em relação aos seus polinizadores: quatro são polinizadas por vespas e três por abelhas. Nas polinizadas por vespas, o número de polinários carregados

por esses insetos e o acúmulo, ou não, desses polinários no seu aparelho bucal são fatores que definem sistemas diferentes de polinização entre essas plantas, além das suas diferenças morfológicas. Apenas entre **O. alpinum** var. **alpinum** e **O. pachyglossum** parece não haver barreiras reprodutivas, pois crescem no mesmo habitat, apresentam morfologia floral muito semelhante e polinizadores comuns; esses insetos carregam cadeia de polinários no aparelho bucal, característica que favorece o acúmulo de polinários de diferentes fontes.

As vespas são raramente consideradas polinizadoras específicas. As espécies de **Oxypetalum** polinizadas por vespas não mostraram ser generalistas, talvez devido às complexas características florais e aos complexos mecanismos de polinização dessas plantas.

As taxas de remoção de polinários e inserção de polínias são baixas e as espécies apresentam diferentes padrões de remoção e inserção. A precisão desses padrões pode estar relacionada à fauna de insetos disponíveis nos locais de ocorrência das espécies e aos seus sistemas de polinização.

As espécies **O. appendiculatum** e **O. banksii** subsp. **banksii** são autocompatíveis e **O. jacobinae** também parece ser, pois ocorrem autopolinizações espontâneas em suas flores.

O híbrido artificial **O. appendiculatum** x **O. banksii** subsp. **banksii** apresenta uma taxa de cerca de 65% de flores férteis. **Polybia ignobilis**, uma das principais vespas polinizadoras das espécies parentais, também carrega polinários do F₁. Esse híbrido ainda não foi observado na natureza.

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS, R.P., TOMB, A.S. & PRICE, S.C. Investigation of hybridization between ***Asclepias speciosa*** and ***A. syriaca*** using alkanes, fatty acids and triterpenoids. **Biochemical Systematics and Ecology** **15**: 395-399, 1987.
- BAKER, H.G. Evolutionary mechanisms in pollination biology. **Science** **139**: 877-883, 1963.
- BAKER, H.G. & BAKER, I. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: **Handbook of Experimental Pollination Biology**. C.E. Jones & R.J. Little (eds.). New York, Van Nostrand Reinhold Company Inc., 1983. p. 117-141.
- BAKER, H.G. & HURD, P.D., JR. Intrafloral ecology. **Annual Review of Entomology** **13**: 385-414, 1968.
- BARROSO, G.M., PEIXOTO, A.L., COSTA, C.G. et al. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Viçosa, Imprensa da Univ. Fed. de Viçosa, 1986. v. 3, p. 16-52.
- BERTIN, R.I. & WILLSON, M.F. Effectiveness of diurnal and nocturnal pollination of two milkweeds. **Canadian Journal of Botany** **58**: 1744-1746, 1980.
- BOOKMAN, S.S. The floral morphology of ***Asclepias speciosa*** (Asclepiadaceae) in relation to pollination and a clarification in terminology for the genus. **American Journal of Botany** **68**: 675-679, 1981.
- BOOKMAN, S.S. Evidence for selective fruit production in ***Asclepias***. **Evolution** **38**: 72-86, 1984.
- BRASIL, Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. **Regras para análise de sementes**. Brasília, 1992. 365 p.

