



Universidade Estadual de Campinas

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Hybanthus atropurpureus* (St. Hil.) Taub. DA
RESERVA MUNICIPAL DE SANTA GENEVRA, SUDESTE DO BRASIL.**

Este exemplar corresponde à redução final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Liliana Rosero-Lasprilla
e aprovada pela Comissão Julgadora
13/11/97
45617167

LILIANA ROSERO-LASPRILLA

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

Orientador: Prof. Dr. PAULO EUGÊNIO A. MACEDO DE OLIVEIRA

Campinas - 1997

9822527
R728b

35674/BC



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
	R728
V.	Ex
TOMBO	BC/35674
PROC	395/98
	☐ D ☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	31/10/98
N.º CPD	

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

Rosero-Lasprilla, Liliana

R728 Biologia reprodutiva de *Hybanthus atropurpureus*
(St. Hil.) Taub. da reserva municipal de Santa Genebra,
sudeste do Brasil/ Liliana Rosero-Lasprilla. -- Campinas,
SP: [s.n.], 1997.

Orientador: Paulo Eugênio A.M. de Oliveira.
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual
de Campinas. Instituto de Biologia.

1. Polinização. 2. Plantas. Reprodução. 3. Fenologia.
I. Oliveira, Paulo Eugênio. A. M. de. II. Universidade Estadual
de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 13 de novembro de 1997

BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

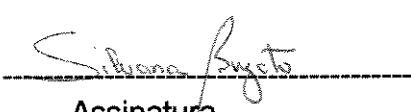
Prof. Dr. Paulo Eugênio A.M. de Oliveira


Assinatura

Dra. Marlies Sazima


Assinatura

Dra. Silvana Buzato


Assinatura

SUPLENTE

Dr. Wesley Rodrigues Silva

Assinatura

Ao Santiago, meu filho querido

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Paulo Eugênio A.M. de Oliveira, pela orientação, correção do português da tese e pela paciência nas diversas etapas deste trabalho.

A Marlies Sazima, pela valiosas sugestões apresentadas na pré-banca, pelo apoio nos momentos difíceis, por sua disposição para me aconselhar e pelas fotos das vespas.

A Profa. Silvana Buzato e ao Prof. Wesley Rodrigues Silva pelas valiosas sugestões apresentadas durante a pre-banca.

Ao Prof. Edilberto Giannotti, pela identificação das vespas e algumas das espécies de insetos.

Ao Dr. Douglas Yanega, Fernando Silveira e a Profa. Danúncia Urban, pela identificação das abelhas.

Ao Prof. Keith Brown Jr., pela identificação das borboletas.

A Inara R. Leal pela identificação das formigas.

A Maria Alice García pela identificação das larvas de insetos.

Às pesquisadoras Carol K. Augspurger e Mariluza A. G. Barros pelo envio de seus artigos científicos.

A Ana Odete, pela valiosa ajuda ao longo do trabalho da tese sugerindo, proporcionando informação valiosa para o bom desenvolvimento do trabalho e pelas correções do português da tese.

A Luciana Passos, pelas sugestões durante o trabalho da tese e apoio em momentos difíceis com o Santiago.

A 'Red Latinoamericana de Botánica', pelo auxílio financeiro parcial, por me oferecer a oportunidade de melhorar minha formação através do programa de Mestrado em Biologia Vegetal na Unicamp.

Ao CNPq, Conselho de desenvolvimento Científico e Tecnológico e ao Programa CAPES pelo auxílio financeiro parcial.

A Fundação José Pedro de Oliveira, por permitir o acesso ao local de estudo.

A Seção de Climatologia do IAC, pelos dados climáticos.

A Iara Bressan, pelo auxílio no trabalho de laboratório.

A minha irmã, Ana, pela valioso apoio e pelo empréstimo do computador.

Ao Guillermo, pelo valioso auxílio nas correções das fotos com o scan.

A Claudia Jacobi, pelos alfinetes entomológicos.

Ao Jairo pelo empréstimo da rede entomologica.

A Martha, Luis Eduardo, Sebastián e Nicolás, pelo apoio e valiosa ajuda durante minha estadia no Brasil, especialmente na época do nascimento do Santiago. Por serem tão especiais com o Santiago.

A Creche da Unicamp, pelo apoio e ajuda no primeiro ano de vida do meu filho Santiago. Em especial a Lucila, a diretora da creche, as tias Márcia, Leide e Betty.

A Bell, a babá do Santiago, pelo carinho e cuidado que teve com ele durante minhas idas à Fazenda ou à Unicamp, por sua compreensão e valiosa amizade.

As amigas da Colômbia: Argenis pelo apoio e ajuda, especialmente durante minha gravidez. A Marisol pelo apoio e valiosas sugestões. A Esperanza e Eliana, por terem compartilhado momentos especiais da minha vida com o Santiago.

Aos meus pais, Bertha e Diomedes, pelo carinho e apoio incondicional de sempre.

ÍNDICE

RESUMO.....	1
1. INTRODUÇÃO.....	3
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	7
3. RESULTADOS.....	15
3.1 Descrição da planta.....	15
3.2 Fenologia.....	18
3.3 Biologia floral.....	21
3.4 Sistema de reprodução.....	28
3.5 Frutificação predação e dispersão.....	29
3.6 Visitantes florais.....	32
4. DISCUSSÃO.....	45
4.1 Fenologia.....	45
4.2 Biologia floral.....	54
4.3 Sistema de reprodução.....	58
4.4 Frutificação predação e dispersão.....	61
4.5 Visitantes florais.....	63
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	68
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	70

RESUMO

A fenologia, a polinização, o sistema de reprodução, e a dispersão de *Hybanthus atropurpureus* (Violaceae) foram estudados em uma floresta semidecídua em Campinas, São Paulo. A espécie é arbustiva com distribuição agregada dos indivíduos. As flores são hermafroditas e estão dispostas em inflorescências racemosas. A floração apresentada por esta espécie tem duas fases fenológicas caracterizadas por apresentar diferenças em intensidade e duração. Na primeira fase, de julho até setembro, o número de flores por indivíduo é grande, tendo um pico médio de 429 flores. Na segunda fase, de outubro até abril, o número de flores é menor não passando de 37 flores em média. As flores são hercógamas e geneticamente auto-incompatíveis, não têm um horário definido de abertura e o estigma é receptivo por um dia. A duração das flores na época seca é ca. quatro dias, sendo mais longa do que no período transicional, que é ca. de dois dias. As flores produzem pouco néctar, sendo disponível seis horas após o início da antese. O volume máximo de néctar é ca. de 0,89 µl e ocorre 12 horas após a antese. A concentração de açúcares no néctar varia de 27% a 34% no período entre seis e 24 horas após a antese. Diversos grupos de insetos visitam as flores de *H. atropurpureus*, mas vespas das famílias Eumenidae e Vespidae são os polinizadores principais, especialmente *Polybia ignobilis*, *Mischocyttarus drewseni*. Abelhas das famílias Megachilidae, Apidae e Halictidae são polinizadores secundários. Os frutos, são cápsulas loculicidas e são predados por larvas de Diptera e Lepidoptera. A predação parece ser menor nos indivíduos com distribuição agregada e nos indivíduos que frutificam ao mesmo tempo com seus conespecíficos. As sementes são diplocóricas, inicialmente são liberadas por deiscência balística dos frutos e posteriormente são dispersas por formigas principalmente *Solenopsis* sp., *Trachymyrmex* sp. e *Pheidole* sp.

1. INTRODUÇÃO

A biologia floral constitui uma ferramenta útil nos estudos de polinização, uma vez que é a partir das estruturas florais que os mecanismos de polinização podem ser entendidos e até mesmo previstos (Kevan, 1984).

Os diferentes padrões de floração das plantas têm importância em muitas áreas da ecologia, como por exemplo no entendimento da ecologia e evolução de espécies e comunidades (Newstrom *et al.* 1994). A fenologia da floração tem sido usada nos estudos de organização de guildas de polinizadores (Stiles, 1978), na teoria do forrageio ótimo (Pyke *et al.*, 1977) e na evolução de estratégias reprodutivas (Schaffer & Gadgil, 1975 *apud* Copland & Whelan, 1989).

Os estudos referentes aos sistemas reprodutivos nas florestas tropicais são considerados importantes no entendimento da dinâmica do fluxo de genes e especiação, sendo um suporte importante para explicar a considerável riqueza de espécies tropicais das florestas tropicais (Bawa *et al.* 1985a; 1990).

Os padrões de movimento nas flores, quando os animais procuram o néctar ou pólen, influenciam profundamente a evolução e ecologia das plantas (Grant 1949 *apud* Campbell & Motten, 1985) e, afetam também a evolução e ecologia dos próprios animais (Feinsinger, 1978). O padrão de forrageamento dos polinizadores e a energia necessária para sua manutenção, estabelece limites às taxas de secreção do néctar da planta. A planta, por exemplo, deve secretar néctar adequado para atrair e sustentar o polinizador sem que seja demasiado para que o polinizador possa tornar-se sedentário (Heinrich, 1975). O comportamento de forrageamento do polinizador, o qual varia com a espécie polinizadora, a espécie de planta e a distribuição das flores, influencia a estrutura genética das populações de plantas (Levin & Kerster, 1969). Por outro lado, as plantas podem apresentar determinados padrões de floração para estimular padrões de forrageamento de seus polinizadores (Stiles, 1975).

Os padrões de forrageio dos polinizadores, podem gerar competição entre as espécies de plantas pelos serviços dos polinizadores. Num dado intervalo de tempo evolutivo, a competição pode afetar a estrutura da população de plantas e dos polinizadores (Heithaus 1974; Levin & Anderson, 1970; Jennersten & Kwak, 1991).

Os estudos no sentido de associar aspectos da biologia floral, fenologia, mecanismos de polinização e sistema reprodutivo ao nível populacional oferecem uma visão de conjunto mais ampla da polinização. Além de proporcionar informação básica em relação aos processos ecológicos e evolutivos que podem estar operando dentro de um ecossistema em particular (veja Augspurger 1980,1981).

Nas florestas tropicais pode estar presente a maioria dos sistemas de polinização encontrados nas angiospermas (Bawa 1990). A polinização por vespas tem sido referida principalmente ao sistema de polinização altamente específico encontrado entre figueiras e vespas agaonide (Bawa, 1985b). Alguns autores (Bawa 1990) indicam a existência de vespas como visitantes florais, no entanto, notam também que a importância destes insetos na transferência do pólen é desconhecida, indicando ademais que o tipo de relação especializada encontrada entre vespas das figueiras e as figueiras não tem sido registrada para outras espécies vegetais em florestas tropicais. Em outros casos, as vespas têm sido incluídas na síndrome de polinização melitófila ou polinização por abelhas (Faegri & Van der Pijl, 1979; Sigrist, 1995). Proctor *et al.* (1996) indicam para regiões temperadas da Europa, a existência de algumas flores adaptadas primariamente à polinização por vespas, citando especificamente flores de *Scrophularia* spp, *Cotoneaster* spp e espécies de orquídeas do gênero *Epipactis*. Para regiões tropicais, Faegri & Van der Pijl (1979) assinalaram que o tipo de flores polinizadas por vespas poderia estar representado por *Asclepias curassavica*, *Manihot glaziovii* e *Leea robusta*. No entanto, estes mesmos autores colocam que o problema adaptativo é complexo, sendo difícil estabelecer uma síndrome de flores polinizadas por vespas. É possível que a ausência de informação tenha sido um fator

determinante para essa aparente escassez de espécies polinizadas e/ou adaptadas às vespas evolutivamente superiores, como também para o estabelecimento de uma síndrome para flores polinizadas por vespas. Talvez um melhor conhecimento do tipo de flores visitadas, polinizadas e possivelmente adaptadas a estes Hymenoptera, assim como um melhor conhecimento do comportamento e ecologia destes insetos contribuam para dimensionar e diferenciar a importância das espécies de vespas, principalmente Vespidae e Eumenidae dentro dos sistemas de polinização atuais.

Um estudo recente que considero importante neste sentido é a pesquisa desenvolvida por Shafir (1996) que comprova pela primeira vez numa espécie de vespa do gênero *Polybia* sua habilidade para discriminar cores. A capacidade de aprendizado e discriminação de cores são úteis nos estudos de biologia de polinização. Os polinizadores podem obter benefícios de um sistema visual que lhes permite discriminar bem entre diferentes flores. Por outro lado, as plantas conseguem a fertilização de suas flores quando um polinizador apresenta consistência ao visitar flores da mesma espécie, e devem evoluir flores que possam ser identificadas facilmente por seus polinizadores (Shafir, 1996). O entendimento das habilidades sensoriais dos polinizadores pode então prover pistas de sua evolução e ecologia. A capacidade de aprendizado e discriminação de cores é útil para uma colônia de vespas na qual o principal esforço de forrageamento é dirigido à coleta de néctar (O'Donnell 1995). Shafir (1996) aponta que se há sistemas nos quais *Polybia* é um polinizador importante, então é possível esperar plantas (nestes sistemas) que desenvolvam cores florais que possam ser facilmente identificadas pelas vespas.

A família Violaceae está representada por 18 gêneros e 850 espécies distribuídas em todo o mundo, principalmente nas regiões tropicais (Robyns, 1967); no Brasil ocorrem 10 gêneros e cerca de 69 espécies (Barroso, 1978).

O gênero *Hybanthus* está representado por cerca de 100 espécies distribuídas nas regiões tropicais, sendo muito abundantes no trópico americano (Robyns, 1967). No Brasil existem registros da ocorrência de 17 espécies

(Jussieu, 1871). Na reserva de Santa Genebra, Matthes (1992) mencionou a ocorrência de apenas duas espécies, *H. atropurpureus* e *H. brevicaulis*.

Estudos referentes à biologia floral, fenologia, mecanismo de polinização e sistema reprodutivo na família Violaceae são muito escassos. A fenologia foi pesquisada para *Hybanthus prunifolius* (Augspurger 1980,1981,1982,1983) e *Rinorea silvatica* (Augspurger, 1983) no Panamá. Powlesland (1984) e Powlesland *et al.* (1985) estudaram a fenologia e aspectos reprodutivos em três espécies de *Melicytus* na Nova Zelândia. A biologia floral e o mecanismo de polinização foram pesquisados em detalhe em algumas espécies de *Viola* na Europa (Beattie 1969, 1971) e para *H. prunifolius* (Augspurger, 1980).

O presente estudo busca uma visão da biologia reprodutiva de *H. atropurpureus* incluindo a fenologia, biologia floral, mecanismo de polinização e reprodução numa população desta espécie em um remanescente de mata semidecídua da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O trabalho de campo foi realizado na mata da Reserva Municipal de Santa Genebra (Fig. 1), Campinas, São Paulo (22°49'47"S e 47°06'33"W) a partir de março de 1996 até abril de 1997. A reserva tem uma área de 250 ha (Sigrist, 1992) e segundo Salis *et al.* (1995) uma altitude de 700 m. O clima da região é sazonal, com uma estação seca, de maio a agosto, uma estação úmida, de novembro a fevereiro e duas estações transicionais: março-abril e setembro-outubro, caracterizadas por variações na precipitação e temperatura (Morellato & Leitão Filho, 1996). A pluviosidade média anual é de cerca de 1.381 mm e a temperatura média anual de 20,7°C (Morellato & Leitão-Filho, 1996). Na Fig. 2 estão os dados climáticos referentes ao período de estudo. A vegetação da reserva caracteriza-se de forma geral como mata estacional mesófila semidecídua ou de forma simplificada, como uma mata semidecídua (Leitão Filho & Morellato, 1994). Na reserva podem-se reconhecer três subtipos de vegetação: mata semidecídua propriamente dita, com diferentes graus de perturbação, mata inundável e vegetação secundária de beira de mata (Morellato, 1991). A composição florística da mata é típica de matas semidecíduas do planalto paulista, sendo as famílias Mimosaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Meliaceae e Euphorbiaceae as mais comuns (Morellato, 1991).

Desde os anos 50, a mata de Santa Genebra tem sofrido pressão antrópica e fragmentação (Galetti, 1993). Matthes (1992) menciona a ocorrência do fogo nos anos 80 como um fator de perturbação da floresta, além da produzida recentemente pelas plantações e habitações humanas que rodeiam a mata.

Hybanthus atropurpureus (St. Hil.) é uma espécie arbustiva muito comum nas bordas da mata (Matthes, 1992; Morellato, 1991). É importante ressaltar que é uma espécie que rebrota após ação do fogo mantendo sua porcentagem de cobertura, como foi observado por Castellani (1986).

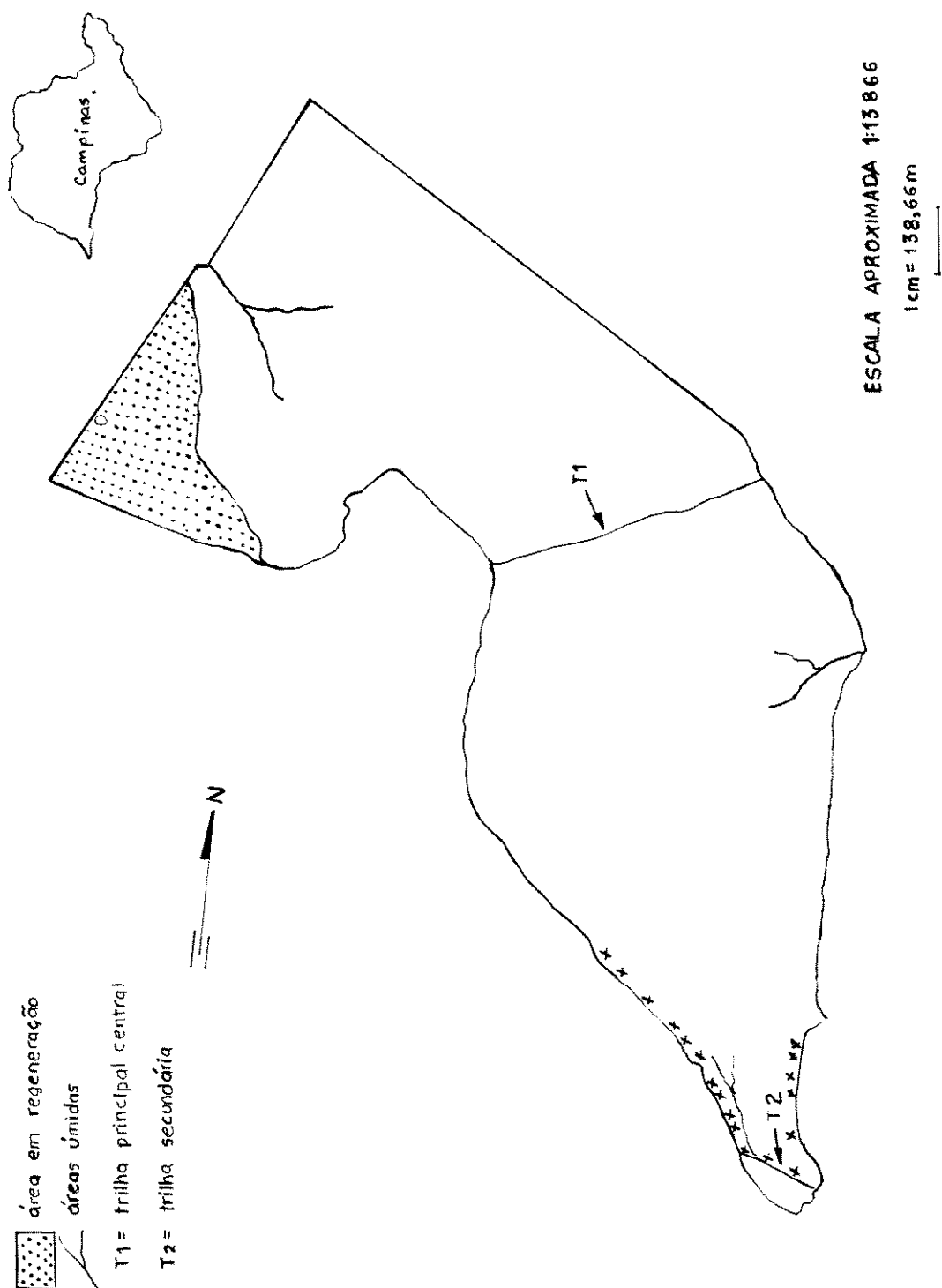


Figura 1. Mapa da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Note a localização dos indivíduos estudados de *H. atropurpureus* assinalados com x.

