

INSTITUTO DE BIOLOGIA
UNICAMP

PAULO EUGÊNIO A. M. DE OLIVEIRA

Este exemplar corresponde a redação final da tese defendida pelo candidato Paulo Eugênio A.M. de Oliveira e aprovada pela comissão julgadora.

BIOLOGIA DE REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES
DE *Kielmeyera* (GUTTIFERAE)
DE CERRADOS DE BRASÍLIA, DF.

Marlies Szizima

ORIENTADORA: Prof.ª. Dra. MARLIES SAZIMA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do Título de Mestre em Biologia (Botânica)

CAMPINAS,
1986.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais

Everaldo e Aureme

AGRADECIMENTOS

Dentre as pessoas e instituições que direta ou indiretamente tornaram possível a realização deste trabalho, desejo agradecer, em especial as seguintes:

Profa. Dra. Marlies Sazima, pela orientação e sugestões valiosas e pela confiança e paciência de me orientar à distância.

José Carlos Souza e Silva, pelo apoio e orientação nos experimentos de germinação.

Prof. Dr. Bráulio S. Dias, pela identificação dos visitantes da flor, sugestões e incentivo.

Pe. Jesus S. Moure, pela identificação das abelhas.

Prof. Dr. Nagib Saddi pela identificação das plantas e pelas informações ao longo do trabalho.

Adriana G. Moreira, pelo auxílio no trabalho de campo, pelas discussões e pela grande amiga que ela é.

Cilúlia Maury e Alba E. Ramos pelo apoio constante desde o início e por esse tempo todo de convivência.

José Felipe Ribeiro e ao Carlos A. Klink, pelas sugestões e apoio no trabalho.

Claudia Dansa, pela amizade nesse tempo todo e pela ajuda sempre que necessária.

Aos colegas dos Cursos de pós em Ecologia e Botânica da UNICAMP, em especial a Dulce.

Aos Professores da UNICAMP, em especial ao Prof. George Shephard pelas discussões e sugestões; ao Prof. João Semir pelo grande apoio; ao Prof. Ivan Sazima e à Profa. Neusa Taroda pelas valiosas sugestões e paciência durante a pré-banca; e ao Thomas Lewinson, a quem eu fico devendo umas fotos de trajetória de queda de sementes.

Ao pessoal do Jardim Botânico de Brasília, em especial ao ex-diretor Pedro Carlos de Orleans e Bragança, à Graça pelas contagens de sementes, à Cristina pela ajuda nas ilustrações e à Sônia pela ajuda nas tabelas e legendas. E à Mariana, Jane, Cláudio e Germana.

E aos meus amigos, à quem esse trabalho deve muito e para quem esse trabalho foi feito, entre eles, Santuza, Ildinete, Leila, Marlene, Mauro, Jader, Ciça, Iracema, Vera, Carlos, Gringa, Andréia, Rogério, Nuno, Renatos, Tri, Cris, Márcio, Sérgio, Sergius, Célio, Gilda, Rita, Xuxu, Verinha, Guga, Marcinha, Jimmy...

Ao Ciro, Miguel, Antonio e a todo pessoal da RBAE, que fazem milagres para manter aquela área protegida.

Ao Sr. João Batista, do Depto. de Engenharia Mecânica da UnB, pela permissão e orientação para uso, dos equipamentos daquele Depto.

Ao CNPq, Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pela bolsa de estudos concedida.

À Fundação Zoobotânica do Distrito Federal, pela autorização para realização do estudo na Reserva Biológica de Águas Emendadas.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAIS E MÉTODOS	5
2.1. Descrição da Área	5
2.1.1. Caracterização Climática	5
2.1.2. Vegetação	8
2.2. Caracterização das Plantas Estudadas.....	11
2.3. Polinização	11
2.3.1. Morfologia e Eventos Florais	11
2.3.2. Sistema Reprodutivo	12
2.3.3. Visitantes	14
2.3.4. Eficiência da Polinização	14
2.4. Frutificação e Dispersão	15
2.4.1. Frutificação e Sobrevivência dos Frutos	15
2.4.2. Dispersão	15
2.5. Estabelecimento	16
2.5.1. Germinação e Crescimento Inicial	16
2.5.2. Estabelecimento e Sobrevivência de Plântulas	17
2.6. Eficiência do Processo Reprodutivo	17
3. RESULTADOS	19
3.1. Caracterização das Plantas	19
3.1.1. <u>Kielmeyera coriacea</u>	19
3.1.2. <u>Kielmeyera speciosa</u>	22
3.1.3. Fenologia	22
3.2. Biologia Floral	25
3.2.1. Maturação das Flores	25
3.2.2. Antese e Eventos Florais	25
3.2.3. Flores Estaminadas	26
3.2.4. Sistema Reprodutivo	26
3.2.5. Visitantes	32
3.2.6. Eficiência da Polinização em Condições Naturais	39

3.3. Frutificação e Dispersão	39
3.3.1. Desenvolvimento dos Frutos	39
3.3.2. Sobrevivência	40
3.3.3. Abertura dos Frutos e Liberação das Sementes	40
3.3.4. Sementes (Unidades de Dispersão)	43
3.3.5. Dispersão	43
3.4. Estabelecimento	47
3.4.1. Germinação e Crescimento Inicial	47
3.4.2. Sobrevivência das Plântulas	50
3.5. Eficiência do Processo Reprodutivo	50
4. DISCUSSÃO	54
4.1. Biologia Floral	54
4.1.1. Fenologia e Dinâmica de Floração	54
4.1.2. Morfologia e Eventos Florais	55
4.1.3. Sistema Reprodutivo	57
4.1.4. Visitantes	59
4.1.5. Estratégias e Eficiência do Sistema de Polinização..	63
4.2. Frutificação e Dispersão	68
4.2.1. Desenvolvimento dos Frutos	68
4.2.2. Sobrevivência dos Frutos	69
4.2.3. Qualidade das Sementes	71
4.2.4. Maturação dos Frutos e Dispersão	71
4.3. Estabelecimento	74
4.3.1. Germinação	74
4.3.2. Crescimento Inicial e Sobrevivência	76
4.4. Eficiência do Processo Reprodutivo	77
5. CONCLUSÃO	79
6. RESUMO	81
7. SUMMARY	84
8. BIBLIOGRAFIA	87

1. INTRODUÇÃO

A reprodução das Angiospermas compreende, de forma geral, processos sexuados e assexuados (reprodução vegetativa) que são utilizados de forma generalizada e muitas vezes como alternativas do ciclo de vida de muitas espécies (Grant, 1981). A reprodução sexuada, apesar de mais dispendiosa e imprevisível que a reprodução vegetativa, é reconhecida como capaz de aumentar a variabilidade genética e a probabilidade de serem produzidos indivíduos capazes de responder melhor a ambientes em transformação (Willson, 1983).

O processo de reprodução sexuada pode ser dividido em três fases distintas.

A primeira seria a polinização, que pode ser definida como o transporte dos micrósporos masculinos (pólen), imóveis, através de vetores externos, do androceu até locais adequados no gineceu (superfície estigmática) e a subsequente fertilização (Faegri & Van der Pijl, 1979). As estruturas florais são então adaptadas para otimizar o transporte de pólen mediando a ação destes vetores (Janzen, 1975). Existe nas angiospermas uma grande diversidade de sistemas de polinização adaptados a diferentes tipos de vetores. O estudo desses sistemas possibilitou a delimitação de síndromes adaptativas (Faegri & Van der Pijl, 1979), que seriam um conjunto de características desenvolvidas pela planta no sentido de utilizar um determinado tipo de vetor. Estes vetores podem ser abióticos (vento e água), mas a grande maioria das Angiospermas é polinizada por animais (zoofilia). As interações de vetores bióticos com as flores das Angiospermas são exemplos de sistemas coevoluidos, onde a especialização resultante poderia explicar a predominância e diversidade deste grupo de plantas (Stebbins, 1974).

O transporte do pólen não implica numa polinização eficiente. A "qualidade" do pólen transportado pode influir

decisivamente no sucesso reprodutivo da prole e a planta-mãe pode atuar limitando o acesso aos óvulos somente para pólen mais adequado. Nas plantas existem evidências concretas de escolha sexual apenas nos mecanismos de indução de polinização cruzada (Willson, 1983). As plantas possuem muitos mecanismos para induzir esse tipo de cruzamento, que vão desde barreiras físicas como a hercogamia e a dicogamia, até mecanismos fisiológicos que caracterizam os sistemas de incompatibilidade (Faegri & Van der Pijl, 1979).

A segunda fase do processo de reprodução sexuada seria a dispersão, que pode ser definida como o transporte, para longe da planta-mãe, da prole formada após a fertilização (Van der Pijl, 1982). A dispersão possibilita a ocupação de novos habitats, diminui a competição com a planta-mãe e permite o escape à predação (Janzen, 1975; Howe & Smallwood, 1982). Nas Angiospermas, frutos e sementes constituem sistemas adaptados para promover esse deslocamento, utilizando vetores tão diversificados como no caso da polinização.

Finalmente, a terceira fase é aqui caracterizada pelo estabelecimento, da semente dispersa, no local atingido. O estabelecimento corresponderia à germinação e ao crescimento inicial das plântulas. Nesta fase, o indivíduo vai encontrar um conjunto de características ambientais às quais precisa estar adaptado. Dormência e sensibilidade aos fatores ambientais podem adequar a germinação às condições favoráveis (Harper, 1977; Angevine & Chabot, 1979; Garwood, 1983), enquanto estratégias de crescimento inicial permitem um aproveitamento ótimo daquelas condições (Ng, 1978). O estabelecimento pode ser considerado parte do processo reprodutivo da planta-mãe pois a estrutura e o suprimento de nutrientes da semente, que vão determinar a estratégia de germinação e crescimento inicial, são formados durante as outras fases do processo de reprodução (Westoby, 1981; Willson, 1983).

As três fases descritas funcionam num conjunto que pode ser caracterizado como a estratégia reprodutiva da planta. A eficiência de cada fase limita o processo reprodutivo e os indivíduos tem que ajustar a alocação de recursos em cada fase, de modo a otimizar a

zar a reprodução como um todo (Lloyd, 1980).

A vegetação de Cerrado compreende formações abertas que ocupam o Brasil Central, estendendo-se até áreas do norte, nordeste e sul. A estação seca pronunciada, solos oligotróficos e ocorrência de queimadas periódicas, são fatores frequentemente citados como determinantes desse tipo de vegetação (Coutinho, 1978). Nestas condições, a reprodução sexuada foi considerada inviável ou pouco eficiente (Ferri, 1961; Rizzini, 1971a), sendo a reprodução vegetativa, a partir do sistema radicular ou de xilopódios, citada como a alternativa mais comum (Ferri, 1961; Rizzini & Heringer, 1962). Entretanto trabalhos de Labouriau et al (1963; 1964) mostraram que estas limitações ambientais não impedem a germinação de sementes e a sobrevivência de plântulas e, conseqüentemente, a reprodução sexuada.

O número de trabalhos realizados sobre a reprodução de espécies de cerrado é pequeno, e de forma geral, estes estudos se restringem a aspectos isolados do processo reprodutivo (veja entretanto o trabalho de Gribel, 1986). Quanto a polinização, estudos mais específicos se iniciaram no Brasil apenas na década de 60 e se encontram ainda em sua fase inicial (Sazima, 1978), sendo que plantas de cerrado ou de formas de vegetação correlatas têm sido estudadas, como por exemplo nos trabalhos de Gottsberger (1970; 1977), Silberbauer-Gottsberger (1972; 1973; 1975), Sazima (1978), e Sazima & Sazima (1975). Sobre dispersão, Rizzini (1971b) descreve as características dos diásporos do cerrado mas sem se preocupar com o processo de dispersão. Somente em trabalhos mais recentes (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1983; Mantovani, 1983) são observadas as frequências das diversas síndromes de dispersão entre as espécies de Cerrado. E quanto ao estabelecimento de plântulas, muitos trabalhos têm sido realizados sobre a germinação de espécies de cerrado (Felippe & Silva, 1984), mas o enfoque tem sido, de um modo geral, apenas fisiológico. Quanto as estratégias de crescimento inicial de plântulas o trabalho mais geral é ainda o de Labouriau et al. (1964), sendo que novas contribuições têm abordado espécies isoladamente (Dionello, 1978, por exemplo).

Kielmeyera Martius(Guttiferae) é um gênero sul-americano com cerca de 50 espécies, representado na maior parte das formas de vegetação brasileiras. Nos cerrados ocorrem espécies sub-arbustivas e arbóreas de Kielmeyera, algumas de distribuição ampla. Flores grandes e vistosas, hermafroditas e/ou masculinas em algumas espécies, e frutos secos septicidas com sementes dispersas pelo vento são comuns às espécies do gênero (Saddi,1982). Os estudos sobre a reprodução de Kielmeyera limitam-se a algumas inferências sobre a possível polinização por besouros(cantarofilia) das espécies do gênero, a partir da morfologia das flores(Gottsberger,1977) e ao estudo de Dionello(1978) sobre aspectos da germinação e desenvolvimento inicial das plântulas de K.coriacea.

O presente trabalho tem como objetivo o estudo do processo reprodutivo, incluindo polinização, dispersão e aspectos do estabelecimento de duas espécies arbóreas de Kielmeyera,K.coriacea e K.speciosa, nos cerrados da Reserva Biológica de Aguas Emendadas,Distrito Federal. O estudo parte da hipótese básica, de que a reprodução sexuada das espécies de Kielmeyera é funcional nas condições de cerrado, logo cada fase do processo deve apresentar adaptações eficientes naquelas condições. Desta forma espera-se que os resultados subsidiem outros trabalhos sobre a ecologia de Kielmeyera e possam ultrapassar esse âmbito oferecendo idéias sobre o processo de reprodução sexuada das plantas de Cerrado.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Descrição da Área

A Reserva Biológica de Águas Emendadas (RBAE) está localizada a aproximadamente 40 km de Brasília, no limite nordeste do Distrito Federal, entre 15°32'S-15°38'S e 47°33'W-47°37'W com altitude variando de 1000 a 1150 metros. É uma área de 10 000 ha(4000ha efetivamente cercados) pertencente a Fundação Zoobotânica do Distrito Federal. Está protegida do fogo há 15 anos (com exceção de pequenas áreas) e praticamente não apresenta perturbação humana. A figura 1 mostra um aspecto geral da RBAE.

Nas extremidades norte e sul da Reserva formam-se córregos que são tributários da Bacia Amazônica(Córrego Vereda Grande) e Bacia Platina(Córrego Fumal). Essa situação, que originou o nome da Reserva, cria um corredor de ligação para a fauna e flora entre as duas maiores bacias hidrográficas brasileiras.

Poucos estudos, entretanto, têm sido realizados na área, e de forma geral se limitaram a caracterizá-la floristicamente (Ferreira, 1976; Maury *et al.*, 1985) e faunisticamente (Rabelo & Louzada, 1984 e outros trabalhos inéditos dos mesmos autores). Um levantamento fitosociológico das áreas de cerrado está sendo efetuado (Ramos & Oliveira inédito).

2.1.1. Caracterização Climática.

A tabela 1 apresenta as normais climáticas da Estação Principal de Meteorologia do Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrado (CPAC-EMBRAPA), a cerca de 10 Km da área de estudo. O clima é do tipo Cw de Koppen com variação da temperatura média mensal de 3,3 C. A estação seca se prolonga de maio a setembro, sendo que 84 % da precipitação (1754,3mm anuais) está concentrada no meses chuvosos (outubro a abril). As temperaturas mais baixas ocorrem em julho e

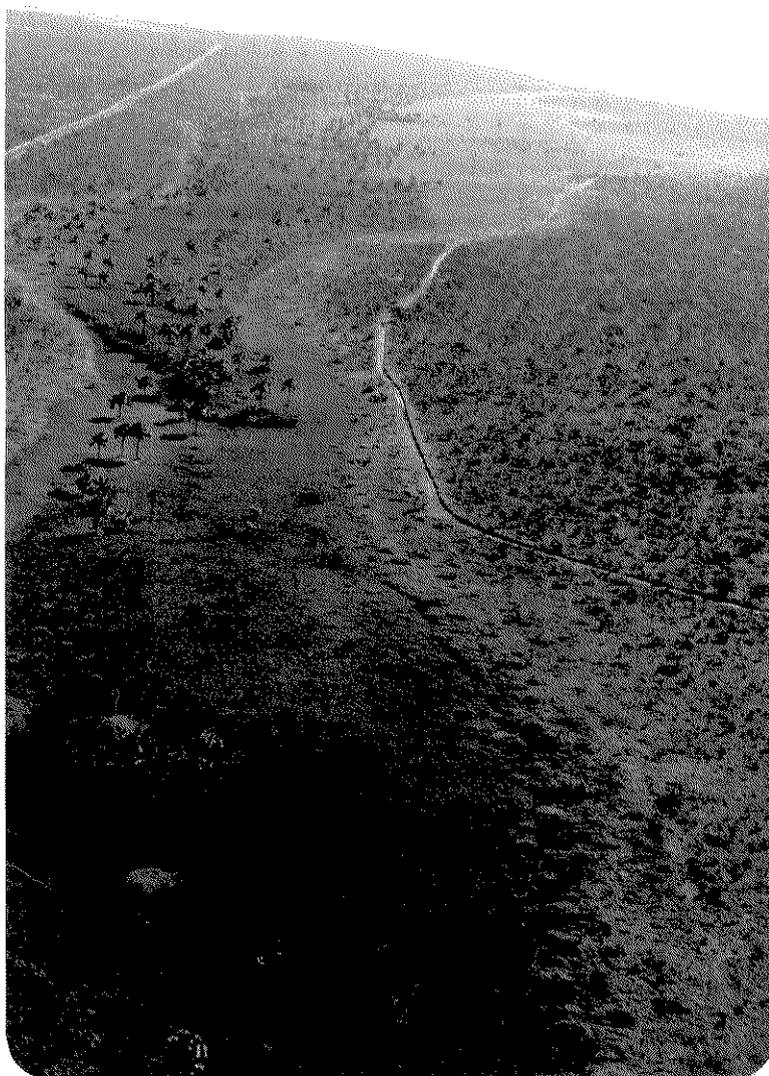


Figura 1: Aspecto geral da Reserva Biológica de Águas Emendadas dominada pela Vereda com buritis(Mauritia flexuosa).

TABELA 1:

NORMAIS CLIMÁTICAS DA ESTAÇÃO PRINCIPAL DE METEOROLOGIA
DO CENTRO DE PESQUISA AGROPECUÁRIA DOS CERRADOS, BRASÍLIA - DF

DADOS DE 1973 a 1985

MES	PRECIPITAÇÃO mm	No de Dias	EVAP. CLASSE A	RAD.SOL. CAL/CM/ DIA	VEL.		TEMPERATURA DO AR(OC)			UMIDADE RELATIVA DO AR			INSOLAÇÃO (horas)	
					VENTO m/s a 2m	MAX.	MIN.	MED.	AMP.	MAX.	MIN.	MED.		AMP.
JANEIRO	329,0	23	4,50	388	1,26	26,5	17,6	22,0	8,0	97	61,7	76	34,5	3,4
FEVEREIRO	192,8	15	5,36	427,4	1,25	27,1	17,6	22,4	9,6	94	53	73	42	7,1
MARÇO	267,6	18	4,92	390	1,026	27,5	17,8	22,7	9,7	94	55	74	41	5,8
ABRIL	101,2	11	4,77	384	1,188	27,0	17,2	22,0	9,7	93	53	73	42	7,1
MAIO	28,7	4	4,59	322	1,17	26,5	15,6	21,0	10,8	92	48	70	46	8,2
JUNHO	6,0	1	5,00	370	1,30	26,1	13,8	20,0	12,2	90	41	66	50	8,1
JULHO	6,0	1	5,58	392	1,45	25,9	13,4	19,6	12,6	85	36	61	50	8,2
AGOSTO	14,7	2	6,74	414	1,45	25,9	13,4	19,6	12,6	85	36	58	45	8,8
SETEMBRO	42,2	5	6,67	403	1,45	29,1	16,8	22,9	12,1	83	38	60	45	7,6
OUTUBRO	170,6	15	5,58	392	1,27	28,1	17,6	22,8	10,5	89	45	67	44	6,4
NOVEMBRO	179,7	19	4,81	392	1,23	27,0	17,7	22,3	9,2	95	53	73	41	4,6
DEZEMBRO	233,9	22	4,49	383	1,16	26,7	17,6	22,1	9,1	96	56	74	39	4,1
TOTAL	1.754,3													

ocasionalmente acontecem geadas em alguns pontos (Espinoza et al., 1982). Em 1985 ocorreram geadas no Distrito Federal, inclusive em áreas mais baixas da RBAE. Um climatograma da área durante o período de estudo é apresentado na figura 2.

2.1.2. Vegetação

A Reserva apresenta vegetação variada e rica, dominada por uma extensa vereda (depressão inundada) com buritis Mauritia flexuosa L. (Fig. 1). Estão presentes todas as gradações de cerrado inclusive pequenas áreas de Cerradão. As matas galeria ocorrem nas extremidades da vereda e ao longo do córrego Tabatinga. Um mapa da vegetação é apresentado na figura 3.

Já foram identificadas, na RBAE, 441 espécies de 94 famílias de Angiospermas sendo que as mais bem representadas são Leguminosae, Rubiaceae e Compositae (Maury et al., 1985). Os campos alagados da vereda apresentam além dos buritis, grande quantidade de espécies de Cyperaceae, principalmente Rynchospora consanguinea Boeck, Eriocaulaceae e Xyridaceae. Nas matas de galeria inundadas são comuns Xylopia emarginata Mart., Talauma ovata St. Hil., e Callophylum brasiliense Camb., ao passo que as matas mais secas apresentam indivíduos de grande porte de Vochysia pyramidalis (Spr) Mart., Hymenaea courbaril var stilbocarpa Lee, Copaifera langsdorffii Desf. e Belangeria tomentosa Camb., com o sub-bosque dominado por Alibertia macrophylla K. Sch., Amaioua guianensis Aubl., Licania sp e Siphoneugena densiflora Berg. Nos cerrados são frequentes Sclerolobium paniculatum var subvelutinum Vog., Ouratea hexasperma (St. Hil.) Baill., Erythroxylum suberosum St. Hil e Kielmeyera coriacea Mart. Espécies mais raras em outras áreas do DF, tais como Salvertia convalariodora St Hil., Vochysia rufa (Spr) Mart. e Vochysia tucanorum (Spr) Mart., aparecem com grande frequência nos cerrados da RBAE (Ramos & Oliveira, inédito).

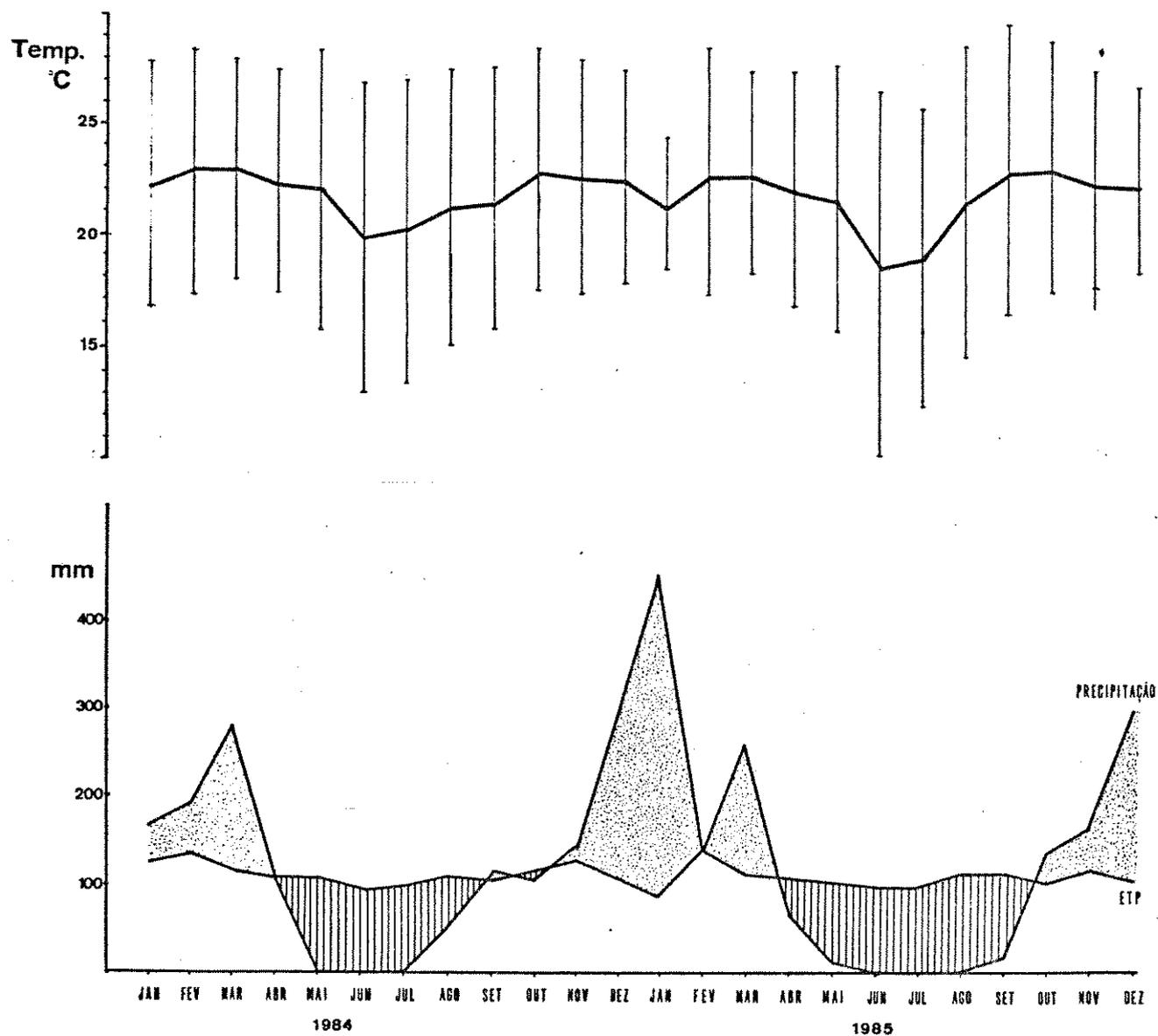


Figura 2: Climatograma da Estação Principal de Meteorologia do Centro de Pesquisas Agropecuárias de Cerrado, Brasília - DF, no período de 1984-1985, mostrando as estações secas bem marcadas, principalmente no ano de 1985, e correspondendo em parte do aos períodos de temperaturas mais baixas.