- BROWN, R. On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. **Transactions of the Linnean Society of London 16**: 685-745, 1833.
- BROYLES, S.B. & WYATT, R. The consequences of self-pollination in **Asclepias exaltata**, a self-incompatible milkweed. **American Journal of Botany 80**: 41-44, 1993.
- BRUYNS, P.V. & FORSTER, P.I. Recircumscription of the Stapelieae (Asclepiadaceae). **Taxon 40**: 381-391, 1991.
- CABIN, R.J., RAMSTETTER, J. & ENGEL, R.E. Reproductive limitations of a locally rare **Asclepias**. **Rhodora 93**: 1-10, 1991.
- CARR, S.G.M. & CARR, D.J. The functional significance of syncarpy. **Phytomorphology 11**: 249-256, 1961.
- CHATURVEDI, S.K. Abiotic pollination in **Tylophora hirsuta** Wight (Asclepiadaceae). **Asklepios 45**: 58-62, 1989.
- CHATURVEDI, S.K. Significance of light windows in the pollination of some indian ceropegias (Asclepiadaceae). **Cactus and Succulent Journal 65**: 148-151, 1993.
- CHATURVEDI, S.K. & PANT, D.D. Further studies in the pollination of some indian asclepiads. **Bulletin of the Botanical Survey of India 28**: 23-30, 1986.
- CHRIST, P. & SCHNEPF, E. The nectaries of **Cynanchum vincetoxicum** (Asclepiadaceae). **Israel Journal of Botany 34**: 79-90, 1985.
- CROAT, T.B. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). **Biotropica 7**: 270-277, 1975.
- CRONQUIST, A. **An integrated system of classification of flowering plants**. New York, Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p.
- CRONQUIST, A. **The evolution and classification of flowering plants**. Lawrence, Allen Press, 1988. 555 p.
- EISIKOWITCH, D. Morpho-ecological aspects on the pollination of **Calotropis procera** (Asclepiadaceae) in Israel. **Plant Systematics and Evolution 152**: 185-194, 1986.
- ENDRESS, P.K. Noncarpellary pollination and "hyperstigma" in an angiosperm (**Tambourissa religiosa**, Monimiaceae). **Experientia 35**: 45, 1979.
- ENDRESS, P.K. Ontogeny, function and evolution of extreme floral construction in Monimiaceae. **Plant Systematics and Evolution 134**: 79-120, 1980.

- ENDRESS, P.K. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms. **Taxon** **31**: 48-52, 1982
- ENDRESS, P.K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, University Press, 1994. 511 p.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press, 1979. 291 p.
- FALLEN, M.E. Floral structure in the Apocynaceae: morphological, functional, and evolutionary aspects. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie** **106**: 245-286, 1986.
- FISHBEIN, M. & VENABLE, D.L. Diversity and temporal change in the effective pollinators of **Asclepias tuberosa**. **Ecology** **77**: 1061-1073, 1996.
- FONTELLA-PEREIRA, J. & SCHWARZ, E. de A. Estudos em Asclepiadaceae, XIX. Uma nova espécie de **Gonolobus** Mich e novas combinações em **Oxypetalum** R. Br. **Boletim do Museu Botânico Municipal de Curitiba** (61): 1-8, 1984.
- FONTELLA-PEREIRA, J., VALENTE, M. da C. & ALENCASTRO, F.M.M.R. de. Contribuição ao estudo das Asclepiadaceae brasileiras, V. Estudo taxonômico e anatômico de **Oxypetalum Banksii** Roem. et Schult. **Rodriguésia** (38): 261-281, 1971.
- FONTELLA-PEREIRA, J., VALENTE, M. da C. & SCHWARZ, E. de A. Contribuição ao estudo das Asclepiadaceae brasileiras, XXI. Asclepiadaceae do município de Ouro Preto, Estado de Minas Gerais - Uma sinopse. **Boletim do Museu Botânico Kuhlmann** (2): 63-127, 1984.
- FORSTER, P.I. Pollination of **Marsdenia fraseri** (Asclepiadaceae) by **Metriorrhynchus lateralis** (Coleoptera: Lycidae). **The Coleopterists Bulletin** **43**: 311-312, 1989.
- FORSTER, P.I. Insects associated with the flowers of **Marsdenia cymulosa** Benth. (Asclepiadaceae) and their possible role in pollination. **Australian Entomological Magazine** **19**: 45-47, 1992a.
- FORSTER, P.I. Pollination of **Hoya australis** (Asclepiadaceae) by **Ocybadistes walkeri sothis** (Lepidoptera: Hesperidae). **Australian Entomological Magazine** **19**: 39-43, 1992b.
- FORSTER, P.I. Diurnal insects associated with the flowers of **Gomphocarpus physocarpus** E. Mey. (Asclepiadaceae), an introduced weed in Australia. **Biotropica** **26**: 214-217, 1994.
- FOURNIER, E. Asclepiadaceae. C.F.P. Martius & A.G. Eichler (eds.). **Flora Brasiliensis** **6**: 189-332, 1885.