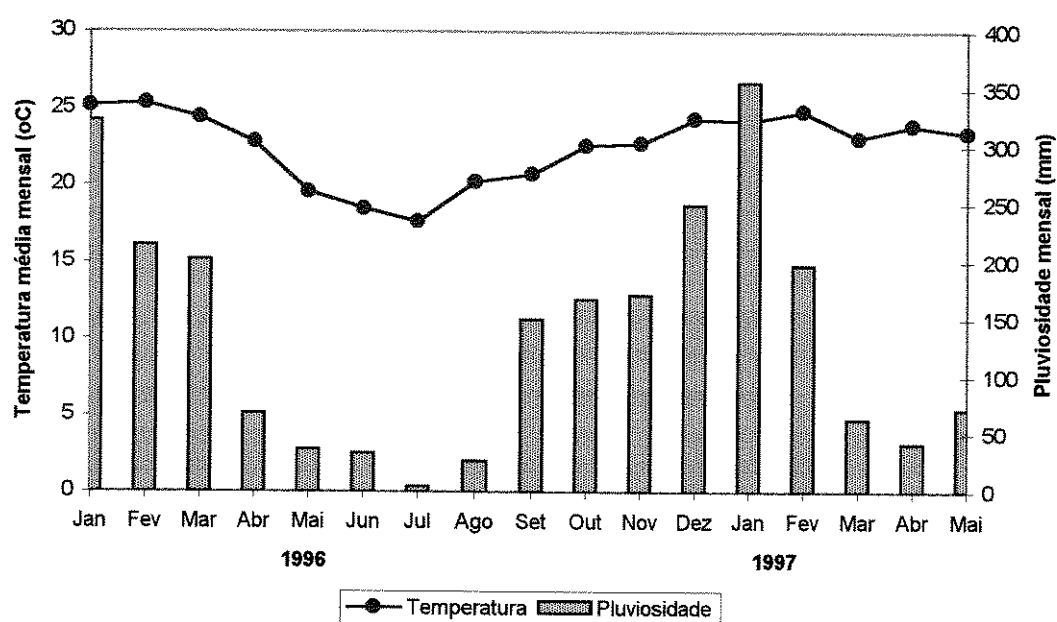


Figura 2. Temperatura e pluviosidade para a região de Campinas, SP, durante o período de estudo. Fonte: Seção de Climatologia, IAC.

2.2 Distribuição espacial e Fenologia

A distribuição espacial das plantas foi medida em dois ambientes da mata, borda e clareira. Para caracterizar a distribuição das plantas em cada local, foram medidas as distancias aos dois vizinhos reprodutivos adultos mais próximos para 11 plantas localizadas na borda e para 13 plantas localizadas na clareira. Para cada um dos indivíduos foi registrada também sua altura.

A fenologia foi estudada nas flores, nos indivíduos e na população. Para o estudo das flores foram marcadas flores de cinco inflorescências em cinco indivíduos. Foram marcadas cinco flores por inflorescência, as quais foram acompanhadas diariamente desde a fase de botão até a queda da flor.

Para avaliar a fenologia ao nível de indivíduo e população foram marcados e acompanhados semanalmente 18 indivíduos desde abril de 1996 até abril de 1997. A partir de julho de 1996, para cada indivíduo foi quantificado o número de botões, flores e frutos, em cinco inflorescências por planta, bem como o número total de inflorescências por planta. Também foi registrado para cada indivíduo brotamento e senescência de folhas. Uma estimativa da produção total de botões, flores e frutos na população, ao longo do período de floração, foi determinada a partir do número médio de botões, flores e frutos produzidos por indivíduo a cada semana, obtidos a partir do produto da média de botões, flores e frutos das cinco inflorescências, pelo número total de inflorescências registradas em cada indivíduo.

2.3 Biologia floral

A morfologia floral, a localização e o tipo de recompensa oferecido aos visitantes foram registrados “in situ”. Amostras de flores foram conservadas em álcool 70% para complementar as observações no laboratório.

2.3.1 Eventos florais

A informação sobre o período de antese, liberação de pólen, receptividade do estigma, duração da flor, mudanças de coloração e movimentos dos órgãos florais foram registrados em 20 flores de oito indivíduos. Os diferentes eventos foram acompanhados desde a fase de botão até a abscisão da flor, com auxílio de uma lupa manual. As flores foram examinadas pelo menos duas vezes por dia para determinar o horário da antese e as subseqüentes mudanças dos órgãos florais.

Dados sobre a concentração e volume do néctar foram obtidos de flores ensacadas desde a pré-antese, em cinco indivíduos no campo. A concentração de açúcares foi avaliada a partir de amostras diluídas do néctar em um refractômetro de bolso. Para a diluição, a quantidade do néctar retirada da flor foi adicionada a 10µl de água destilada, previamente colocada no prisma do refractômetro. O volume do néctar foi medido com microcapilares de 5µl, em flores individuais em diferentes períodos após o término da abertura (6, 12, 24 e 48 horas). Para cada horário de registro foram retiradas pelo menos seis flores. Para medir o néctar nas flores correspondentes a 12 horas após a abertura, foram retiradas aproximadamente após quatro horas após a abertura e levadas em caixas plásticas (tipo gerbox) para realizar a medição posteriormente. A viabilidade do pólen foi determinada a partir de grãos corados pelo carmin acético (Radford *et al.*, 1974), utilizando dois botões (uma antera por botão) de quatro indivíduos. Foi avaliada a viabilidade dos 300 primeiros grãos de pólen por lâmina. A razão pólen/óvulo foi obtida contando todos os grãos de pólen de uma antera de seis botões em pré-antese, para estimar o número de grãos por flor, e o número de óvulos foi obtido a partir de oito ovários. A receptividade do estigma foi testada em botões e em flores de um, dois e três dias de antese, com água oxigenada (3%) e através do teste alfa-naftil acetato para presença de atividade de esterase (Dafni, 1992). Para verificar a presença de osmóforos nas flores, foi utilizado o teste de vermelho neutro (Vogel, 1983). Neste teste, flores abertas num dado dia foram imersas durante três horas no corante e

posteriormente lavadas em água destilada, verificando-se as partes coradas como indicadores de osmóforos.

Foram coletadas amostras desta espécie, para identificação através de comparação com as exsicatas do herbário da Unicamp. Exsicatas do material testemunho foram depositados no herbário da Unicamp (UEC No. de coleção 981,982,983); coletor: L. Rosero-Lasprilla.

2.4 Visitantes florais

O tipo e comportamento dos visitantes foi determinado por observações visuais diretas ao longo do período de estudo. O padrão de atividades, bem como sua frequência relativa, foi registrado durante 14 dias entre outubro de 1996 e fevereiro de 1997. As informações registradas foram: horário e duração das visitas, espécie visitante, comportamento, recompensa obtida e condições meteorológicas. A maioria das observações foi feita entre as 0800 e 1500h, mas algumas foram feitas desde as 0700h e outras após as 1700h, sempre por períodos de 30min a cada hora, em agrupamentos de arbustos em floração. Para algumas das espécies de insetos visitantes (os mais frequentes) foi avaliada sua eficiência como polinizador, registrando-se a formação de frutos em flores visitadas que tinham sido expostas seletivamente após ensacamento. Visitas e comportamento dos visitantes foram documentados fotograficamente. Amostras das espécies de insetos visitantes foram coletadas utilizando rede entomológica e fixadas a seco para identificação posterior. Para alguns das abelhas e vespas mais frequentes às flores de *H. atropurpureus* foram medidas suas cabeças em comprimento, largura e altura com auxílio de um paquímetro digital.

2.5 Sistema de reprodução

Para estudar o sistema de reprodução foram feitos vários experimentos:

-Autopolinização espontânea: inflorescências completas foram marcadas e ensacadas na fase de botão e mantidas sem tratamento.

-Autopolinização manual: pólen de uma flor foi transferido manualmente ao estigma da mesma flor (autogamia) ou de outra flor previamente marcada e ensacada do mesmo indivíduo (geitonogamia).

-Polinização cruzada (xenogamia): pólen de flores de indivíduos diferentes foi transferido ao estigma de flores previamente marcadas e ensacadas. O pólen utilizado nestas polinizações foi proveniente de flores cujos indivíduos distavam no mínimo 20 m da planta receptora do pólen.

- Controle: flores marcadas mas não ensacadas, foram expostas à polinização em condições naturais.

Todas as inflorescências tratadas foram ensacadas com malha suficientemente pequena para excluir os visitantes. As flores foram marcadas com cola colorida de PVA de cores diferentes no pedicelo.

Posteriormente foram verificados os resultados em porcentagem de frutos formados.

O estudo sobre o sistema reprodutivo foi complementado com observações sobre o crescimento do tubo polínico nos estiletes. Para avaliar o crescimento do tubo polínico, foram feitas polinizações manuais, autopolinizações e polinizações cruzadas em pistilos que foram fixados em álcool 70% em diferentes períodos após a polinização (6, 12, 24, 48, 72, 96 e 120 horas). Também foram fixadas (24 horas após a polinização) flores previamente ensacadas e posteriormente expostas e polinizadas por vespas. Os gineceus foram observados em microscopia de fluorescência utilizando a técnica de fluorescência de Martin (1959) modificada por P.E. Gibbs (Paulo E. Oliveira, com. pess.).

2.6 Frutificação predação e dispersão.

Para estudar o processo de frutificação e o tipo de predação nos frutos, foram marcadas três inflorescências/indivíduo, em plantas localizadas em duas áreas diferentes da mata (clareira e borda). As inflorescências foram acompanhadas entre março e o maio de 1996 até a maturação, registrando-se

o destino final dos frutos: frutos predados, abortos e frutos cujas sementes foram dispersas. Além disso foi registrado o tipo de dispersão das sementes.

3. RESULTADOS

3.1 Descrição da planta

Hybanthus atropurpureus (St. Hil.) Taub. é uma espécie arbustiva de 1-3 m de altura (Fig. 3A). Na Reserva de Santa Genebra é muito comum nas bordas da mata e em clareiras, tendo distribuição mais agregada nas bordas da mata do que nas clareiras (Tabela 1). As distâncias ao primeiro vizinho adulto mais próximo foram significativamente diferentes entre os dois ambientes ($t = -2,30$, $P < 0,03$, $GL=22$, $n=24$). A altura das plantas também foi diferente ($t = -2,07$, $P < 0,05$, $GL=22$, $n=24$). As distâncias ao segundo vizinho adulto mais próximo não foram significativamente diferentes entre os dois ambientes ($t = -0,94$, $GL=22$, $n=24$).

Tabela 1. Altura e distância entre os indivíduos localizados na borda e na clareira da reserva Santa Genebra. Os valores representam as médias ($\pm DP$). Dados em metros.

Plantas da borda (N=11)	Plantas da clareira (N=13)
Altura média: 1,36($\pm 0,28$)	Altura média: 1,57 ($\pm 0,28$)
Distância do primeiro vizinho adulto mais próximo: 0,94 ($\pm 0,45$)	Distância do primeiro vizinho adulto mais próximo: 1,90 ($\pm 0,97$)
Distância do segundo vizinho adulto mais próximo: 2,45 ($\pm 2,62$)	Distância do segundo vizinho adulto mais próximo: 3,21 ($\pm 1,40$)

As inflorescências de *H. atropurpureus* são racemos terminais eretos (Fig. 3B). As flores são zigomorfas com ca. quatro mm de comprimento, pediceladas; sépalas subiguais de cor verde; pétalas desiguais, sendo a inferior mais longa e ligeiramente anterior do que as outras, unguiculada, de cor púrpura, tendo a base formato marcadamente giboso; estames com anteras subsésseis; anteras com apêndices dos conectivos membranosos de cor laranja, cujo conjunto forma um cone ao redor do estilete; estilete geralmente clavado, o ápice ligeiramente curvado; estigma terminal com área estigmática receptiva na porção proximal (Figs. 4B). As flores apresentam duas glândulas

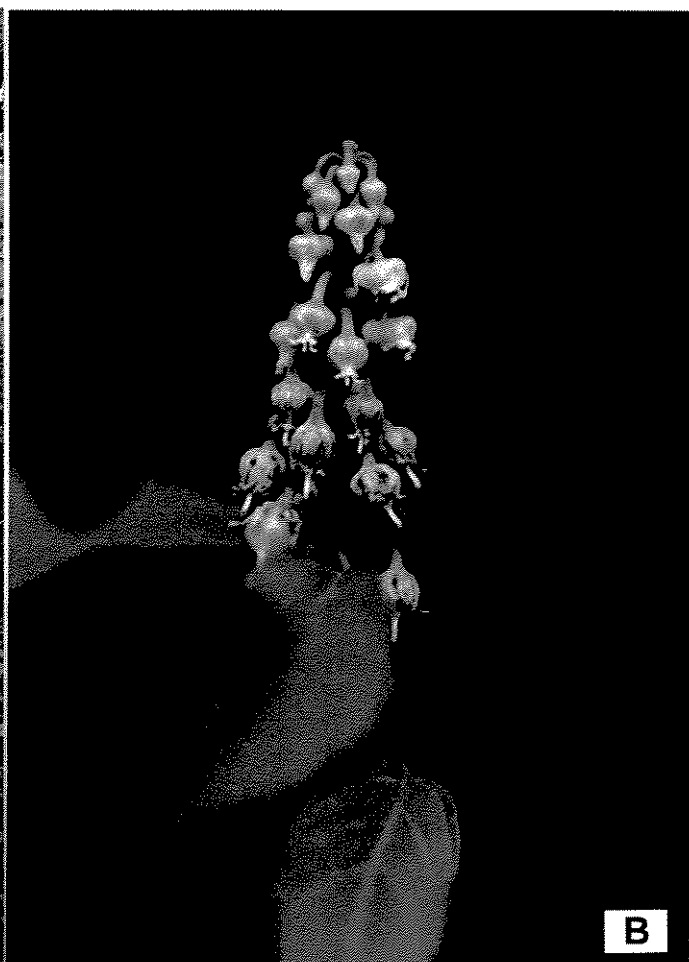


Figura 3. *Hybanthus atropurpureus* em borda de mata, na Reserva Santa Genebra, SP. (A) Vários indivíduos agregados no primeiro plano (seta). (B) Inflorescência de *H. atropurpureus*. Note a seqüência de abertura das flores base - ápice. Na base frutos em formação. (C) Fruto fechado e deiscentes com sementes expostas.

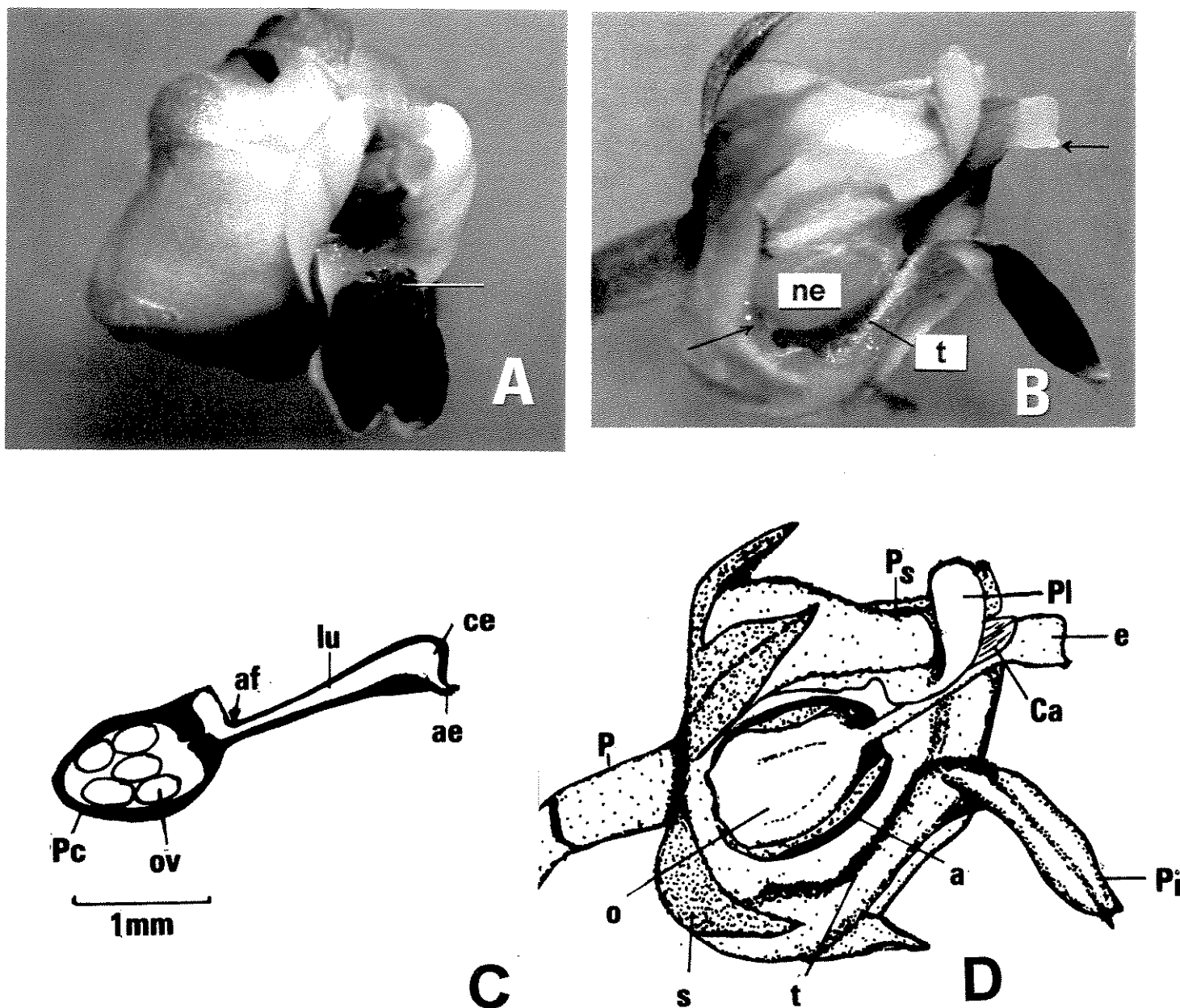


Figura 4. Flor de *Hybanthus atropurpureus* em etapa avançada da antese. (A) Note o contraste de cores entre o conjunto das pétalas e os apêndices dos conectivos. Note o pólen na porção terminal da pétala inferior. (B) Vista lateral (foi removida parte da pétala lateral). Note uma das glândulas nectaríferas (ne), o néctar (seta), os tricomas (t) na pétala inferior e a região receptiva do estigma (seta). (C) Seção longitudinal do gineceu evidenciando as estruturas. (D) detalhes das estruturas da flor (remoção da pétala lateral). P, pedicelo; Ps, pétala superior; Pl, pétala lateral; Pi, pétala inferior; s, sépala; ca, apêndices dos conectivos; e, estigma; lu, lume do estilete; ae, abertura estigmática; ce, cavidade estigmática; af, área sensível a flexões; ov, óvulos; Pc, parede do carpelo.

nectaríferas, verdes, cobrindo duas das cinco anteras. O ovário é supero com três placentas, cada placenta com três ou quatro óvulos. Os frutos são do tipo cápsula loculicida, de cor verde com três valvas ca. 9mm de comp., e contém de três a sete sementes de dois a três mm de comp. de formato ovóide com elaiossomos (Fig. 3C).