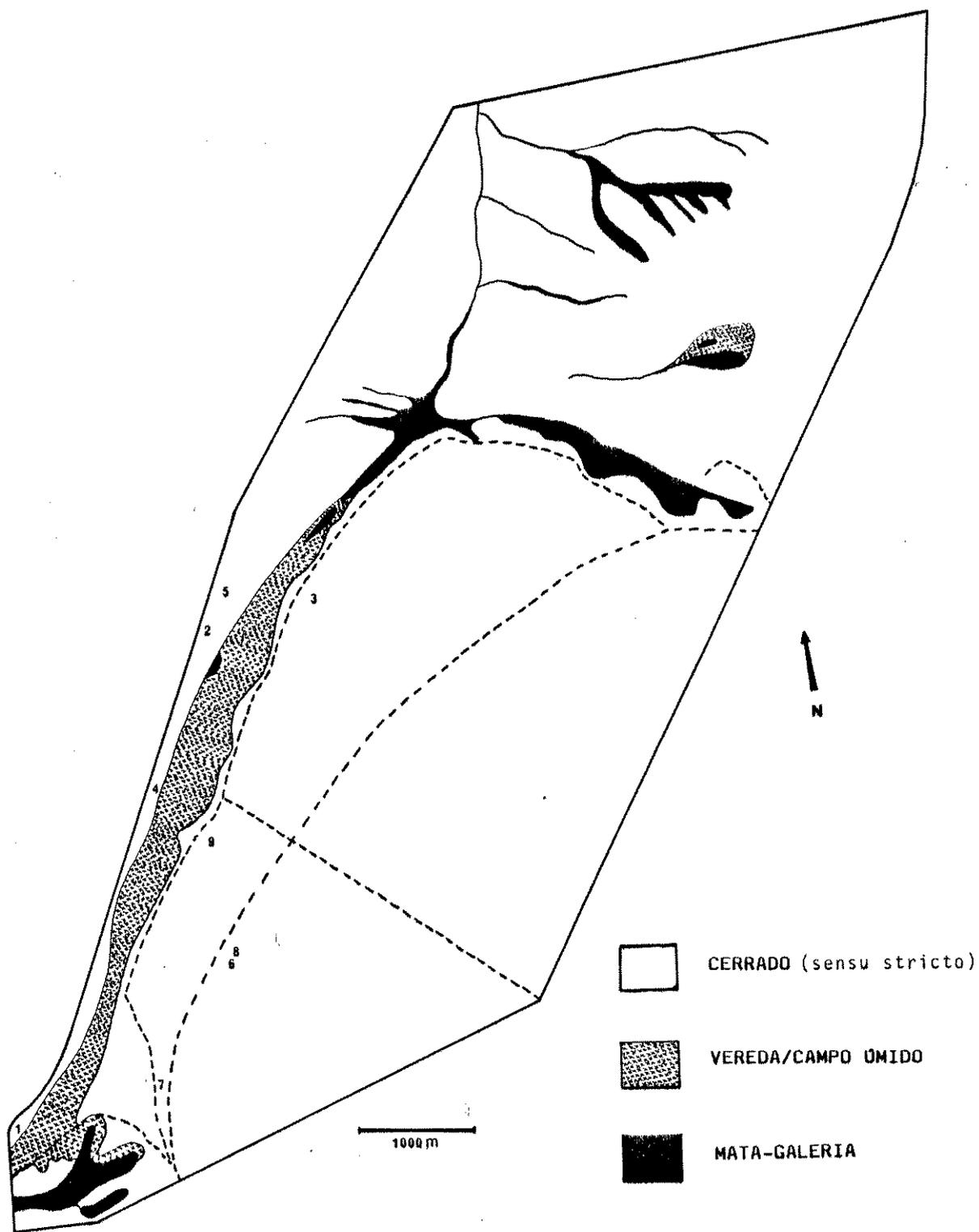


Figura 3: Mapa da vegetação da área efetivamente protegida da Reserva Biológica de Águas Emendadas. Os números representam aproximadamente os locais de trabalho: 1, 2 e 3 - Fenologia; 4, 5 e 6 - Dados sobre floração e frutificação na população; 7, 8 e 9 - Experimentos de germinação no campo.

2.2. Caracterização das Plantas Estudadas

Ocorrem pelo menos seis espécies de Kielmeyera na RBAE, sendo K.coriacea e K.speciosa de porte arbóreo e K.abdita, K.rubriflora var rubriflora e K.variabilis, de porte subarborescente. Uma espécie arbórea, não determinada ocorre nas matas de galeria.

K.coriacea apresenta variedades simpátricas na RBAE, que foram estudadas em separado para alguns aspectos do processo reprodutivo.

A identificação das espécies de Kielmeyera foi feita pelo Dr Nagib Saddi da UFMT e a terminologia utilizada na descrição geral das plantas estudadas foi baseada em seu trabalho de revisão do gênero (Saddi,1982). O material botânico coletado está depositado no Herbário Ezechias Paulo Heringer(HEH), do Jardim Botânico de Brasília.

Dados fenológicos foram anotados semanalmente para dez indivíduos de cada espécie e variedade. Foi registrada a presença de gemas ativas(brotação),botões,flores,frutos e caducifolia (ausência total de folhas). Estes dados foram complementados com observações gerais da fenologia da população.

Informações sobre a distribuição das espécies estudadas e estimativas demográficas foram obtidos a partir de levantamentos quantitativos realizados em 1984 (Ramos & Oliveira,inédito).

O trabalho foi realizado de março de 1984 a janeiro de 1986, abrangendo dessa forma duas estações reprodutivas das plantas.

2.3. Polinização.

2.3.1. Morfologia e Eventos Florais.

Foram feitas observações sobre a morfologia e o desenvolvimento de inflorescências e flores das duas espécies, utilizando material vivo e fixado em álcool 70%. Foi estimado o número médio de

flores por inflorescência, e observada a sequência de abertura das flores. Foram realizadas contagens preliminares do número de anteras e de óvulos de três flores de cada espécie. Foi observada a presença de flores estaminadas, citadas por Saddi(1982), nas espécies e variedades estudadas, sendo quantificada a ocorrência, localização nas inflorescências, e o número de estames daquelas flores, em plantas de K.coriacea var glabripes.

Foi observada a cronologia dos eventos florais de forma a caracterizar o horário da antese e a duração da flor. A dinâmica de floração(número e tipos de flores abertas por dia, por planta) foi quantificada para três plantas de K.coriacea var glabripes, durante os primeiros quinze dias de floração.

2.3.2. Sistema Reprodutivo

Os experimentos para verificação do sistema reprodutivo das espécies foram realizados diretamente no campo, com base nas indicações de Radford et al.(1974). Foram utilizadas 92 plantas de K.coriacea e 70 plantas de K.speciosa. Sempre que possível, foram repetidos todos os tipos de tratamento em cada planta.

Os tratamentos estão descritos a seguir:

a) Polinização cruzada: Foram utilizadas flores isoladas por saquinhos de papel impermeável no dia anterior a antese. A polinização manual foi feita com pólen de outro indivíduo. Foram realizados vários tipos de cruzamentos descritos abaixo:

a.1) Polinização cruzada intra-variedade: As flores eram emasculadas quando do isolamento. O pólen era coletado de outro indivíduo da mesma espécie e variedade distante pelo menos 500 metros. Foram utilizadas flores no primeiro dia de abertura;

a.2) Polinização cruzada inter-variedades: Foram mantidas as condições de a.1, mas os indivíduos doadores eram de outras variedades;

- a.3) Polinização cruzada sem emasculação: Em K.speciosa foi usado em alguns casos o mesmo procedimento de a.1,mas sem que tenha sido feita a prévia emasculação;
- a.4) Polinização cruzada no segundo dia: Foi utilizado o mesmo procedimento de a.1, mas a polinização era efetuada apenas no segundo dia de abertura da flor;
- b) Autopolinização manual: As flores foram ensacadas no dia anterior à antese e polinizadas manualmente com seu próprio pólen no dia seguinte;
- c) Autopolinização espontânea: As flores foram ensacadas no dia anterior à antese e mantidas assim durante o período receptivo;
- d) Emasculação: As flores foram apenas emasculadas e ensacadas no dia anterior à antese de forma a verificar possíveis mecanismos de apomixia;
- e) Geitonogamia: As flores foram emasculadas e isoladas no dia anterior a antese,e polinizadas com pólen de outras flores do mesmo indivíduo;
- f) Não tratadas (controle): As flores foram marcadas com arames coloridos para verificar a polinização em condições naturais.

O isolamento das flores tratadas foi mantido de três a cinco dias após a antese, o que era suficiente para cobrir o período receptivo. Foi considerado sucesso de polinização quando o tempo habitual de abscisão dos restos florais (cerca de uma semana) era ultrapassado e o fruto apresentava-se em crescimento.

A eficácia reprodutiva (Barbosa,1983)foi calculada para as espécies e variedades, como sendo a razão entre o sucesso na formação de frutos obtidos a partir de flores controle (f) e a partir de polinização cruzada(a.1).

Estudos citológicos complementaram o estudo do sistema de reprodução. A viabilidade do pólen foi testada de maneira qualitativa utilizando-se carmin acético(Radford et al.,1974) e pela germinação in vitro (Klein & Klein,1979). A relação pólen/óvulos(Crudén,1977) foi estimada por contagens sob lupa.

2.3.3. Visitantes.

Os visitantes foram identificados e observados quanto ao comportamento e frequências relativas. A quantificação do número de visitas foi feita apenas para algumas espécies, em sessões de 30 minutos, em plantas e horários diferentes. Os visitantes mais importantes foram, ainda, fotografados e filmados em video-tape de forma a auxiliar a descrição de seu comportamento na flor. Foram realizadas coletas com redes entomológicas e frascos matadores, sendo os espécimes fixados a seco (Borror & DeLong, 1969), medidos e incluídos na coleção da Reserva Ecológica do IBGE (Brasília) e do Dept. de Zoologia da Univ. Est. de Campinas (ZUEC). As abelhas foram identificadas pelo Pe. J. S. Moure (UFPR) e pelo Dr. Bráulio Dias (IBGE). Os demais visitantes foram identificados com auxílio da coleção de insetos da Reserva Ecológica do IBGE, e apoio do Dr. Bráulio Dias.

2.3.4. Eficiência da Polinização.

Além dos dados das flores marcadas para controle da polinização em condições naturais (f), foram feitas estimativas da eficiência da polinização para a população de cada espécie. Em transecções na vegetação de três locais diferentes, foram amostrados os primeiros 50 indivíduos maiores que 1,5 m, encontrados para cada espécie. Numa primeira fase foram anotadas as plantas que apresentavam floração ou restos de flores, e sua altura aproximada. Após a floração, o procedimento foi repetido, aproximadamente nos mesmos locais, sendo anotadas aquelas plantas que apresentavam frutos, e o número de frutos apresentado por indivíduo. Para K. coriacea esses dados foram coletados separadamente para as variedades glabripes e intermedia.

2.4. Frutificação e Dispersão

2.4.1. Frutificação e Sobrevivência de Frutos.

Foram realizadas observações sobre o período de desenvolvimento dos frutos. Frutos das duas espécies foram marcados no início do desenvolvimento para estimar a sobrevivência, ao aborto e à predação, até o período de maturação. Outros frutos foram coletados e examinados, após secagem em estufa, para quantificar a incidência de parasitismo por Anthonomus sp (parasita específico dos frutos das duas espécies de Kielmeyera, cf. Martins, 1980). Foi, ainda, registrado nos frutos sadios o número de sementes formadas e suas características. O peso das sementes de alguns frutos "in natura" foi medido em balança analítica (10^{-4} g) e a área obtida com o auxílio de um medidor automático de área foliar (Hayashi Denkoh Co.LTD).

2.4.2. Dispersão.

O processo de abertura dos frutos e a dispersão das sementes foram observados no campo e testados de maneira complementar em laboratório, com simulações em um túnel de vento do Departamento de Engenharia Mecânica da Universidade de Brasília. Nestas simulações a velocidade do vento foi aumentada lentamente, até que ocorresse liberação de sementes, e condições de turbulência foram obtidas pela movimentação de anteparos através do fluxo de ar. Todos esses dados foram analisados apenas de maneira qualitativa.

A velocidade de queda foi cronometrada para 28 sementes de cada espécie, liberadas de uma altura de 3,50 m. Esses dados foram correlacionados com o parâmetro sustentação da ala ("wing-load", Green, 1980) calculado como a razão entre o peso (em mili-dinas, mg.cm/sec²) e a área (em cm²) das sementes.

2.5. Estabelecimento

2.5.1. Germinação e Crescimento Inicial.

A germinação das sementes foi observada no campo e em laboratório, utilizando sementes bem formadas coletadas em setembro de 1985, armazenadas a seco, em sacos de papel, à temperatura ambiente. Foram utilizadas as unidades de dispersão completas (sementes com alas intactas).

A germinação no campo foi acompanhada em três localidades diferentes da RBAE. Lotes de 100 sementes de cada espécie, foram plantadas em cada local, em outubro de 1985 (início da estação chuvosa). O plantio limitou-se à distribuição das sementes numa área demarcada e ao recobrimento com uma pequena camada de solo para evitar a dispersão. Foram observados, além do percentual de germinação (a emergência foi o parâmetro de germinação), a época de emergência e a formação de folhas definitivas.

Os experimentos de germinação em laboratório foram conduzidos no mês de novembro de 1985, sob condições controladas, em câmaras de germinação FANEM B.O.D. mod.347-G. Foram estabelecidos dois tratamentos diferentes, ambos à temperatura constante de 25 C: a) sementes mantidas sob luz fluorescente branca, constante, de 20 watts.cm² de intensidade; e b) sementes isoladas da luz por 5 sacos plásticos pretos. Para cada tratamento, as sementes foram colocadas em 10 placas de Petri de vidro de 15cm de diâmetro, 15 por placa. Em cada placa foram colocados, no início do experimento, dois discos de papel filtro embebidos em 10ml de água destilada, que era completada regularmente.

As observações foram diárias e a protursão da radícula, a olho nu, o parâmetro usado como indicador de germinação. Para as sementes mantidas no escuro, as contagens foram feitas em câmara escura com luz verde de segurança. As sementes germinadas foram transferidas para sacos plásticos com solo de cerrado sendo, a partir

daí, observadas de maneira esporádica. Uma outra série de experimentos, nas mesmas condições, foi realizado em dezembro, cerca de 30 dias depois do primeiro, com sementes do mesmo lote.

Os dados de percentagens cumulativa de germinação foram calculados e transformados em arcoseno e apresentados em valor angular nos resultados. Foi utilizado o teste "t" a 5% de probabilidade para caracterizar diferenças entre os tratamentos, em cada um dos experimentos (Snedecor & Cochran, 1962).

2.5.2. Estabelecimento e Sobrevivência de Plântulas.

Plântulas com cotilédones, de ambas as espécies foram observadas no campo. Eram plântulas originadas de sementes plantadas, ou encontradas naturalmente na vegetação. A taxa de sobrevivência das plântulas de K. coriacea foi estimada, para os dois primeiros, anos pelo acompanhamento de 44 plântulas na RBAE e 45 na Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília, sempre em condições de cerrado "sensu stricto". O pequeno número de plântulas de K. speciosa encontradas em condições naturais não permitiu estimativas semelhantes. Foram observadas ainda as fases do desenvolvimento da parte aérea e o sistema radicular de plântulas, de ambas as espécies, cultivadas em sacos plásticos, em casa de vegetação.

2.6. Eficiência do Processo Reprodutivo.

A eficiência do processo de reprodução sexuada das espécies estudadas foi subdividido em seis fases distintas para efeito de análise: (1) Polinização, (2) Sobrevivência dos frutos ao aborto e à predação total, (3) Desenvolvimento de sementes viáveis, (4) Germinação, (5) Sobrevivência ao primeiro ano e (6) Sobrevivência ao segundo ano.

Para cada fase foi calculada, a partir das estimativas obtidas ao longo do trabalho, a probabilidade de passagem para a fase subsequente e foi elaborado um quadro descritivo do ciclo reprodutivo,

baseado em Sarukhan(1978).

O número de plântulas com idade de 2 anos adicionadas à população, por estação reprodutiva(N), num hectare médio da RBAE, foi calculado a partir de :

$$N = (NIH) \times (TFI) \times (NSF) \times Ps$$

Onde NIH é o número médio de indivíduos por hectare; TFI é a taxa de frutos formados, por indivíduo, na população; NSF é o número de sementes por fruto; e Ps a probabilidade de sobrevivência as fases 2, 3, 4, 5 e 6 do processo de reprodução. Para K.speciosa não foram obtidas estimativas para as fases 5 e 6 de forma que foi calculado apenas o número de plantas originadas da germinação.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterização das Plantas

3.1.1. Kielmeyera coriacea Mart.

Arvoreta de até 6m de altura, geralmente menos, com tronco de casca espessa e corticosa, sendo a madeira leve e quebradiça. Látex abundante, branco ou bege, escurecendo com o tempo quando exposto ao ar. Folhas sésseis, coriáceas, com pelos simples ou totalmente glabras. Inflorescências em racemos (até 20cm de comprimento) e frequentemente com as flores da base em címulas trifloras(Fig.4b). Botões(Fig.4c) com pedicelo piloso ou glabro e com coloração variando de verde a vermelho, de pre-floração imbricada. Flores do tipo aberto em forma de disco (Fig.4a) (sensu Faegri & Van der Pijl,1979), com diâmetros variando de 40 a 70 mm, com pétalas brancas ou levemente rosadas. Estames numerosos (ca. 400), densamente dispostos formando um aglomerado em torno do gineceu. Anteras basifixas(Fig.4e), introsas, de maturação centrífuga com glândulas dorsi-apicais (Fig.4e, f) associadas a produção de odor. O pólen se apresenta em tétrades e é pulverulento. Gineceu totalmente glabro(Fig.4d). Ovário sincárpico, tricarpelar, trilocular com muitos óvulos(ca.60) em linhas duplas de placentação. Estilete único com estigma clavado ou sub-clavado. Em muitas flores o gineceu está ausente ou atrofiado (não há estigma e o ovário é reduzido), sendo denominadas flores estaminadas (Fig.5b). Fruto glabro, trilocular (raramente bi ou tetralocular), trivalvar, septicida, com muitas sementes. As sementes são aladas.

Esta espécie ocorre na Reserva(RBAE) em todas as gradações de cerrado, com uma densidade média estimada em 272 indivíduos/hectare para indivíduos maiores que 1,5 m de altura (indivíduos em fase reprodutiva). Esta espécie apresenta variações de pilosidade na folha e pedicelo floral que permitem caracterizar três variedades diferentes (sensu Saddi,1982): K.coriacea Mart var. coriacea, K.cooriacea var.

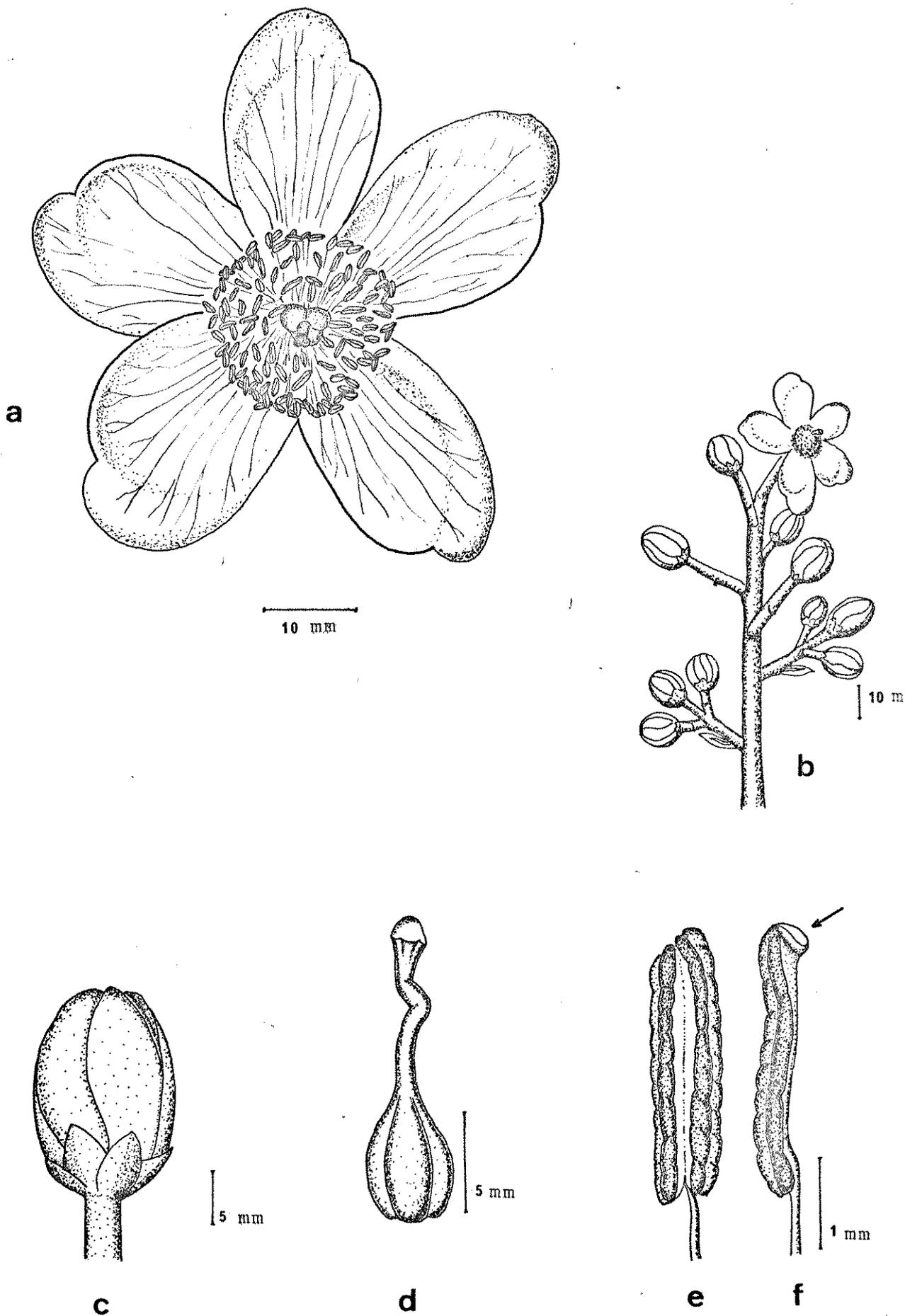


Figura 4: Morfologia da flor de Kielmeyera coriacea Mart.
 a. Aspecto geral da flor - b. Inflorescência em racemo com címulas trifloras na base. - c. Botão floral.
 d. Gineceu - e. Estame (vista frontal) - f. Estame (vista lateral), a seta indica a posição da glândula dorsipical associada à produção de odor.