- GALIL, J. & ZERONI, M. Nectar system of *Asclepias curassavica*. **Botanical Gazette 126**: 144-148, 1965.
- GALIL, J. & ZERONI, M. On the organization of the pollinium in *Asclepias curassavica*. **Botanical Gazette 130**: 1-4, 1969.
- GERLACH, G. **Botanische Mikrotechnik, eine Einführung**. Stuttgart, Georg Thieme, 1969.
- GRANT, V. Isolation and hybridization between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens*. **El Aliso 2**: 341-360, 1952.
- GRANT, V. & GRANT, K.A. **Flower pollination in the phlox family**. New York, Columbia Univ. Press, 1965.
- GRANT, V. & GRANT, K.A. Natural hybridization between the cholla cactus species *Opuntia spinosior* and *Opuntia versicolor*. **Proceeding of the Natural Academy of Science of USA 68**: 1993-1995, 1971.
- GRANT, V. & WILKEN, D.H. Natural hybridization between *Ipomopsis aggregata* and *I. tenuituba* (Polemoniaceae). **Botanical Gazette 149**: 213-221, 1988.
- HEITHAUS, E.R. Flower visitation records and resource overlap of bees and wasps in northwest Costa Rica. **Brenesia 16**: 9-52, 1979.
- HESLOP-HARRISON, Y. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. **Nordic Journal of Botany 1**: 401-420, 1981.
- HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K.R. The receptive surface of the angiosperm stigma. **Annals of Botany 41**: 1233-1258, 1977.
- HOLM, R.W. The American species of *Sarcostemma* R. Br. (Asclepiadaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden 37**: 477-560, 1950.
- IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Divisão do Brasil em micro-regiões homogêneas**. Ministério do Planejamento e Coordenação Geral - Fundação IBGE, Rio de Janeiro, 1968.
- IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Censo Demográfico 1991. Resultados do universo relativos às características da população e dos domicílios, Nº. 18, Minas Gerais**. Rio de Janeiro, 1991.
- JENNERSTEN, O. & MORSE, D.H. The quality of pollination by diurnal and nocturnal insects visiting common milkweed, *Asclepias syriaca*. **American Midland Naturalist 125**: 18-28, 1991.