3.2 Fenologia

1) Flores e inflorescências:

A sequência de abertura das flores ocorre da base da inflorescência para o ápice (Fig. 3B). A duração da flor é em média de 2,85 dias ($n=157$) com algumas flores durando até sete dias. A duração da flor varia de acordo com a estação do ano, sendo mais longa no período de final de julho até final de agosto (época seca): $3,9 \pm 2,13$ dias ($n=60$), do que no período de final de setembro até metade de outubro (época transicional): $2,20 \pm 1,16$ dias ($n=97$). As inflorescências tiveram duração notavelmente maior nos meses de julho e outubro do que no período de novembro até abril (Tabela 2). Durante o período de julho até setembro, as inflorescências de modo geral apresentaram ao mesmo tempo botões, flores e frutos, mas quando terminou a produção de botões, no início de outubro, só foram encontrados frutos. Esta fenofase continuou até metade de outubro, quando se registrou ausência de botões, flores e frutos na população (veja Fig. 5A). No período de novembro até abril, as inflorescências sempre apresentaram botões, flores e frutos ao mesmo tempo.

Tabela 2. Características da floração de *H. atropurpureus* ao longo do período de estudo na Reserva de Santa Genebra.

Floração	Época Julho a setembro (seca)	setembro a outubro (transicional)	novembro até abril (úmida- transicional)
Duração da flor (dias)	3,9±2,13	2,20±1,16	± 3
Duração das inflorescências (dias)	ca. 50	ca. 50	ca. 15
No flores (intervalo)	27 - 429	15 - 39	1 - 37

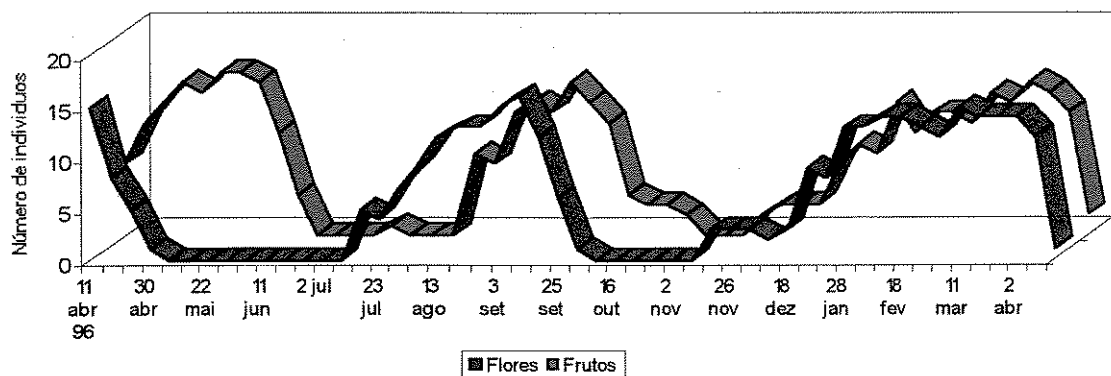
H. atropurpureus perdeu as folhas no período de julho até setembro, e no mês de abril. A rebrota iniciou no final de julho, poucos dias depois do início da floração e foi quase contínua, diminuindo durante alguns dias de outubro e ao final de abril (Fig. 5B).

O número de flores e frutos por indivíduo foi notavelmente maior de agosto a setembro em comparação ao restante do período registrado. A estimativa da intensidade da produção de flores e frutos teve o pico no dia 10 de setembro, com uma produção média de 429,23 flores e de 491,34 frutos por indivíduo (Fig. 5C).

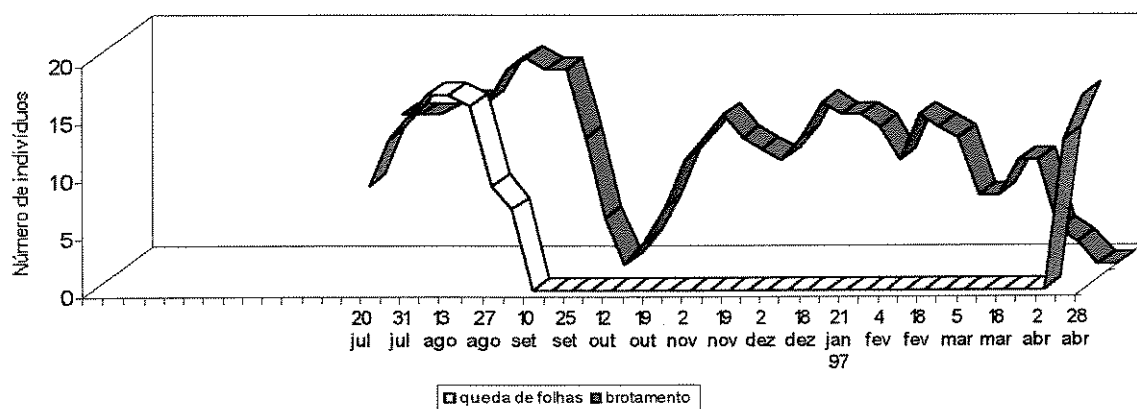
A floração a nível de indivíduo foi variável, podendo encontrar-se indivíduos que apresentaram quatro ou cinco picos de floração, ou indivíduos que só apresentaram um pico de floração ao longo do ano.

A população de *H. atropurpureus* apresentou floração quase contínua ao longo do ano, com apenas três meses/ano sem flor (final de maio até final de julho e metade de outubro até metade de novembro) sem floração (Fig. 5A). Porém é importante ressaltar que foram observados alguns indivíduos (não incluídos nos que estavam sendo acompanhados) em floração mesmo no período de outubro-novembro. O início da floração teve assincronia

A



B



C

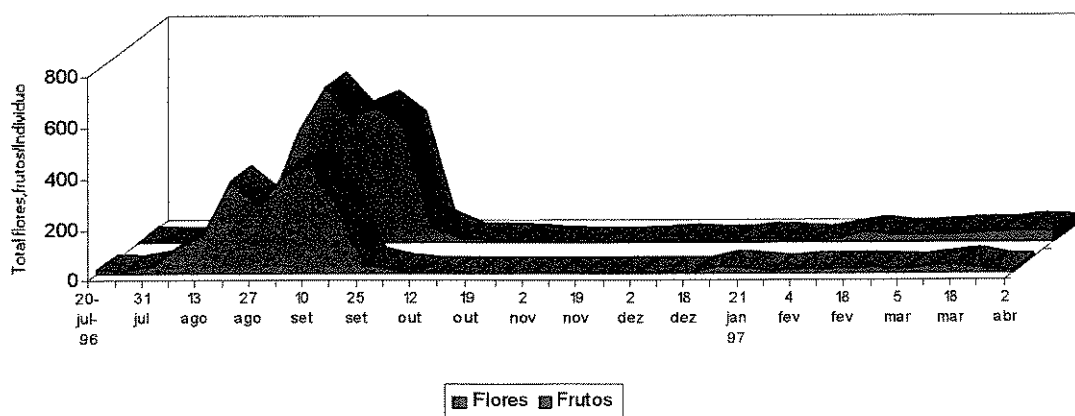


Figura 5. Fenologia de *Hybanthus atropurpureus* na Reserva Santa Genebra. (A) Número de indivíduos em floração e frutificação. (B) Queda de folhas e brotamento. (C) Estimativa da intensidade da floração e frutificação.

interindividual, registrando-se indivíduos que começaram a floração no final de julho e outros em agosto.

3.3 Biologia floral

3.3.1 Eventos florais

Várias mudanças na posição e estrutura dos órgãos florais ocorrem durante a duração da flor. A sequência das alterações e sua relação com outros eventos está resumida na Fig. 6.

Pedicelo. Apesar de não ser possível estabelecer um padrão para o posicionamento do pedicelo, foi observado que esta estrutura governou a orientação da flor. A porção distal é sempre curvada, formando com frequência um ângulo ca. 90° ou 45° em relação ao eixo principal.

Corola. O início da antese, ocorre ao longo do dia, não havendo um horário definido. É caracterizado pelo momento em que os ápices das pétalas posteriores, anterior e laterais se afastam formando uma pequena abertura (Fig. 7 A,B). Quatro horas após o início da antese, a porção distal das pétalas superiores e laterais se dobram (Fig. 7 C,D). Posteriormente, seis horas após o início da abertura da flor, a porção terminal da pétala inferior se dobra, permanecendo ca. 45° em relação ao estilete. A abertura do tubo da corola é rapidamente definida pelo ponto de flexão das pétalas posteriores, laterais e anterior. As pétalas posteriores sempre estão sobrepostas na região da câmara da corola e formam o teto, enquanto que a região gibosa da pétala inferior forma o piso. Por volta de 24 horas após o início da antese o extremo terminal da pétala inferior está estendido e forma um ângulo ca. 90° em relação ao estilete, enquanto que os ápices das pétalas posteriores e laterais se curvam e se enrolam (Figs. 7 E-F). Cerca de 48 horas após a antese ocorre reversão na posição da pétala anterior, que volta a adotar o ângulo de ca. 45° com relação ao estilete. Aproximadamente 72 horas após a antese, as pétalas estão quase na mesma posição que exibiam quatro horas após a antese (Fig. 8 A-B). Se a

Fase	Horas da antese	Apresentação do pólen			Estigma		Néctar	
		da Deiscência anteras	Cone do apêndice	Pólen na pétala inferior	Receptividade	Abertura estigmática	Volume	Concentração
I	Botão	-	E	-		F	-	-
II	4	-		-	+	A	-	-
III	6	1/4		-		A	Min	Baixa
IV	12	↓					Max	Média
V	24	1/2 - D	↓	+		A - F	Min	Alta
VI	48	D	S	+	?	F	-	-
VII	72	↓	↓	-	?	F	-	-

Figura 6. Mudanças nos órgãos florais de *H. atropurpureus* durante a antese. (-) característica ausente; (+) característica presente; E, cone dos apêndices estreitam o estilete; S, cone solto ao redor do estilete; 1/4, sacos polínicos anteriores abertos até a metade; 1/2 sacos polínicos anteriores deiscentes; D, deiscência total. F, fechada; A, aberta.

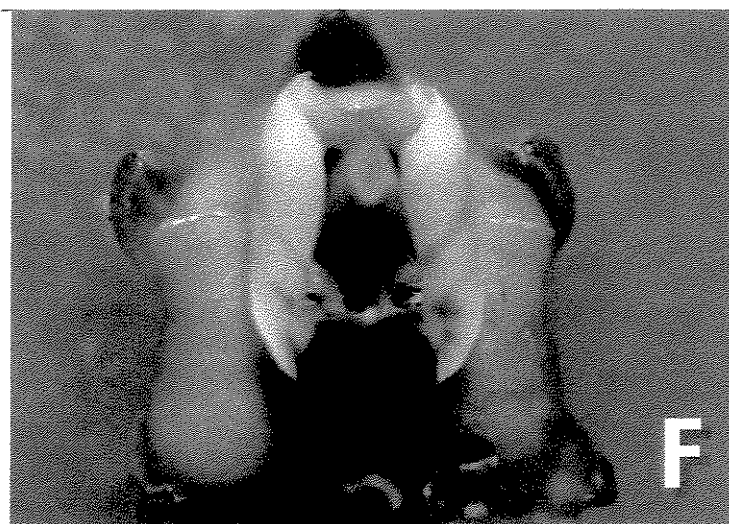
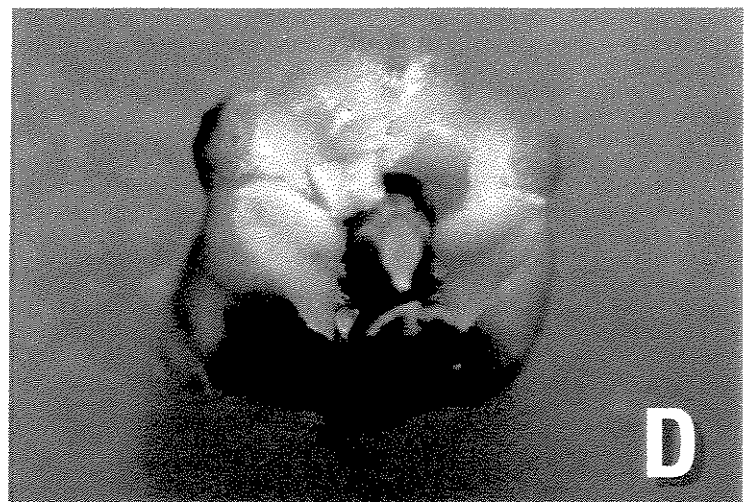
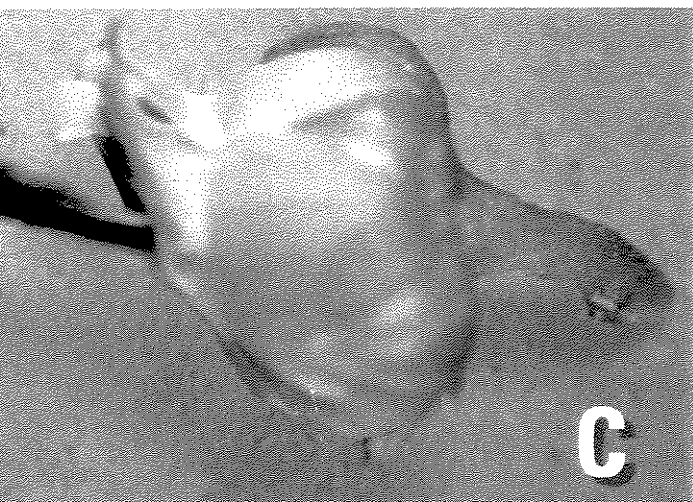
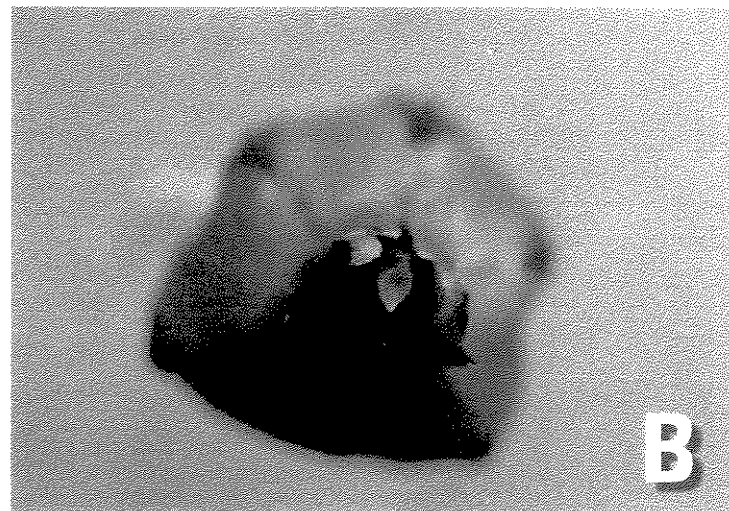
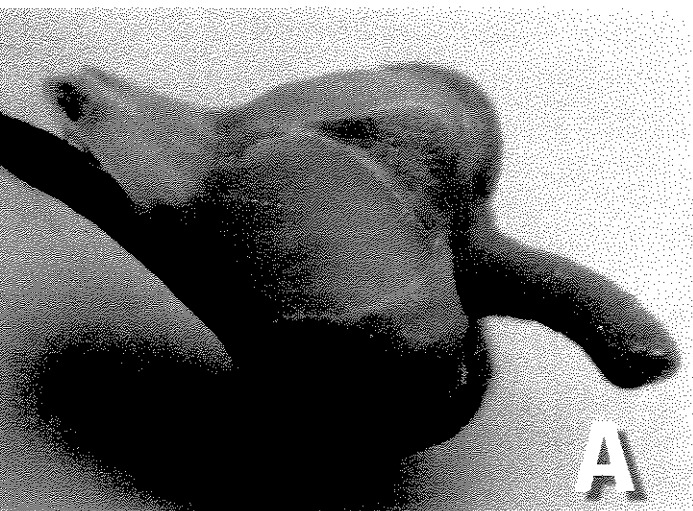


Figura 7. Diferentes etapas da antese de *Hybanthus atropurpureus*. (A,C,E) vistas laterais. (B,D,F) vistas frontais. (A-B) Flores em início de antese. Note as pétalas extendidas. (C-D) Flores com quatro horas após a antese. Note dobramento das pétalas superiores e laterais. (E-F) Flores com 24 horas após a antese. Note o cone dos apêndices estreitando o estilete (seta) e o dobramento da pétala inferior.

flor não é polinizada ocorre a sua queda. Quando a flor é polinizada as pétalas murchas permanecem aproximadamente até a metade do processo de frutificação (Figs. 8 C-F), caindo posteriormente.

No teste com vermelho neutro para verificação dos osmóforos nas flores, as pétalas, as sépalas, o androceu e o gineceu coraram completamente.

Androceu. A deiscência das anteras começa na parte próxima ao apêndice do conectivo. Primeiro abrem os sacos internos e depois os externos (Fig. 9). O período da deiscência das anteras é apresentado na Fig. 6. O pólen permanece nas anteras abertas, sendo retido pelo cone dos apêndices até as 24 horas após a antese da flor. Por volta de 48 horas após a antese, as pontas do cone dos apêndices começam a se soltar ao redor do estilete, ocasião em que, um distúrbio na flor pode resultar na queda do pólen desde o cone dos apêndices sobre o extremo proximal da pétala inferior (Fig. 4A). Nas flores mais velhas o cone dos apêndices torna-se muito solto (veja Fig. 8 A), de maneira que o pólen pode ser liberado facilmente. Esta seqüência da liberação do pólen ocorre só quando as reservas do pólen não foram esgotadas como resultado das visitas dos insetos. Quando as flores são visitadas, as anteras podem ficar sem pólen, ou com pouco pólen ca. seis a oito horas após a antese, dependendo do comportamento dos visitantes: se procuram pólen para alimento a taxa de perda de pólen é aumentada. O número médio de grãos de pólen estimado por flor foi de 17631,66 (± 2998) ($n=6$). A viabilidade média dos grãos de pólen foi de $95,99 \pm 4,23$ % ($n=8$).