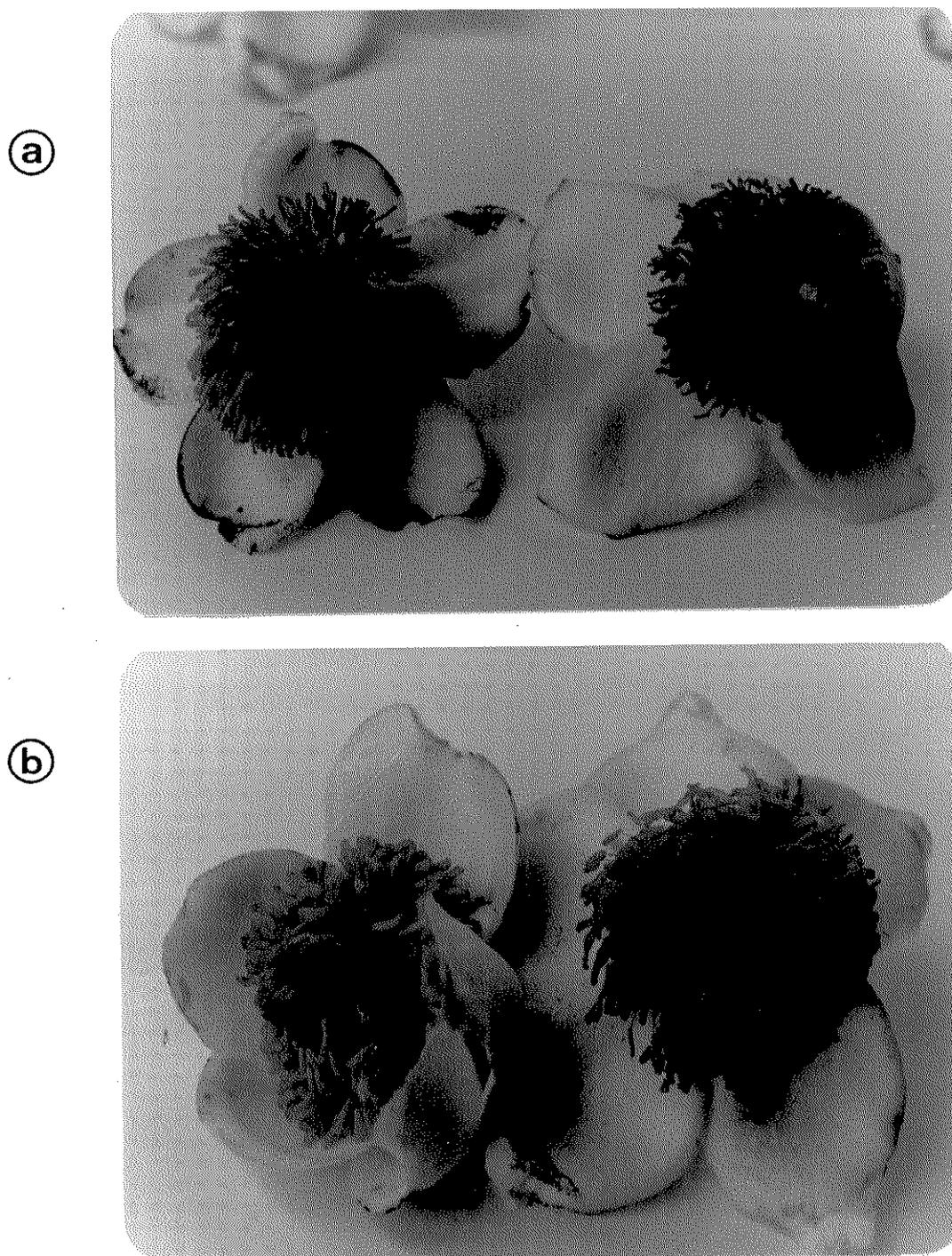


Figura 5: a. Flores hermafroditas de K.coriacea. b. Flores estaminadas apresentando o gineceu atrofiado(esquerda) ou totalmente ausente(direita).

var intermedia Saddi e K.coriacea var glabripes Saddi. As variedades são simpátricas na RBAE e ocorrem muitos indivíduos com caracteres intermediários.

3.1.2. Kielmeyera speciosa St Hil.

Arvoreta de até 6m de altura, com casca espessa e descamante entrecasca vermelha e madeira extremamente quebradiça. Látex abundante de cor bege à avermelhada. Folhas sésseis, congestas, coriáceas, com nervação bem visível e pelos ramificados na superfície abaxial.

Inflorescências em racemos contraídos (umbeliformes) com até 12 botões florais (Fig.6c). Botões grandes com sépalas crassas e pilosas, pre-floração imbricada (Fig.6c). Flores do tipo aberto, em forma de disco com diâmetro variando de 70 a 120 mm, e pétalas cuculadas, de brancas a rosadas, com bordos plissados (Fig.5a). Estames numerosos (ca.350) aglomerados em torno do gineceu. Anteras dorsifixas (Fig.6e), introsas, de maturação centrífuga, com glândulas reduzidas a pequenos pontos (Fig.6f). Gineceu sincárpico, tricarpelar, trilocular, com muitos óvulos (ca.70) em linhas duplas de placentação. Ovário e estilete cobertos por pelos ramificados (Fig.6d). Estilete único e estigma capitado-trilobado. Não ocorrem flores estaminadas. Fruto piloso, trilocular, tricarpelar, trivalvar e septicida, com muitas sementes. Sementes aladas.

Ocorre na RBAE em simpatria com K.coriacea, apresentando densidades da ordem de 27 indivíduos/hectare, para indivíduos de 1,5 m de altura (em fase reprodutiva). É uma espécie morfologicamente homogênea na área.

3.1.3. Fenologia

Os dados de fenologia estão expressos na figura 7, sendo que os resultados no caso de K.coriacea são apresentados, também, para cada variedade.

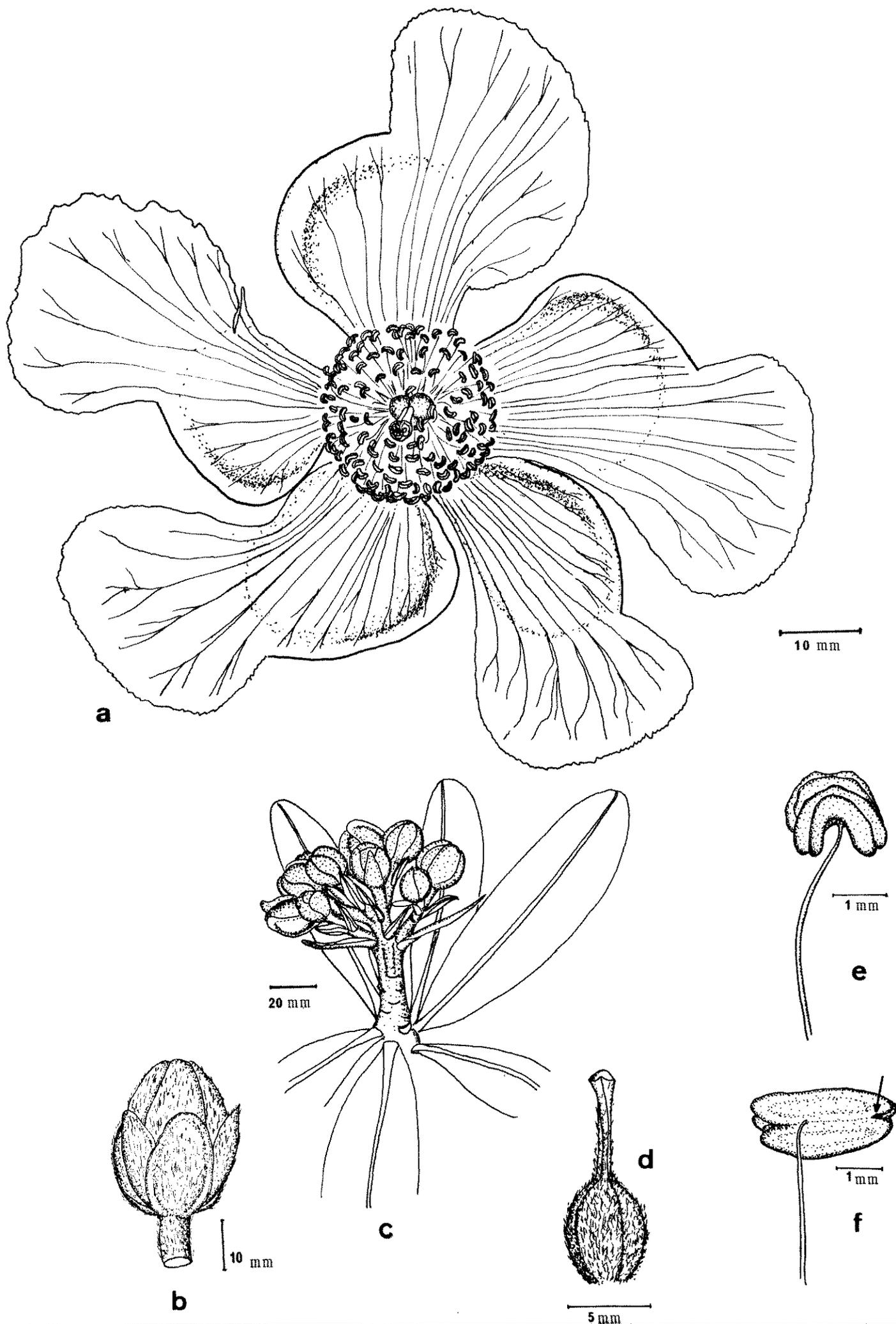


Figura 6: Morfologia da flor de *K. speciosa* St. Hil.
 a. Aspecto geral da flor. b. Botão floral. c. Inflorescência em racemo contraído (umbeliforme). d. Gineceu densamente pubescente. e. Estames com antera dorsifixa. f. Estame cuja antera apresenta glândula dorsi-apical reduzida (Seta).

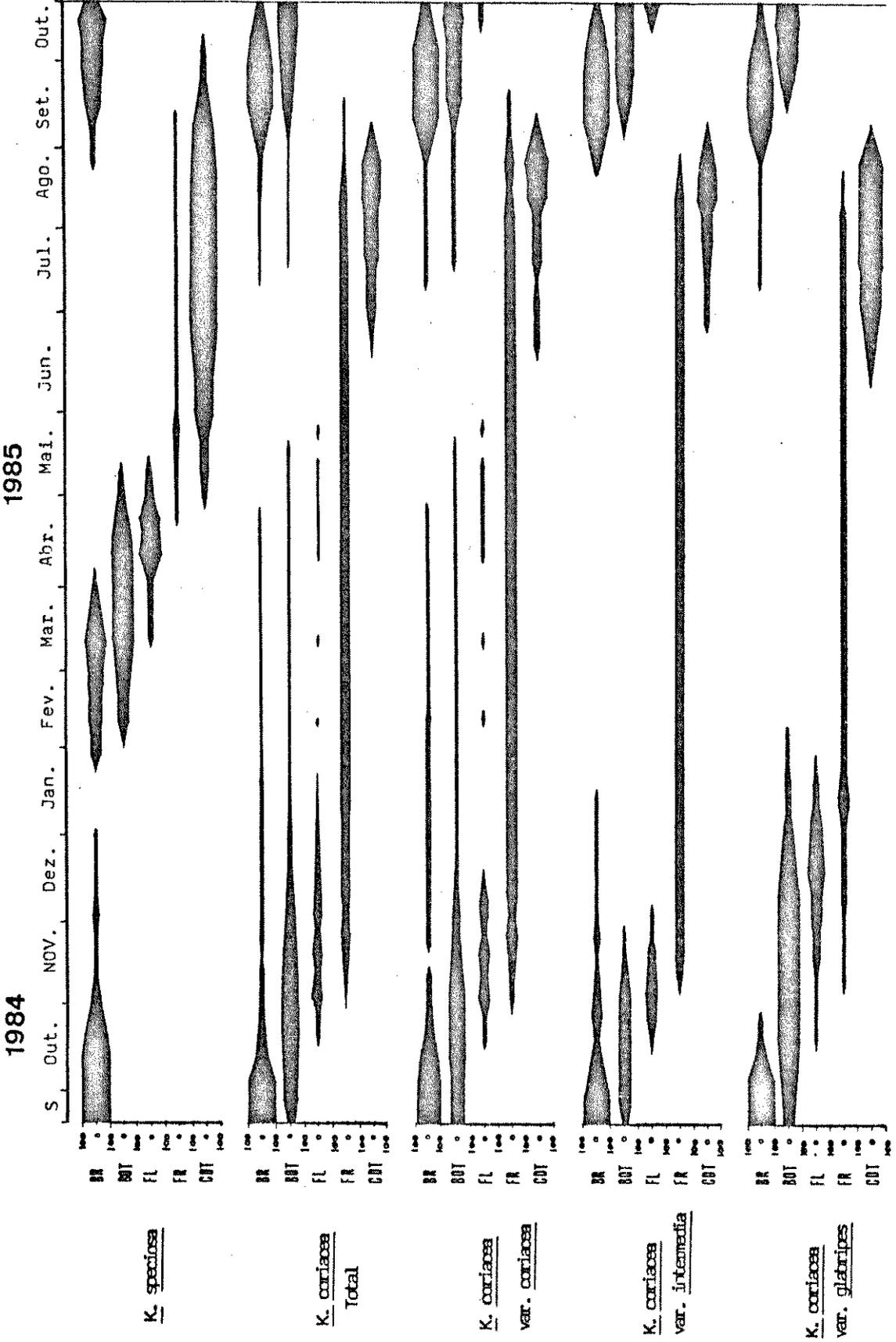


Figura 7: Diagrama fenológico de *K. speciosa* e *K. coriacea* e das variedades de *K. coriacea*. A espessura das barras corresponde à frequência da fenofase. BR- brotação, gemas ativas BOT- Botões, FL- Flores, FR- Frutos e CDT- Caducifolia total.

3.2. Biologia Floral

3.2.1. Maturação das Flores

A seqüência de maturação das flores nas inflorescências das duas espécies é complexa. Em K. coriacea abre-se primeiramente a flor apical do racemo mas, após isto, a maturação prossegue da base para o ápice e finalmente abrem-se as flores laterais das címulas trifloras. Em K. speciosa abre-se inicialmente a flor apical e, após isto, a maturação prossegue da periferia para o centro da inflorescência. Nas duas espécies, abrem-se no máximo três flores por dia por inflorescência.

3.2.2. Antese e Eventos Florais

A antese é lenta nas duas espécies. Na tarde anterior à abertura, as pétalas já se apresentam frouxamente imbricadas. A abertura começa no início da manhã seguinte, entre 5:00 e 6:00 h, levando mais de uma hora para se completar. O pólen muitas vezes já está sendo liberado no botão. O estigma, durante o processo de abertura, apresenta-se opaco e seco. Na maioria dos casos, o estigma permanece seco e provavelmente não receptivo até as 9:00 h da manhã. A partir desse horário, de forma geral, a superfície estigmática fica úmida e brilhante, a flor totalmente aberta e o pólen disponível. Nas duas espécies de Kielmeyera, no final da manhã ou início da tarde (12:00 às 14:00 h) as anteras tornam-se ressecadas e não há mais pólen disponível. O estigma permanece úmido e a flor aberta até o final da tarde, ocasião em que a flor fecha-se lentamente. Em K. speciosa, muitas flores podem permanecer abertas e receptivas até o final do segundo dia. Resultados de cruzamentos confirmam essa receptividade (Tab.2). Ainda em K. speciosa, os filetes se tornam avermelhados antes do fechamento da flor. Em ambas as espécies as flores produzem odor agradável, que é mais acentuado em K. coriacea. Nesta espécie o odor parece ser produzido pelas glândulas das anteras, pois as flores emas-

culadas não apresentavam odor.

3.2.3. Flores Estaminadas

As flores estaminadas de K.coriacea ocorrem principalmente na variedade glabripes (Fig.5b). Nas plantas dessa variedade, 89% das inflorescências examinadas (n=110) possuíam flores estaminadas, comparado com 15% das outras duas variedades(n=26). Em K.coriacea var glabripes, 26% das flores (n=1257) eram estaminadas, ao passo que nas outras variedades apenas 2% apresentavam esta característica. Em 80% das inflorescências(n=98) que tinham flores estaminadas, a flor apical do racemo era deste tipo. As observações sobre a dinâmica de abertura das flores estão resumidas nas figuras 8 e 9, onde é possível notar uma dominância numérica dessas flores no período inicial da floração. O processo de antese dessas flores é semelhante ao das flores hermafroditas e o pólen produzido é viável. As contagens indicaram um número quase duas vezes maior de estames (ca. 750) nessas flores, que nas flores hermafroditas (ca.400).

3.2.4. Sistema Reprodutivo

Os resultados dos experimentos sobre o sistema reprodutivo das espécies são apresentados nas tabelas 2,3,4,e 5. Indicam um sistema reprodutivo fortemente xenogâmico, com baixo grau de autocompatibilidade. Indicam ainda a inexistência de barreiras muito pronunciadas ao cruzamento entre as variedades de K.coriacea.

A relação pólen/óvulo obtida foi da ordem de 5×10^3 para K.coriacea(ca.750 grãos de pólen por antera) e $1,5 \times 10^4$ para K.speciosa (3000 grãos/antera). Caso se leve em conta as flores estaminadas em K.coriacea var glabripes, a relação pólen/óvulo para a população seria ainda maior, da ordem de 9×10^3 .

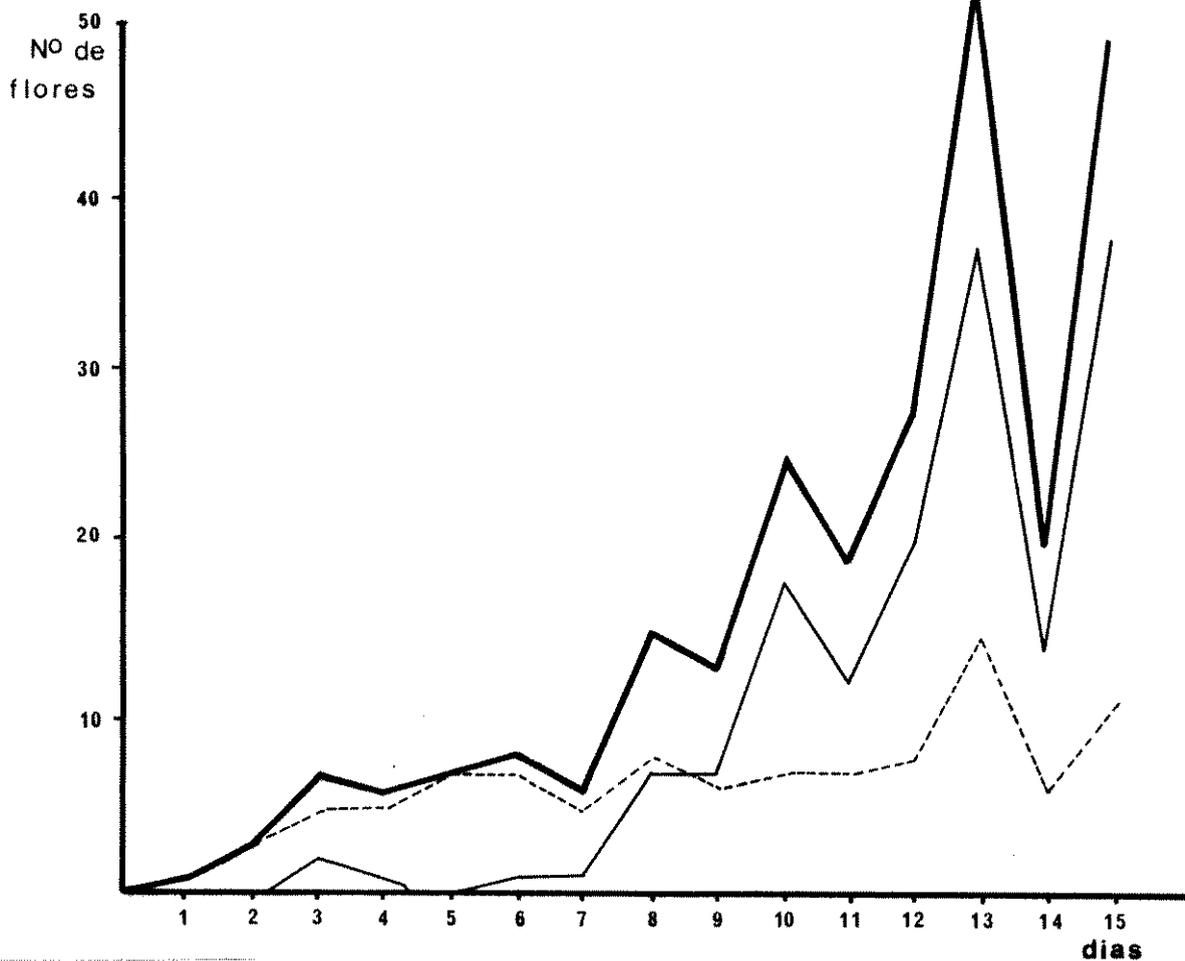


Figura 8: Dinâmica de floração de uma planta de K.coriacea var. glabripes. Total de flores abertas por dia (linha mais forte) e fração correspondente às flores hermafroditas (linha cheia), e flores estaminadas (linha tracejada).

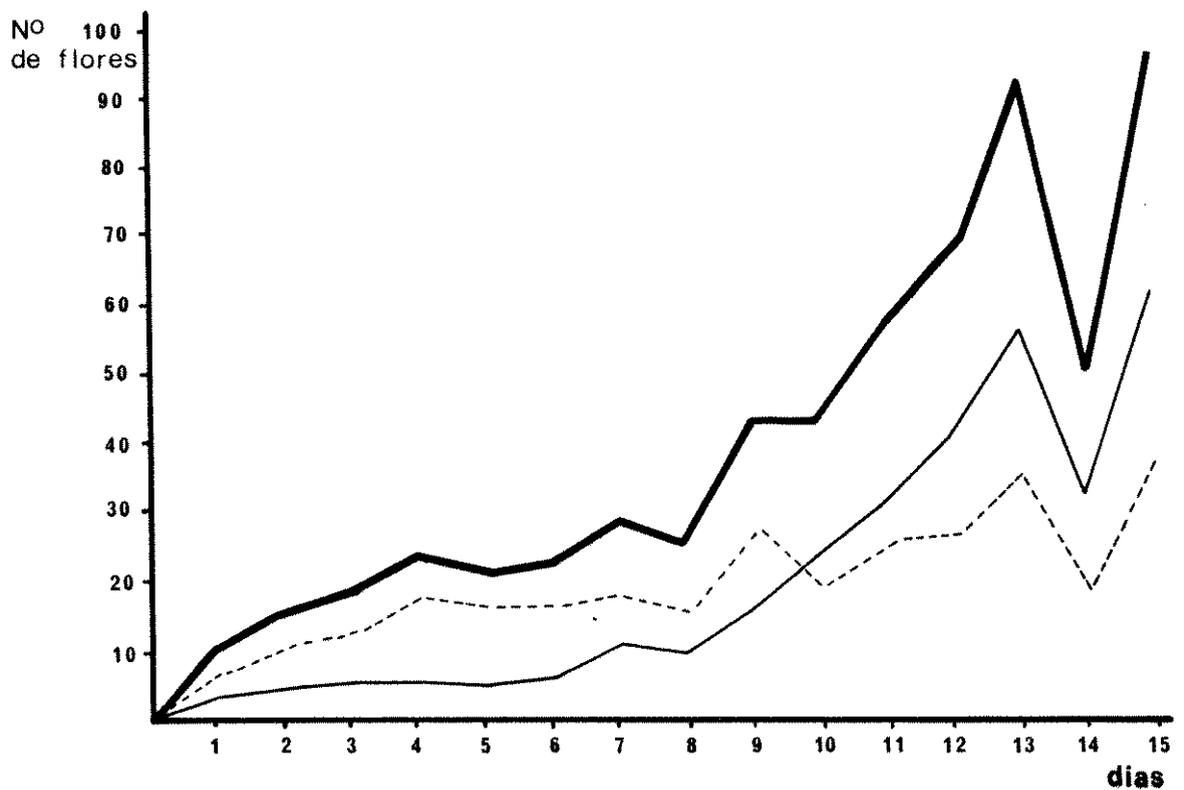


Figura 9: Dinâmica de floração de três plantas de K.coriacea var. glabripes. Somatória do número de flores abertas por dia (linha mais forte) e a fração correspondente às flores hermafroditas (linha cheia) e estaminadas (linha tracejada).

Tratamentos	Flores	Sucesso	%
a.1 Polinização cruzada	35	7	20,0
a.3 Polinização cruzada sem emasculação	51	11	21,6
a.4 Polinização cruzada no segundo dia	9	2	22,2
b. Autopolinização manual	63	1	1,6
d. Emasculação (apomixia)	55	0	0
f. Não tratadas (controle)	94	6	6,4

Tabela 2: Resultados do experimento efetuado para verificação do sistema reprodutivo de K.speciosa

Tratamentos	Flores	Sucesso	%
a.1 Polinização cruzada intravarietal	34	21	61,8
a.2 Polinização cruzada (pólen var <u>intermedia</u>)	31	18	58,1
a.2 Polinização cruzada (pólen var <u>glabripes</u>)	31	12	38,7
b. Autopolinização manual	43	1	2,3
c. Autopolinização espontânea	29	0	0
d. Emasculação (apomixia)	34	0	0
f. Não tratadas (controle)	51	5	9,8

Tabela 3: Resultados do experimento efetuado para verificação do sistema reprodutivo de K.coriacea var coriacea

Tratamentos	Flores	Sucesso	%
a.1 Polinização cruzada intravarietal	34	15	44,1
a.2 Polinização cruzada (pólen var <u>coriacea</u>)	43	18	41,9
a.2 Polinização cruzada (pólen var <u>glabripes</u>)	31	6	19,3
b. Autopolinização manual	50	0	0
c. Autopolinização espontânea	34	0	0
d. Emasculação (apomixia)	30	0	0
f. Não tratadas (controle)	66	6	9,1

Tabela 4: Resultados do experimento efetuado para verificação do sistema reprodutivo de K.coriacea var intermedia.