- JENSEN, W.A. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco, W.H. Freeman & Co., 1962. 408 p.
- JOEL, D.M. & FAHN, A. Ultrastructure of the resin ducts of **Mangifera indica** L. (Anacardiaceae). 3. Secretion of the protein-polysaccharide mucilage in the fruit. **Annals of Botany** **46**: 785-790, 1980.
- JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. New York, Mcgraw-Hill Book Co., 1940. 523 p.
- JOHNSTON, M.O. Tests of two hypotheses concerning pollen competition in a self-compatible, long-styled species (**Lobelia cardinalis**: Lobeliaceae). **American Journal of Botany** **80**: 1400-1406, 1993.
- JOHRI, M.M. The style, stigma and pollen tube - III. Some taxa of the Amaryllidaceae. **Phytomorphology** **16**: 142-157, 1966.
- JOLY, A.B. **Botânica - introdução à taxonomia vegetal**. São Paulo, Companhia Editora Nacional, 1983. 777 p.
- KAHN, A.P. & MORSE, D.H. Pollinium germination and putative ovule penetration in self- and cross-pollinated common milkweeds **Asclepias syriaca**. **The American Midland Naturalist** **126**: 61-67, 1991.
- KAUL, R.B., ROLFSMEIER, S.B. & ESCH, J.J. The distribution and reproductive phenology of the milkweeds (Asclepiadaceae: **Asclepias** and **Cynanchum**) in Nebraska. **Transactions of the Nebraska Academy of Sciences** **18**: 127-140, 1991.
- KEPHART, S.R. Breeding systems in **Asclepias incarnata** L., **A. syriaca** L., and **A. verticillata** L. **American Journal of Botany** **68**: 226-232, 1981.
- KEPHART, S.R. The partitioning of pollinators among three species of **Asclepias**. **Ecology** **64**: 120-133, 1983.
- KEPHART, S.R. Phenological variation in flowering and fruiting of **Asclepias**. **The American Midland Naturalist** **118**: 64-76, 1987.
- KEPHART, S.R. & HEISER, C.B. Reproductive isolation in **Asclepias**: lock and key hypothesis reconsidered. **Evolution** **34**: 738-746, 1980.
- KEPHART, S.R., WYATT, R. & PARRELLA, D. Hybridization on North American **Asclepias**. I. Morphological evidence. **Systematic Botany** **13**: 456-473, 1988.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. Insects as flower visitors and pollinators. **Annual Review of Entomology** **28**: 407-453, 1983.

- KEVAN, P.G., EISIKOWITCH, D. & RATHWELL, B. The role of nectar in the germination of pollen in *Asclepias syriaca* L. **Botanical Gazette** **150**: 266-270, 1989.
- KOEPPEN, W. **Climatología**. Mexico, Fondo de Cultura Económica (ed.). 1948.
- KUNZE, H. Structure and function in asclepiad pollination. **Plant Systematics and Evolution** **176**: 227-253, 1991.
- KUNZE, H. Evolution of the translator in Periplocaceae and Asclepiadaceae. **Plant Systematics and Evolution** **185**: 99-122, 1993.
- KUNZE, H. Ontogeny of the translator in Asclepiadaceae s.str. **Plant Systematics and Evolution** **193**: 223-242, 1994.
- KUNZE, H. Floral morphology of some Gonolobeae (Asclepiadaceae). **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie** **117**: 211-238, 1995.
- KUNZE, H. Morphology of the stamen in the Asclepiadaceae and its systematic relevance. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie** **118**: 547-579, 1996.
- KUNZE, H. & LIEDE, S. Observations on pollination in *Sarcostemma* (Asclepiadaceae). **Plant Systematics and Evolution** **178**: 95-105, 1991.
- KUNZE, H., MEVE, U. & LIEDE, S. *Cibirhiza albersiana*, a new species of Asclepiadaceae, and establishment of the tribe Fockeeae. **Taxon** **43**: 367-376, 1994.
- LIEDE, S. Some observations on pollination in Mexican Asclepiadaceae. **Madroño** **41**: 266-276, 1994.
- LIEDE, S. Anther differentiation in the Asclepiadaceae - Asclepiadeae: form and function. In: **The anther: form, function and phylogeny**. W.G. D'Arcy & R.C. Keating (eds.). Cambridge University Press, 1996. p. 221-235.
- LIEDE, S. & ALBERS, F. Tribal disposition of genera in the Asclepiadaceae. **Taxon** **43**: 201-231, 1994.
- LIEDE, S. & KUNZE, H. A descriptive system for corona analysis in Asclepiadaceae and Periplocaceae. **Plant Systematics and Evolution** **185**: 275-284, 1993.
- LIEDE, S. & WEBERLING, F. On the inflorescence structure of Asclepiadaceae. **Plant Systematics and Evolution** **197**: 99-109, 1995.
- LIEDE, S. & WHITEHEAD, V. Studies in the pollination biology of *Sarcostemma viminale* R. Br. *sensu lato*. **South African Journal of Botany** **57**: 115-122, 1991.