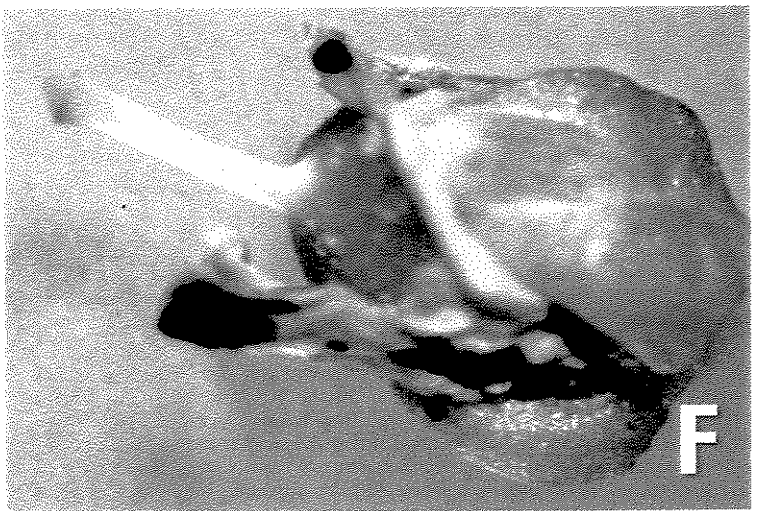
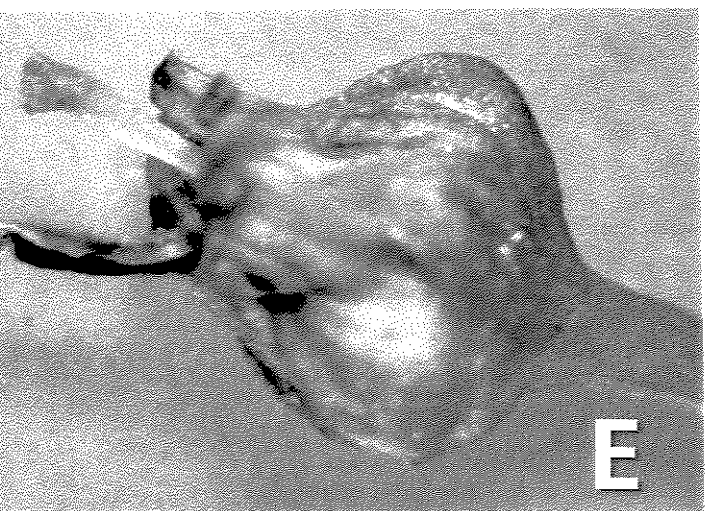
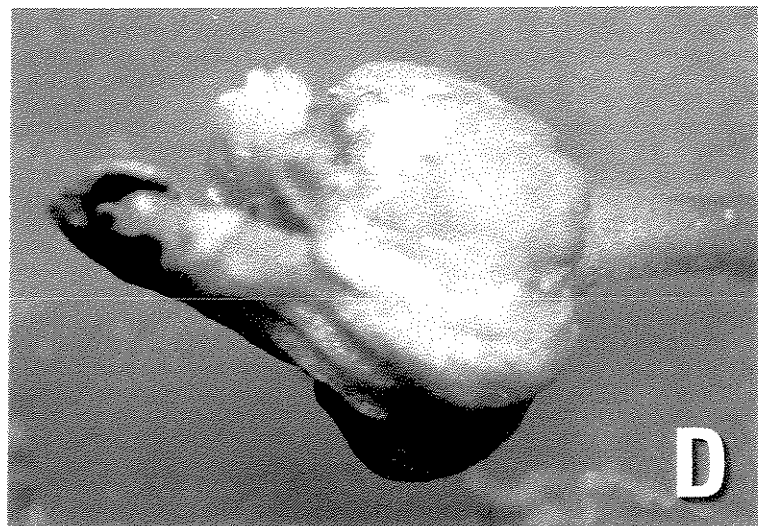
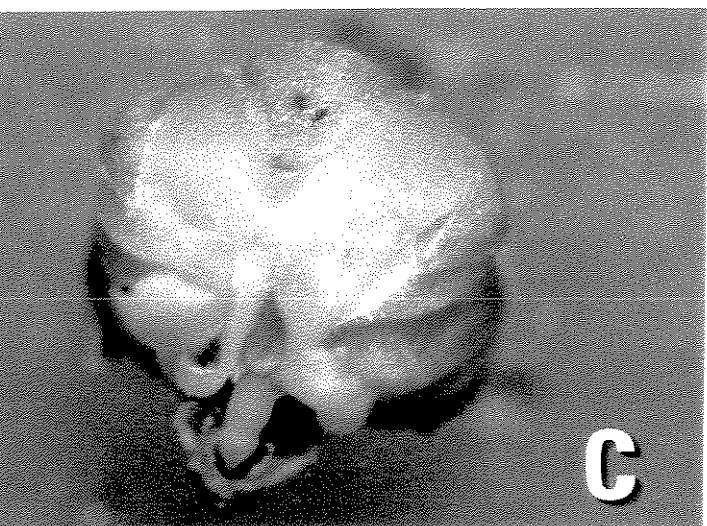
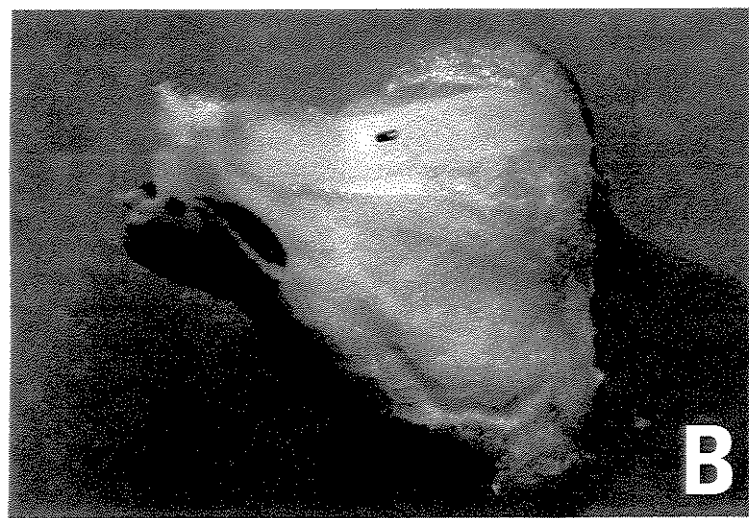


Figura 8. Fases da transição de flor-fruto de *H. atropurpureus*. (A-B) flores com 72 horas após a antese. Note o cone dos apêndices solto ao redor do estilete (seta). (C-D) início da formação do fruto. Note o alongamento do estilete. (E-F) etapas avançadas do processo de frutificação. (E) aos cinco dias, F aos oito dias. Note a persistência das pétalas murchas.

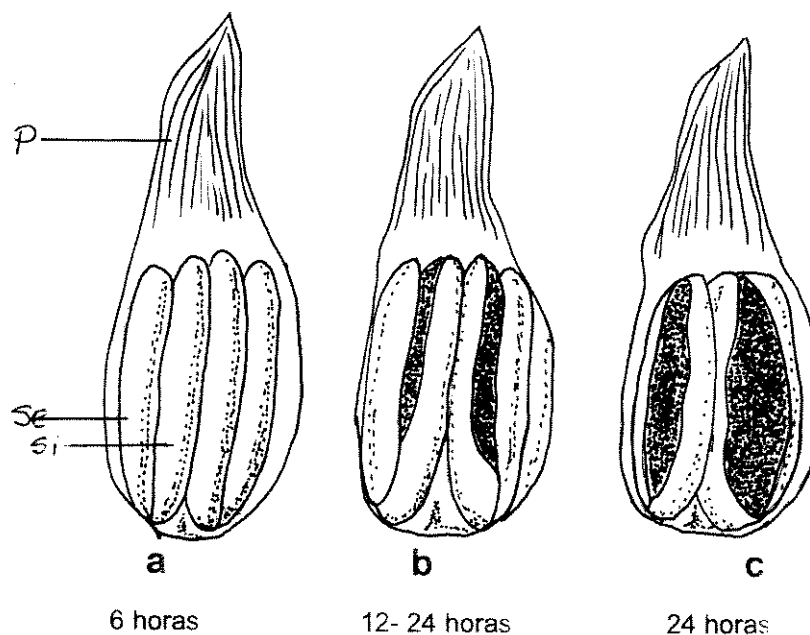


Figura 9. Sequência de deiscência das anteras de *H. atropurpureus*. Início da antese(a), fase intermediária (b) e final da antese(c). *p*, apêndice do conectivo; *se*, sacos polínicos externos; *si*, sacos polínicos internos.

Gineceu. O estilete apresenta a região receptiva na porção proximal, onde esta a abertura do estigma (Fig. 4B). No teste de receptividade estigmática foi observado que a área estigmática é receptiva desde o início da antese até o terceiro dia da abertura da flor, mas observações do estigma ao microscópio de fluorescência apresentaram o fechamento da abertura estigmática em algumas flores com mais de 24 horas após a antese (Fig 10A). Quando o estilete é flexionado por manipulação de visita, há liberação de mucilagem na abertura da cavidade estigmática. Outro fator que parece tomar parte na liberação da mucilagem é a pressão do estilete na região perto do ovário (Fig. 4C), onde existe alto grau de flexibilidade. O número médio de óvulos por flor foi de 11,75 ($\pm 0,88$) ($n=8$). A razão P/O= 1500,6.

Néctar. O néctar está disponível seis horas após o início da antese. Antes deste período as quantidades de néctar são muito pequenas. Medidas só foram possíveis acumulando o néctar de várias flores (Tabela 3). O néctar se acumula entre as pétalas e o ovário, em especial na região gibosa da pétala anterior,

próxima aos nectários (Fig. 4B). As flores com cerca de 12 horas após a antese apresentaram maior volume e menor concentração no néctar, do que as flores com seis horas após a antese e do que as flores cujo néctar foi medido no período entre 24 e 28 horas após a antese (Tabela 3). Nas flores em que o néctar foi medido depois de uma visita, foi registrado maior volume tres a cinco horas após a visita do que 12 horas, ou no período entre 20 e 24 horas após a visita (Tabela 4).

Tabela 3. Volume acumulado e concentração de açúcares no néctar de flores de *H. atropurpureus* na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. (n= número de flores).

Coleta (horas após a antese)	Volume(μ l)	Concentração (%)
± 6 (n=6)	0,18 *	27%
± 12 (n=13)	0,89 $\pm$ 0,41	24,15 $\pm$ 5,09
24-28 (n=16)	0,35 $\pm$ 0,21	34,29 $\pm$ 12,76

* média calculada para o volume acumulado de seis flores

Tabela 4. Volume do néctar registrado em flores de *H. atropurpureus* em vários períodos depois das visitas. (n= número de flores).

Coleta (horas após a visita)	Volume (μ l)
3 -5 (n=6)	0,52 $\pm$ 0,32
12 (n=2)	0,39 $\pm$ 0,11
20-24(n=5)	0,26 $\pm$ 0,19

3.4 Sistema de reprodução

As flores submetidas à polinização cruzada apresentaram taxa de frutificação relativamente semelhante ao controle. Nenhuma das flores submetidas aos testes de autopolinização, manual e espontânea, formou fruto (Tabela 5).

Tabela 5. Resultados dos experimentos de polinização manual e em condições naturais em flores de *H. atropurpureus*. (N=número de flores e inflorescências).

Experimento	Inflorescências (N)	Flores (N)	Frutos (%)
Polinização cruzada	7	44	54
Autopolinização manual			
(autogamia)	7	66	0
(geitonogamia)	7	62	0
Autopolinização espontânea	28	328	0
Controle (condições naturais)	14	140	52

Em relação ao crescimento do tubo polínico foi observado que tanto em autopolinizações como em polinizações cruzadas ocorreu o crescimento dos tubos polínicos. Foi registrada a entrada do tubo polínico pela micrópila dos óvulos, seis horas após a polinização cruzada em um pistilo. Embora tenha ocorrido a chegada de tubos polínicos aos óvulos tanto em pistilos autopolinizados como nos de polinizações cruzadas, a ocorrência do crescimento do tubo, quatro de nove casos observados, e a quantidade dos tubos polínicos (dois tubos nos quatro casos) na base dos estiletes das flores autopolinizadas (n=9), foi menor do que nas de polinização cruzada (cinco até oito tubos) (n=8). Em apenas um dos óvulos de pistilos autopolinizados, em

que foi observado o tubo atingindo os óvulos, não houve entrada do tubo pela micrópila, apresentando-se um provável “plug” de calose (Fig. 10D). É importante mencionar também que os pistilos polinizados por vespas apresentaram quantidade maior de tubos polínicos com relação às polinizações manuais (veja Fig. 11).

3.5 Frutificação predação e dispersão.

O fruto de *H. atropurpureus* é uma cápsula loculicida de cor verde, contém de três a sete sementes com elaiossomos. A formação do fruto é ao longo de 30 dias. As sementes maduras de *Hybanthus atropurpureus* são diplocóricas: inicialmente são liberadas por deiscência balística dos frutos e posteriormente são dispersas por formigas. Três espécies de formigas intervêm no processo de dispersão: *Solenopsis* sp., *Trachymyrmex* sp. e *Pheidole* sp. (Rosero-Lasprilla, L, dados inéditos).

Foram observadas diferenças significativas com relação ao destino dos frutos entre os ambientes de clareira e borda da mata, reunidas na Tabela 6. As plantas localizadas na clareira tiveram predação muito maior do que às da borda tanto em frutos antes da deiscência ($X^2= 67,16,P<0,001,GL=1$) como nos frutos deiscentes ($X^2=27,56,P<0,001,GL=1$). Nos dois locais houve porcentagem similar de frutos abortados. A proporção de frutos cujas sementes foram dispersas foi muito maior na borda do que na clareira. As características das plantas nas duas áreas constam da Tabela 1.

Tabela 6. Destino dos frutos de *Hybanthus atropurpureus* em dois ambientes na Reserva da mata de Santa Genebra. (x±DP).

Ambiente	Frutos predados				
	antes da deiscência	Frutos predados na deiscência	Frutos com dispersão das sementes	Abortos	Frutos ainda Intactos
Borda(N=219)	0,45±0,82	1,00±1,10	12,72±5,93	1,54±1,44	4,18±4,14
Clareira(N=232)	6,23±2,98	4,01±4,82	4,46±4,61	3,00±2,24	0,07±0,28

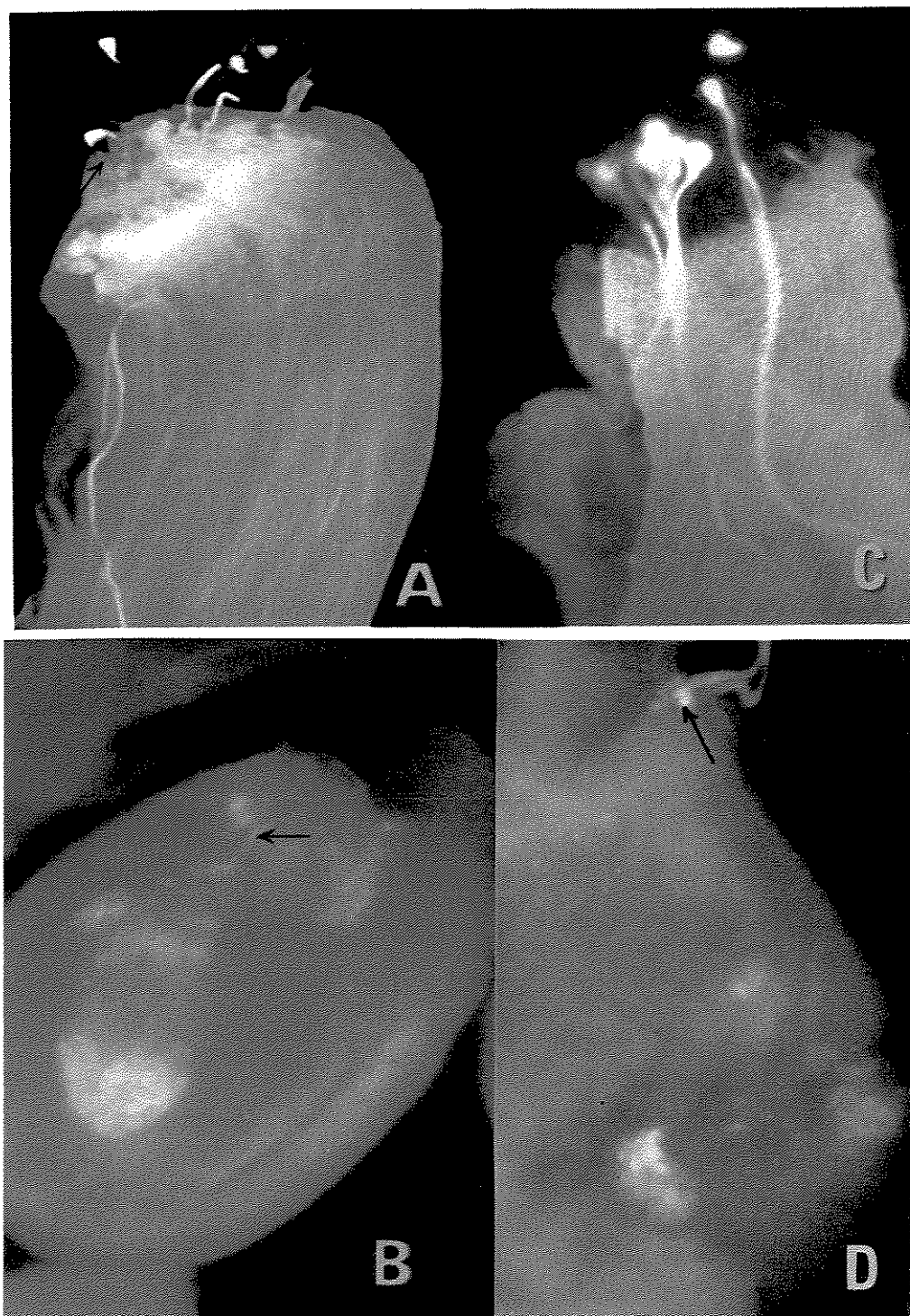


Figura 10. Crescimento do tubo polínico e tubos (seta) atingindo os óvulos em polinizações manuais de flores de *H. atropurpureus*. (A-B) Polinização cruzada, 12h após a polinização. Note o avançado fechamento da abertura estigmática (seta). (C-D) Autopolinização, 72h após a polinização. B e D, detalhe dos óvulos. Note a formação de “plug” de calose em D (seta).

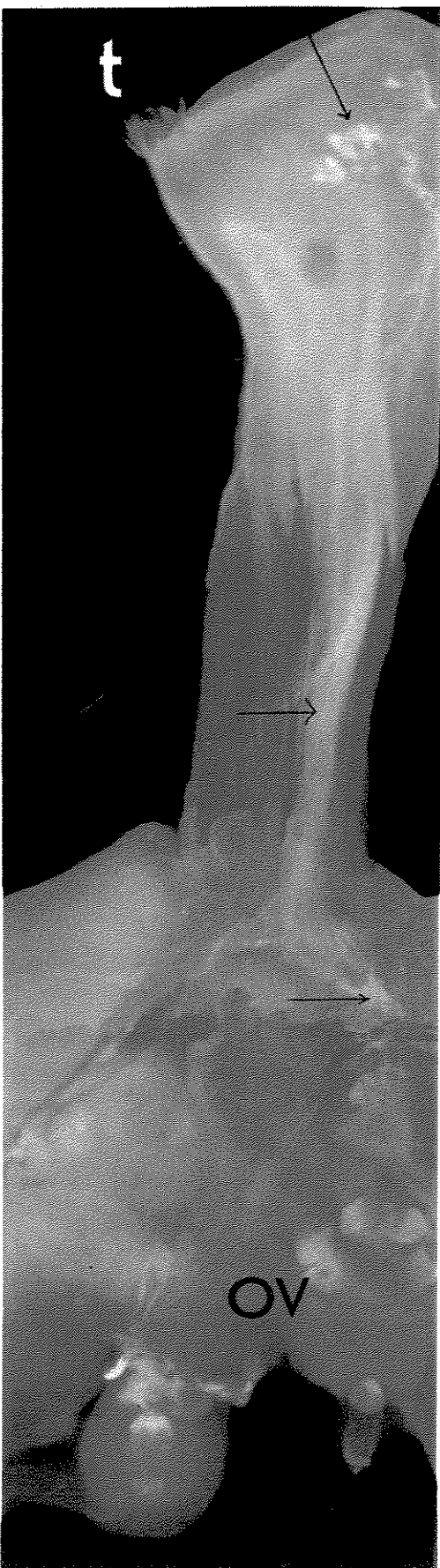
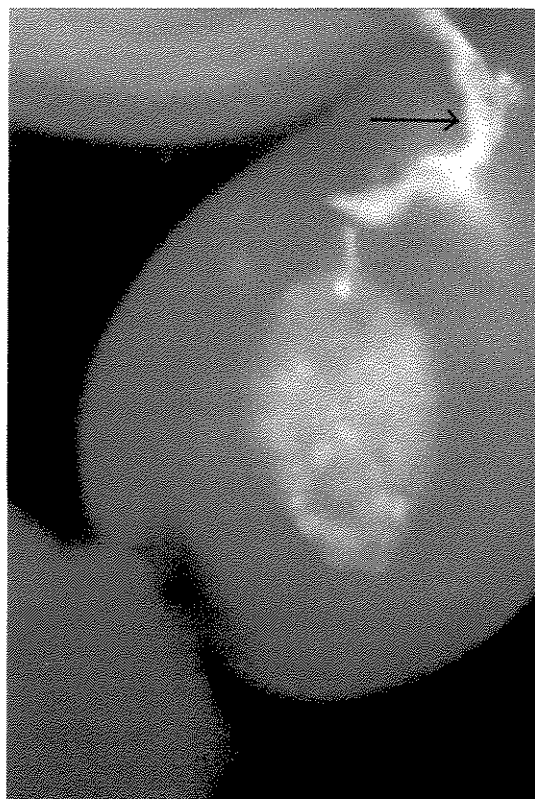
**A****B**

Figura 11. (A) Gineceu de *H. atropurpureus* 24h após a polinização por *Polybia ignobilis*. Note a região receptiva do estigma com papilas (t), a localização dos grãos de pólen na cavidade estigmática (seta) e a apreciável quantidade de tubos ao longo do estilete e no ovário (ov) (setas). (B) Detalhe de óvulo com entrada de vários tubos pela micrópila (seta).