Tratamentos	Flores	Sucesso	%
a.1 Polinização cruzada intravarietal	39	15	38,5
a.2 Polinização cruzada (pólen var <u>coriacea</u>)	36	25	69,4
a.2 Polinização cruzada (pólen var <u>intermedia</u>)	35	20	57,1
b. Autopolinização manual	49	2	4,1
c. Autopolinização espontânea	31	0	0
d. Emasculação (apomixia)	32	0	0
e. Geitonogamia	32	2	6,7
f. Não tratadas (controle)	60	12	20,0

Tabela 5: Resultados do experimento efetuado para verificação do sistema reprodutivo de K.coriacea var glabripes.

3.2.5. Visitantes

Os visitantes observados, bem como suas frequências relativas em cada espécie de Kielmeyera, estão relacionados na Tabela 6. As visitas eram iniciadas na ocasião da abertura da flor e se concentravam no período da manhã (especialmente entre 09:00 e 11:00 h). Não parecia haver separação entre os horários de visitaçãõ de cada tipo de visitante.

As abelhas (Hymenoptera-Apoidea) apresentaram grande diversidade de tamanho, sendo o comportamento nas flores também variado. A maioria das espécies de abelhas ocorreu em ambas as espécies de Kielmeyera, com diferenças de frequência apenas numa e noutra.

As abelhas maiores (mais que 12 mm de comprimento do corpo), apresentaram um padrão de comportamento semelhante, que pode ser descrito a partir do comportamento de Xylocopa hisurtissima e X. frontalis, as espécies mais constantemente observadas em Kielmeyera. Estas abelhas pareciam localizar a planta florida à distância, provavelmente visualmente. Aproximavam-se em linha reta, em vôo rápido, variando a velocidade, e as vezes a direção, a poucos metros da planta. A aproximação era lenta e, ocasionalmente, esse "vôo de reconhecimento" continuava em torno da planta. A aproximações desse tipo foram observadas inclusive em plantas que já não apresentavam flores. O disco das flores de ambas as espécies de Kielmeyera fica inclinado lateralmente e a aproximação final da abelha era frontal, as vezes em vôo pairado (Fig.10).

A abelha, ao pousar, agarra um feixe de estames com os dois pares de patas posteriores e cessa o movimento das asas, que permanecem superpostas (Fig.11). A seguir, o inseto inicia o movimento vibratório do corpo, o qual se apresenta em postura curvada sobre os estames. Os dois pares de patas posteriores movimentam-se rapidamente, como que "escovando" os estames e, ao mesmo tempo, proporcionando sustentação à abelha. Em consequência do movimento vibratório o pólen é depositado no abdômem, tórax e nas escovas do inseto (Fig.12). Sem a sustentação proporcionada pelo movimento das asas, a abelha

Tabela 6: Visitantes das flores de K.coriacea e K.speciosa, tamanho aproximado (comprimento do corpo) e a frequência com que foram observados (* raro, ** comum, *** muito comum).

GRUPO	ESPÉCIES	TAMANHO (mm)	FREQUÊNCIA	
			<u>K.speciosa</u>	<u>K.coriacea</u>
ARACHNIDA				
(THOMISIDAE)	sp. indet.	-	*	*
INSECTA				
COLEOPTERA				
(Cantharidae)	sp. indet.	5	-	*
(Cerambycidae)	<u>Trachideris</u> sp.	20	-	**
	sp. indet.	10	*	-
(Chrysomelidae)	<u>Megalostomis</u> cf <u>gigas</u>	15	-	***
	<u>M. cf grossa</u>	10	-	***
(Coccinellidae)	2 spp. indet.	4 a 5	-	***
(Curculionidae)	<u>Anthonomus</u> sp.	4	***	***
	sp. indet.	15	**	-
(Scarabaeidae)	<u>Macroductylus</u> sp.	7	-	***
	<u>Pelidonota</u> sp.	17	-	*
	sp. indet.	17	*	-
HEMIPTERA				
(Reduviidae)	sp. indet.	25	***	-
	sp. indet.	10	*	**
HYMENOPTERA				
(Vespidae)	<u>Polistes</u> spp.	até 35	**	**
(Formicidae)	<u>Pseudomyrmex unicolor</u>	15	*	**
	<u>P. gracilis</u>	10	*	*
	<u>Pseudomyrmex</u> sp.	8	*	*
APOIDEA				
(Colletidae)	<u>Ptiloglossa</u> sp.	15	-	*
(Oxaeidae)	<u>Oxaea flavescens</u> Klug	15	-	*
(Anthophoridae)	<u>Ceratina</u> cf <u>assunciones</u>	8	-	*
	<u>Epicharis shroettkyi</u> Friese	25	**	*
	<u>Exomalopsis fulvofasciata</u> Smith	8	-	***
	<u>Xylocopa frontalis</u> Olivier	30	***	***
	<u>Xylocopa hirsutissima</u> Mairl	25	***	***
(Halictidae)	<u>Augochloropsis cupreola</u>	10	***	***
	<u>Augochloropsis</u> sp.	8	-	**
(Apidae)	<u>Apis mellifera</u> L.	10	**	**
	<u>Bombus atratus</u> Franklin	13	**	**
	<u>Euglossa</u> sp.	10	*	*
	<u>Eufriesea violacens</u> Mocsary (= <u>Euplusia auriceps</u>)	20	**	**
	<u>Eulaema nigrita</u>	25	-	1
	<u>Friesionelita varia</u>	6	**	**
	<u>Trigona spinipes</u>	8	***	***
ORTHOPTERA				
(Acrididae)	2 spp. indet.	Até 35	**	**
(Blattidae)	sp. indet. (ninfa)	10	*	*
(Mantidae)	sp. indet. (ninfa)	20	*	*

1. Espécie coletada fora da reserva.



Figura 10: Xylocopa frontalis ao se aproximar flor de Kielmeyera coriacea. É a abelha de maior porte observada na área, sendo possível notar que seu tamanho praticamente obriga o contato com o estigma, a cada visita.



Figura 11: Xylocopa hirsutissima ao visitar flor de Kielmeyera coriacea. É possível notar que a abelha apresenta as asas sobrepostas e a postura encurvada, o que corresponde ao momento de vibração das anteras.

realiza um deslocamento descendente, através do aglomerado de estames, continuando o ato de coleta. Finalmente, volta a movimentar as asas e se afasta um pouco da flor, podendo realizar nova visita ou procurar outra flor, em geral próxima. O estigma é contactado a cada visita, tendo sido observada a deposição efetiva de pólem.

Outras espécies de abelhas grandes diferiam no comportamento principalmente quanto a velocidade do vôo, mais rápido em Eufriesea violascens e quase "frenético" em Ptiloglossa sp., e quanto a forma de aproximação e saída da flor. Essas diferenças permitiam a identificação das abelhas à distâncias, com certa segurança. Essas abelhas apresentavam, entretanto, basicamente o mesmo mecanismo de coleta na flor, inclusive os movimentos vibratórios.

As abelhas grandes pareciam não discriminar as variedades de K. coriacea, nem foram observadas diferenças de comportamento nas visitas às flores estaminadas. Em K. speciosa, estas abelhas foram observadas visitando flores no segundo dia após a abertura. Eram visitas de curta duração, a abelha deixando a flor em seguida ao pouso (Essas flores não apresentam pólem disponível).

As visitas às flores eram sempre rápidas, durando ca. de 3 segundos, tendo o tempo de visita a uma dada planta variado de 3 seg (1 flor) a 10 min (27 flores). Dados sobre a frequência de visitas estão apresentados na tabela 7.

As abelhas menores (até 12 mm) tinham comportamento variado, de acordo com a espécie, mas a aproximação e o pouso eram semelhantes nas diversas espécies. Aproximavam-se rapidamente da flor, em trajetória variada, pousando nas pétalas ou nos estames. Deslocavam-se sobre o aglomerado de estames, de maneira aparentemente "desordenada", coletando pólem de pequenos grupos de estames ou de anteras individuais.

A forma de coleta podia variar desde simples deslocamento sobre os estames, recolhendo com as patas o pólem mais ou menos livre nas anteras (como era o caso de Trigona spinipes e Apis mellifera) até movimentos vibratórios semelhantes aos das abelhas grandes (como



Figura 12: Xylocopa hirsutissima ao visitar flor de Kielmeyera speciosa. A abelha apresenta comportamento semelhante ao da fig.11, sendo que aqui é possível notar o acúmulo de pólen na escopa (seta).



Figura 13: Apis mellifera ao visitar flor de Kielmeyera speciosa. Note-se o tamanho reduzido e a posição da abelha na flor percorrendo apenas a área dos estames.

Abelhas grandes	<u>K.coriacea</u>	<u>K.speciosa</u>
<u>Xylocopa hisurtissima</u>	53,8 %	33,3 %
<u>Xylocopa frontalis</u>	30,8 %	15,1 %
Outras espécies	15,4 %	50,0 %
Total	100 % (média de 2,88) visitas/hora	100 % (média de 2,57) visitas/hora

Tabela 7: Porcentagem do total de visitas de abelhas grandes observadas em K.coriacea e K.speciosa e o número médio de visitas por planta, por unidade de tempo.

em Augochloropsis spp. e Exomalopsis fulvofasciata). O deslocamento do inseto na flor, durante a coleta variava de flor para flor mas ficava, de forma geral restrito ao aglomerado de estames (Fig.13), sendo o estigma contactado apenas ocasionalmente. O tempo de visita por flor era longo, mais de 60 segundos.

Foram observadas interações agressivas de T.spinipes, A.mellifera e E.fulvofasciata entre si e com outras abelhas, sendo as agressões caracterizadas por investidas e encontros que resultavam no abandono, da flor, pelo indivíduo atacado. Estas interações agressivas foram observadas, inclusive, com abelhas grandes, que também eram forçadas a abandonar a flor ou a mudar de trajetória após os encontros agressivos.

Diversas dessas abelhas pequenas, mas principalmente T.spinipes e Friesiomelita varia, eram muito comuns em algumas plantas e ausentes na maioria das outras, sugerindo formas de forrageamento em grupo.

Os coleópteros foram encontrados principalmente em K.coriaceae. Eram geralmente besouros pequenos (espécies de Chrysomelidae e Scarabaeidae principalmente), sendo que os mais frequentes, Macroductylus sp e Megalostomis spp foram observados consumindo pólen e partes florais. Podiam ser encontrados durante todo o dia, entre os estames, sendo raramente observados se deslocando de uma a outra flor. Não foram observados com pólen aderido ao corpo e nenhuma das espécies apresentava pelos ou estruturas que pudessem ser associadas ao transporte de pólen.

Parte dos visitantes é composta de predadores de insetos. As aranhas de coloração críptica (Thomisidae), hemípteros e as ninfas de louva-a-deus (Mantidae) usavam a flor como local de tocaia e capturavam os visitantes. Vespas (Polistes spp.) e formigas (Pseudomyrmex spp) são predadores de pequenos insetos e visitavam ocasionalmente a flor. Outros, como os gafanhotos, são fitófagos e foram encontrados alimentando-se de partes florais enquanto as ninfas de barata (Blattidae), onívoras, pareciam estar associadas à flores velhas.

3.2.6. Eficiência da Polinização em Condições Naturais.

Cerca de 37% das plantas de K.coriacea amostradas floresceram no ano de 1984. Na mesma área, as plantas amostradas que desenvolveram frutos representaram ca.12% do total. Comparando-se as variedades glabripes e intermedia, a primeira apresentou maior percentagem de floração (62%), sendo que as plantas floridas eram menores (altura média 2,0 m, n = 93 e s = 0,45), ao passo que na segunda a percentagem foi menor (26%) e as plantas floridas bem maiores (altura média 2.9 m, n = 39 e s = 0,45). A taxa de frutificação foi semelhante (14% e 13% respectivamente). A relação frutos formados por indivíduo foi de 0,27.

Em K.speciosa no mesmo período 45% das plantas amostradas floresceram (altura média 3 m, n = 68 e s = 0,83), mas apenas 5% delas produziram frutos. A taxa de frutos formados por indivíduos foi de 0,08. Uma outra amostragem, realizada no ano seguinte, com indivíduos diferentes, produziu dados semelhantes (floração 52%, frutificação 5% e frutos/planta 0,07).

As flores controle (f) indicaram maior eficiência da polinização em K.coriacea (13%), que em K.speciosa (6,4%). É interessante notar que a variedade glabripes de K.coriacea apresentou a maior taxa de formação de frutos, 20% (tabela 5).

Os dados de eficácia reprodutiva (tabela 8) indicam, também, uma maior eficácia reprodutiva em K.coriacea var glabripes.

3.3. Frutificação e Dispersão

3.3.1. Desenvolvimento dos Frutos.

Os frutos das duas espécies de Kielmeyera apresentam períodos de maturação diferentes (Fig.7). Em K.coriacea os frutos crescem rapidamente nos três primeiros meses atingindo então um tamanho que se mantém até a maturação final, que só ocorre 5 meses

depois. Durante esse período o fruto tem cor cinzenta e libera látex abundante quando ferido. Em K.speciosa o fruto tem um padrão de crescimento semelhante, mas a maturação é mais rápida. O fruto é esverdeado durante a maior parte do período de maturação e apresenta estrutura menos lenhosa e resistente que o de K.coriacea.

3.3.2. Sobrevivência.

Os frutos marcados no início do desenvolvimento apresentaram 44,4%(n=261) e 14%(n=36) de sobrevivência para K.coriacea e K.speciosa, respectivamente. No mesmo período, a taxa de parasitismo dos frutos sobreviventes por Anthonomus sp, foi de 20,2%(n=84) e 75,3%(n=81) para as mesmas espécies, respectivamente. Na RBAE, esse coleóptero foi observado ovipondo em frutos já totalmente desenvolvidos de K.coriacea e K.speciosa, no início da estação seca. Cada larva preda apenas uma ou duas sementes. A larva empupa dentro do próprio fruto e o inseto adulto emerge quando da abertura do fruto. O número de larvas é variável, tendo sido encontradas até três por lóculo. Dessa maneira o dano causado por esse tipo de parasitismo é variável e de difícil quantificação, sendo que possivelmente as sementes não danificadas diretamente pelo parasita podem ainda ser prejudicadas no seu desenvolvimento por excretas e toxinas liberadas pela larva. Outro prejuízo, ainda maior, ocorre devido à aderência das alas das sementes entre si (talvez devido ao latex liberado durante a oviposição ou secreções produzidas pela larva), que dificulta ou impede a liberação das sementes(Fig.14).

3.3.3. Abertura dos Frutos e Liberação das Sementes.

A abertura total dos frutos nas duas espécies leva cerca de quatro dias, ocorrendo um afastamento lento das valvas (Fig.15). No ponto máximo da abertura, as linhas de placentação ficam voltadas para fora (Fig. 16). Neste momento a ligação das sementes ao fruto é frágil e a sua liberação, fácil.

	Polinização natural(%)	Polinização manual(%)	Eficácia reprodutiva
<u>K.speciosa</u>	6,4	20,8	0,31
<u>K.coriacea</u> var <u>coriacea</u>	9,8	61,8	0,16
<u>K.coriacea</u> var <u>intermedia</u>	9,1	44,1	0,21
<u>K.coriacea</u> var <u>glabripes</u>	20,0	38,5	0,52

Tabela 8: Dados de frutificação a partir de polinização em condições naturais e polinização cruzada manual, e cálculo da eficácia reprodutiva, para K.speciosa e variedades de K.coriacea.



Figura 14: Fruto de Kielmeyera coriacea parasitado por Anthonomus sp. Note-se o local mais danificado onde empupou a larva (seta) e as sementes aderidas umas as outras.



Figura 15: Sequência de frutos maduros de Kielmeyera coriacea em fases diferentes do processo de abertura.



Figura 16: Fruto de Kielmeyera coriacea, não predado, totalmente aberto com as sementes expostas. Note a linha de placentação, onde se fixam as sementes, voltadas para fora (seta).

3.3.4. Sementes(Unidades de Dispersão)

As sementes de ambas as espécies são delgadas, com cotilédones discóides, sendo as alas (expansões do tegumento), de consistência papirácea e de forma aproximadamente elíptica. As sementes de K. speciosa são, de forma geral, menores e com alas mais delicadas que as sementes de K. coriacea. A forma e tamanho das alas é variável em ambas as espécies.

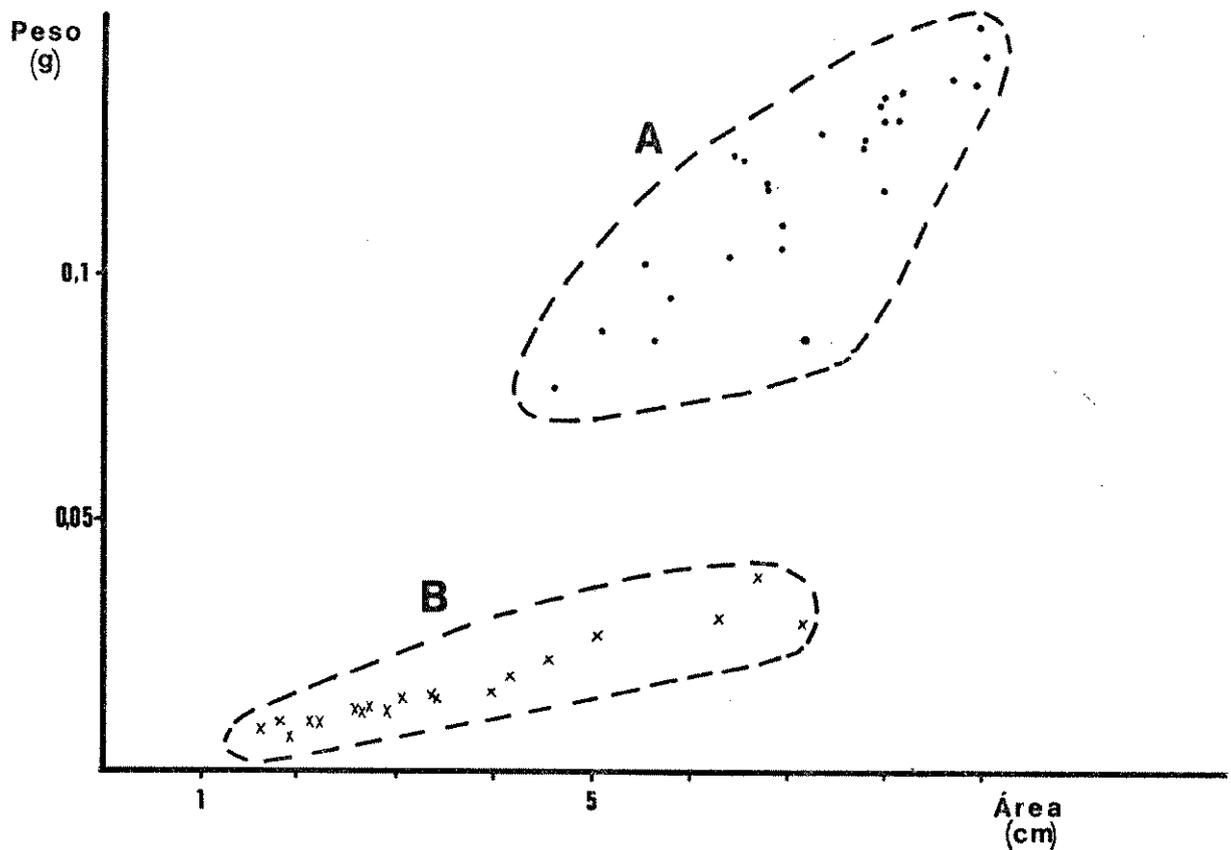
Os frutos examinados possuíam em média 63 sementes ($n = 101$ e $s = 7,52$) em K. coriacea e 76 sementes ($n = 24$ e $s = 11,17$) em K. speciosa. Essas sementes podem ser divididas em dois tipos. As do tipo A são efetivamente bem formadas e se diferenciam das outras, tipo B, em peso fresco e área (Fig 17 a e b). Nestas últimas, não ocorre o desenvolvimento completo dos cotilédones e do embrião e, portanto, não são viáveis. Os frutos apresentaram em média 38 e 46 sementes tipo A em K. coriacea e em K. speciosa, respectivamente ($n=101$ e 24 e desvio padrão de 10.58 e 12.17, respectivamente). Isso indica que em média 59,7% e 60,7% das sementes produzidas pelas duas espécies são do tipo A (possivelmente viáveis).

3.3.5. Dispersão.

A anemocoria pareceu ser efetiva para a dispersão das espécies de Kielmeyera, tendo sido recuperadas, no campo, sementes a distâncias superiores a 10 m da árvore-mãe. Simulações em túnel de vento indicaram que ventos de 3m/s já eram suficientes para liberar as sementes dos frutos, mas que a liberação e dispersão eram proporcionadas mais por turbulências do ar que por ventos constantes.

A trajetória de queda das sementes é irregular, principalmente em K. speciosa, mas foram frequentes trajetórias regulares com movimento de rotação em dois eixos diferentes (Fig.18). As velocidades de queda foram variadas e estão fracamente correlacionadas com a sustentação da ala, "wing-load"(Fig.19 a e b; A correlação entre a Vel.de queda e o "Wing-load" foi de 0,63 em K. coriacea e 0,56 em K. speciosa).

(a)



(b)

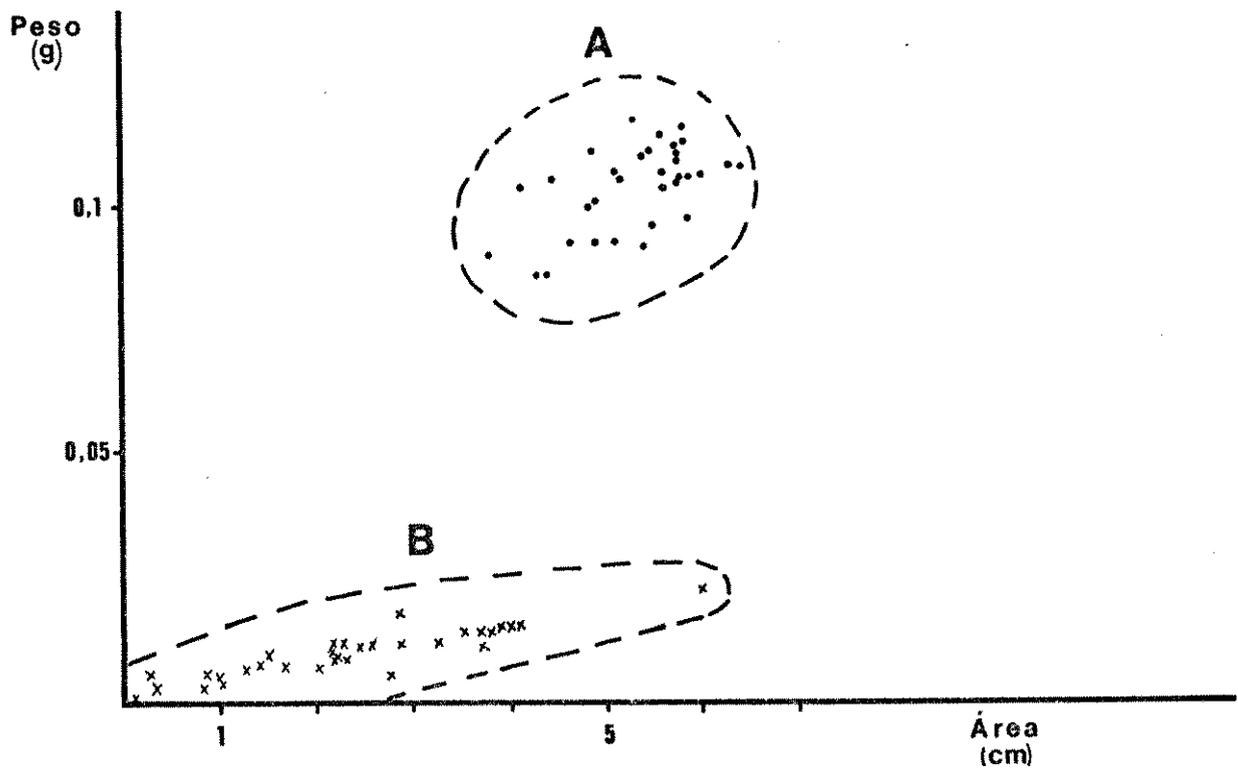


Figura 17: Dados de peso e área das sementes de *Kielmeyera coriacea* (a) e *K. speciosa* (b). As linhas tracejadas delimitam as nuvens de pontos correspondentes às sementes do tipo A e do tipo B.