- LUMER, C. & YOST, S.E. The reproductive biology of **Vincetoxicum nigrum** (L.) Moench (Asclepiadaceae), a Mediterranean weed in New York State. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **122**: 15-23, 1995.
- LYNCH, S.P. The floral ecology of **Asclepias solanoana** Woods. **Madroño** **24**: 159-177, 1977.
- MACIOR, L.W. Insect adaptation and behavior in **Asclepias** pollination. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **92**: 114-126, 1965.
- MACIOR, L.W. Behavioral aspects of coadaptations between flowers and insect pollinators. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **61**: 760-769, 1974.
- MARTIN, F.W. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Techn.** **34**: 125-128, 1959.
- McNEIL, J.N. Plant-insect relationships between common milkweed **Asclepias syriaca** (Gentianales: Asclepiadaceae) and the European skipper **Thymelicus lineola** (Lepidoptera: Hesperiiidae). **Canadian Journal of Botany** **55**: 1553-1555, 1977.
- MEVE, U. & LIEDE, S. Floral biology and pollination in stapeliads - new results and a literature review. **Plant Systematics and Evolution** **192**: 99-116, 1994.
- MOORE, R.J. Investigations on rubber-bearing plants. IV. Cytogenetic studies in **Asclepias** (Tourn.) L. **Canadian Journal of Research** **24 (C)**: 66-73, 1946.
- MOORE, R.J. Investigations on rubber-bearing plants. V. Notes on the flower biology and pod yield of **Asclepias syriaca** L. **The Canadian Field-Naturalist** **61**: 40-46, 1947.
- MORSE, D.H. The turnover of milkweed pollinia on bumble bees, and implications for outcrossing. **Oecologia** **53**: 187-196, 1982.
- MORSE, D.H. Milkweeds and their visitors. **Scientific American** **253**: 90-96C, 1985.
- MORSE, D.H. The twinning of follicles by common milkweed (**Asclepias syriaca**). **The American Midland Naturalist** **130**: 56-61, 1993.
- MORSE, D.H. & FRITZ, R.S. Contributions of diurnal and nocturnal insects to the pollination of common milkweed (**Asclepias syriaca** L.) in a pollen-limited system. **Oecologia** **60**: 190-197, 1983.
- OCCHIONI, P. Notas sobre o gênero **Oxypetalum** - II (As espécies do Estado do Rio de Janeiro). **Dusenía** **4**: 251-271, 1953.

- OCCHIONI, P. Contribuição ao estudo do gênero **Oxypetalum** , com especial referência às spp. da Serra do Itatiaia e Serra dos Órgãos. **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 14**: 37-210, 1956.
- OLLERTON, J. & LIEDE, S. Fly pollination in the Asclepiadaceae: old data and new techniques. In: **Reproductive biology 96, in systematics, conservation and economic botany**. Abstracts, 1996. p. 10.
- PANT, D.D., NAUTIYAL, D.D. & CHATURVEDI, S.K. Pollination ecology of some indian asclepiads. **Phytomorphology 32**: 302-313, 1982.
- PEDRO, S.R.M. & CAMARGO, J.M. Interactions on floral resources between the africanized honey bee **Apis mellifera** L. and the native bee community (Hymenoptera, Apoidea) in a natural "cerrado" ecosystem in southeast Brazil. **Apidologie 22**: 397-415, 1991.
- PERKINS, W.E., ESTES, J.R. & THORP, R.W. Pollination ecology of interspecific hybridization in **Verbena**. **Bulletin of the Torrey Botanical Club 102**: 194-198, 1975.
- PRIMACK, R.B. Longevity of individual flowers. **Annual Review of Ecology and Systematic 16**: 15-37, 1985.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. **The natural history of pollination**. Portland, Timber Press, 1996. 479 p.
- QUELLER, D.C. Proximate and ultimate causes of low fruit production in **Asclepias exaltata**. **Oikos 44**: 373-381, 1985.
- RAVEN, P.H. A survey of reproductive biology in the Onagraceae. **New Zealand Journal of Botany 17**: 575-593, 1979.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematic 16**: 179-214, 1985.
- RICHARDS, A.J. **Plant breeding systems**. London, George Allen & Unwin Ltd., 1986. 529 p.
- ROBERTSON, C. Notes on the mode of pollination of **Asclepias**. **Botanical Gazette 11**: 262-269, 1886.
- ROSATTI, T.J. The genera of suborder Apocynineae (Apocynaceae and Asclepiadaceae) in the southeastern United States. **Journal of the Arnold Arboretum 70**: 443-514, 1989.
- ROUBIK, D.W. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge, Cambridge University, 1989. 514 p.