O tipo de dano nos frutos predados antes da deiscência foi caracterizado pelo consumo da maior parte do endosperma das sementes. Nos frutos predados durante a deiscência, além do consumo do endosperma das sementes, foi consumida parte das cascas, em alguns casos permanecendo apenas restos. Os predadores foram larvas de Diptera e Lepidoptera.

3.6 Visitantes florais

3.6.1 Grupos de insetos

Foi registrado um total de 49 espécies (1802 indivíduos), correspondentes a quatro ordens de insetos, visitando as flores do *H. atropurpureus* (Tabela 7). As vespas e as abelhas foram os visitantes mais freqüentes respectivamente com 59,27 % e 37,18 % das visitas. Entre as vespas 59 % das visitas foram efetuadas por indivíduos de cinco taxa: *Polybia ignobilis* (Vespidae), *Mischocyttarus drewseni* (Vespidae), *Pachymenes* sp. (Eumenidae) e duas espécies de Eumenidae. Com relação às abelhas quatro taxa efetuaram 98 % das visitas: *Ceratinula* sp. 1 (Apidae), *Augochloropsis patens* (Halictidae), *Anthidiini* um gênero não identificado, (Megachilidae) e *Ceratinula* sp. 2 (Apidae). Entre estes nove visitantes dominaram por sua abundância, *Polybia ignobilis* dentro das vespas com 173 visitas e *Ceratinula* sp. 1 com 363 visitas dentro das abelhas (Tabela 8).

Os insetos variaram em seu nível de atividade na área de estudo nos 14 dias de amostragem. Entre os visitantes mais freqüentes *Ceratinula* sp. 1 foi consistentemente ativa ao longo do período de observação, apesar de apresentar variações nas freqüências. *Polybia ignobilis* foi o segundo visitante mais freqüente. Esta vespa aumentou notavelmente sua freqüência na segunda metade do mês de fevereiro. *Mischocyttarus drewseni*, Eumenidae sp. 1, Eumenidae sp. 10 e *Augochloropsis patens* aumentaram sua freqüência na segunda metade do período registrado, metade de dezembro até metade de fevereiro, coincidindo com o aumento na produção de flores registrado para a população no local de estudo durante esse período. Nesse segundo período

Tabela 7. Visitantes florais de *Hybanthus atropurpureus* na Reserva Municipal de Santa Genebra. (mf=muito freqüente, f=freqüente, o=ocasional).

ORDEM/FAMÍLIA	ESPÉCIE	FREQÜÊNCIA
HYMENOPTERA		
Apidae	<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	o
	<i>Tetrapedia</i> sp	o
	<i>Ceratinula</i> sp 1	mf
	<i>Ceratinula</i> sp 2	f
Halictidae	<i>Augochloropsis patens</i> (Vachal, 1903)	mf
	<i>Augochloropsis electra</i> (Smith, 1853)	o
Megachilidae	Anthidiini gênero 1 não identificado	mf
	Anthidiini gênero 2 não identificado	o
Eumenidae	<i>Pachymenes</i> sp	f
Eumenidae	sp 1	mf
Eumenidae	sp 2	o
Eumenidae	sp 3	o
Eumenidae	sp 4	f
Eumenidae	sp 5	o
Eumenidae	sp 6	o
Eumenidae	sp 7	o
Eumenidae	sp 8	o
Eumenidae	sp 9	o
Eumenidae	sp 10	mf
Eumenidae	sp 11	o
Eumenidae	sp 12	o
Eumenidae	sp 13	o
Eumenidae	sp 14	o
Eumenidae	sp 15	o
Eumenidae	sp 16	f
Eumenidae	sp 17	o
Eumenidae	sp 18	o
Eumenidae	sp 19	o
Eumenidae	sp 20	o
Eumenidae	sp 21	o
Eumenidae	sp 22	o
Eumenidae	sp 23	o
Eumenidae	sp 24	o
Eumenidae	sp 25	o
Eumenidae	sp 26	o
Pompilidae	sp 1	f
Sphecidae (Sphecinae)	<i>Sceliphron</i> sp	o
Vespidae	<i>Brachygastra lecheguana</i> (Latreille)	o
	<i>Mischocyttarus drewseni</i> (de Saussure)	mf
	<i>Polistes versicolor</i> (Olivier)	o
	<i>Polybia ignobilis</i> (Holiday, 1836)	mf
	<i>Polybia jurinei</i>	o
	<i>Polybia sericea</i> (Olivier, 1791)	o
	<i>Polybia</i> sp 1	f
LEPIDOPTERA		
Hesperiidae	<i>Trina geometrina</i>	f
Sesiidae	sp 1	o
COLEOPTERA		
Chrysomelidae	sp 1	o
Curculionidae	sp 1	o
DIPTERA		
Syrphidae	<i>Ornidia obesa</i>	o

* Classificação de acordo com Fernando Silveira (UFMG)

Tabela 8. Registros diários (soma de visitas) dos visitantes florais de *Hybanthus atropurpureus* na Reserva Municipal de Santa Genebra durante o período de observação.

Espécie	Mês	out	nov	dez						jan	fev				Total global
<i>Ceratinula</i> sp 1	4	24	5	27	58	43	45	53	10	22	9	36	6	21	363
<i>Polybia ignobilis</i>	2	6	6	12	10	4	2	10	21	1	2	0	40	57	173
Eumenidae sp 1	0	0	1	5	16	4	8	26	9	40	5	12	4	6	136
<i>Augochloropsis patens</i>	0	2	0	0	0	0	2	0	2	27	29	32	17	21	132
Eumenidae sp 10	0	0	0	1	0	2	0	2	4	29	13	42	23	13	129
Anthidiini gên. 1	10	0	0	2	10	1	1	6	4	26	10	10	22	12	114
<i>Mischocyttarus drewseni</i>	0	0	0	0	2	0	0	4	2	2	2	13	49	35	109
<i>Pachymenes</i> sp	0	0	0	2	4	2	1	37	16	10	3	3	4	2	84
Pompilidae sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	30	0	17	8	65
<i>Polybia</i> sp 1	0	0	0	0	0	2	0	9	0	13	29	2	2	4	61
<i>Trina geometrina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	8	11	9	15	51
<i>Ceratinula</i> sp 2	0	0	0	1	4	2	18	8	0	1	0	13	0	1	48
Eumenidae sp 4	0	0	0	0	3	5	0	4	3	0	7	21	4	0	47
Eumenidae sp 16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	10	19	2	3	46
Eumenidae sp 13	0	0	0	0	0	3	0	3	13	1	3	4	1	6	34
Eumenidae sp 9	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	14	15	32
Eumenidae sp 8	0	0	0	1	1	1	0	0	0	3	1	9	1	2	19
Eumenidae sp 11	2	0	0	1	0	0	0	0	0	6	5	1	4	0	19
Eumenidae sp 14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	12	3	1	0	18
Eumenidae sp 19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	1	12	17
Eumenidae sp 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	11	2	0	16
Eumenidae sp 3	0	0	1	0	2	1	0	1	4	0	0	0	0	0	9
<i>Trigona spinipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	2	0	0	0	9
Sesiidae sp 1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3	3	1	9
Eumenidae sp 6	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	8
Eumenidae sp 24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	8
Eumenidae sp 18	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	7
Eumenidae sp 26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5
Eumenidae sp 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	4
Eumenidae sp 20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	4
<i>Brachygastra lecheguana</i>	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Polistes versicolor</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Augochloropsis electra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
Anthidiini gên. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Sceliphron</i> sp	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2
Chrysomelidae sp 1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Polybia jurinei</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Polybia sericea</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Eumenidae sp 7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eumenidae sp 12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eumenidae sp 15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eumenidae sp 17	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Eumenidae sp 21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Eumenidae sp 22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Eumenidae sp 23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Eumenidae sp 25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Curculionidae sp 1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ornidia obesa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Total global	26	32	13	54	115	74	78	165	89	231	192	253	237	243	1802

também foi constatada a aparição de espécies que na primeira metade do período de observação não tinham sido registradas, e também houve aumento na abundância entre os visitantes menos freqüentes (Tabela 8).

3.6.2 Comportamento e padrão de atividade dos visitantes

Vespas. A diversidade de vespas visitantes às flores de *H. atropurpureus* foi grande (36 espécies). Excluindo *Ceratinula* sp. 1 do grupo das abelhas, as vespas foram os visitantes mais regularmente observados. As vespas só forragearam por néctar. O comportamento de visita às flores foi de modo geral semelhante entre as espécies. Primeiro a vespa faz um curto vôo de inspeção ao redor da inflorescência. Depois de examiná-la rapidamente utilizando suas antenas, seleciona uma flor geralmente recém aberta ou do primeiro dia de antese. A seguir pousa na flor e para retirar o néctar adota a posição supino, em que a face ventral da cabeça da vespa fica para cima em relação ao solo (Fig. 12). O abdômen forma geralmente um ângulo de 45° ou 90° com o eixo da flor. Ao introduzir a cabeça na flor a procura do néctar, produz deslocamento para baixo da pétala inferior e deslocamento para cima do estilete. O movimento do estilete ocasiona a saída de substância mucilagínosa na abertura do estigma. Tanto o deslocamento da pétala como aquele do estilete provocam a liberação do pólen do cone das anteras. Neste momento acontecem duas ações importantes: o pólen que a vespa trazia adere ao estigma e a seguir recebe nova carga de pólen. Após a saída da vespa, o estilete volta ao seu lugar. A liberação e aderência do pólen na parte ventral da cabeça ou do tórax das vespas é bem evidente. A região receptiva do estigma recebe grande quantidade de grãos de pólen, parte dos quais são levados ao interior da cavidade estigmática, pelo retorno da mucilagem ao interior do estigma (veja Fig. 11A e compare com a localização dos grãos de pólen no estigma das polinizações manuais da Fig. 10A).

Nas espécies de vespas, a localização do pólen ocorre na porção ventral do tórax e na cabeça, tanto na região dorsal quanto na ventral. Quando as vespas visitam as flores e adotam a posição prono (a face ventral da cabeça fica

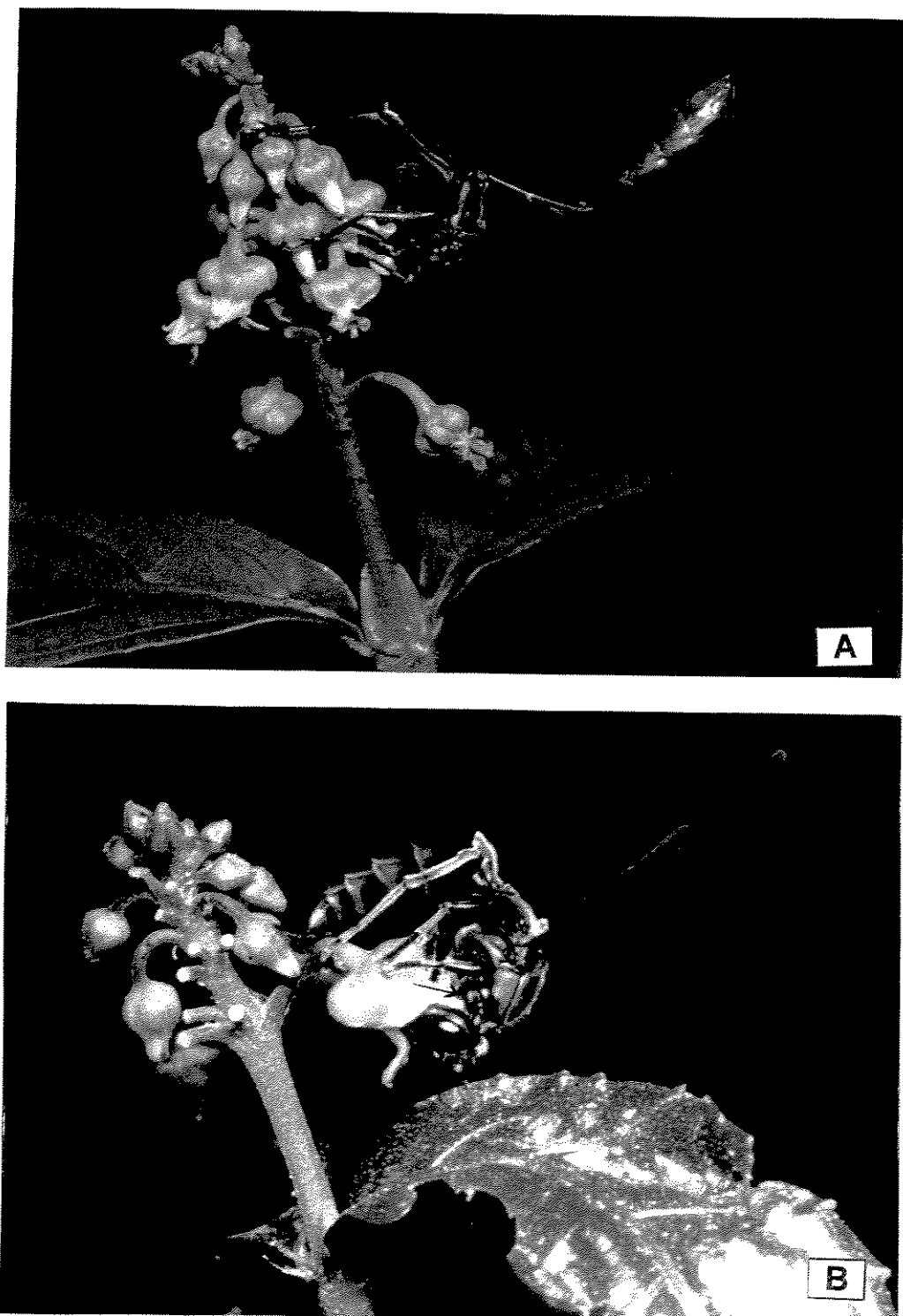


Figura 12. (A) *Mischocyttarus drewseni* visitando flor de *H. atropurpureus*. (B) outra espécie de Vespidae visitando a flor de *H. atropurpureus*. Observe as posições adotadas pelas vespas durante as visitas. Note o contato do estigma com a região ventral do tórax (seta). Fotos: Iván Sazima.

voltada para o solo) o pólen adere na região dorsal. O tempo de duração das visitas foi de quatro a nove segundos (Tabela 9).

Geralmente as vespas visitaram uma ou duas flores, raramente três flores por inflorescência. A distância de voo, a qual as vespas se deslocam depois de visitar uma flor, é geralmente curta. Aproximadamente a metade dos deslocamentos posteriores a essa primeira visita era realizado a outra inflorescência da mesma planta e posteriormente eram procuradas outras plantas, as vezes próximas as vezes mais distantes (veja Tabela 9).

Com relação ao padrão diário de atividade das vespas mais freqüentes, foi observado que em geral as vespas foram ativas desde as 0700h até às 1600h, quando a atividade aparentemente cessava. Em *Myschocyttarus drewseni*, *Pachymenes* sp. e Eumenidae sp. 10 foi observada atividade mesmo após as 1800h. A maior atividade ocorreu no período das 1000 -1100h para *Myschocyttarus drewseni*, *Pachymenes* sp. e Eumenidade sp. 1, enquanto que para *Polybia ignobilis* e Eumenidade sp. 10 foi das 1400-1500h (Fig. 13).

Abelhas. O número de espécies de abelhas visitantes às flores de *Hybanthus atropurpureus* foi menor do que o de vespas. Oito espécies de abelhas foram registradas. *Ceratinula* sp. 1 foi o taxon que teve a maior freqüência de visitas (363 visitas) de todos os taxa registrados, incluídas as vespas. Sete das oito espécies de abelhas forragearam principalmente pólen e depois néctar. Nos *Anthidiini* foi anotado que coletavam néctar e não sendo observada coleta de pólen. Quando as abelhas visitaram as flores, ao contrário do caso das vespas, a liberação do pólen das anteras (se houve) e posterior aderência no corpo do animal não foi evidente.

Ceratinula sp. 1. Esta abelha, antes de pousar nas flores, explora as inflorescências em voo por vários segundos (ca. 30 s.), a seguir adota a posição supino (Fig.14A), pousa preferencialmente em flores abertas naquele dia. Alguns indivíduos procuram pólen, outros néctar. Quando procura pólen, coleta-o com as pernas dianteiras. A abelha permanece na flor $81,2 \pm 117,9$ s. (Tabela 9) até ter coletado quantidade apreciável do pólen e/ou néctar, depois se desloca preferencialmente para outra flor, de outra inflorescência (Tabela 9).

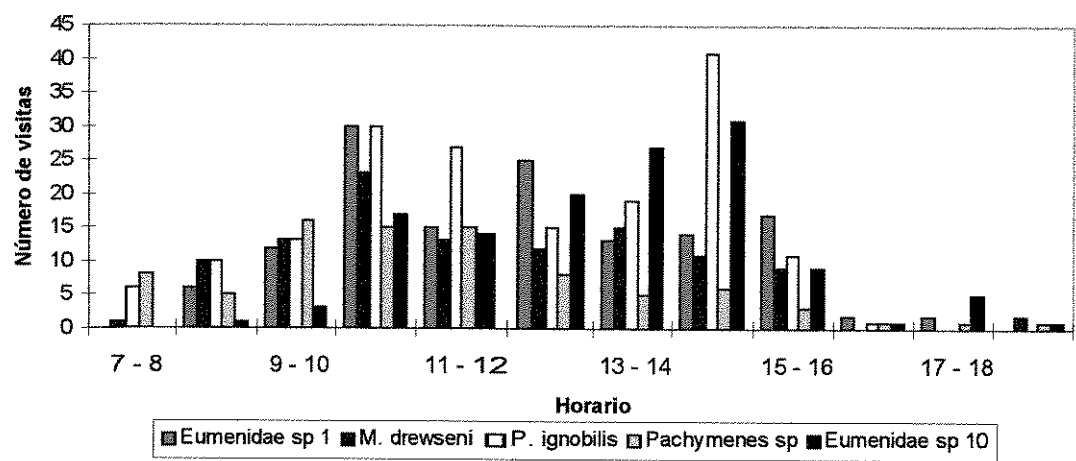


Figura 13. Padrão de visitas das espécies de vespas mais freqüentes às flores de *Hybanthus atropurpureus* na Reserva Santa Genebra, Campinas, SP.



Figura 14. Abelhas que visitaram as flores de *Hybanthus atropurpureus*. (A) *Ceratinula* sp. (B) *Augochloropsis patens*, note o pólen acumulado nas pernas posteriores (seta). (C) *Anthidiini*. Note o tamanho diferencial das abelhas e a posição adotada no momento do forrageio.

As abelhas não coletam pólen e néctar simultaneamente. Durante a coleta do pólen ou do néctar pelas abelhas suas pernas e a porção ventral da cabeça, tórax e em algumas ocasiões o abdômen tocam o estigma. Nos indivíduos que coletavam néctar não foram observados muitos grãos do pólen aderidos ao seu corpo. Nos estigmas revisados com lupa depois das visitas de indivíduos de *Ceratinula* não foi notado quantidade apreciável do pólen na região receptiva.