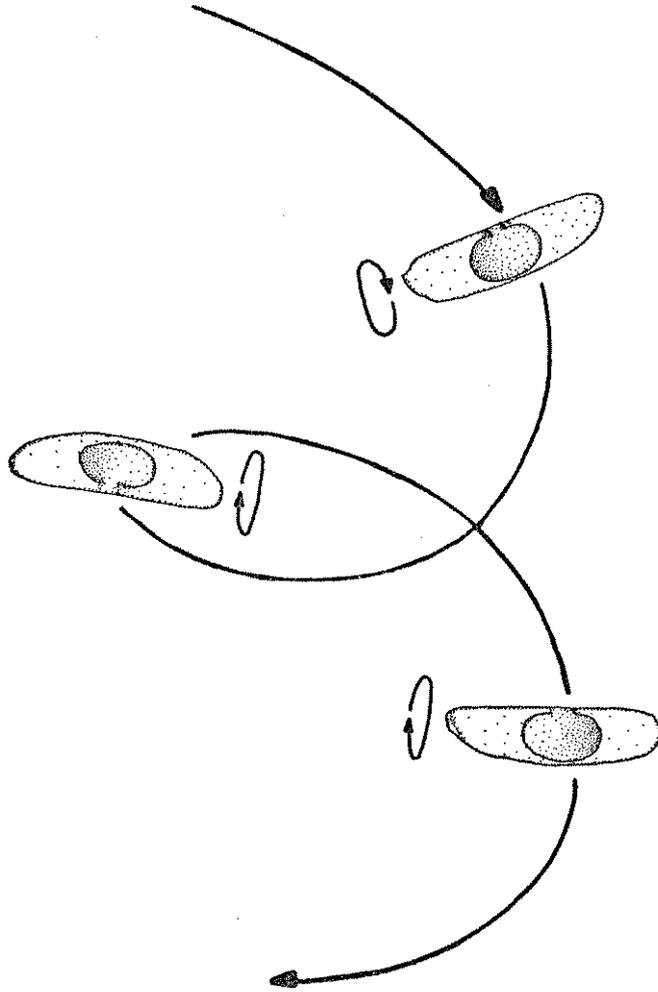


Figura 18: Diagrama esquemático da trajetória de queda regular apresentada por algumas sementes de Kielmeyera, com movimentos de rotação em dois eixo ("Rolling samaras", cf. Green, 1980).

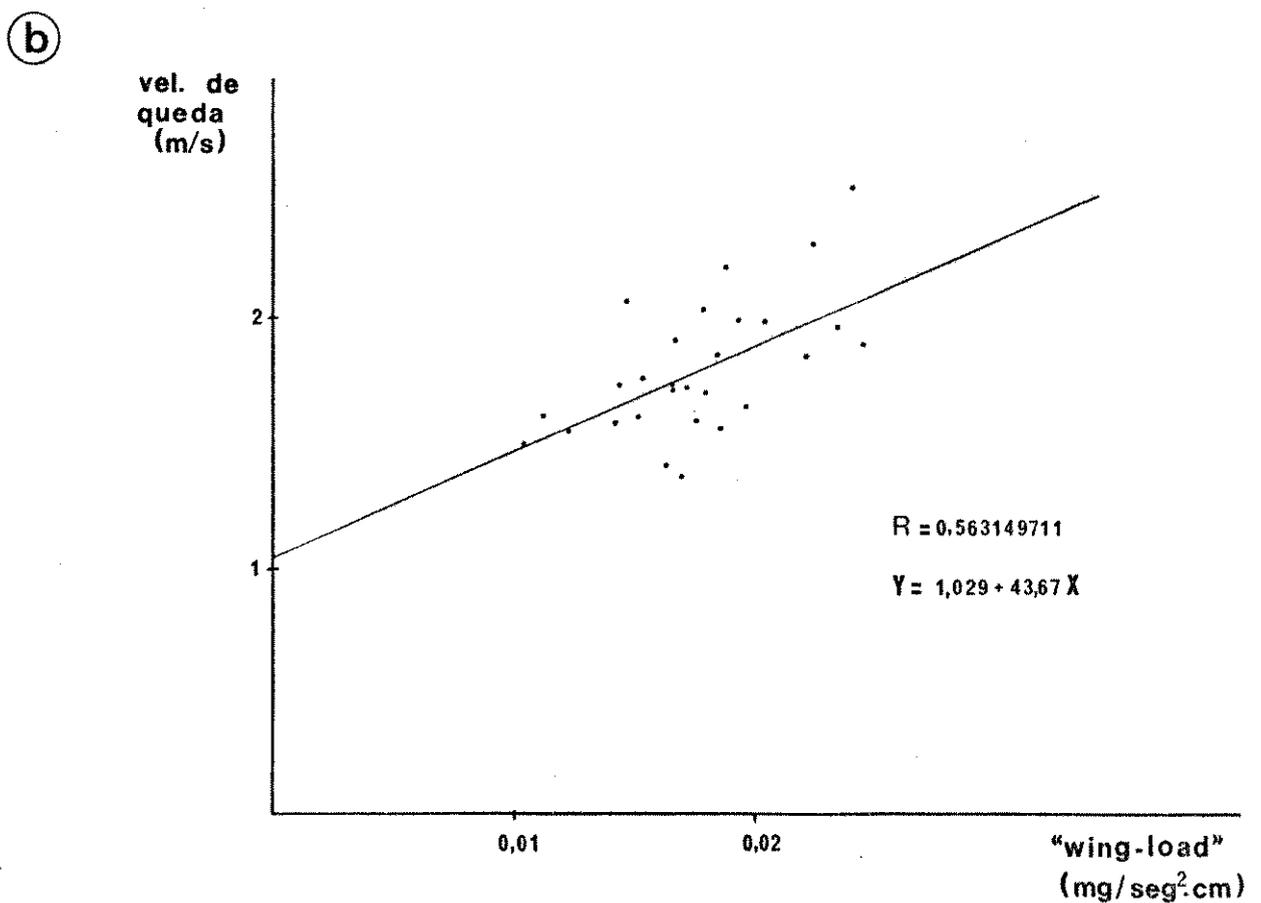
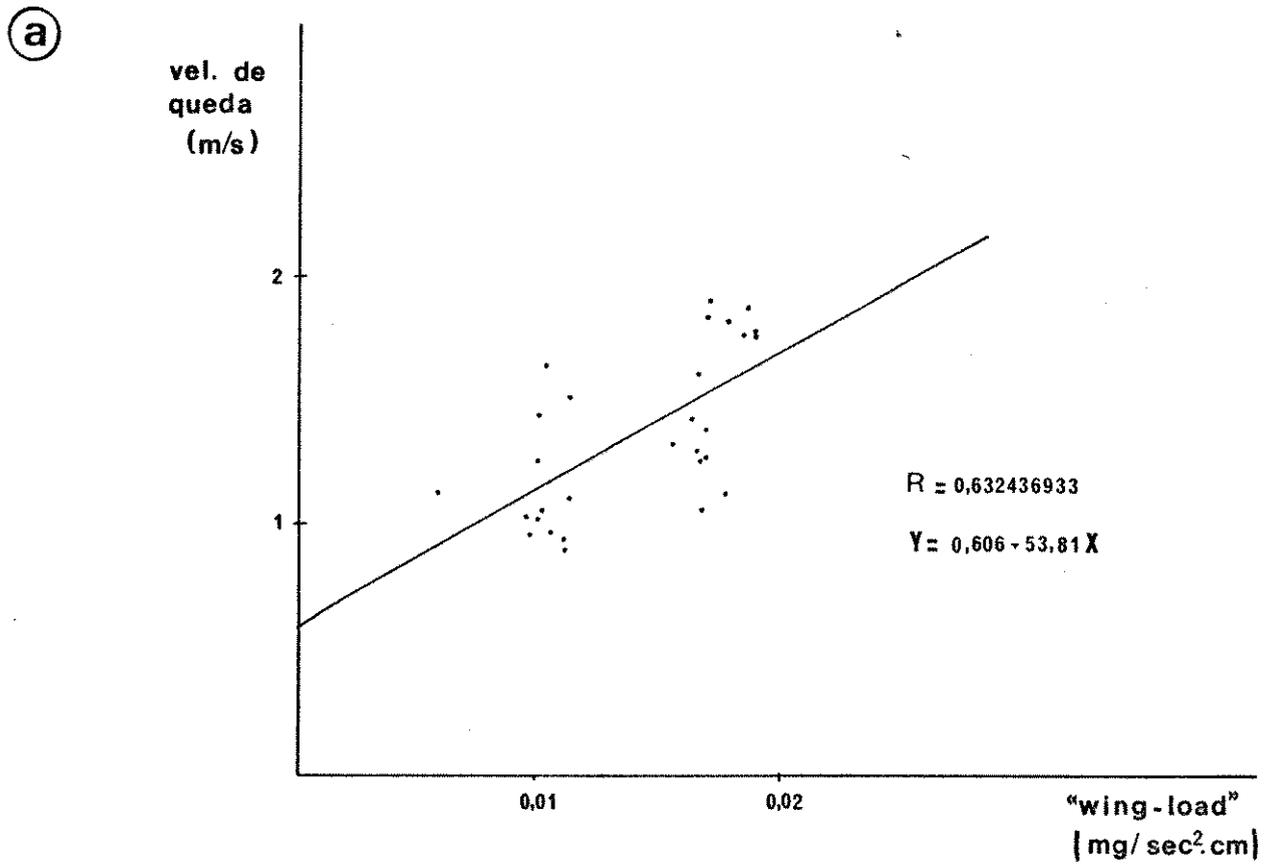


Figura 19: Correlação entre a velocidade de queda e o "wing-load" das sementes de Kiehmeyera coriacea (a) e K. speciosa (b).

3.4. Estabelecimento

3.4.1. Germinação e crescimento inicial.

A taxa média de germinação no campo foi de 40% em K.coriacea e 9% em K.speciosa. Ocorreu uma grande variação na taxa de germinação entre os três locais de plantio (13%, 69% e 38% em K.coriacea e 0%, 24% e 3% em K.speciosa).

Os resultados dos experimentos de germinação em laboratório estão expressos na figura 20, onde os gráficos apresentam os arcos senos das porcentagens cumulativas diárias de germinação, para cada tratamento dos dois experimentos. Os coeficientes de variação entre as sub-amostras foram sempre satisfatórios e os resultados indicam ausência de diferenças significativas entre os dois tratamentos nas sementes de K.coriacea e a presença de diferenças significativas (ao nível de 1%) entre os tratamentos das sementes de K.speciosa. Entretanto a repetição do experimento não apresentou estas mesmas diferenças. Estes resultados indicam que K.coriacea é fotoblasticamente neutra, ao passo que K.speciosa apresentou um comportamento fotoblástico positivo passando a neutro na repetição.

As plântulas originadas de sementes plantadas no campo começaram a emergir cerca de 20 dias depois do plantio e as primeiras folhas definitivas se formaram logo depois. Os cotilédones das duas espécies, nesta fase, ficavam em alturas diferentes em relação ao solo. Em K.coriacea ocorre o desenvolvimento do hipocótilo, que eleva os cotilédones durante a emergência da plântula, ao passo que em K.speciosa o hipocótilo se desenvolve pouco e a emergência ocorre com o desenvolvimento conjunto da parte aérea (epicótilo) e dos pecíolos das folhas cotiledonares (Fig.21). Os cotilédones de K.speciosa ficam geralmente mais baixos, muitas vezes em contato com o solo.

Nas duas espécies são formadas até seis folhas definitivas que se mantêm até o final da estação chuvosa (maio). O crescimento da parte aérea é sempre pequeno em relação ao do sistema radicular, dando às folhas definitivas uma disposição de roseta. O sistema radicular é

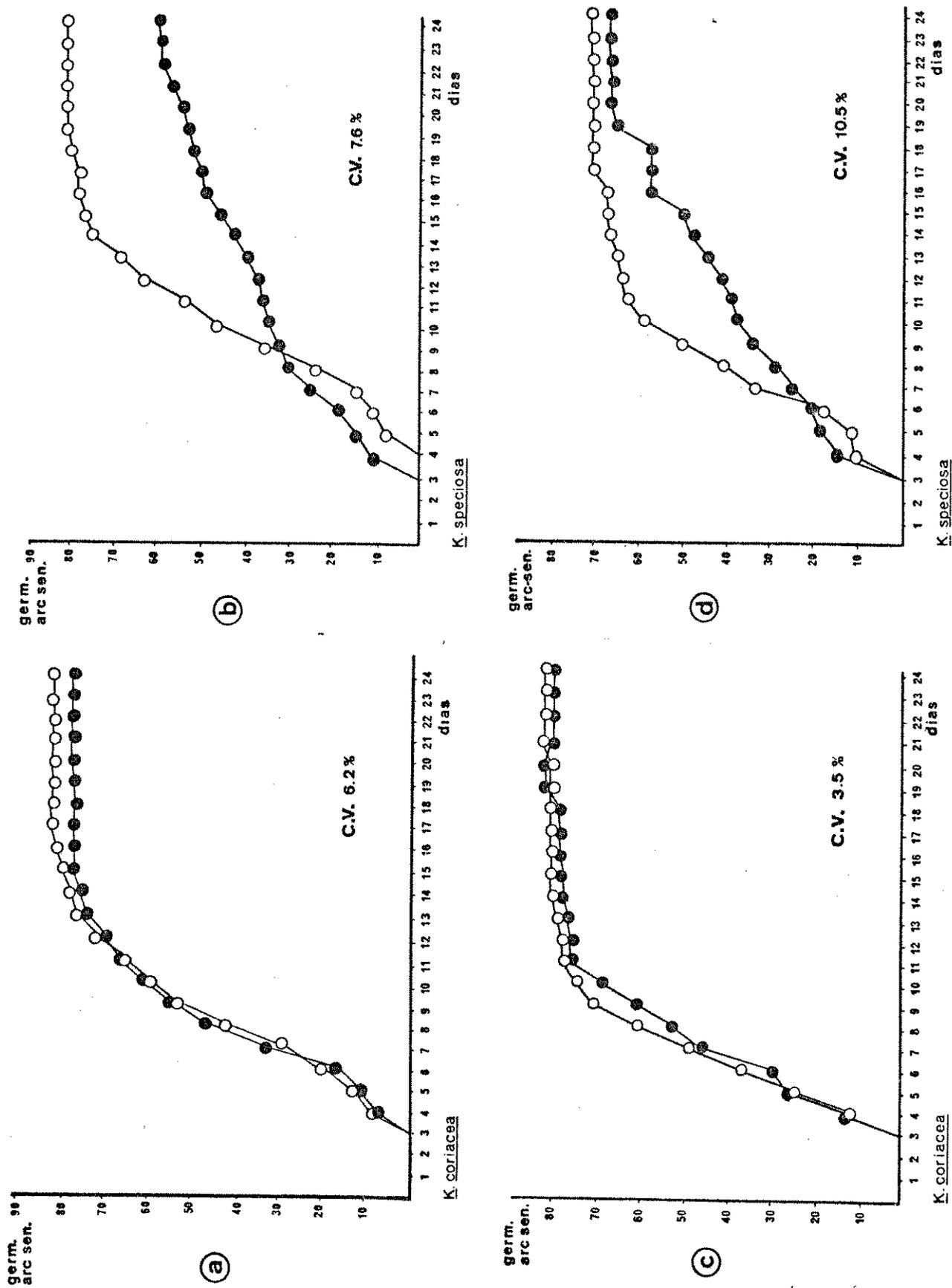


Figura 20: Germinação das sementes de *Kielmeyera coriacea* e *K. speciosa* em laboratório; os gráficos a e b correspondem ao primeiro experimento e c e d ao segundo efetuado 30 dias depois. Os resultados estão apresentados em arco seno, as marcas vazadas (○) correspondem à condição de luz, e as marcas cheias (●) correspondem à condição de escuro. Os coeficientes de variação estão indicados (C.V.).

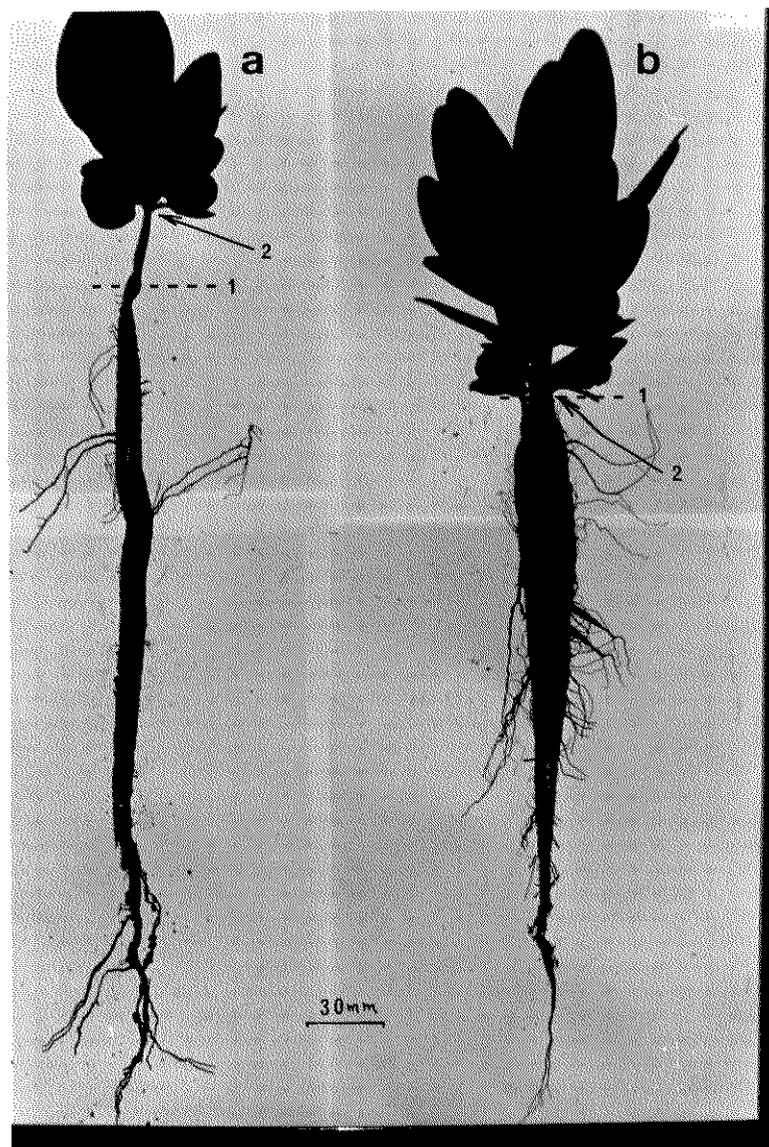


Figura 21: Plantas de Kielmeyera coriacea (a) e K. speciosa (b) com seis meses idade, apresentando sistema radicular espessado. Observa-se também a diferença na posição de inserção dos cotilédones (2) em relação ao nível do solo (1), devido ao crescimento do hipocótilo.

profundo e se apresenta espessado em plântulas de ambas as espécies (Fig.21). No final da estação chuvosa as folhas se tornam senescentes e as plântulas permanecem sem folhas durante toda a estação seca. A rebrotação, no início da estação chuvosa, (set-out) ocorre a partir do sistema radicular espessado.

3.4.2. Sobrevivência das Plântulas.

As plântulas de K.coriacea observadas no campo tiveram uma taxa de sobrevivência de 91% após o primeiro ano e de 98% após o segundo ano na RBAE (n=45) e de 95% e 92% nas plântulas da Fazenda Água Limpa(FAL) (n=44). As plântulas da FAL foram submetidas a queima acidental no primeiro ano. A mortalidade observada esteve associada à predação por animais (possivelmente roedores). As poucas plântulas de K.speciosa observadas sobreviveram bem a primeira estação seca.

Durante os dois primeiros anos, o crescimento da parte aérea foi muito pequeno e durante esse período as plantas continuaram a rebrotar do solo. Mesmo em plantas maiores parece continuar ocorrendo perda eventual da parte aérea e rebrotamento a partir do solo após a estação seca (Fig. 22).

3.4. Eficiência do Processo Reprodutivo.

A figura 23 representa os ciclos reprodutivos das duas espécies de Kiemeyera e a eficiência relativa a cada fase do processo. As fases limitantes, onde a eficiência é mais baixa, são a polinização no caso de K.coriacea e a polinização e germinação em K.speciosa.

Quanto as plantas novas, adicionadas à população a cada estação reprodutiva, os dados indicam que aproximadamente 440 plantas de dois anos seriam adicionadas a população. Se forem incluídos os danos causados por Anthonomus sp os números seriam menores, e num caso extremo daqueles danos serem totais, os números seriam de 350 plantas por hectare.

Para K.speciosa, as estimativas só puderam ser realizadas até a fase de germinação. Cerca de 1,25 plântulas/ha seriam formadas nessa fase. Se fossem computadas as perdas devidas ao parasitismo por Anthonomus sp como perdas totais, essas estimativas seriam ainda menores, 0,30 plântulas por hectare médio da RBAE.



Figura 22: Planta de Kielmeyera speciosa rebrotando do solo e apresentando ainda um ramo seco de uma brotação anterior. (a escala tem 13 cm)

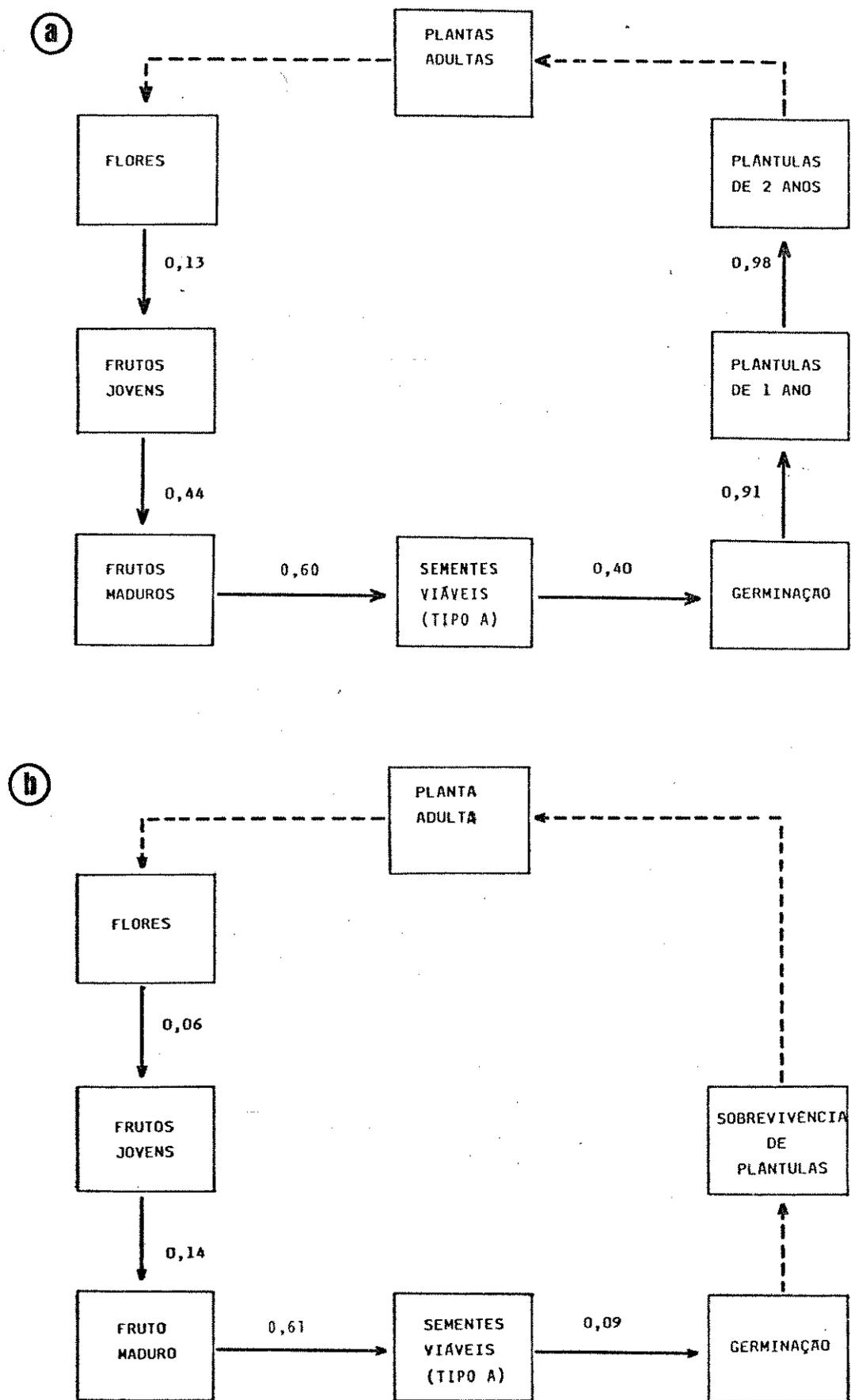


Figura 23: Diagrama de fluxo dos ciclos reprodutivos de *Kielmeyera coriacea* (a) e *K. speciosa* (b). As fases do processo onde foram obtidas estimativas diretas estão indicadas com setas cheias, juntamente com a probabilidade obtida.