- SAFWAT, F.M. The floral morphology of **Secamone** and the evolution of the pollinating apparatus in Asclepiadaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **49**: 95-129, 1962.
- SAGE, T.L. & WILLIAMS, E.G. Structure, ultrastructure, and histochemistry of the pollen tube pathway in the milkweed **Asclepias exaltata** L. **Sex Plant Reproduction** **8**: 257-265, 1995.
- SAGE, T.L., BROYLES, S.B. & WYATT, R. The relationship between the five stigmatic chambers and the two ovaries of milkweeds flowers: a three-dimensional assessment. **Israel Journal of Botany** **39**: 187-196, 1990.
- SENNBLAD, B. & BREMER, B. The familial and subfamilial relationships of Apocynaceae and Asclepiadaceae evaluated with rbcL data. **Plant Systematics and Evolution** **202**: 153-175, 1996.
- SHANNON, T.R. & WYATT, R. Reproductive biology of **Asclepias exaltata**. **American Journal of Botany** **73**: 11-20, 1986.
- SKUTCH, A.F. Flowering and seed-production of **Fischeria funebris** (Asclepiadaceae). **Brenesia** **30**: 13-17, 1988.
- SNOW, A.A. & SPIRA, T.P. Individual variation in the vigor of self pollen and selfed progeny in **Hibiscus moscheutos** (Malvaceae). **American Journal of Botany** **80**: 160-164, 1993.
- SNOW, A.A., SPIRA, T.P., SIMPSON, R. & KLIPS, R.A. The ecology of geitonogamous pollination. In: **Floral biology - Studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. D.G. Lloyd & S.C.H. Barrett (eds.). New York, Chapman & Hall, 1996. p. 191-216.
- SOUTHWICK, E.E. Nectar biology and nectar feeders of common milkweed, **Asclepias syriaca** L. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **110**: 324-334, 1983.
- SOUTO MAYOR, A.S. População. In: **Geografia do Brasil. Grande região leste**. M.R.S. Guimarães & A.C. Duarte (org.). Rio de Janeiro, IBGE, 1965. p. 177-192.
- SPARROW, F.K. & PEARSON, N.L. Pollen compatibility in **Asclepias syriaca**. **Journal of Agricultural Research** **77**: 187-199, 1948.
- STACE, C.A. **Plant taxonomy and biosystematics**. London, Great Britain, 1989. 264 p.
- STEBBINS, G.L. Self fertilization and population variability in the higher plants. **The American Midland Naturalist** **91**: 337-354, 1957.