O comportamento de visita exibido por representantes de *Ceratinula* sp. 2 foi semelhante ao descrito para *Ceratinula* sp. 1, mas o período de forrageio foi maior $88,8 \pm 67,8$ s. (Tabela 9).

Augochloropsis patens. Foi a segunda espécie de abelha em frequência (132 visitas) nas flores de *H. atropurpureus*. Esta espécie sempre coletou pólen. Ao visitar as flores esta abelha adota a posição supino (Fig. 14B) referida para os anteriores visitantes, em algumas ocasiões adota a posição prono e face ventral cabeça fica para baixo ou de lado em relação ao solo. Coleta o pólen em suas pernas de modo similar a *Ceratinula* sp. 1. O período que permaneceu nas flores foi de $9,9 \pm 2,5$ seg. (Tabela 9). Durante a coleta do pólen a porção ventral do seu tórax e as pernas podem tocar o estigma. De maneira similar a *Ceratinula* sp. 1 a quantidade do pólen depositado na região receptiva do estigma é pouca. Após as visitas, as abelhas se deslocam indistintamente para outra inflorescência ou para outra planta próxima ou mais afastada.

Anthidiini Gênero 1 não identificado. Foi o terceiro taxon mais regularmente observado (114 visitas) entre as abelhas. Aparentemente procurou apenas néctar. A posição que adota ao pousar nas flores é também supino, semelhante à descrita para as vespas (Fig. 14C). O tempo de forrageio foi de $10,7 \pm 8,8$ s. Ao procurar o néctar foi observado, em alguns indivíduos, aderência do pólen à região ventral do seu tórax. Em alguns estigmas examinados após as visitas de *Anthidiini*, a quantidade do pólen na região receptiva foi relativamente maior do que a observada para *Ceratinula* sp. e *Augochloropsis patens*.

Tabela 9. Duração das visitas e deslocamento posterior à primeira visita dos visitantes mais freqüentes às flores de *H. atropurpureus* de outubro até fevereiro na Fazenda Santa Genebra, Campinas, SP.

Espécie	Tempo visita (seg)	Próxima visita		
		outra flor *	Outra inflo*	Outra planta
<i>Mischocyttarus drewseni</i>	9,9+8,00 (n=17)	8	3	6
<i>Polybia ignobilis</i>	6,2+3,74 (n=85)	19	36	30
Eumenidae sp 1	4,7+2,29 (n=103)	22	51	30
Eumenidae sp 10	7,3+4,07 (n=14)	2	5	7
<i>Pachymenes</i> sp	7,8+7,37 (n=67)	17	24	26
<i>Polybia</i> sp 1	6,8+3,37 (n=24)	7	13	4
Pompilidae sp 1	7,5+3,41 (n=13)	7	5	1
<i>Ceratinula</i> sp 1	81,2+117,89 (n=176)	54	71	51
<i>Anthidiini</i> Gên.1 não ident.	10,7+8,79 (n=33)	12	12	9
<i>Augochloropsis patens</i>	9,9+2,54 (n=11)	3	4	4
<i>Ceratinula</i> sp 2	88,8+67,84 (n=19)	8	9	2
*Da mesma planta				

Com relação ao padrão de atividades as abelhas iniciaram sua atividade por volta das 0800h, foi máxima no intervalo das 1200-1300h para *Anthidiini*, das 1300-1400h para *Ceratinula* sp. 1 e das 1400-1500h para *Augochloropsis patens* (Fig. 15).

3.6.3 Eficiência relativa dos polinizadores

Maior sucesso nas polinizações controladas nas flores de *H. atropurpureus* ocorreu após as visitas das vespas (Tabela 10). Entre as vespas, Eumenidae sp. 4 e Eumenidae sp. 10 foram mais efetivas na polinização (100%) seguidas de *Pachymenes* sp (66,66%) e *Mischocyttarus drewseni* (42,85%). Entre as abelhas *Anthidiini* Gen. 1 não ident., foi mais efetiva (40 %) que *Ceratinula* sp. 1 (28,57%).

Tabela 10. Polinizações controladas e realizadas pelos visitantes mais frequentes em *Hybanthus atropurpureus* na Reserva Santa Genebra. (N=número de flores ou frutos).

Espécie	Flores (N)	Frutos (N)	Sucesso (%)
Eumenidae sp 4	4	4	100
Eumenidae sp 10	2	2	100
<i>Pachymenes</i> sp	3	2	66,66
<i>Mischocyttarus drewseni</i>	7	3	42,85
<i>Polybia ignobilis</i>	12	5	41,66
<i>Polistes versicolor</i>	7	2	28,57
Eumenidae sp 9	5	1	20
Pompilidae sp 1	3	0	0
<i>Anthidiini</i> Gên. 1 não ident.	5	2	40
<i>Ceratinula</i> sp 1	7	2	28,57
<i>Augochloropsis patens</i>	6	1	16,66

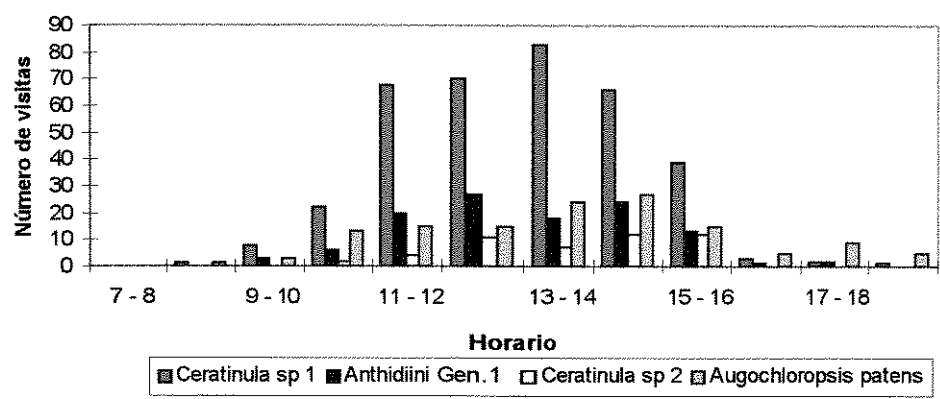


Figura 15. Padrão de visitas das espécies de abelhas mais freqüentes às flores de *Hybanthus atropurpureus* na Reserva Santa Genebra, Campinas, SP

Na Tabela 11 estão relacionadas as dimensões das cabeças das abelhas e vespas mais freqüentes às flores de *H. atropurpureus*. As dimensões das cabeças das vespas foram maiores do que as das abelhas. Entre as vespas, as dimensões das cabeças foram maiores nos representantes de Eumenidae. Entre as abelhas as dimensões foram maiores nos *Anthidiini*.

Tabela 11. Dimensões (mm) das cabeças das abelhas e vespas mais freqüentes às flores de *H. atropurpureus*. (N= número de indivíduos).

Visitante	Comprimento	Largura	Altura	N
<i>Ceratinula</i> sp 1	1,16±0,07	1,16±0,03	0,80±0,08	3
<i>Anthidiini</i> Gên. 1	3,24±0,23	3,02±0,18	1,70±0,10	2
<i>Augochloropsis patens</i>	2,43±0,02	2,44±0,01	1,47±0,04	2
<i>Polybia ignobilis</i>	3,26±0,28	2,97±0,13	1,54±0,08	4
<i>Mischocyttarus drewseni</i>	3,49±0,17	2,93±0,14	1,72±0,22	3
Eumenidae sp 1	4,52±0,54	3,75±0,14	1,77±0,09	3
Eumenidae sp 10	4,16±0,57	3,84±0,38	2,47±0,03	2
<i>Pachymenes</i> sp	3,93±0,64	3,19±0,33	1,69±0,08	3

4. DISCUSSÃO

4.1 Fenologia

4.1.1 Inflorescências e flores

H. atropurpureus apresentou diferença na duração das flores e inflorescências entre a estação seca (julho a agosto) e a época transicional (setembro a outubro). Esta duração diferencial possivelmente esteve influenciada por variações nas condições do meio-ambiente, especialmente a pluviosidade, muito diferente nas duas épocas (veja Fig. 2).

Sem esquecer a influência dos fatores ambientais, talvez a longevidade da flor, no caso de *H. atropurpureus* estaria relacionada com outros fatores, como disponibilidade dos polinizadores e sistema reprodutivo, entre outros. Rathcke (1988) trabalhando com a fenologia de floração de uma comunidade arbustiva na Ilha de Rhode (U.S.A) encontrou que flores de longa vida preveniram ou reduziram a limitação por polinização em *Kalmia latifolia*, tendo as flores maior duração quando os polinizadores foram improváveis ou raros, do que naquelas épocas em que os polinizadores foram mais abundantes. Rathcke (1988) sugere que o fato das flores terem longa vida pode ser uma adaptação comum à incerteza na polinização, ainda que seu predomínio não seja bem conhecido. Primack (1985) anota que a longevidade da flor é menor nas espécies autocompatíveis do que nas espécies que requerem polinização cruzada. Sugere que a seleção provavelmente teria operado na longevidade da flor, no caso das flores auto-polinizadas, para minimizar o tempo em que a flor permanece aberta. Em *H. atropurpureus* é difícil explicar a longevidade diferencial das flores para as épocas de julho a agosto e setembro a outubro, uma vez que a frequência dos polinizadores não foi registrada nessas épocas. No entanto é razoável pensar que a atividade dos polinizadores e seu padrão de movimento nas flores tiveram influência nessa duração diferencial das flores para os dois períodos,

considerando a auto-incompatibilidade da planta e a necessidade de um agente para a polinização de suas flores. Os frutos registrados a cada semana podem ser utilizados como um estimativo da atividade dos polinizadores porque representam as flores que foram polinizadas. Aparentemente a atividade dos polinizadores e a duração das flores foram adequados para produzir frutos em quantidade proporcional à oferta de flores.

Quando se considera na análise a relação da duração da flor com a estimativa da quantidade de flores por indivíduo ao longo do período de estudo, observa-se que existe uma relação entre a longevidade da flor e o número de flores/indivíduo nas duas épocas de julho a agosto e setembro a outubro. No período de julho a agosto houve aumento no número médio de flores/indivíduo e a longevidade da flor foi maior. Na época de setembro a outubro houve diminuição no número médio de flores por indivíduo e também a longevidade da flor diminuiu. Primack (1985) relacionando a variação na longevidade da flor e o número de flores produzidas por dia, estabelece que o nível de polinização cruzada é influenciado pelos dois fatores de acordo com o modelo representado na equação:

$$c=1/(fp)$$

onde a taxa de polinização cruzada (c) diminuirá com incrementos na longevidade da flor (f) e na produção diária de flores (p). Quando uma planta apresenta maior número de flores em uma época em particular, uma porcentagem maior de pólen provavelmente será transferido entre flores da mesma planta, apesar de que também haverá uma porcentagem maior de perda do pólen. Esta situação tem relação direta com a longevidade floral, que afeta o número de flores na planta em um tempo particular. Considerando que a planta é autoincompatível, o nível de polinização cruzada deveria ser sempre 100 % para *H. atropurpureus*. Como outras espécies apresentam floração na mesma época (Morellato & Leitão-Filho, 1995; 1996) a grande quantidade de flores apresentadas pelas plantas na época de julho a setembro poderia ser uma estratégia da planta para expor uma grande quantidade de flores para atrair os polinizadores. Por exemplo, uma planta que pode estar competindo por polinizadores com *H. atropurpureus*, nesse período, é *Tabebuia chrysotricha*.

Esta árvore ocorre na Santa Genebra (Morellato & Leitão-Filho, 1995) e existem registros em Rio Claro (Brasil) de que a floração desta espécie ocorre no período de final de agosto a setembro, sendo também visitada com relativa constância por *Polybia ignobilis*, *Brachygastra lecheguana* e *Mischocyttarus drewseni* entre outras vespas e abelhas (Vitali & Machado, 1995).

4.1.2. Indivíduos e População

Ao nível individual foram registradas diferenças no período de floração. Alguns indivíduos apresentaram padrão anual e outros registraram duas respostas diferentes na floração. Estas diferenças provavelmente estão relacionadas com a idade e o tamanho das plantas individuais como coloca Borchert (1978, *apud* Newstrom *et al.*, 1994) e talvez diferenças de microhabitat (Newstrom *et al.*, 1994). A luminosidade e a umidade local do solo, seriam as condições micro-ambientais que poderiam ter maior influência na produção de um maior ou menor número de flores. Os indivíduos de *H. atropurpureus* que foram acompanhados apresentaram diferenças em tamanho, condições de maturação e localização espacial, que muito provavelmente devem afetar a incidência da luz e da água proveniente das chuvas, apesar de estarem todos situados na borda da mata.

Tentar atribuir o padrão de floração a um fator único não é apropriado, pois diferentes pesquisas indicam precisamente o contrário: existem muitos fatores influenciando o início, a amplitude e intensidade da floração. Por exemplo, Rathcke (1988) sugere que a competição nem sempre explica os padrões de floração, especialmente a agregação, apresentada por algumas espécies de plantas em algumas épocas do ano. Aquele autor manifesta que apesar do clima poder ter influência no início da floração, a disponibilidade dos polinizadores parece explicar a redução ou a agregação da floração nas diferentes épocas do ano. Essa disponibilidade depende dos ciclos reprodutivos das espécies

polinizadoras variáveis a cada estação climática. Indica também que o tempo de frutificação pode restringir as plantas na floração.

Bawa (1983) sublinha que possíveis forças seletivas afetam a amplitude do período de floração dos indivíduos. Em particular: regulação do fluxo do pólen, comportamento de forrageio dos polinizadores, taxa de desenvolvimento dos frutos dependendo da disponibilidade de recursos e habitat (este último item também foi mencionado por Opler *et al.* 1980).

Ao nível populacional, *Hybanthus atropurpureus* apresentou duas fases fenológicas diferentes, por tanto consideradas como dois padrões fenológicos. Ainda existem imprecisões na classificação do padrão de floração das espécies e aparentemente não há um modelo na identificação de uma ou várias espécies (veja Newstron, *et al.* 1994). Desta maneira, definir um padrão de floração para a estratégia fenológica de *H. atropurpureus* não é uma questão fácil.

A primeira fase fenológica é caracterizada por apresentar uma grande quantidade de flores, inflorescências e frutos em relativamente poucas semanas. É claramente o período de maior investimento reprodutivo. Esta primeira fase pode ser incluída dentro do tipo big-bang ou cornucópica estabelecido por Gentry (1974) ou ainda floração massiva segundo Bawa (1983). Os fatores determinantes desta grande produção de flores são difíceis de identificar mas uma explicação provável pode ser a do raciocínio feito por Janzen (1967) para explicar a ausência de folhas na estação seca para as espécies de uma floresta da Costa Rica na América Central. Ele argumentou que a carência de folhas permitiu aumentar o “display” floral naquelas plantas polinizadas por abelhas e pássaros. Observando a Fig. 5 onde se apresenta as diferentes fenofases para *H. atropurpureus* durante o período registrado, nota-se que nos meses com os maiores níveis na floração, houve uma grande proporção de indivíduos em etapa de desfoliação.

H. atropurpureus perdeu as folhas parcialmente nos períodos de julho até setembro, e no mês de abril, quando foram registrados os níveis mais baixos na pluviosidade para a região de Campinas (Figs. 2 e 5). Estes dados coincidem com o ritmo de queda de folhas registrado por Morellato & Leitão Filho (1995)

para diferentes espécies estudadas na floresta de Santa Genebra. A rebrota iniciou em julho, poucos dias antes da floração, diminuiu durante alguns dias do mês de outubro e ao final do mês de abril, diferindo dos registros de brotamento apresentando por Morellato & Leitão Filho (1995). Estes acontecimentos muito provavelmente estão relacionados com ajustes particulares na fisiologia da planta para a alocação de recursos necessários para a produção de botões florais e folhas ao mesmo tempo durante um longo período. Talvez estes fatos constituam parte da estratégia da planta para obter um melhor êxito reprodutivo.

A floração massiva tem sido associada com polinizadores como abelhas sociais e eu-sociais, que são atraídas em grande número a um recurso em manchas, permanecendo constantes até que o recurso seja esgotado (Bawa, 1983). De acordo com este autor, o “display” visual é fundamental para atrair os polinizadores às plantas com este padrão de floração. Apesar de não ter sido registrada a frequência dos visitantes florais no período de julho a setembro, os visitantes observados foram principalmente vespas. As espécies e o número dos visitantes florais foram diferentes dos dados registrados no segundo período. No primeiro período foram observados, por exemplo, mais indivíduos de *Brachygastra lecheguana* procurando as flores de *H. atropurpureus*. Esta espécie foi observada em quantidade muito baixa e só em dois dos 14 dias de registro dos visitantes florais feitos para o segundo período de floração (veja Tabela 8). Outra das vespas, *Polybia ignobilis*, foi uma das espécies mais frequentemente observadas nas flores de *H. atropurpureus*. É possível que esse primeiro período de floração, considerado aqui como de floração cornucópica ou massiva, esteja relacionado com maior disponibilidade e atividade na coleta de néctar das vespas polinizadoras, como *P. ignobilis*, entre outras. O'Donnell (1995) indica que ca. de 70-80 % das operárias de algumas espécies de vespas dos gêneros *Polistes* e *Polybia* utilizam grande parte do tempo na coleta do néctar. Na região de Rio Claro (Brasil) Höfling e Machado (1985) encontraram maiores quantidades de mel nos ninhos de *Polybia ignobilis* durante a época seca (inverno), considerando este período como importante para coleta de néctar como fonte de alimento para *P. ignobilis*. Embora estes pesquisadores não indiquem as

espécies de plantas que estas vespas procuram, afirmam que indivíduos de *P. ignobilis* são vistos freqüentemente visitando flores à procura de néctar, que é coletado e armazenado nas células dos favos.

A segunda fase fenológica de novembro até abril é caracterizada por apresentar poucas flores e frutos durante um período estendido. É considerada aqui como padrão “steady state” de acordo com a terminologia de Gentry (1974), ou contínuo segundo Newstrom *et al.* (1994). Também seria possível pensar na possibilidade de que o padrão de floração de *H. atropurpureus*, seja subanual, pois os dados correspondem a um período de um ano só. Segundo Newstrom *et al.* (1994), existem espécies com floração subanual que variam sua estratégia de floração de um ano para outro, apresentando anos com vários ciclos de floração e anos com só um ciclo de floração tendo ainda variação na amplitude da floração.

O padrão de floração “steady state” representa para a planta um menor gasto energético, conseguindo assim um período de floração mais longo (Gentry, 1974). Segundo Morellato & Leitão Filho (1995,1996) durante o período de outubro até abril, floresce um grande número de espécies na reserva da Santa Genebra. Então, sendo este um período com grande oferta de recursos para os polinizadores, é possível que *H. atropurpureus* apresente menor número de flores como uma forma de “aliviar” os efeitos da competição interespecífica. As plantas que apresentam esta estratégia dependem para sua polinização de padrões de forrageio fixos dos polinizadores chamados de trapliners por Janzen (1971), onde o polinizador uma vez que aprende a localização de uma planta particular, a visita como parte de uma sequência estabelecida.

A época de não-floração ou menor número de indivíduos em floração (período de outubro a novembro), pode ser considerada como uma época transicional com finalidade de transformar a estratégia de cornucópia para uma estratégia de floração contínua. Também pode-se considerar como uma estratégia para evitar ou diminuir a competição por polinizadores, pois esses meses (outubro e novembro) correspondem ao período no qual ocorre o maior

número de espécies em floração na floresta (Morellato e Leitão Filho, 1995,1996). Morellato (1991) registrou, para esses meses, floração de oito a dez espécies polinizadas por vespas, mas não indicou as espécies vegetais nem as espécies de vespas. Porém são necessárias observações de campo, para verificar as outras espécies vegetais visitadas e o polinizadas pelas vespas polinizadoras de *H. atropurpureus* para comprovar o apontado por Bawa (1983) com relação à competição interespecífica por polinizadores como uma força seletiva importante que pode reduzir o período de floração das espécies.