4. DISCUSSÃO

4.1. Biologia Floral

4.1.1. Fenologia e Dinâmica de Floração

Kielmeyera coriacea e K.speciosa florescem em épocas bastante diferentes, praticamente não havendo sobreposição dos períodos de floração. Indivíduos de K.coriacea observados florindo depois de janeiro foram muito raros e nunca formaram frutos nesse período. Essa ausência de sobreposição pode ser uma forma de evitar a competição, já que as duas espécies utilizam basicamente os mesmos tipos de polinizadores, e uma barreira aos cruzamentos interespecíficos. Entretanto outros fatores, como diferenças na estratégia de acumulação de recursos a serem alocados na reprodução, podem estar determinando esses padrões (ver discussão em Waser,1983). Em espécies de Qualea de cerrado ocorria uma separação semelhante na época de floração entre aquelas que partilhavam os mesmos tipos de polinizadores (Barbosa,1983). Martins (1980) cita um tipo de escalonamento temporal da floração semelhante para as espécies e variedades de Kielmeyera coocorrentes em cerrados de Mogi-Guaçu, São Paulo.

O período de floração das espécies estudadas apresenta um padrão semelhante ao padrão de "estado estacionário modificado" de Gentry (1974) onde ocorre produção diária de flores da ordem de dezenas e um período de floração de um a dois meses. A duração do período de floração pode estar relacionada com vários fatores, entre eles o comportamento de forrageamento dos visitantes (Bawa,1983). No caso das Bignoniáceas estudadas por Gentry (loc.cit.) o padrão de "estado estacionário modificado" estava associado à polinização por abelhas de forrageamento em linha-de-captura ("trap-line"), o que talvez seja o caso de alguns dos polinizadores das espécies de Kielmeyera aqui estudadas.

4.1.2. Morfologia e Eventos Florais

As flores das espécies de Kielmeyera estudadas podem ser enquadradas no tipo "Papaver", da classificação proposta por Vogel (1978) para as flores que utilizam pólen como recompensa para os vetores ("flores de pólen"). Este tipo de flor apresenta características intermediárias entre as do tipo "Magnolia", mais primitivas e cantarófilas, e as do tipo "Solanum" mais evoluídas e estritamente melitófilas. Para Vogel (loc.cit.) haveria uma tendência, na evolução das flores de pólen, para a limitação do acesso a esse recurso, de forma a diminuir o desperdício por visitantes pouco específicos. Essa tendência culminaria nas anteras poricidas das flores do tipo "Solanum", que mantêm o pólen protegido e exigem um comportamento especializado do polinizador ("Síndrome de vibração"; Buchmann, 1983).

As flores das espécies de Kielmeyera, como as flores do tipo "Papaver" de um modo geral, possuem características primitivas tais como a grande quantidade de pólen não protegido e o grande número de estames. São flores de difícil enquadramento na síndrome de melitofilia, como definida por Faegri & Van der Pijl (1979), que dá ênfase a características de flores produtoras de néctar. Gottsberger (1977) chega a associar a polinização das espécies de Kielmeyera com coleópteros, a partir das semelhanças estruturais das flores deste gênero com outras flores cantarófilas. Mas outras características presentes nas flores das espécies estudadas e comuns às flores do tipo "Papaver" são tipicamente melitófilas, tais como a protandria, antese diurna, odor agradável e pólen pulverulento (Vogel, 1978; Wyatt, 1983). Vogel (loc.cit.) acredita que as flores do tipo "Papaver" sejam predominantemente polinizadas por abelhas, funcionando besouros e dípteros como visitantes ocasionais.

As duas espécies aqui estudadas apresentam morfologia floral semelhante. Essa homogenia parece ser inclusive uma característica do gênero como um todo (Nagib Saddi, comunicação pessoal, 1984). O formato das pétalas é diferente, mas o tamanho e a forma do gineceu e do aglomerado de estames são semelhantes, nas duas espécies.

Essa estrutura das flores não limita o tipo de visitante, nem presuppõe tipos de visitantes diferentes para cada espécie. A recompensa, pólem, é exposta no centro da flor, contrastando visualmente com as pétalas e realçada pelo odor produzido nas próprias anteras. Essa forma de apresentação do recurso não exige nenhum comportamento especializado do visitante, e a estrutura da flor pode ser considerada promíscua ("sensu" Percival, 1965).

A única característica da estrutura das flores das duas espécies que permite presupor determinadas condições para a polinização efetiva é a ligeira hercogamia ("sensu" Faegri & van der Pijl, 1979) com o estigma situado um pouco acima do aglomerado de estames. Desta maneira, visitantes muito pequenos se deslocam sobre os estames sem tocar o estigma. Polinizadores eficientes seriam aqueles cujo tamanho obrigasse o contato com a superfície estigmática a cada visita. A hercogamia pode também diminuir a contaminação do estigma com pólem da própria flor possibilitando taxas maiores de polinização cruzada (Faegri & van der Pijl, 1979), ou ainda impedir a cobertura da superfície estigmática por pólem da própria flor.

A protandria, apresentada por ambas as espécies, é apenas parcial, ocorrendo um período grande de sobreposição entre a receptividade do estigma e a liberação de pólem, de forma que a protandria não pode ser entendida apenas como um mecanismo para aumento da taxa de polinização cruzada, ou de evitar o recobrimento da superfície estigmática com pólem da própria flor como é proposto por vários autores de forma a explicar esse tipo de dicogamia (e.g. Wyatt, 1983). Acredito que no caso das espécies de Kielmeyera onde a recompensa aos visitantes é o próprio pólem a presença da protandria permite que a receptividade do estigma ocorra num período onde as visitas já se iniciaram e existe grande quantidade de pólem sendo transportado pelos vetores. No caso da ausência dessa protandria no período logo após a antese, os visitantes estariam iniciando a atividade de coleta e o pólem transportado seria ainda em pequena quantidade e proveniente de poucas plantas.

As flores das duas espécies estudadas permanecem abertas, de forma geral, apenas um dia. As flores de maior longevidade, encontradas em K.speciosa, serão discutidas posteriormente. Flores com pequena longevidade parecem estar mais relacionadas com determinados tipos de habitats, como florestas da América tropical e menos com a forma de polinização (Primack,1985). Frankie et al.(1983) associam a polinização por abelhas grandes, como é o caso das espécies de Kielmeyera, com flores de curta duração(um ou dois dias).

4.1.3. Sistema Reprodutivo.

Ambas as espécies estudadas apresentam sistema reprodutivo xenogâmico. Esse tipo de sistema tem sido habitualmente observado em espécies tropicais que ocorrem em comunidades submetidas a um processo contínuo de competição e seleção natural (Ashton,1969; Bawa,1974; Bawa et al.,1985a e b; Bullock,1984). Nessas condições a xenogamia permite maior variabilidade, e conseqüentemente a seleção de genótipos cada vez melhores ("sisyphian genotypes" como propostos por Williams, 1975).

Sistemas xenogâmicos ou parcialmente xenogâmicos são citados para outras espécies de cerrado como Byrsonima crassa (Kirkbride & Gonzales,1982), Qualea spp(Barbosa, 1983), Caryocar brasiliense (Gribel, 1986), Styrax ferrugineus (Saraiva & Cesar, 1986) e Solanum lycocarpum (Ary Oliveira, comunicação pessoal,1986).

Nas espécies de Kielmeyera estudadas ocorreu, entretanto, a formação de frutos por autopolinização. Estes frutos eram normais em todos os aspectos e se desenvolveram até a maturação. Não se pode excluir a possibilidade de contaminação, mas, de forma geral, os sistemas de auto-incompatibilidade nunca são perfeitos e essas falhas podem funcionar como uma opção para a planta formar frutos na ausência de polinizadores e uma maneira de aumentar o número de frutos produzidos (Bawa,1974).

Ambas as espécies de Kielmeyera apresentam diversas características associadas a xenogamia por Wyatt (1983), tais como o

grande número de flores, produção de odor, assincronia entre receptividade do estigma e a deiscência das anteras (dicogamia), e muitos óvulos por flor. Uma característica frequentemente citada para flores xenogâmicas é a grande quantidade de pólen, traduzida por alta relação entre o número de grãos de pólen e de óvulos (Cruden, 1977; Cruden & Miller-Ward, 1981). As taxas obtidas para K. coriacea e K. speciosa são próximas às encontradas por Cruden (1977) para plantas xenogâmicas.

Não foi possível observar, no presente estudo, a localização das barreiras de incompatibilidade no gineceu. O estigma úmido está de, forma geral, associado a sistemas gametofíticos e as reações de incompatibilidade estão ligadas a germinação dos grãos de pólen (Wyatt, 1983).

Os experimentos para caracterização do sistema reprodutivo indicam, ainda, a ausência de barreiras pré-zigóticas pronunciadas entre as variedades de K. coriacea. Como os frutos e sementes que se desenvolveram a partir de cruzamentos inter-variedades não apresentaram diferenças aparentes em relação aos frutos formados a partir de cruzamentos intra-variedades, acredito que não existam outros mecanismos de isolamento. Dessa maneira os caracteres morfológicos, como pilosidade e número de flores por inflorescência utilizados para separar as variedades devem representar apenas polimorfismo normal da espécie. Na verdade a proposição dessas variedades parece ter tido o intuito de caracterizar esse polimorfismo, acentuado na espécie, e não indicar tendências a diferenciação dentro de populações (Nagib Saddi, comunicação pessoal, 1985). Apenas K. coriacea var glabripes parece constituir um grupo mais diferenciado entre as variedades estudadas, exibindo uma defasagem maior na época de floração e outras características que serão discutidas adiante.

Os indivíduos de K. coriacea var glabripes parecem funcionar melhor como receptores de pólen que como doadores. Essa diferença pode estar associada à um certo nível de esterilidade do pólen desta variedade. Entretanto, essas possíveis diferenças na viabilidade do pólen não são suficientes para caracterizar uma

transferência unilateral de pólen e uma tendência a diócia, como observado para Inga luschnathiana (Machado et al,1986). Acredito que a maior quantidade de pólen produzido pela variedade possa suprir essas diferenças.

4.1.4. Visitantes

A estrutura da flor e a acessibilidade do pólen permitem caracterizar como promíscuas (cf. Percival, 1965) as flores das espécies de Kielmeyera estudadas. Com características intermediárias entre os tipos de flores cantarófilas e melitófilas, as flores do tipo "Papaver" são visitadas por ambos os grupos de polinizadores (Vogel, 1978). Mas a hercogamia e o sistema reprodutivo fortemente xenogâmico das espécies estudadas restringem os tipos de visitantes que podem funcionar como polinizadores efetivos. Esses visitantes teriam que aliar um tamanho adequado, que obrigasse o contato com o estigma a cada visita, com um comportamento de forrageamento que favorecesse a transferência de pólen entre plantas, isto é, que se deslocassem entre plantas da mesma espécie durante os vôos de coleta.

De acordo com as observações, as abelhas de maior porte são os polinizadores mais efetivos das duas espécies de Kielmeyera. Frankie et al. (1983) definem como abelhas grandes aquelas com comprimento do corpo superior a 12 mm. Estas abelhas pertencem a vários gêneros de Anthophoridae, Apidae e Colletidae. São abelhas que apresentam em comum, além do grande porte, características de comportamento e requisitos alimentares que tornam possível identificar, na comunidade, flores com síndromes de polinização por estes grupos. Apesar desta síndrome ter sido definida originalmente para florestas secas da Costa Rica, ela apresenta muitas características encontradas no sistema de polinização das espécies de Kielmeyera. As flores com esta síndrome são grandes, de antese diurna, sendo que durante as visitas, as abelhas grandes são os únicos visitantes que fazem contato regular com as anteras e o estigma. Em Costa Rica, 20 % das árvores e 30% das lianas eram polinizadas por abelhas grandes, o que

dá idéia da importância desses polinizadores na comunidade (Frankie et al., 1983). Nos cerrados não existem estudos específicos, mas a maior parte dos gêneros de abelhas grandes citados para Costa Rica tem representantes na área dos cerrados, existindo inclusive espécies comuns como Eulaema nigrita e Xylocopa frontalis, e são reconhecidos como polinizadores potenciais de muitas espécies de cerrado. Todas as abelhas grandes visitantes das espécies de Kielmeyera, são coogenéricas de espécies citadas para Costa Rica, com exceção de Oxaea flavescens.

Em K. coriacea e K. speciosa as abelhas grandes realizam sempre movimentos de vibração durante as visitas. Este tipo de comportamento habitualmente é observado em abelhas que coletam pólen de anteras poricidas (Buchmann, 1983). As flores das espécies de Kielmeyera, entretanto, têm anteras com deiscência longitudinal. Buchmann (loc. cit.) cita alguns casos semelhantes de abelhas vibrando anteras de deiscência longitudinal, mas considera raros e sem explicação. É interessante notar que todas as abelhas grandes visitantes de Kielmeyera pertencem a gêneros com espécies que exibem comportamento de vibrar anteras (Buchmann, loc. cit.). Acredito que o comportamento vibratório deve facilitar a coleta de pólen de anteras que não podem ser manejadas individualmente pelas abelhas, mesmo que o pólen não seja protegido; isto é, talvez seja mais eficiente para a abelha coletar pólen com movimentos vibratórios do conjunto de estames, que manipular estame por estame.

Abelhas tropicais são de um modo geral politrópicas alimentando-se de muitas plantas diferentes (Faegri & Van der Pijl, 1979; Eickwort & Ginsberg, 1980), mas parece existir um certo grau de especialização e uma diferença na efetividade das visitas mesmo entre abelhas de tamanho e comportamentos semelhantes (Snow & Roubik, 1985). Abelhas do gênero Centris, muito comuns na RBAE forrageando em Solanum lycocarpum não foram observadas em Kielmeyera, Oxaea flavescens, também muito comum em Solanum foi observada apenas ocasionalmente em Kielmeyera. Por outro lado, as espécies de Xylocopa, que visitavam preferencialmente Kielmeyera, foram observadas frequentemente também

em Solanum.

Xylocopa hirsutissima e X. frontalis foram as abelhas grandes mais constantemente observadas nas duas espécies estudadas de Kielmeyera. Espécies de Xylocopa são importantes para a polinização de uma grande diversidade de plantas, inclusive muitas de interesse econômico como alfafa, feijão, mamão e maracujá (Hurd, 1978) sendo, principalmente nos trópicos, polinizadores específicos de várias espécies de planta (Faegri & Van der Pijl, 1979). São espécies de forrageamento oportunístico ou em alguns casos de linha-de-captura ("Trap-liners" cf. Janzen, 1971; Frankie et al., 1983). As espécies de Xylocopa encontradas em Kielmeyera são de distribuição ampla sendo que X. hirsutissima é restrita ao Brasil central e X. frontalis ocorre desde a Argentina até ao México. Estas abelhas são simpátricas no Brasil Central e podem até utilizar os mesmos substratos para nidificação (Hurd, 1978). X. hirsutissima é um polinizador potencial de Qualea spp. (Barbosa, 1983) e visitante de Styrax ferrugineus, Solanum lycocarpum e Cassia rugosa além de outras espécies de Cassia cultivadas na região de Brasília (observações pessoais). X. frontalis é uma das maiores abelhas encontradas na área da RBAE, é um polinizador potencial de Cochlospermum regium (Noronha & Gottsberger, 1980) e visitante de Solanum lycocarpum e Cassia spp. Camillo & Garófalo) (1982) estudaram o ciclo biológico e os períodos de forrageamento de X. frontalis em Botucatu, São Paulo indicando um padrão bimodal de nidificação e consequentemente de forrageamento. Caso este padrão exista também na região de Brasília, as épocas de forrageamento efetivo desta espécie de abelha, fevereiro a maio e agosto a dezembro, coincidiriam com o período de floração das espécies de Kielmeyera.

Eufriesea violascens, Epicharis schrottkii, Eulaema nigrita e Bombus atratus são espécies comuns na região de Brasília e encontradas visitando flores de outras espécies de plantas (Bráulio Dias, comunicação pessoal). Para as flores das duas espécies de Kielmeyera, sem considerar outros fatores, a eficiência de cada espécie de abelha como polinizador deve aumentar com o tamanho do

corpo, pois aumenta a probabilidade de contato com o estigma durante a visita. Assim sendo, a eficiência como polinizadores decresceria de X.frontalis para as operárias de B.atratus que são as menores dentre as abelhas grandes observadas nas flores de Kielmeyera.

Ptilloglossa sp. é uma espécie de voo rápido que visita as flores de Kielmeyera coriacea, principalmente no início da manhã. Isto coincide com observações de espécies de Ptilloglossa em Costa Rica (Frankie et al., 1983). Mas como a receptividade do estigma nas espécies de Kielmeyera só se inicia na metade da manhã, a efetividade dessa abelha como polinizador provavelmente é baixa.

As observações de comportamento de aproximação em plantas já sem flores indica que, as abelhas grandes visitantes de Kielmeyera devem memorizar a localização aproximada da fonte de alimento, o que sugere padrões de forrageamento do tipo linha-de-captura, o que coincide com o indicado pelo padrão fenológico das plantas.

As abelhas pequenas (menores de 12 mm) visitam ativamente as flores das espécies de Kielmeyera estudadas. Ao contrário de outras flores polinizadas por abelhas grandes, onde o pólen não é acessível para abelhas pequenas (Frankie et al., 1983), as flores de Kielmeyera apresentam pólen disponível. As abelhas pequenas não só recolhem o pólen, como também interferem agressivamente nas visitas das abelhas grandes. As abelhas pequenas, entretanto, são polinizadores pouco eficientes pois tocam o estigma apenas ocasionalmente e transportam relativamente pouco pólen. Como o pólen está disponível nas flores em grandes quantidades, as abelhas pequenas podem coletar, em visita a uma só flor, todo o pólen que elas conseguem transportar, provavelmente voltando ao ninho (Com exceção de Exomalopsis fulvifasciata, que apresenta padrão de visitas, muitas vezes, semelhante ao das abelhas grandes). Além de ineficiente para a polinização cruzada esse tipo de forrageamento deve estar, pelo menos em Trigona spinipes, Apis mellifera e Friesiomelita varia associado a processos de recrutamento, com as operárias utilizando sinais para guiar outras abelhas da mesma colônia para as fontes de alimento (Faegri & Van der Pijl, 1979). Esse tipo de comportamento de forrageamento em grupo pode exaurir

rapidamente o pólen de uma planta sem contribuir para a polinização cruzada.

Os coleópteros observados são pouco importantes como polinizadores, mas em K. coriacea devem influir sensivelmente na disponibilidade de pólen para os polinizadores efetivos. Todas as espécies de besouros foram observadas consumindo pólen e algumas delas como Megalostomis spp e Macroductylus sp são de gêneros reconhecidos como consumidores de partes florais de muitas espécies de plantas inclusive cultivadas (Costa-Lima, 1953 e 1955).

Abelhas pequenas, coleópteros e outros consumidores de partes florais em conjunto com os predadores, estes atraídos á flor pela grande diversidade de visitantes, certamente influem na disponibilidade de pólen e nos riscos envolvidos na polinização efetiva, contribuindo para uma perda da eficiência do sistema de polinização das espécies de Kielmeyera. A ação desses visitantes secundários pode, entretanto, induzir mudanças no comportamento dos polinizadores efetivos, que até aumentariam as taxas de polinização cruzada, como será discutido a seguir.

4.1.5. Estratégias e Eficiência do Sistema de Polinização.

As espécies estudadas de Kielmeyera apresentam um tipo de flor promíscua, com sistema reprodutivo xenogâmico e um conjunto de visitantes, entre os quais, apenas as abelhas grandes são polinizadores efetivos, embora apresentem hábitos politrópicos. Todos esses fatores devem ter influência na eficiência do sistema de polinização.

As estimativas de eficácia reprodutiva indicam que apenas 1/3 dos frutos que se formariam em condições onde o pólen não fosse limitante (polinização cruzada manual) se formam em condições naturais, por ação dos polinizadores. Estes dados indicam que existem condições fisiológicas para a formação de mais frutos e que o sistema de polinização pode estar funcionando como um fator limitante nesse processo. Neste contexto, determinadas características observadas nas duas espécies de Kielmeyera podem ser entendidas como estratégias

para melhorar a eficiência do sistema de polinização.

A presença de flores estaminadas em K. coriacea caracteriza um sistema de expressão sexual andromonóico. Nestes sistemas ocorrem flores masculinas em meio a flores hermafroditas num mesmo indivíduo (Lloyd, 1979; Willson, 1983). Segundo Lloyd (1979) o andromonocismo é frequente em plantas de frutos grandes e dispendiosos, onde o aumento da porção feminina do sucesso reprodutivo seria limitada pelos recursos fisiológicos. Esse sistema seria eficiente em plantas onde:

(a) As flores hermafroditas fossem insuficientes para assegurar visitas, atraindo os polinizadores, as flores masculinas extras aumentariam a atratividade da planta como um todo, o que segundo Willson (1983) teria três resultados: (a.1) Aumentaria o sucesso reprodutivo das flores hermafroditas associadas; (a.2) Aumentaria a variedade de pólen depositado no gineceu das flores hermafroditas permitindo "melhor" escolha quanto a abortos posteriores e (a.3) Aumentaria o sucesso da planta como doadora de pólen;

(b) Os visitantes fossem ineficientes no transporte de pólen e/ou ocorresse perda demasiada por consumo, as flores masculinas aumentariam a quantidade de pólen no sistema corrigindo as perdas;

(c) Onde a divisão do recurso pólen por muitas flores, alocando pouco pólen em cada flor, fosse importante para induzir os visitantes a comportamentos de visita que aumentassem as taxas de cruzamento.

(d) Onde o pólen fosse removido rapidamente pelos visitantes ou vento, as flores estaminadas poderiam aumentar a disponibilidade de pólen e o período de atração para os visitantes.

Willson (1983) cita ainda uma outra possibilidade

(e) onde as flores estaminadas funcionariam como mímicos das flores hermafroditas, diminuindo a predação de ovários e sementes.

Em K. coriacea, a manutenção do sistema andromonóico poderia, ao meu ver, estar associada aos itens (a) e (b). A hipótese (a) é corroborada principalmente pelos dados de dinâmica de floração de K. coriacea, que indicam predominância das flores estaminadas no início do período de floração. Nesta fase, os polinizadores talvez não tenham incluído a planta em seus percursos de coleta e, desta maneira

as primeiras flores têm menor probabilidade de serem visitadas. Portanto, alocar neste período flores estaminadas, talvez menos custosas, é certamente uma estratégia interessante. Neste caso as flores estaminadas funcionariam realmente como um recurso para aumentar a atratividade da planta. Quanto a hipótese (b), a maior quantidade de pólen produzida pelas flores estaminadas, indica que estas flores tem outras funções além de aumentar a atratividade da planta. Pode indicar, que deixar de produzir a estrutura do gineceu não representa necessariamente uma economia de recursos, mas talvez uma forma de alocar mais recursos na produção de pólen. O aumento do número de estames e ênfase na função masculina está associado à redução do gineceu em outras espécies, como por exemplo Muntingia calabura (Bawa & Webb, 1983). No caso de Kielmeyera essa diferença de alocação supriria possíveis perdas devidas a baixa eficiência dos polinizadores e melhorando o sucesso da planta como doadora de pólen (nesse último aspecto, (b) é semelhante a (a.3)).

Quanto à hipótese (c) o recurso pólen não é distribuído em pequenas quantidades nas flores da espécie estudada. O pólen também não é removido tão rapidamente que possa comprometer a atratividade da planta como proposto em (d). Quanto à hipótese (e) as plantas são parasitadas apenas por Anthonomus sp e minhas observações indicam que a ovoposição ocorre num período mais adiantado do desenvolvimento do fruto, de modo que as flores estaminadas não devem ter influência sobre as taxas de parasitismo, no caso de K. coriacea.

O andromonocismo está associado principalmente a K. coriacea var glabripes, que entre as variedades de K. coriacea apresentou a maior eficácia reprodutiva (0,56) o que pode ser um indicador da efetividade da estratégia para aumentar a eficiência do sistema de polinização.