- STEBBINS, G.L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics** 1: 307-326, 1970.
- STEVENS, O.A. *Asclepias syriaca* and *A. speciosa*, distribution and mass collections in North Dakota. **The American Midland Naturalist** 34: 368-374, 1945.
- SWARUPANANDAN, K., MANGALY, J.K., SONNY, T.K., KISHOREKUMAR, K. & CHAND BASHA, S. The subfamilial and tribal classification of the family Asclepiadaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society** 120: 327-369, 1996.
- THOMAS, V. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. **Annals of Botany** 68: 287-305, 1991.
- TOMLINSON, P.B., BUNT, J.S., PRIMACK, R.B. & DUKE, N.C. *Lumnitzera rosea* (Combretaceae) - its status and floral morphology. **Journal of the Arnold Arboretum** 59: 342-351, 1978.
- VALENTE, M. da C. A flor de *Oxypetalum banksii* Roem & Schult. subsp. *banksii* - Estudo da anatomia e vascularização (Asclepiadaceae). **Rodriguésia** 29: 161-283, 1977.
- VALVERDE, O. Estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Geografia** 20: 3-79, 1958.
- VAN DER PIJL, L. Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. **Evolution** 14: 403-416, 1960.
- VAN DER PIJL, L. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. **Evolution** 15: 44-59, 1961.
- VASIL, I.K. & JOHRI, M.M. The style, stigma and pollen tube - I. **Phytomorphology** 14: 352-369, 1964.
- VOGEL, S. Die Bestäubung der Kesselfallenblüten von *Ceropegia*. **Beiträge zur Biologie der Pflanzen** 36: 159-237, 1961.
- VUILLE, F.-L. The reproductive biology of the genus *Baldellia* (Alismataceae). **Plant Systematic and Evolution** 159: 173-183, 1988.
- WANNTORP, H.-E. *Calotropis gigantea* (Asclepiadaceae) and *Xylocopa tenuiscapa* (Hymenoptera, Apidae). **Svensk Botanisk Tidskrift** 68: 25-32, 1974.
- WILLSON, M.F. & BERTIN, R.I. Flower-visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. **Canadian Journal of Botany** 57: 1380-1388, 1979.

- WILLSON, M.F. & PRICE, P.W. Resource limitation of fruit and seed production in some ***Asclepias*** species. **Canadian Journal of Botany** **58**: 2229-2233, 1980.
- WILLSON, M.F. & RATHCKE, B.J. Adaptive design of the floral display in ***Asclepias syriaca*** L. **The American Midland Naturalist** **92**: 47-57, 1974.
- WILLSON, M.F., BERTIN, R.I. & PRICE, P.W. Nectar production and flower visitors of ***Asclepias verticillata***. **The American Midland Naturalist** **102**: 23-35, 1979.
- WOLFE, L.M. Inflorescence size and pollinaria removal in ***Asclepias curassavica*** and ***Epidendrum radicans***. **Biotropica** **19**: 86-89, 1987.
- WOODSON, R.E. The North American species of ***Asclepias*** L. **Annual Missouri Botanical Garden** **41**: 1-211, 1954.
- WYATT, R. Pollination and fruit-set in ***Asclepias***: a reappraisal. **American Journal of Botany** **63**: 845-851, 1976.
- WYATT, R. The reproductive biology of ***Asclepias tuberosa***: I. Flower number arrangement, and fruit-set. **The New Phytologist** **85**: 119-131, 1980.
- WYATT, R. The reproductive biology of ***Asclepias tuberosa***. II. Factors determining fruit-set. **The New Phytologist** **88**: 375-385, 1981.
- WYATT, R. & BROYLES, S.B. Reproductive biology of milkweeds (***Asclepias***) recent advances. In: **Biological approaches and evolutionary trends in plants**. S. Kawano (ed.). London, Academic, 1990. p. 255-272.
- WYATT, R. & BROYLES, S.B. Hybridization in North American ***Asclepias***. III Isozyme evidence. **Systematic Botany** **17**: 640-648, 1992.
- WYATT, R. & BROYLES, S.B. Ecology and evolution of reproduction in milkweeds. **Annual Review of Ecology and Systematics** **25**: 423-441, 1994.
- WYATT, R. & BROYLES, S.B. The weedy tropical milkweeds ***Asclepias curassavica*** and ***A. fruticosa*** are self-compatible. **Biotropica** **29**: 232-234, 1997.
- WYATT, R. & HUNT, D.M. Hybridization in North American ***Asclepias***. II Flavonoid evidence. **Systematic Botany** **16**: 132-142, 1991.