O padrão de floração de *H. atropurpureus* é diferente do registrado para outras espécies arbustivas. Entre as poucas pesquisas publicadas que tenham registrado o padrão de floração de espécies arbustivas está a de Augspurger (1983) que descreve o padrão de floração de seis arbustos em mata semi-decídua na ilha de Barro Colorado no Panamá. O padrão de floração para essas espécies é estabelecido principalmente pela duração do período da floração. Três das espécies são classificadas no padrão de floração massiva (*Hybanthus prunifolius*, *Turnera panamensis* e *Rinorea sylvatica*) e a outra (*Psychotria horizontalis*) num padrão intermediário entre o “massivo” e o “steady state”. A duração média do período de floração dos indivíduos das seis espécies foi de 4,6 até 58,8 dias, muito menor que o registrado para *H. atropurpureus*. Este trabalho menciona que três espécies (*Turnera panamensis*, *Rinorea sylvatica* e *Psychotria horizontalis*) tiveram como principais visitantes florais abelhas e vespas. Infelizmente, a pesquisadora não entra em detalhes com relação às espécies polinizadoras, sobre seu comportamento de forrageio e se têm eficiência como polinizadores. Isto impossibilita uma comparação mais ampla com relação às vespas como polinizadores importantes de outras espécies de plantas com hábito arbustivo.

Hybanthus prunifolius apresenta características semelhantes a *H. atropurpureus*: tem hábito arbustivo, cresce em agregações, e ocorre em florestas com estacionalidades bem definidas. Estas florestas, no entanto, diferem na pluviosidade anual, 2.800 mm para a Ilha de Barro Colorado (Opler et al. 1980) e 1.381 mm para a Santa Genebra (Morellato e Leitão Filho, 1996). A floração de

H. prunifolius ao contrário de *H. atropurpureus* é curta (3,7 dias em média), sendo restrita à estação seca (dezembro até abril ou maio). Uma outra característica importante é que *H. prunifolius* apresentou alto grau de sincronia intraindividual e intrapopulacional (Augspurger, 1980,1982). *H. atropurpureus* pelo contrário apresentou assincronia interindividual de até quatro semanas, no início da floração em julho de 1996. Bawa (1983) com relação a isso aponta que existe uma seleção baixa à sincronia nas espécies com períodos de floração longos. Explica que presumivelmente quando as plantas florescem num período longo, as oportunidades para o cruzamento não são tão limitadas como acontece com as plantas que apresentam períodos de floração curtos, como seria o caso de *H. prunifolius*. Embora o número de indivíduos registrados em floração não chegou ao máximo, vale a pena notar que para as duas respostas na floração de *H. atropurpureus* alta proporção dos indivíduos acompanhados mantiveram flores. A população manteve níveis máximos (no período de agosto a setembro) e mínimos (de novembro até abril) do recurso para atrair os polinizadores.

As fases fenológicas registradas para a população de *H. atropurpureus* durante o período de estudo na floresta de Santa Genebra têm duração diferente com relação aos períodos registrados para outras espécies com hábito arbustivo nas florestas da Costa Rica, tendo estas últimas espécies duração intermediária com relação às duas fases fenológicas de *H. atropurpureus*, sendo ademais influenciadas pelo habitat (Opler *et al.* 1980). Este autor também afirma, da mesma maneira que Augspurger (1981, 1982) o faz para *H. prunifolius*, que as chuvas curtas no final da estação seca, produziram o principal ciclo de floração no início da estação úmida para os arbustos e arvoretas da floresta seca de colina. Também aponta que a floração dos arbustos e arvoretas desta floresta foi concentrada num só pico, no início da estação úmida, o que também é mostrado por Augspurger (1981,1982).

No caso de *H. atropurpureus* o início da floração em julho foi precedida de uma prolongada seca seguida de uma chuva de intensidade baixa coincidindo com o encontrado para *H. prunifolius* por Augspurger (1981,1982). Mas para atribuir às chuvas o início da floração em *H. atropurpureus*, seria necessário um

teste experimental, semelhante ao feito para aquela espécie (Augspurger 1981,1982).

Com relação a outras espécies de Violaceae, também existem diferenças no padrão de floração. Entre as pesquisas publicadas está a de Powlesland *et al.* (1985). Estes pesquisadores com relação aos padrões de floração de três espécies de *Melicytus* na Nova Zelândia, encontram contrastes surpreendentes: *M. lanceolatus* floresce profusamente e sincronicamente no início da primavera, por várias semanas. *Melicytus ramiflorus* floresce no final da primavera e verão e em vários episódios diferentes. Os pesquisadores encontraram para esta espécie, variação entre plantas, localidades e estações. *Melicytus micranthus* tem floração estendida, desde a primavera até o outono. As plantas florescem assincronicamente e produzem poucas flores num longo período de tempo. O autor assinala que uma variedade de fatores pode estar presente na seleção para os diferentes padrões de floração nas três espécies de *Melicytus*. Estes fatores estão relacionados com o mecanismo de polinização, predação de sementes e dispersão dos frutos. As três espécies são estritamente dioicas e podem ocorrer simultaneamente, mas apresentam uma separação parcial do período de floração. O período de floração de *M. micranthus* no entanto, tem sobreposição com o período de *M. ramiflorus*, ocasionando a ocorrência de híbridos. As três espécies são visitadas por grupos similares de insetos, principalmente Diptera (Powlesland, 1984).

4.2 Biologia floral

De maneira semelhante ao que acontece com a fenologia, a biologia e a morfologia floral de *H. atropurpureus*, apresenta vários detalhes muito particulares, os quais são similares dos descritos por Beattie (1969,1972) para três espécies de *Viola* e aos assinalados para *H. prunifolius* por Augspurger (1980). A flor de *H. atropurpureus* difere das espécies de *Viola* por apresentar menor dimensão, uma menor duração e pela ausência da pétala calcarada onde é acumulado o néctar nas espécies de *Viola*. As cores nas espécies de *Viola* variam do branco a tonalidades azuis e violetas apresentando um aspecto diferente daquele de *H. atropurpureus*. Com relação a *H. prunifolius*, as flores de *H. atropurpureus* têm menor tamanho, maior duração e a cor das pétalas é diferente, sendo brancas em *H. prunifolius*.

Em *H. atropurpureus* a flor é zigomorfa e hercógama, isto é, existe separação espacial entre a abertura do estigma e as anteras, e por tanto precisa de um vetor para sua polinização. O cone formado pelos apêndices dos conectivos das anteras, impede que o pólen, seja liberado das anteras durante a fase receptiva do estigma.

A presença dos tricomas ao redor da abertura do estigma provavelmente aumenta a área de recepção do pólen (veja Figs. 4B e 11). A secreção estigmática, presente no lume do estilete, e a flexibilidade na porção inferior do estilete, perto do ovário (veja Fig. 4C) são características importantes para o funcionamento do mecanismo de polinização. A teoria de McLean & Ivimey-Cook (1956 *apud* Beattie 1969) é que a constrição e elasticidade do estilete permitem a liberação da mucilagem e a conseqüente aderência dos grãos do pólen ao estigma. Faegri & van der Pijl (1966 *apud* Beattie 1969) estabeleceram que gêneros como *Viola*, apresentam pólen seco e superfícies estigmáticas com mucilagem. Estes autores sugeriram que nessas flores o mecanismo de polinização funcionaria corretamente somente se os insetos tocassem primeiro o estigma e depois as anteras. Então o pólen deve aderir seguramente às partes do corpo dos insetos que recebem uma gota da mucilagem da abertura estigmática. Estas partes do corpo dos insetos também devem ser as mesmas

que contatam o estigma da próxima flor a ser visitada. Beattie (1969) sugere que talvez a função primária da mucilagem nas espécies de *Viola* seja incrementar a área receptiva para os grãos do pólen. A autora menciona que o tecido estigmático está confinado a uma área pequena, dentro da cavidade estigmática e que a abertura é muito pequena em comparação com o tamanho dos grãos do pólen das espécies de *Viola*. De acordo com as observações de diferentes estigmas de *H. atropurpureus*, ao microscópio de fluorescência, especialmente dos estigmas polinizados por vespas (Fig. 10) posso concluir que quando os visitantes deixam a flor e o estilete retorna ao seu lugar, ocorre o retorno da mucilagem ao interior da cavidade estigmática de forma similar como Augspurger (1980) descreve para *H. prunifolius* e como Sazima & Vasconcellos (1981) apontaram para *H. atropurpureus*. Isto, pode acarretar a introdução de maior quantidade do pólen no interior da cavidade estigmática. Acredito também, que este exsudato tenha influência no melhor crescimento dos tubos polínicos até o interior do estigma ampliando, de certa maneira, a superfície reduzida da abertura estigmática.

A abertura da cavidade do estigma também permanece aberta por período limitado. Em algumas flores foi observado, através do microscópio de fluorescência, o fechamento da abertura depois das 24h do início da antese.

Outro detalhe notável é o tamanho reduzido (ca 1mm no máximo) da entrada à "câmara da flor" onde é acumulado o néctar, o qual restringe o acesso dos visitantes florais que procuram néctar ou pólen na flor. A quantidade do néctar é muito pequena ($0,89 \pm 0,41 \mu\text{l}$ às 12 horas) aproximando-se à média ($0,63 \mu\text{l}$) de flores presumivelmente polinizadas por abelhas pequenas e vespas (Opler, 1983) e à registrada (ca $1 \mu\text{l}$) em espécies de *Erythroxylum* polinizadas por vespas (Barros, no prelo). Difere da registrada ($2,4 \mu\text{l}$ às 12 horas) por Augspurger (1980) para *H. prunifolius* polinizada principalmente pela abelha, *Melipona interrupta*. Segundo Opler (1983) a quantidade de néctar produzida pelas flores corresponde em geral à morfologia e à biomassa da flor. O néctar diminui consideravelmente 24 horas após o início da antese se as flores não são visitadas pelos forrageadores do néctar (veja Tabelas 3 e 4). A diferença encontrada no volume e concentração do néctar nas flores de ca. um dia,

especialmente a registrada às 12 horas e no período das 24-28 horas, pode estar indicando que a flor apresenta néctar em quantidade e concentração ótimas para os polinizadores, apenas quando é receptiva e ainda pode ter pólen. No período de 6 a 12 horas, é quando a flor aumenta a quantidade de néctar, sendo máxima às 12 horas e também apresenta a concentração de açúcares mais adequada para atrair os principais visitantes florais (abelhas e vespas). As flores de mais de seis horas de antese são as procuradas pelos principais visitantes florais. Existem referências (Morden, 1984; Kevan & Baker, 1983 e Corbet *et al.* 1984) *apud* Roubik 1989, indicando que as abelhas em algumas instâncias detectam o néctar nas flores por percebe-lo acumulado.

H. atropurpureus apresenta também características bem particulares na sua coloração. Ao final da antese, ocorre um contraste de cores entre o verde-esbranquiçado dos extremos das pétalas laterais e superiores e o branco brilhante dos tricomas agrupados no ponto de inflexão da pétala inferior, na entrada da câmara da flor (veja Figs. 4B e 7F) e a cor purpura da porção unguiculada da pétala inferior. Além disso, apresenta linhas de tonalidade mais escura na face interna dos extremos das pétalas laterais, as quais são menos conspícuas do que nas espécies de *Viola*, mas deve ter influência na percepção da flor pelas abelhas como foi sugerido para as espécies de *Viola* por Beattie (1969). Esta autora também registrou um contraste de cores na entrada do tubo da corola para as três espécies de *Viola*, produzido pelas cores e tonalidades diferenciais das pétalas, as estruturas reprodutivas, e os tricomas também localizados na entrada do câmara da corola. No caso de *H. prunifolius*, Augspurger (1980) encontrou que o contraste é produzido entre a pétala inferior, o guia de néctar e a base da corola. As duas pesquisadoras observaram que ao iluminar as flores com luz UV na escuridão, a entrada do tubo da corola torna-se escura. Burkhardt, Schleidt & Altner (1966 *apud* Beattie 1969) assinalaram que a entrada à fonte de alimento com frequência não reflete luz UV, e destaca-se para as abelhas por contrastar com a cor periferia da flor. Na flor de *H. atropurpureus* não foi possível observar a absorção ou reflexão de luz UV, pelo tamanho reduzido da flor.

De acordo com alguns autores (Gaul, 1952 *apud* Gobbi & Machado, 1984; Shafir, 1996), tanto guias olfativos como visuais intervêm no processo de atração ao recurso alimentar de vespas superiores (Vespidae). As características morfológicas e o processo de antese da flor de *H. atropurpureus* estão bem adaptados para estes visitantes. O tamanho da cabeça das vespas possibilita que iniciem o mecanismo de polinização de forma precisa, isto é a flexão do estilete e a abertura do cone formado pelos apêndices dos conectivos para a liberação do pólen.

4.3 Sistema de Reprodução

A hercogamia e a restrita área receptiva do estigma de *H. atropurpureus* indicam a necessidade de um vetor para o transporte do pólen e consequente estímulo para o mecanismo de polinização, como foi detalhado na parte da biologia floral. Os resultados dos experimentos sobre o sistema reprodutivo demonstraram que esta espécie é geneticamente auto-incompatível. A reação de incompatibilidade aos tubos gerados pelas autopolinizações ocorreu na base do estilete, mas pode dar-se ao nível de ovário. Aparentemente, a barreira ocorre antes dos tubos entrarem na micrópila. Este sistema de auto-incompatibilidade que opera ao nível do ovário é designado como auto-incompatibilidade de ação tardia por Seavey & Bawa (1986).

Os estudos com relação ao tipo de sistema reprodutivo nas Violaceae indicam que algumas espécies de *Viola* e *Hybanthus prunifolius*, apesar de terem características semelhantes de umidade no estigma e apresentar papilas no estigma como *H. atropurpureus*, são autocompatíveis (Beattie, 1969; Augspurger, 1980). Entretanto, a hercogamia nestas espécies reduz a ocorrência de autopolinização (Beattie, 1969; Augspurger, 1980).

Com relação a outros gêneros de Violaceae, algumas espécies de *Melicytus* e de *Hymenanchera* apresentam dioiccia marcada (Powlesland, 1984), considerada um mecanismo para promover a polinização especialmente por insetos pouco especialistas (Bawa & Opler, 1975).

Heslop-Harrison & Shivanna (1977) fizeram uma classificação de Angiospermas de acordo com as características das superfícies dos estigmas. Estes autores classificaram as Violaceae dentro do tipo úmido com papilas (Grupo III dessa classificação). As características do estigma de *H. atropurpureus* descritas no tópico da biologia floral, concordam com essa classificação. Segundo Heslop-Harrison & Shivanna (1977), as características estruturais e fisiológicas das superfícies receptoras do pólen variam consideravelmente entre famílias e às vezes dentro da família, tendo com freqüência relação com a operabilidade do sistema reprodutivo. Em consequência, estes autores encontraram que existia uma relação entre o tipo de estigma e o tipo de sistema de auto-incompatibilidade, de tal forma

que as famílias com sistemas auto-incompatíveis de tipo esporofítico (SSI), onde o comportamento do grão de pólen é determinado pelo genótipo da planta parental, pertenciam ao grupo de estigma papiloso seco, enquanto que as famílias com sistema de auto-incompatibilidade gametofítico (GSI), onde o comportamento do pólen é determinado pelo genótipo gametofítico (haplóide), os estigmas são geralmente de tipo úmido. Esta classificação buscava estabelecer relações evolutivas entre as angiospermas.

O descobrimento do sistema de auto-incompatibilidade de ação tardia referenciado inicialmente por Nettancourt na década dos anos 70 para somente duas espécies (Gibbs & Bianchi, 1993), e posteriormente revisado por Seavey & Bawa (1986), deixa sem base o argumento de Heslop-Harrison & Shivana e de outros autores (veja Gibbs, 1986) com relação às supostas tendências evolutivas entre algumas das Angiospermas. Estes sistemas foram recentemente abordados em mais detalhes por Gibbs (1986;1990) e Barret (1988 *apud* Gibbs, 1990). Na realidade somente três sistemas de auto-incompatibilidade têm sido bem estudados: homomórfico gametofítico (GSI), homomórfico esporofítico (SSI) e heteromórfico (HetSI). O mecanismo de controle genético para a auto-incompatibilidade de ação tardia ainda está por ser esclarecido (Gibbs, 1990; Gibbs & Bianchi, 1993). Os eventos pós-polinização em algumas espécies neotropicais apenas começam a ser elucidados (Gibbs & Bianchi, 1993). Gibbs (1990) aponta que é imprescindível esclarecer se na verdade as espécies com autoincompatibilidade de ação tardia são casos de GSI atuando literalmente tarde, onde a reação de incompatibilidade é postergada até o último momento, ou se outros mecanismos diferentes estão envolvidos. O mesmo autor aponta também que é preciso conhecer a seqüência de eventos citológicos dentro de tais óvulos fertilizados, que conduzem ao aborto das flores autopolinizadas. Levando em consideração estas idéias, acredito que *H. atropurpureus* é uma espécie que talvez poderia ser considerada em estudos de eventos pós-polinização ao nível citológico e genético.

Nos experimentos das polinizações controladas em *H. atropurpureus*, a eficiência da polinização em condições naturais (controle) foi semelhante à da

polinização cruzada, indicando que *H. atropurpureus*, não mostra limitação por pólen, ou por serviços de polinização.

Outro fato interessante de comentar, é a produção de frutos para os dois padrões fenológicos apresentados pela espécie durante o período de observação. Na Fig. 5C sobre a estimativa da intensidade da produção de flores e frutos, se observa que nos dois períodos de floração de *H. atropurpureus* houve uma taxa de produção de frutos proporcional com a oferta de flores. As flores requerem agentes externos para efetuar a polinização, portanto as medições dos frutos podem ser usadas directamente para indicar a atividade dos polinizadores. Estas medições proveem uma medida acurada do nível de polinização porque os frutos encontrados nas plantas que foram acompanhadas representam as flores que foram polinizadas. Então parece razoável sugerir que a eficiência da polinização foi proporcional com a oferta de flores para os dois períodos.

4.4 Frutificação predação e dispersão

A frutificação e dispersão das sementes de *H. atropurpureus* apresentaram duas respostas semelhantes às da a floração. Isto é, uma atividade muito maior nos meses de agosto a setembro, concordando com o grande número de flores durante esse período, e uma atividade em menor escala entre novembro e abril. A formação do fruto é menor que a registrada para *H. prunifolius*, de 40 dias (Augspurger, 1981).

Por outro lado, maior predação dos frutos para as plantas localizadas em áreas de clareira, parece ter explicação na diferente densidade espacial das plantas nas duas áreas. A localização das plantas da clareira foi mais espaçada do que as plantas na borda da mata. Predação diferencial nas plantas, em locais com diferente densidade, foi registrada por Augspurger (1981), em indivíduos de *H. prunifolius* em populações com baixa densidade espacial, que foram mais predados que os localizados em populações com alta densidade espacial. *H. atropurpureus*, de maneira semelhante a *H. prunifolius*, parece seguir a predição de Vandermeer (1975 *apud* Augspurger 1981), que indivíduos localizados em populações com alta densidade espacial saciam os predadores de sementes, e conseguem, deste modo, melhor êxito reprodutivo do que as plantas em populações com baixa densidade espacial.