Mas se esse sistema andromonóico é efetivo e não existem barreiras reprodutivas muito acentuadas, por que a frequência de flores estaminadas é maior em K. coriacea var. glabripes que nas outras variedades? A partir da teoria de alocação sexual, a ênfase na produção de um determinado tipo de gameta deve estar ligada ao maior

valor desse gameta para o sucesso reprodutivo do indivíduo (Charnov, 1982), o que implica que em K. coriacea, diferentes formas de alocação de recursos na reprodução das variedades devem estar sendo selecionadas por pressões ecológicas diferenciadas. Três características, observadas apenas de maneira preliminar durante o estudo, podem ser indicadoras dessas diferenças ecológicas. Inicialmente K. coriacea var. glabripes apresenta um padrão fenológico ligeiramente diferente das outras variedades, florindo em novembro e dezembro que são meses muito chuvosos. As chuvas podem diminuir a disponibilidade de polinizadores, lavar o pólen das anteras e mesmo derrubar flores, criando uma situação próxima a hipótese (b) discutida anteriormente. Mas essa explicação apenas transfere o problema para o âmbito da estratégia fenológica.

A segunda diferença seria na estatura menor dos indivíduos reprodutivos da variedade glabripes. A menor altura poderia ser um indicador de menor disponibilidade de recursos para a reprodução e de plantas mais jovens, e existe uma tendência de indivíduos mais jovens e de menor estatura investirem mais em gametas masculinos (Charnov, 1982). Seria necessário um estudo sobre a correlação da frequência de flores estaminadas com a altura dos indivíduos, o que não foi feito neste trabalho.

Finalmente, apesar das variedades serem simpátricas K. coriacea var. glabripes parece ficar mais restrita a áreas marginais do cerrado, no extremo mais baixo do gradiente de densidade, limite com a área de campo, onde os solos são mais pobres. Condições ambientais adversas, como são sugeridas por essas áreas, são também correlacionadas com maior investimento em gametas masculinos (Charnov, 1982) e poderiam também explicar as diferenças fenológicas e de estatura, já que as taxas de crescimento e acumulação de recursos para reprodução seriam menores devido as condições de "stress". Novamente seriam necessários dados quantitativos que confirmassem essas diferenças de distribuição e correlacionassem a distribuição em áreas marginais com a frequência das flores estaminadas.

K. speciosa é semelhante a K. coriacea quanto a estrutura e

eficiência do sistema de polinização, mas não apresenta flores estaminadas. Entretanto, uma certa proporção das suas flores pode permanecer aberta por até dois dias, quando a duração habitual nas duas espécies é de apenas um dia. Primack(1985) considera que a longevidade da flor, determina, dado um certo nível de atividade do polinizador, a probabilidade e o número de vezes que a flor será visitada. A longevidade afeta diretamente o número de flores abertas num dado período e, conseqüentemente, a atratividade da planta aos vetores e as taxas de cruzamentos. Acredito que em K.speciosa a ampliação na duração da flor aumente a probabilidade de visita à própria flor, já que elas são visitadas efetivamente no segundo dia, e funcione como recurso simples e pouco custoso para aumentar a atratividade da planta. Como o pólen só está disponível até a metade do primeiro dia, a flor é funcionalmente feminina no segundo dia, funcionando como um mímico da flor hermafrodita. Este mecanismo é caracterizado como auto-mimetismo ou mimetismo coespecífico(Little,1983).

Os mecanismos discutidos até o momento não promovem especificamente a polinização cruzada, mas apenas aumentam a probabilidade de visitas e a quantidade de pólen retirado das anteras ou depositado no estigma. Com muitas flores abertas diariamente os visitantes, inclusive as abelhas grandes, tendem a realizar vôos entre flores da mesma planta, promovendo principalmente a geitonogamia (polinização com pólen de flores da mesma planta). Esse tipo de cruzamento é geneticamente semelhante a autogamia (Faegri & Van der Pijl,1979) e em K. coriacea var glabripes produziu uma taxa muito baixa de frutos. Observei apenas um tipo de mecanismo que talvez seja efetivo no sentido de aumentar as taxas de cruzamentos e diminuir a geitonogamia: Existe uma grande variação no número de flores abertas por dia nos indivíduos de K. coriacea observado (Fig.8) e essa variação parece ser comum nas duas espécies estudadas. Considerando a planta como uma mancha ("patch") onde o visitante busca alimento, quanto maior for a variação dos recursos disponíveis em cada mancha, maior será o valor da procura por outra mancha e menor o tempo de permanência em cada uma (Real,1983). Um aumento da variância dos recursos pode induzir um

aumento na distância e na variabilidade dos vôos dos visitantes aumentando conseqüentemente os cruzamentos efetivos num sistema xenogâmico (Ott et al., 1985). Quando a recompensa utilizada é o néctar, a variação da quantidade produzida e do teor de açúcar pode produzir esse efeito (Frankie & Haber, 1983). No caso do recurso pólem, acredito que o controle da quantidade disponível esteja ligado ao número de flores abertas. Desta forma, a variação detectada no número de flores abertas diariamente nas espécies de Kielmeyera pode ser vista, como um mecanismo para induzir comportamentos dos visitantes que aumentem as taxas de cruzamentos efetivos.

O conjunto de visitantes, incluindo fitófagos e predadores que não agem como polinizadores, pode funcionar também como um fator de imprevisibilidade, alterando constantemente a quantidade de recursos disponíveis para os polinizadores e criando riscos, com conseqüências semelhantes às da variação diária no número de flores abertas. Nas flores de néctar, comportamento de roubo de néctar por perfuração da corola é entendido como promotor de maior deslocamento entre plantas, dos polinizadores efetivos (Gentry, 1974; Camargo et al., 1984), de forma que acredito que a ação do conjunto de visitantes consumindo pólem nas flores destas espécies de Kielmeyera tenha conseqüências semelhantes.

4.2. Frutificação e Dispersão

4.2.1. Desenvolvimento dos Frutos

Os frutos das duas espécies de Kielmeyera têm estrutura semelhante e apresentam a mesma forma de dispersão, mas períodos bem diferenciados de desenvolvimento. O período de desenvolvimento dos frutos de um modo geral é limitado, de um lado pela época de floração e de outro pela época ideal para a maturação e dispersão. A forma de desenvolvimento pode ser ajustada pela interação da planta com fitófagos, criando padrões de desenvolvimento muito diversificados nas plantas tropicais (Janzen, 1975). Nas espécies arbóreas de cerrado, a

floração não parece ser fortemente limitada a uma determinada época, sendo possível encontrar espécies florindo durante todo o ano (Mantovani, 1983) mas em compensação, o período ideal para a dispersão de diásporos anemocóricos é a estação seca, o que estabelece um limite ao período de desenvolvimento de frutos e sementes anemocóricos. Essa limitação cria nas espécies anemocóricas de cerrado dois padrões extremos de frutificação. O primeiro padrão teria um período longo de desenvolvimento, com frutos permanecendo até 12 meses na planta-mãe antes da maturação, como é o caso de K. coriacea e Qualea grandiflora, espécies que florescem no início da estação chuvosa e maturam os frutos na estação seca do ano seguinte (Ribeiro et al., 1982). O segundo padrão apresenta desenvolvimento mais rápido, com frutos maturando em menos de cinco meses após a floração, como é o caso de K. speciosa e Tabebuia caraiba, que florescem no final da estação chuvosa e maturam os frutos em seguida, na estação seca do mesmo ano (Oliveira et al., 1982 e observações pessoais). Janzen (1975) sugere que esses dois padrões, que podem ser encontrados em plantas de florestas sazonais da Costa Rica, sejam definidas por estratégias diferentes de acumulação de recursos pela planta. O desenvolvimento dos frutos de K. coriacea, e de outras espécies que se enquadrem no primeiro grupo, deve ser mantido pelo próprio produto fotossintético das folhas, que estão funcionais durante a maior parte deste período. Entretanto em K. speciosa, e outras plantas do segundo grupo, o desenvolvimento do fruto tem de ser mantido por reservas acumuladas pela planta, já que nesse período as folhas estão senescentes.

4.2.2. Sobrevivência dos frutos

A sobrevivência dos frutos e sementes das espécies estudadas é limitada em dois níveis diferentes: pelas perdas totais devidas a abortos e à predação total e por aquelas devidas ao parasitismo de frutos por Anthonomus sp.

O aborto é considerado uma forma pós-zigótica da planta regular o investimento no desenvolvimento de frutos (Lloyd, 1980;

Stephenson,1981) e talvez selecionar entre os ovários fertilizados aqueles de "melhor qualidade"(Janzen,1977; Willson & Burley,1984). É muito difícil, exigindo experimentos muito específicos separar as perdas devidas a abortos de frutos "extras", daquelas devidas a predação. Em K.coriacea foi possível observar perdas distintas nas diferentes fases de desenvolvimento do fruto. Na fase inicial ocorreu secamento total de inflorescências, devido provavelmente a ação de fungos, bem como a queda de frutos individuais, estas provavelmente mais associadas a mecanismos de aborto. Entre os frutos já desenvolvidos, as perdas totais foram mais raras e em pelo menos um caso associada a predação por aves (Psittacidae). Estas observações são consistentes com outros dados sobre abortos de frutos de um modo geral, onde as perdas por aborto estão de certa forma restritas a fase inicial do desenvolvimento, quando a alocação de recursos nos frutos é ainda pequena (Stephenson,1981; Bawa & Webb,1984). Em K.speciosa, onde o desenvolvimento do fruto é bem mais rápido não foi possível fazer observações sobre as características das perdas. Foi possível notar apenas que algumas perdas foram devidas a ação de fungos que infectavam os frutos a partir de lesões, talvez provocadas por Anthonomus sp

O parasitismo de botões de espécies de Kielmeyera por Anthonomus sp. foi estudado por Martins(1980), que observou também o mesmo coleóptero parasitando os frutos das mesmas espécies de Kielmeyera(Rogério P. Martins, comunicação pessoal,1985). Nas espécies de Kielmeyera estudadas na RBAE os prejuízos causados pelo parasitismo dos frutos foram severos, principalmente para K.speciosa. Nesta espécie não só a taxa de predação foi muito maior, como os danos secundários (sementes aderidas entre si e não dispersas) foram praticamente totais. Os frutos de K.coriacea, apesar de ficarem por mais tempo expostos na planta-mãe, apresentaram taxas de parasitismo bem menores. As paredes do fruto, quase lenhosas, de K.coriacea provavelmente dificultam a oviposição pelo inseto. Não foi possível calcular o número de sementes efetivamente perdidas durante este estudo, mas Dionello & Basta(1980) estimam em 17% o número de sementes de K.coriacea destruídas por esse tipo de parasitismo nos cerrados de Emas, SP, ao passo que Rizzini

(1971a) cita valores ainda menores (3%) para sementes coletadas na Serra do Cipó, Minas Gerais. No presente estudo, os dados de parasitismo por Anthonomus sp. foram coletados apenas para o ano de 1985 e observações não quantitativas indicam que as taxas de parasitismo devem variar de ano para ano, principalmente em K.speciosa.

4.2.3. Qualidade das sementes

As sementes dos frutos sobreviventes de K.coriacea e K.speciosa foram separadas em dois tipos (A e B). As sementes do tipo B eram geralmente imperfeitas, com pesos e/ou área menor, e apresentavam ausência do embrião e cotilédones mal formados. Tanto Dionello(1978) como Rizzini(1971a) citam altas percentagens de sementes mal formadas em K.coriacea. Essa má formação das sementes pode ser caracterizada como aborto. Bawa & Webb (1984) observaram aborto de sementes de Leguminosas em Costa Rica e acreditam que abortos de sementes não são motivados por deficiências de pólen durante a fertilização, mas uma forma da planta ajustar, de maneira mais precisa, a alocação de recursos no fruto, como sugerido também por Lloyd(1980).

4.2.4. Maturação dos frutos e dispersão

O período de maturação dos frutos e dispersão das sementes coincide nas duas espécies com os meses quentes do final da estação seca(agosto-setembro). Nesses meses, as médias de velocidade do vento são relativamente altas. Essas condições de umidade baixa e ventos favoráveis são consideradas ótimas para a dispersão de propágulos anemocóricas (Van der Pijl,1982; Sharpe & Fields,1982). A anemocoria é uma forma de dispersão extensamente distribuída nas Angiospermas, mas não a mais importante, sendo que os propágulos dispersos pelo vento são capazes de alcançar distâncias maiores, mas a probabilidade de alcançarem locais mais favoráveis ao estabelecimento é, de forma geral, menor que na zoocoria(Van der Pijl,1982).

A anemocoria é caracterizada como a forma de dispersão

típica de vegetação pioneira (Van der Pijl,1982) e habitats mais secos (Howe & Smallwood,1982). Em mata decídua da Costa Rica, por exemplo 31% das espécies de árvore eram anemocóricas (Frankie et al.,1974) e na Venezuela, 42% das espécies apresentavam este tipo de dispersão (Wilkander,1984). Em vegetação de cerrado existem dados sobre a forma de dispersão para a região de Botucatu, SP, onde 30% das espécies eram anemocóricas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger,1983), e para a região de Mogi-Guaçu,SP, onde 37% das espécies apresentavam síndrome para aquele tipo de dispersão (Mantovani,1983). Entre as árvores e arbustos da Fazenda Água limpa, DF, 41% das espécies são anemocóricas, sendo que a anemocoria é mais importante entre as espécies de maior porte, ocorrendo em 68% delas (Oliveira et al.,1982).

Esses dados indicam uma importância relativamente alta da anemocoria no cerrado,se comparada com dados citados para outros tipos de vegetação por Howe & Smallwood(1982), podendo ser atribuída a sazonalidade marcante e à distribuição da vegetação em fitofisionomias abertas, que permitem uma circulação melhor do vento. Na época de dispersão das sementes das duas espécies estudadas, que corresponde ao período de dispersão de outras espécies anemocóricas (como Aspidosperma spp. e Qualea spp.) estas e outras espécies se apresentam sem folhas, o que reduz ainda mais as barreiras ao vento e à dispersão (observação pessoal).

A adaptação à dispersão pelo vento impõe limitações ao peso e à aerodinâmica dos diásporos anemocóricos, sendo que a principal característica é um aumento da superfície em relação ao peso de modo a aumentar a flutuabilidade no ar. As várias formas diferentes de adaptação à estas condições dão origem a várias classes de propágulos (Van der Pijl,1982). Das classes de diásporos anemocóricos,as sementes e frutos alados são os maiores e mais pesados, atingindo até 15 cm de comprimento (Ridley 1930) e são comuns em árvores e principalmente trepadeiras tropicais (Wilkander,1984). Burrows(1975) separa as sementes e frutos alados em dois grupos: (1)Aqueles com massa central ou mais ou menos central e trajetória de queda variada, e (2) aqueles que apresentam movimento de rotação durante a queda. Green (1980)

separa ainda o grupo (2) em (2.a) "Rolling samaras" que seriam diásporos que apresentam movimento de rotação em dois eixos simultaneamente e (2.b) "Non rolling samaras" com rotação em apenas um eixo. Carol K. Augspurger (em preparação) estudando diásporos anemocóricos no Panamá usa uma classificação semelhante. Ela observa, entretanto, que muitos diásporos de massa central ou mais ou menos central apresentam comportamento "rolling", como por exemplo os de Lonchocarpus pentaphylus (Augspurger & Hogan, 1983), e inclui esses diásporos no grupo 2.a. Seguindo essa concepção, as sementes das espécies de Kielmeyera estudadas poderiam ser incluídas nesse grupo 2.a. Entretanto, o tipo de trajetória de queda das sementes de Kielmeyera é muito variável, o que parece concordar com as previsões de Burrows (1975), de que nas sementes com massa central ou mais ou menos central, assimetrias na formação da ala podem tornar erráticas as trajetórias de queda. A irregularidade na trajetória de queda, observada nas sementes de Kielmeyera seria responsável pelas baixas correlações existentes entre o "wing-load" e a velocidade de queda. Em diásporos de queda regular o "wing-load" explica a maior parte da variação na velocidade de queda das sementes (Green, 1980). Esse tipo de regularidade na trajetória é, entretanto, importante apenas para árvores grandes onde o planar permite que os diásporos se dispersem à distâncias razoáveis (Burrows, 1975; Van der Pijl, 1982). No caso de Kielmeyera, as plantas e conseqüentemente a altura de liberação das sementes são pequenas e o simples planar deve contribuir pouco para a dispersão efetiva. Observações em túnel de vento e no campo indicam que as sementes de Kielmeyera são liberadas na presença de turbulências e ventos mais fortes. Nessa situação uma trajetória de queda regular é constantemente perturbada e sementes com esse tipo de trajetória não devem se diferenciar muito, em termos de dispersão, de outras com forma e conseqüentemente trajetórias de queda mais irregulares.

4.3. Estabelecimento

4.3.1. Germinação

A germinação das sementes e o subsequente estabelecimento das plântulas não só são fases essenciais ao desenvolvimento das plantas superiores, como representam o período de máxima vulnerabilidade às mudanças ambientais. Dessa maneira, existe uma pressão de seleção a favor de um conjunto de características (síndrome adaptativa) que diminua a probabilidade dessa fase ocorrer em condições adversas ao crescimento. Essa síndrome envolve o ajustamento da época de maturação dos frutos e mecanismos de dormência ou inibição de germinação que possibilitem a sincronização da germinação com períodos ótimos em termos de condições ambientais (Angevine & Chabot, 1979).

No caso das espécies de Kielmeyera aqui estudadas a germinação é rápida e aparentemente não existem mecanismos de dormência ou inibição. Garwood (1983) indica, a partir de dados da Costa Rica, que em situação de seca sazonal, sementes dispersas durante a estação seca não apresentariam esses mecanismos, germinando rapidamente. Dispersas durante o período da seca, essas sementes irão germinar no início das chuvas tendo o suprimento hídrico assegurado durante toda a estação chuvosa. Garwood (1983) encontrou que a dormência era característica de sementes dispersas no final da estação chuvosa. Para essas sementes seria importante adiar a germinação, de forma que as plântulas recém-formadas não fossem destruídas pela seca. Espécies de cerrado que dispersam seus frutos em plena estação chuvosa, como Annona crassiflora e Andira humilis (Rizzini, 1971 b), e Emmotun nitens (Adriana G. Moreira, comunicação pessoal, 1986) apresentam mecanismos de "adiamento" da germinação.

Os dados de germinação em laboratório corroboram aqueles obtidos por Dionello (1978) para K. coriacea e permitem algumas comparações com K. speciosa. Enquanto K. coriacea tem comportamento semelhante na presença ou ausência de luz, K. speciosa germina com menos sucesso em condição de escuro. Os resultados parecem caracterizar

um comportamento fotoblástico positivo para a espécie, que precisaria ser confirmado por testes mais completos. A maior parte dos estudos de germinação de plantas de cerrado realizados até o momento encontrou sistemas fotoblásticos neutros, mas ocorrem plantas fotoblásticas positivas e negativas (Felippe & Silva, 1984). O fotoblastismo positivo estimula a germinação das sementes na superfície do solo e é frequentemente associado a sementes pequenas e cujo processo de germinação é mantido, pelo menos em parte, pela fotossíntese. Nesses casos, a fotossíntese se inicia muito cedo e a disponibilidade de luz pode afetar muito o sucesso e a velocidade do processo de germinação (Mayer & Poljakoff-Mayber, 1975).

O sucesso da germinação no campo foi maior para K. coriacea que para K. speciosa. Essa diferença de germinação no campo pode estar relacionada com a forma de emergência das sementes, além da própria diferença de germinação apresentada pelas sementes em laboratório. A forma de emergência de K. speciosa pode ser classificada como semi-hipogeal, a partir da classificação de Ng (1978), sem desenvolvimento do hipocótilo e com os cotilédones sempre próximos ao nível do solo. Segundo Ng (1978) esse tipo de estratégia de estabelecimento não seria ideal para cotilédones fotossintetizantes, como os de K. speciosa, sendo mais adaptada à cotilédones que funcionem apenas como órgãos de reserva. A maior parte das plântulas com cotilédones fotossintetizantes estudadas por Ng (1978) apresenta, como K. coriacea, uma estratégia de estabelecimento epigeal, com o crescimento do hipocótilo, o que posiciona os cotilédones bem acima do solo. Acredito que o crescimento do hipocótilo facilite ainda a emergência dos cotilédones de K. coriacea mesmo quando as sementes estão plantadas à profundidades maiores e dessa forma, como indicam os dados de Dionello (1978), a germinação não seria influenciada pela profundidade de plantio da semente. Com a forma de estabelecimento de K. speciosa, entretanto, a profundidade pode impedir a emergência dos cotilédones e a germinação efetiva. Estas características talvez expliquem, em parte, a baixa germinação no campo das sementes de K. speciosa, uma vez que neste experimento as sementes foram plantadas a uma certa profundidade no

solo, e esse plantio pode ter dificultado a germinação da espécie.

4.3.2. Crescimento Inicial e Sobrevivência

No Cerrado, durante a estação seca a camada mais superficial do solo permanece seca e impede o crescimento de plantas com o sistema radicular pouco profundo (Labouriau, 1966). Dispersas no final da estação seca as sementes das espécies de Kielmeyera estudadas têm que germinar e se estabelecer num período de seis meses (estação chuvosa). Mesmo com a alocação de recursos para um crescimento rápido do sistema radicular, como acontece nestas espécies, o tempo de crescimento é muito restrito e uma estação chuvosa fraca ou uma seca precipitada poderiam provocar a morte das plântulas. O espessamento radicular observado nestas espécies deve funcionar como órgão de reserva de nutrientes e água. Dionello (1978) estudou esses espessamentos em K. coriacea e cita inclusive um aparente acúmulo de amido nos tecidos. Esse tipo de espessamento, além de observado nas duas espécies de Kielmeyera são citados para plântulas de Caryocar brasiliense e Cochlospermum regium (Labouriau et al., 1964) indicando que talvez seja um mecanismo comum de sobrevivência de plântulas de espécies de cerrado. Labouriau et al. (1964) descrevem esse tipo de desenvolvimento como uma transição, a partir da germinação, de uma forma biológica funcionalmente geófito, para hemicriptófito, para caméfito e, finalmente, para fanerófito. Sarmiento & Monasterio (1983) acreditam que essa capacidade de rebrotar do solo na fase jovem de plantas arbóreas do cerrado poderiam, em muitos casos, explicar a origem de espécies vicariantes verdadeiramente caméfitas.

Com mecanismos tão adaptados às condições de cerrado é surpreendente a baixa taxa de sobrevivência de plântulas (8%) obtida por Dionello (1978), para K. coriacea no cerrado de Emas. Os resultados encontrados na RBAE e na Fazenda Água Limpa (presente estudo) indicam uma situação oposta, com altas taxas de sobrevivência das plântulas das espécies de Kielmeyera estudadas, mesmo em condições de fogo.

A sobrevivência de uma plântula está relacionada à sua

capacidade de adaptação a pelo menos três conjuntos de fatores. Primeiramente os fatores abióticos, solo e clima, que determinam disponibilidade máxima de recursos e padrões de sazonalidade, por exemplo. Em segundo lugar a interação com outras plantas, competição por espaço e nutrientes e resistência ao sombreamento. E finalmente a interação com fitófagos principalmente insetos e patógenos como fungos e bactérias, por exemplo. O primeiro conjunto de fatores foi entendido como o limitante nas condições de cerrado devido a estação seca pronunciada (Ferri,1961; Rizzini & Heringer,1962) até os trabalhos de Labouriau et al.(1963 e 1964) e Válio et al.(1966) sugerirem um quadro diferente, com sementes germinando bem e sobrevivendo às condições de cerrado. No caso das espécies de Kielmeyera aqui estudadas, os fatores limitantes à sobrevivência das plântulas estão relacionados principalmente com o terceiro conjunto de fatores. Predação de plântulas recém germinadas por insetos foi comum e, nas já estabelecidas, foi observada predação por animais maiores, provavelmente roedores. Murchamento, talvez associado a fungos, foi ainda observado em sementes recém germinadas. Certamente os fatores do terceiro grupo estão relacionados com os do segundo. A probabilidade de infecção por patógenos, por exemplo, parece aumentar com a proximidade da planta-mãe (Augspurger,1983) e com o grau de sombreamento (Augspurger,1984a,b). Sendo que este seria, inclusive, um efeito interessante de se observar em Kielmeyera, principalmente em K. coriacea que parece ter sua distribuição ligada a fisionomias mais abertas de Cerrado.

4.4. Eficiência do Processo Reprodutivo

Os resultados do presente estudo indicam que as fases limitantes para o ciclo reprodutivo das duas espécies estudadas são a polinização e a germinação, diferentemente de Astrocarium mexicanum (Sarukhan,1978), por exemplo, onde a predação dos frutos era o principal fator limitante. Em K. speciosa a predação dos frutos é também problemática e se estiver associada as taxas de parasitismo

limitaria drasticamente a reprodução da espécie. Acredito, entretanto, que as taxas de predação e parasitismo sejam variáveis de ano para ano e que possam ocorrer "anos bons" para a reprodução da espécie. De qualquer forma a menor eficiência do processo reprodutivo em K. speciosa talvez explique, em parte, as diferenças demográficas em relação a K. coriacea. Quanto a K. coriacea o número de plantas de dois anos adicionadas a população por estação reprodutiva é maior que o número de indivíduos reprodutivos estimados, e as taxas de mortalidade baixas sugerem uma população em crescimento.