Na Fig. 5A sobre número de indivíduos em de floração e frutificação de *H. atropurpureus*, se observam alguns fatos interessantes. Primeiro, *H. atropurpureus* apresentou três períodos com alta proporção de indivíduos em frutificação ao longo do período de estudo. Dois dos períodos ocorreram no ano de 1996, o primeiro de abril a maio, o segundo de agosto a setembro e o terceiro ocorreu no ano de 1997, de fevereiro a abril. No meses de abril e maio foi notado um nível de predação diferencial nos frutos dos indivíduos localizados em duas áreas com diferentes graus de densidade. No período de agosto a setembro, quando se registraram os níveis mais altos de produção de frutos em toda a população (veja Fig. 5C), a predação observada nos frutos foi muito baixa, menor do que na época de abril a maio, fato que pode estar indicando que a estratégia de apresentar grande quantidade de flores e frutos pode minimizar os

níveis de predação. Isto concorda com a hipótese de Smith (1970), Janzen (1971) e Vandermeer (1975 *apud* Augspurger 1981) sobre a saciedade dos predadores. Augspurger (1981) demonstrou para *H. prunifolius*, que maior sincronia dos indivíduos na frutificação, reduz o dano aos frutos e sementes dos indivíduos pela saciação dos predadores de sementes, enquanto indivíduos que frutificam fora de sincronia são mais predados.

Augspurger (1981) coloca que tanto polinizadores como predadores podem impor seleção estável para manter os baixos níveis de variância no tempo de floração e frutificação. É certo que *H. atropurpureus* apresentou uma assincronia no início da floração no mês de julho, no entanto, vale a pena assinalar que para os dois padrões de floração desta espécie, uma alta proporção dos indivíduos acompanhados mantiveram flores e frutos durante boa parte do tempo em cada período de floração. Os dados parecem indicar que a população estudada, conseguiu manter níveis máximos (agosto a setembro) e mínimos (novembro até abril) do recurso para atrair polinizadores e evitar os predadores de sementes. As porcentagens de predação registradas para as plantas da borda (7,30%) foram relativamente baixas, sendo um pouco maiores que a porcentagem mediana (5%) registrada na população de *H. prunifolius* com alta densidade (Augspurger 1981). As porcentagens de predação para as plantas da clareira (57,75%) foram muito maiores que a porcentagem mediana (12%) registrada para a população de *H. prunifolius* com baixa densidade (Augspurger 1981).

freqüentes, as vespas são os principais polinizadores para o período de outubro até fevereiro, apesar da maior freqüência de visitas do grupo de abelhas mais constantes, registradas para esse mesmo período nas flores de *H. atropurpureus* (Tabela 8).

Quando as vespas visitam as flores de *H. atropurpureus* à procura do néctar, o período que permanecem nas flores é menor com relação às abelhas (Tabela 9), seu comportamento de forrageamento e movimentos posteriores à primeira flor visitada, uma boa proporção dos deslocamentos posteriores à primeira flor visitada foram dirigidos a outra planta, indicam que estas vespas promovem polinização cruzada. É importante assinalar por exemplo que Eumenidae sp. 10 e *Pachymenes* sp. tiveram maior proporção de deslocamentos a outra planta, foram mais efetivas na polinização e também tiveram maiores dimensões das cabeças. Entretanto *Ceratinula* sp., a pesar de ter a maior freqüência dentre todos os visitantes, registrou baixo sucesso na polinização das flores expostas seletivamente, teve menor proporção de deslocamentos a outra planta e teve a menor dimensão da cabeça. A cabeça das vespas por ser maior (veja Tabela 11) possibilita o deslocamento adequado das pétalas e do estilete, ativando o mecanismo de polinização de modo relativamente rápido e de forma precisa. Além disso, a região ventral das vespas onde o pólen adere após visitas às flores, é também contatada posteriormente pela região receptiva do estigma de outra flor.

Entre as vespas, Eumenidae sp. 10, *Polybia ignobilis* e *Mischocyttarus drewseni* são os principais polinizadores de *H. atropurpureus* durante o período de floração de tipo contínuo, no final de outubro até fevereiro. As abelhas especialmente *Ceratinula* sp. 1, e os representantes de *Anthidiini* e *Augochloropsis patens* seriam polinizadores secundários, nesta mesma época.

Informação documentada de outras espécies visitadas ou polinizadas por vespas é limitada. Algumas das vespas superiores têm sido consideradas como polinizadores de algumas Apiaceae e Orchidaceae na Europa (Proctor *et al.* 1996). Existem poucos trabalhos publicados nos trópicos que se referem à

polinização por vespas e abelhas. Amaral Júnior (1988 *apud* Barros no prelo) e Barros (no prelo) registraram polinização por vespas e abelhas em *Erythroxylum*. Barros (no prelo) considerou que vespas dos gêneros *Brachygastra*, *Polistes*, *Polybia* e *Pepsis* são os polinizadores efetivos em três espécies de *Erythroxylum*. Amaral Junior (1988 *apud* Barros no prelo), considerou que entre as vespas *Polybia chrysotrica*, *P. ignobilis* e *Polistes subsericeus* são os polinizadores efetivos em *E. campestre*. As flores das espécies de *Erythroxylum* estudadas por Barros e Amaral Junior diferem em varios rasgos morfológicos das flores de *H. atropurpureus*, em especial por serem caulifloras, heterostílicas e actinomorfas.

As características morfológicas descritas para *H. atropurpureus* no presente estudo são diferentes das descritas para as flores que Müller (1883 *apud* Proctor *et al.*, 1996) denominou de “flores-vespas e cujos representantes são *Scrophularia nodosa* e *Epipactis palustris*. Segundo Proctor *et al.* (1996) estas “flores-vespa” são visitadas por Vespidae e Eumenidae.

É particularmente interessante e distinta a secreção estigmática presente no mecanismo de polinização de *H. atropurpureus*. Em orquídeas as secreções estigmáticas pegajosas também servem para aderir o pólen ao inseto visitante (Proctor *et al.* 1996). Em Orchidaceae, as secreções pegajosas do rostelo são geralmente entendidas como derivadas de um estigma vestigial, e funcionam na adesão do polinário em todas as orquídeas mais avançadas (Proctor *et al.* 1996).

As inflorescências de *H. atropurpureus* apresentam poucas flores que abrem a cada dia (no máximo três), e que abrem em diferentes horários. Isto pode explicar o padrão de atividade relativamente amplo dos visitantes florais nas flores desta espécie. A pequena disponibilidade de flores e a irregularidade no horário de abertura poderia estimular também o movimento interplantas das vespas polinizadoras. Padrão de atividade semelhante das vespas ao longo do dia, também foi encontrado por Barros (no prelo) em três espécies heterostílicas de *Erythroxylum*.

Em *H. atropurpureus*, o pico de atividade das vespas mais freqüentes, foi diferente. Talvez isto esteja indicando um deslocamento no horário de atividade alimentar das vespas para evitar interação competitiva. A observação de

comportamentos agressivos, entre alguns destes visitantes, pode ser um fato que estaria apoiando esta idéia.

As abelhas visitantes às flores de *H. atropurpureus*, pertencentes às famílias Megachilidae, Halictidae, Apidae, são consideradas dentro do grupo das abelhas pequenas de língua curta (Roubik, 1989). O fato das flores de *H. atropurpureus* serem visitadas por Apidae de língua curta parece ter explicação no tamanho da flor entre outros fatores. As abelhas altamente eusociais, como as da família Apidae, parecem depender de um grupo distintivo de plantas não visitadas pelas abelhas grandes (Roubik, 1989). Pode ser importante esclarecer a composição do néctar do *H. atropurpureus*, uma vez que Roubik (1989) afirma que existe correlação entre as famílias de abelhas e a composição do néctar das flores procuram. O mesmo autor aponta que as abelhas menores e de língua curta preferem néctar rico em frutose e glicose. Nas *Viola* estudadas por Beattie (1969), outro autor Percival (1961 apud Beattie 1969), havia encontrado que o néctar dessas espécies pertencia à classe de néctar com sacarose, frutose e glicose, sendo dominantes frutose e glicose.

Entre as Apidae, *Ceratinula* sp, foi a mais freqüente e constante ao longo do período de observação, sugerindo que esta espécie aparentemente não apresenta restrições estacionais. Por outro lado, *Augochloropsis patens* e os representantes da família Megachilidae foram observados com maior freqüência na estação seca, concordando de maneira parcial ao observado em outras regiões tropicais. Em Guanacaste (Costa Rica) de 74 espécies de abelhas pertencentes a cinco famílias, 35% foram encontradas nas estações secas e úmidas, enquanto 70% foram encontradas só na estação seca ou só na estação úmida (Heithaus, 1979a,b). Nessa região os Megachilidae e Anthophoridae tiveram preponderância de espécies na estação seca, enquanto Halictidae foram ativos nas duas estações, diferindo com o observado neste estudo. No Panamá e São José dos Pinhais, no Brasil, foi encontrado diminuição de Megachilidae e Halictidae desde a metade até o final da estação úmida e preponderância destas duas famílias e Anthophoridae na estação seca (Roubik, 1989). As Apidae não apresentaram restrições estacionais (Roubik, 1989).

Com relação ao padrão de atividade das abelhas, apesar de serem ativas ao longo do dia, quando comparado com os picos de atividade dos outros visitantes, observa-se que os picos são diferentes. Tanto nos picos de atividades das vespas como nos das diferentes espécies de abelhas parece haver diferenças que podem ser atribuídas a deslocamentos nas suas atividades alimentares, talvez como forma de evitar interações de competição.

Dentre as abelhas que freqüentaram as flores de *H. atropurpureus*, considero que os representantes de *Anthidiini* apresentam tamanho, comportamento, freqüência e eficiência relativa na polinização às flores para serem considerados, entre os polinizadores secundários, os mais efetivos.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Hybanthus atropurpureus é uma espécie arbustiva, hermafrodita, alógama e hercógama, necessitando por tanto um vetor para o transporte do pólen e consequente polinização.

Hybanthus atropurpureus apresenta dois padrões de floração e frutificação. O primeiro de julho a setembro, é do tipo cornucópia. O segundo de outubro até abril, é do tipo “steady state”. Cada padrão de floração apresenta diferenças em número e duração da floração e frutificação ao nível de indivíduos, das inflorescências, das flores e frutos, o que sugere que aparentemente esta espécie pode regular sua fenologia, sendo talvez determinada por disponibilidade de polinizadores, predadores de sementes e floração de outras espécies de plantas entre outros fatores.

Hybanthus atropurpureus é uma espécie com auto-incompatibilidade de ação tardia. Este tipo de auto-incompatibilidade é relativamente rara nas plantas, e seus mecanismos de controle genético ainda não foram estabelecidos.

A dispersão das sementes de *H. atropurpureus* é diplocórica, inicialmente são liberadas por deiscência balística dos frutos e posteriormente são dispersas por formigas. As sementes são predadas por larvas de Diptera e Lepidoptera. A predação é influenciada pelo padrão de distribuição das plantas, sendo maior nas plantas localizadas em áreas com baixa densidade do que nas plantas localizadas em áreas com alta densidade. Os indivíduos das áreas densas reduzem a predação por saciarem os predadores das sementes.

A polinização é efetuada por abelhas e vespas. Considerando as características particulares das flores assim como as exigências particulares do mecanismo de polinização, a frequência e o comportamento dos visitantes florais,

as vespas são considerados os polinizadores principais e as abelhas os polinizadores secundários.

No período de floração de outubro até abril, *H. atropurpureus* faz um investimento reprodutivo menor do que no período de julho a setembro, no entanto é importante assinalar que durante grande parte desse período uma grande variedade de insetos, especialmente vespas, tanto Eumenidae como Vespidae, forragearam regularmente as flores de *H. atropurpureus*.

Também seria importante conhecer, para as duas fases fenológicas de *H. atropurpureus*, outros processos ecológicos como a dispersão, a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas e indivíduos jovens. Talvez uma pesquisa comparativa que abranja estes últimos aspectos para as duas fases fenológicas amplie o conhecimento da biologia reprodutiva desta espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Augspurger, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34(3):475-488.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62(3):775-788.
- Augspurger, C. K. 1982. A cue for synchronous flowering. In E.G. Leigh, A.S Rand and D. M Windsor (eds.): *The Ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15(4):257-267.
- Barros, M.A.G. Sistemas reprodutivos, simpatria e polinização em espécies de *Erytroxylum* P.Br. (Erytroxylaceae). (No prelo).
- Barroso, G.M. 1978. Sistemática de Angiospermas do Brasil. Imprensa Univers. da UFV, Viçosa, MG, Vol 1.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In *Handbook of Experimental pollination Biology*. C. E. Jones, R.J. Little, eds. pp:394-410. Van Nostrand, Reinhold. New York.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21:399-422.
- Bawa, K.S. & Opler, P.A. 1975. Dioecims in tropical trees. *Evolution* 29: 167-179.

- Bawa, K.S.; Perry, S.H. & Beach, J.H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer. J. Bot.* 72(3):331-345.
- Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E. & Grayum, M.H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. *Amer. J. Bot.* 72(3):346-356.
- Beattie, A.J., 1969. The floral biology of three species of *Viola*. *New Phytol* 68:1187-1201.
- Beattie, A.J. 1971. Pollination mechanisms in *Viola*. *New Phytol.* 70:343-360.
- Campbell, D.R. & Motten, A. F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66(2): 554-563.
- Castellani, T.T. 1986. *Sucessão secundária inicial em mata tropical semidecídua, após perturbação por fogo*. Tese de mestrado. UNICAMP.
- Collins, J.A. & Jennings D.T. 1987. Nesting height preferences of Eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae) that prey on spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 80(3): 435-438.
- Copland, B.J. & Whelan, R.J. 1989. Seasonal variation in flowering intensity and pollination limitation of fruit set in four co-occurring *Banksia* species. *Journal of Ecology* 77:509-523.
- Dafni, A. 1992. Pollination ecology - a practical approach. The practical approach series (D. Rickwood & B.D. Hames eds.) IRL Press, Oxford University Press.

- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* 48:269-287.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3ed., Pergamon Press, London.
- Galetti, M. 1993. Diet of the scaly-headed (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25(4): 419-425.
- Gentry, A.H., 1974. Flowering phenology and diversity in tropical bignoniaceae. *Biotropica* 6(1): 64-68.
- Gibbs, P.E. 1986. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? *Plant Syst. Evol.* 154:285-323.
- Gibbs, P.E. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revta. Brasil. Bot.* 13:125-136.
- Gibbs, P.E. & Bianchi, M. 1993. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. *Bot. Acta* 106:64-71.
- Gobbi, N. & Machado, V.L.L. 1986. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia* (*Trichothorax*) *ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera, Vespidae). *An. Soc. Entomol. Brasil.* 15 (suple.):117-124.
- Heinrich, B. 1975. The role of energetics in bumblebee-flower interrelationships. Pg 141-158. In *Coevolution of animal and plants*. (L.E. Gilbert & P.H. Raven, eds). University of Texas Press. Austin, Texas, USA.

- Heithaus, E.R., 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann. of the Miss. Bot. Gard.* 61:675-691.
- Heithaus, E.R., 1979a. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology* 60(1):190-202.
- Heithaus, E.R., 1979b. Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal neotropical habitats. *Oecologia* 42:179-194.
- Heslop-Harrison, Y. & K.R. Shivanna, 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. *Annals of Botany*. 41(176):1233-1258.
- Höfling, J.C. & Machado, V.L.L. 1985. Análise populacional de colônias de *Polybia ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera, Vespidae). *Revta. Bras. Ent.* 29(2):271-284.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 2: 465-492.
- Jennersten, O. & Kwak, M.M. 1991. Competition for bumblebee visitation between *Melampyrum pratense* and *Viscaria vulgaris* with healthy and *Ustilago*-infected flowers. *Oecologia* 86:88-98.
- Jussieu. 1871. Violaceae. In C.P. Martius & A.W. Eichler (eds) *Flora Brasiliensis Monachii*. Typografia Regia. V XIII. p 362-374.

- Kevan, P.G. 1984. Pollination by animals and angiosperm biosystematics. Pg 271-292. In *Plant biosystematics*. (Grant, W.F. ed.). Academic Press. Quebec, Canada.
- Leitão Filho, H.F. & Morellato, L.P. 1994. Semideciduous forests of southeastern Brazil, Serra do Japi. In: *Centers of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. Heywood, V.H. (coordinator). IUCN/WWF. Washington.
- Levin, D.A. & Anderson, W.W. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104(939):455-467.
- Levin, D.A. & Kerster, H.W. 1969. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution* 23:560-571.
- Machado, V.L.L.; Gobbi, N. & Junior, V.V.A. 1988. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia* (Trichothorax) *sericea* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). *Revta Bras. Zool.* 5(2):261-266.
- Martin, F.N. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Tech.* 34:125.
- Matthes, L.A. 1992. *Dinâmica da sucessão secundária em mata, após a ocorrência de fogo*. Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Tese de doutorado. UNICAMP.
- Morellato, L.P. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua do sudeste do Brasil*. Tese de doutorado. UNICAMP. 176 pp.

- Morellato, L.P. & Leitão Filho, H.F. 1995. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Campinas, SP. Editora da Unicamp. 136pp.
- Morellato, L.P. & Leitão Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern brazilian forest. *Biotropica* 28(2): 180-191.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2):141-159.
- O'Donnell, S. 1995. Division of labor in post-emergence colonies of the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* de Saussure (Hymenoptera:Vespidae). *Ins. Soc.* 42:17-29.
- Opler, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. In: *The biology of nectaries*. Bentley, B. & Elias, T., Eds. Columbia University Press. New York.
- Opler, P.A., G.W. Frankie & H.G. Baker, 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- Powlesland, M.H. 1984. Reproductive biology of three species of *Melicytus* (Violaceae) in New Zealand. *New Zeal. Jour. of Botany*. 22:81-94.
- Powlesland, M.H., M. Philipp & D.G. Lloyd. 1985. Flowering and fruiting patterns of three species of *Melicytus* (Violaceae) in New Zealand. *New Zeal. Jour. of Botany*. Vol 23: 581-596.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 16:15-37.

- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers. 479 pp.
- Pyke, G.H.; Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging theory: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*. 52:137-154.
- Radford, A.E.; Dickinson, W.C.; Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publ. New York. 891 pp.
- Rathcke, B. 1988. Flowering phenologies in a shrub community: competition and constraints. *Journal of Ecology*. 76:975-994.
- Robyns, A. 1967. Parte IV. Violaceae. Flora of Panama. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 54(1):65-84.
- Roubik, D.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Salis, S.M.; G.J. Shepherd & Joly, C.A. 1995. Floristic comparison of mesophytic semideciduous forest of the interior of the state of São Paulo, Southeast Brazil. *Vegetatio* 119:155-164.
- Sazima, M. & Vasconcellos, M.B. 1981. Polinização de *Hybanthus atropurpureus* (Violaceae) por vespas (Hymenoptera, Vespidae). I Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo. Resumos. Campinas. p 14.
- Seavey, S.R. & Bawa, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *The Botanical Review*. 52(2):195-219.
- Shafir, S. 1996. Color discrimination conditioning of a wasp, *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). *Biotropica* 28(2): 243-251.

- Sigrist, M.R. 1992. *Fenologia, biologia floral, mecanismo de polinização e sistema reprodutivo de duas espécies simpátricas de Dichorisandra (Commelinaceae)*. Tese de mestrado. Biologia Vegetal. UNICAMP. 94 pp.
- Sigrist, M.R. 1995. A polinização pelas abelhas. In *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana. Reserva Santa Genebra*. (Morellato, L.P. & Leitão-Filho, H.F. Orgs.).
- Smith, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecological Monographs* 40:349-371.
- Stiles, G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- Stiles, G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.
- Vitali, M.J. & Machado, V.L.L. 1995. Entomofauna visitante das flores de *Tabebuia chrysotricha* (Mart.) Standl. (Bignoniaceae). *An. Soc. Entomol. Brasil*. 24(1):77-89.
- Vogel, S. 1983. Ecophysiology of zoophylic pollination. In: *Physiology of plant ecology III*. (Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. & Ziegler, H. Eds.). Springer Verlag, Berlin, p 560-624.