5. CONCLUSÃO

Acredito que o presente estudo permitiu delinear o processo reprodutivo de Kielmeyera coriacea e K. speciosa formando um quadro ainda incompleto, mas bastante amplo que, espero, venha a servir de base para outros estudos.

Apesar de possuírem uma estrutura relativamente simples, as flores das espécies estudadas parecem estar bem adaptadas aos polinizadores efetivos, abelhas grandes. Associadas a um sistema reprodutivo xenogâmico, as espécies apresentam estratégias diferentes de floração que parecem ser uma forma de aumentar a eficiência do sistema de polinização.

Os frutos têm diferentes períodos de desenvolvimento maturam na mesma época, a estação seca, onde as condições para dispersão são ótimas. A dispersão anemocórica parece ser eficaz em condições de turbulência do ar e de ventos mais fortes, que são frequentes durante a estação seca.

A germinação é rápida e ocorre no início das chuvas, de forma que as plântulas encontram condições hídricas satisfatórias para o desenvolvimento durante toda a estação chuvosa. As plantas jovens formam um sistema radicular espessado, que parece funcionar como órgão de reserva, permitindo a sobrevivência durante a estação seca. A mortalidade devida as condições da estação seca são muito pequenas e a quase totalidade das plantas estabelecidas atingem o segundo ano de idade.

K. speciosa apresenta menores taxas de reprodução, o que pode explicar em parte as diferenças demográficas em relação a K. coriacea. Mas de um modo geral o processo de reprodução sexuada das duas espécies é perfeitamente funcional e está bem adaptado as condições da área de estudo.

É importante notar que os fatores limitantes a reprodução das espécies de Kielmeyera são todos de interação biótica e ligados à estação de crescimento (estação chuvosa). Essa característica se opõe

as idéias de que os fatores limitantes para a reprodução de plantas de cerrado estariam relacionados com as condições de dessecação e fogo (interação abiótica) durante a estação seca. Os resultados indicam que nas condições de cerrado, como em outras formas de vegetação tropical (Dobzhansky, 1950), as interações bióticas talvez sejam mais importantes que as restrições ambientais, na determinação da dinâmica de populações das espécies vegetais e da estrutura da comunidade.

6. RESUMO

O presente estudo analisa a biologia de reprodução sexuada de duas espécies arbóreas de Kielmeyera (Guttiferae), K. coriacea e K. speciosa. Foram estudados aspectos da polinização, dispersão e estabelecimento das plantas de forma a caracterizar a reprodução e sua eficiência nas condições de cerrado. O trabalho de campo foi realizado na Reserva Biológica de Águas Emendadas (RBAE), Brasília, DF (15°32'S - 15°38'S e 47° 33'W - 47°37'W), onde as espécies são simpátricas. O período de estudo foi de março de 1984 a janeiro de 1986.

As espécies florescem assincronicamente na área e praticamente não existe sobreposição entre os períodos de floração. K. coriacea floresce no início da estação chuvosa (out-dez) e K. speciosa no final das chuvas (mar-mai). Ambas as espécies apresentam um padrão longo de floração, com duração de até quatro semanas e um número de flores abertas por dia da ordem de dezenas.

As flores de ambas as espécies são semelhantes em termos estruturais. Podem ser caracterizadas como promíscuas, abertas em forma de prato e com o pólen, não protegido, exposto no centro da flor. As flores não produzem néctar e o pólen é a única recompensa para os visitantes. Entre as flores que utilizam pólen como recompensa, as das espécies de Kielmeyera podem ser consideradas intermediárias entre as flores mais primitivas e cantarófilas, e aquelas mais evoluídas, com anteras poricidas e estritamente melitófilas. Esse tipo de flor é tido como predominantemente melitófilo, sendo besouros e outros insetos visitantes secundários.

Ambas as espécies apresentam sistema reprodutivo xenogâmico, e não foram observadas barreiras reprodutivas acentuadas entre as variedades de K. coriacea, coocorrentes na área.

As flores das duas espécies atraem grande diversidade de visitantes, mas apenas as abelhas grandes (maiores de 12 mm) são polinizadores efetivos. Devido ao porte, elas tocam o estigma a cada

visita e foram observadas voando entre plantas e transportando grandes quantidades de pólen. As abelhas mais frequentes foram Xylocopa hirsutissima e X. frontalis. Estas abelhas, bem como as outras abelhas grandes, apresentam, nas flores das espécies de Kielmeyera que possuem anteras de deiscência longitudinal, comportamento vibratório semelhante ao apresentado por abelhas que coletam pólen em anteras poricidas. Abelhas pequenas, besouros e outros visitantes não são polinizadores efetivos, mas interferem na disponibilidade de pólen e, conseqüentemente, no comportamento das abelhas grandes.

Flores promíscuas e sistema reprodutivo xenogâmico parecem limitar a eficiência do sistema de polinização. Dessa maneira, as flores estaminadas frequentes em K. coriacea var glabripes são entendidas como uma forma de aumentar a atratividade da planta, a disponibilidade de pólen a ser transportado e conseqüentemente as taxas de polinização efetiva. Em K. speciosa não ocorrem flores estaminadas, mas a manutenção de algumas flores abertas por mais um dia pode ter conseqüências semelhantes.

Os frutos das duas espécies têm períodos bem diferenciados de desenvolvimento, mas a maturação coincide com a estação seca. Apesar de apresentarem um período de desenvolvimento mais curto, os frutos de K. speciosa tiveram maiores taxas de aborto e predação, e de parasitismo por Anthonomus sp. Nos frutos maduros de ambas as espécies apenas parte das sementes é efetivamente viável.

A estação seca, época de maturação dos frutos das espécies de Kielmeyera, corresponde ao período de menores umidades relativas e maiores médias de velocidade do vento, que constituem condições ótimas para a dispersão de sementes anemocóricas. Os frutos se abrem lentamente e as sementes parecem ser dispersas mais eficientemente em condições de turbulência. As trajetórias de queda não são constantes.

As sementes germinam bem em laboratório e não apresentam mecanismos de dormência. A germinação no campo é, no entanto, limitada em K. speciosa. Esta limitação parece estar associada à predação por insetos, patógenos e à forma de crescimento inicial das sementes da espécie. As plântulas de ambas as espécies formam um espessamento

radicular que permite a sobrevivência durante a estação seca. Naquela estação as plantas perdem a parte aérea, rebrotando no início das chuvas, comportamento que parece se manter por vários anos antes que a planta adquira hábito verdadeiramente fanerófito.

A análise da eficiência do sistema reprodutivo indica que a fase limitante do processo reprodutivo, em ambas as espécies, é a polinização. Em K.speciosa a sobrevivência dos frutos até a maturação e a germinação no campo também são problemáticas. De forma geral, as limitações ao processo de reprodução sexuada estão relacionadas com interações bióticas e com a estação chuvosa, e não com as condições de deficiência hídrica da estação seca.

7. SUMMARY

This study deal with reproductive biology of two sympatric wood species of the genus Kielmeyera (Guttiferae), K. coriacea and K. speciosa. Pollination, dispersal and establishment of seedlings were studied to characterize the reproductive process and its adaptation to Cerrado vegetation conditions. The study was conducted from march, 1984 to january, 1985 in Águas Emendadas Biological Reserve (15°35'S and 47°42'W) near Brasília-DF, Brasil.

The two species flower assynchronously in the area, K. coriacea flowers in the early rainy season (october to december) and K. speciosa in the late rainy season (march to may). Both species have an extensive flowering period lasting up to four weeks. The number of flowers opening in one tree per day, can be counted in the tens.

In both species the flowers are structurally similar. They are promiscuous dish-flowers with unprotected pollen, presented in the middle of the flower. They are pollen-flowers, without nectar production, and the only reward for the visitors is the pollen. Within this class of flowers, Kielmeyera is intermediate between primitive cantharophilous flowers and the evolved melitophilous flowers with poricidal anthers.

Both species show a xenogamous reproductive system. Strong barriers to reproduction between the varieties of K. coriacea were not observed in the study area.

The large flowers of Kielmeyera species attract a great diversity of visitors, but the plants are effectively pollinated only by large bees (over 12 mm body length). Xylocopa hirsutissima and X. frontalis are the most frequent visitors. I observed that they carried pollen and came into contact with the stigma on each visit. K. speciosa also is pollinated by Eufriesea violascens, Epicharis schrottkyi and Bombus attratus.

I observed that the anthers of Kielmeyera had a longitudinal deiscence but the bees showed a vibratory display, similar

to that of bees visiting flowers with poricidal anthers. Small bees, beetles and others visitors are not effective pollinators of Kielmeyera, but they interfere with visiting behavior and the amount of pollen for large bees.

Promiscuous flowers and the xenogamous reproductive systems limit the efficiency of the pollination process. I suggest that the staminate flower of Kielmeyera coriacea var glabripes is a strategy to improve the plant conspicuousness and attractiveness to pollinators. In K.speciosa staminate flowers do not occur, but the existence of some flowers, which stay open for more than one day, may have similar consequences.

The fruits of the two species have different development periods, but in both maturation occurs in the dry season. In spite of a shorter period of development, the fruits of K.speciosa presented higher rates of predation and parasitism by Anthonomus sp. The mature fruits of both species presented only 50 % perfect seeds.

Maturation time in the dry season corresponds to a period of lower relative humidity and higher average wind speed, which represent the best conditions for anemochorous seed dispersal. The fruits open slowly and the seeds appear to be more efficiently dispersed under turbulent air conditions. The trajectories of seed fall are not constant.

In the laboratory, the seeds germinated well and did not show dormancy mechanisms. In the field, however, germination was limited in K.speciosa. This limitation appears to be associated with predation by insects and pathogens, or by the kind of seedlings growth. The seedlings of both species presented a radicular thickening, which allowed them to survive during the dry season when they lose their aboveground parts, only to bud again in the early rainy season.

Pollination success limits the efficiency of the reproductive process in both species. In K.speciosa the survival rate of fruits until maturation and limited field germination are also critical to reproduction. In general the limitations to sexual reproduction in the species studied are related to biotic interactions

and the rainy season, and not with the water deficit conditions in dry season.

8. BIBLIOGRAFIA

- ANGEVINE, M.W. & CHABOT, B.F. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. In: SOLBRIG, O.T. JAIN, S. JOHNSON, G.B. & RAVEN, P.H. (eds) Topics in plant population biology. New York, Columbia University press. p. 189-206.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree Platypodium elegans, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. J. Ecol., 71: 759-771.
- _____ 1984a. Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. J. Ecol., 72: 777-795.
- _____ 1984b. Seedling survival of tropical tree species: Interaction of dispersal distance light-gaps, and pathogens. Ecology, 65(6): 1705-1712.
- _____ & HOGAN, K.P. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (Lonchocarpus pentaphyllus: Leguminosae). Amer. J. Bot., 70(7): 1031-1037.
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: Some deductions in light of recent evidence. Biol. J. Linn. Soc., 1: 155-196.
- BARBOSA, A.A.A. 1983. Aspectos da ecologia reprodutiva de três espécies de Qualea (Vochysiaceae) num cerrado de Brasília-DF. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília. 92 pp
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of trees species of a lowland tropical community. Evolution, 28: 85-92.
- BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: JONES, E.J. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental pollination biology. New York, Scientific and Academic editions. p. 394-410.
- _____ & WEBB, C.J. 1983. Floral variation and sexual differentiation in Muntingia calabura (Elaeocarpaceae), a species with hermaphrodite flowers. Evolution, 37(6): 1271-1282.

- BAWA, K.S. & WEBB, C.J. 1984. Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees: Implication for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. Amer.J.Bot., 71(5): 736-751.
- _____; PERRY, D.R. & BEACH, J.H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. Amer.J.Bot., 72(3): 331-345.
- _____; 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.
- BORROR, D.J. & DELONG, D.M. 1969. Introdução ao estudo dos insetos. São Paulo, Ed. Edgard Blucher e EdUSP. 653 pp. (Trad. de An introduction to the study of insects. New York, Holt Rinehart & Winston, 1964)
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: JONES, C. E. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental pollination biology New York, Scientific and Academic editions. p.73-113.
- BULLOCK, S.H. 1984. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica, 17(4): 287-301.
- BURROWS, F.M. 1975. Wind-borne seed and fruit movement. New Phytol., 75: 405-418.
- CAMARGO, J.M.F.; GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1984. On the phenology and flower visiting behavior of Oxaea flavescens (Klug) (Oxaeinae, Adrenidae, Hymenoptera) in São Paulo, Brasil. Beitr.Biol.Pflanzen, 59: 159-179.
- CAMILLO, E. & GAROFALO, C.A. 1982. On the bionomics of Xylocopa fontalis (Oliver) and Xylocopa grisescens (Lepelletier) in Southern Brazil. I- Nest construction and biological cycle. Rev. brasil.Biol., 42(3): 571-582.
- CHARNOV, E.L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton, Princeton University press. 355 pp.
- COSTA LIMA, A.M. 1953. Insetos do Brasil. Rio de Janeiro, Escola Nacional de Agronomia. v.8. 323 pp (Série didática, n.10)

- COSTA LIMA, A.M. 1955. Insetos do Brasil. Rio de Janeiro, Escola Nacional de Agronomia. v.9. 289 pp (Série didática, n.11)
- COUTINHO, L.M. 1978. O conceito de Cerrado. Revta. brasil. Bot. 1(1): 17- 23.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31:32-46
- _____ & MILLER-WARD. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size and the ratio of stigmatic area to the pollen bearing area of the pollinator: an hypothesis. Evolution, 35:964-974.
- DIONELLO, S.B. 1978. Germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de Kielmeyera coriacea Mart. Tese de Doutorado. São Paulo, Universidade de São Paulo. 123 pp.
- _____ & BASTA, F. 1980. Informações sobre os caracteres quantitativos e qualitativos dos frutos e sementes de Kielmeyera coriacea Mart. Brasil. flor., 44: 75-84.
- DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. Amer. Sci., 38:209-221.
- EICKWORT, G.C. & GINSBERG, H.S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. Ann. Rev. Entomol., 25: 421-446.
- ESPINOZA, W. AZEVEDO, L.G. & JARRETA Jr, M. 1982. O clima da região dos cerrados em relação á agricultura. Brasília, EMBRAPA-CPAC Circular técnica No.9. 37 pp.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. 3 ed. Oxford, Pergamon press. 244 pp.
- FELIPPE, G.M. & SILVA, J.C.S. 1984. Estudos de germinação em espécies do Cerrado. Revta. brasil. Bot., 7(2):157-163
- FERREIRA, M.B. 1976. Reserva Biológica de Águas Emendadas. Dados sobre a composição florística- I. Cerrado (Brasília), 8(32): 24-29.
- FERRI, M.G. 1961. Aspects of the soil-water-plant relationships in connection with some brasilian types of vegetation. In UNESCO, Tropical soils and vegetation Proceedings of the Abidjan Symposium, 1959. pp 103-109.

- FRANKIE, G.W. BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowland of Costa Rica. J.Ecol., 62: 881-919.
- _____ & HABER, W.A. 1983. Why bees move among mass-flowering neotropical trees. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental pollination ecology. New York, Scientific and Academic editions. pp.360-372.
- _____ ; HABER, W.A.; OPLER, P.A. & BAWA, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental pollination ecology. New York, Scientific and Academic editions. pp. 411-447.
- GARWOOD, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. Ecol. Monographs, 53(2):159-181.
- GENTRY, A.H. 1974. Coevolutionary patterns in central american Bignoniaceae. Ann.Missouri Bot.Gard., 61: 728-759.
- GOTTSBERGER, G. 1977. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. Plant Syst.Evol. suppl.1:211-226
- GOTTSBERGER, G. 1970. Beitrage zur biologie von Annonaceaeen-Blueten. Oesterr. bot. Z., 118: 237-279.
- _____ & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1983. Dispersal and distribution in the Cerrado vegetation of Brazil. Sonderbd. naturwiss.Ver.Hamburg, 7:315-352.
- GRANT, V. 1981. Plant speciation. New York, Columbia Univ. press. 563 pp.
- GRIBEL, R. 1986. Ecologia da polinização e dispersão de Caryocar brasiliense Camb.(Caryocaraceae) na região do Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília. 110 pp.
- GREEN, D.S. 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. Amer.J.Bot., 67(8):1218-1224.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. London, Academic press. 892 pp.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann.Rev Ecol.Syst., 13:201-228.

- HURD, P.D. 1978. Annotated catalog of the carpenter bees (Genus *Xylocopa* Latreille) of the Western hemisphere (Hymenopterae: Anthophoridae). Washington, Smithsonian Inst. press. 106 pp.
- JANZEN, D.H. 1975. Ecology of plants in the tropics. London, Edward Arnold ltd. 79 pp.
- _____ 1977. A note on optimal mate selection by plants. Am. Nat. 111:365-371.
- KIRKBRIDE, M.C.G. & GONZALES, M.I. 1982. Notas preliminares sobre o sistema de reprodução da espécie *Byrsonima crassa* Nied em uma área de cerrado do Distrito Federal. In Resumos do XXXIII Cong Nac. de Botânica. Maceió. UFAL. pp. 167.
- KLEIN, R.M. & KLEIN, D.T. 1979. Research methods in plant science. New York, Natural History press. 756 pp.
- LABOURIAU, L.G. 1966. Revisão da situação da ecologia vegetal nos Cerrados. An.Acad.Brasil.Ci., 38(Supl.):5-38.
- _____ ; VÁLIO, I.F.M.; SALGADO-LABOURIAU, M.L.; HANDRO, W. 1963. Nota sobre a germinação de sementes de plantas de cerrados em condições naturais. Rev.brasil.Biol., 23(3):227-237.
- _____ ; VÁLIO, I.F.M.; HERINGER, E.P. 1964. Sobre o sistema reprodutivo de plantas dos Cerrados - I. An.Acad.Brasil.Ci., 36: 449-464.
- LITTLE, R.J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. Handbook of experimental pollination biology. New York, Scientific and Academic publ. pp. 294-309.
- LLOYD, D.G. 1979. Parental strategies in Angiosperms. New Zeal.J. Bot., 17:595-606.
- _____ 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. New Phytol., 86:69-79.
- MACHADO, I.C.S. MARTINS, A.B. & SHEPHERD, G.J. 1986. Estudos preliminares sobre o sistema de reprodução em três espécies de *Inga* (Leguminosae: Mimosoidae). In: Resumos do XXXVII Congresso Nacional de Botânica. Ouro Preto, UFOP. p. 37.

- MANTOVANI, W. 1983. Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Campinas, Univ. Estadual de Campinas. 147 pp.
- MARTINS, R.P. 1980. Aspectos ecológicos de insetos parasitos de botões florais de Kielmeyera e outras plantas de cerrado. Dissertação de Mestrado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas. 106 pp.
- MAURY, C.M.R.F. RAMOS, A.E. OLIVEIRA, P.E.A.M. 1985. A vegetação da Reserva Biológica de Águas emendadas, Distrito Federal. In: Resumos do V Cong. An. Soc. Botânica de São Paulo. Botucatu, IBBMA-UNESP. p. 23.
- MAYER, A.M. & POLJAKOFF-MAYBER, A. 1975. The germination of seeds. 2ed. Oxford, Pergamon press. 192 pp.
- NG, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: TOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. Tropical trees as living systems. Cambridge, Cambridge university press. pp.129-162.
- NORONHA, M.R.P. & GOTTSBERGER, G. 1980. A polinização de Aspilia floribunda (Asteraceae) e Cochlospermum regiun (Cochlospermaceae) e as relação das abelhas visitantes com outras plantas do cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. Revta. brasil. Bot., 3(1/2):67-78.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. MOREIRA, A.G. & MARTINS, T.L.F. 1982. Importância da anemocoria nas diferentes fisionomias de vegetação da Fazenda Água limpa, Brasília-DF. In: Resumos da 34a Reunião anual da Soc. Brasil. Progresso da Ciência. Campinas, SP.
- OTT, J.R. REAL, L.A. & SILVERFINE, E.M. 1985. The effect of nectar variance on bumblebee patterns of movement and potential gene dispersal. Oikos, 45:333-340.
- PERCIVAL, M.S. 1965. Floral biology. Oxford, Pergamon press. 243 pp
- PRIMACK, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. Ann. Rev. Ecol Syst., 16:15-37.

- RABELO, G.H. & LOUZADA, D. 1984. Jacarés de Águas Emendadas. In: Resumos do XI Cong. Brasil. de Zoologia. Belém,
- RADFORD, A.E. DICKSON, W.C. MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. Vascular plant systematics. New York, Harper and Row publ. 880 pp.
- REAL, L.A. 1983. Microbehavior and macrostructure in pollinator - plant interactions. In: REAL, L.A. Pollination biology. Orlando Academic press. pp 287-304.
- RIBEIRO, J.F. GONZALES, M.I. OLIVEIRA, P.E.A.M. & MELO, J.T. 1982. Aspectos fenológicos de espécies nativas do Cerrado. In: Anais do XXXII Congr. Nac. de Botânica. Teresina, Ed. Univ. Federal do Piauí. pp.181-198.
- RIZZINI, C.T. 1971a. Aspectos ecológicos da regeneração em algumas espécies do Cerrado. In: Ferri, M.G. ed. III Simpósio sobre o cerrado. São Paulo, Edgard Blucher ed. pp.61-64.
- _____ 1971b. Sobre as principais unidades de dispersão do Cerrado. In: Ferri, M.G. ed. III Simpósio sobre o Cerrado. São Paulo, Edgard Blucher ed. pp.117-132.
- _____ & HERINGER, E.P. 1962. Preliminares acerca das formações vegetais e do reflorestamento no Brasil central. Rio de Janeiro, Secretaria de Agricultura. 79 pp.
- RIDLEY, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. Ashford, L. Reeve. 744 pp.
- SADDI, N. 1982. A taxonomic revision of the genus Kielmeyera Mart. PhD Thesis. University of Reading.
- SARAIVA, L.C. & CESAR, O. 1986. Biologia da polinização de Styrax ferrugineus Nees et Mart (Styracaceae). In: Resumos do XXXVII Cong. Nac. de Botânica. Ouro Preto, Univer. Federal de Ouro Preto. p. 42.
- SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology. In: BOULIERE, F. (ed). Ecosystems of the world: Tropical savannas. Amsterdam, Elsevier Scient. Publ. Co. pp 79-108
- SARUKHAN, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In TOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. Tropical trees as living systems. Cambridge, Cambridge university press. pp.163-184.

- SAZIMA, M. 1978. *Biologia floral de espécies de Velloziácea na Serra do Cipó, Minas Gerais*. Tese de Doutorado. São Paulo, Universidade de São Paulo. 188 pp.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St.Hil. (Lythaceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ci. Cult.*, 27(4): 406-416.
- SHARPE, D.M. & FIELDS, D.E. 1982. Integrating the effects of climate and seed fall velocities on seed dispersal by wind: A model and application. *Ecol.modell.*, 17: 297-310.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1972. Anthese und Bestäubung der Rubiaceen *Tocoyena brasiliensis* und *T.formosa* aus dem cerrado brasiliens. *Oesterr. bot. Z.*, 120: 1-13.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1973. Blüten und fruchtbiologie von *Butia leiospatha* (Arecaceae). *Oesterr. bot. Z.*, 121: 171-185.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1975. Ueber sphingophile Angiospermen brasiliens. *Plant. Syst. Evol.*, 123: 157-184.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G. 1962. *Statistical methods*. Iowa, Iowa State University press.
- SNOW, A.A. & ROUBIK, D.W. 1985. Pollen transfer by bees visiting two tree species in Panama. Submetido à *Biotropica*.
- STEBBINS, G.L. 1974. *Flowering plants, evolution above species level*. Cambridge, Belknap press. 397 pp.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, 12: 253-279.
- VÁLIO, I.F. & MORAES, V. 1966. Sobre o sistema reprodutivo de plantas dos Cerrados - II. *An.Acad.Brasil.Ci.*, 38(supl.): 219-224
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 3 ed. Berlin, Springer-Verlag. 213 pp.
- VOGEL, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: *The pollination of flowers by insects* (Linnean Soc. Symp. Series No. 6). London, Academic press. pp. 89-96.
- WASER, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Scientific and Academic ed. pp. 277-293

- WESTOBY, M. 1981. How diversified seed germination is selected. Am. Nat., 118: 882-885.
- WILKANDER, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. Biotropica, 16(4):276-286.
- WILLIAMS, G.C. 1975. Sex and evolution. Princeton, Princeton Univ. press. 200 pp.
- WILLSON, M.F. 1983. Plant reproductive ecology. New York, John Wiley & Sons. 282 pp.
- WILLSON, M.F. & BURLEY, N. 1984. Mate choice in plants: Tactics, mechanisms and consequences. Princeton, Princeton University press. 282 pp.
- WYATT, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: REAL, L.A. Pollination biology. Orlando, Academic press. pp.51-95.