

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Ferdinandusa speciosa* POHL
(RUBIACEAE) EM UBERLÂNDIA, MG**



CIBELE CARDOSO DE CASTRO

ORIENTADOR: Prof. Dr. Paulo Eugênio de Oliveira

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de Biologia Vegetal.

Campinas - 1997

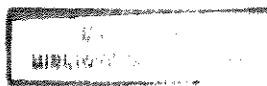
Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a)

Cibele Cardoso de Castro

aprovada pela Comissão Julgadora.

09/04/97

A. M. L. O.



FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Castro, Cibeles Cardoso de

C279b Biologia reprodutiva de *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae)
em Uberlândia, MG. / Cibeles Cardoso de Castro. -- Campinas,
SP:[s.n.], 1997.
49f: illus.

Orientador: Paulo Eugênio A.M. Oliveira

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

1. Rubiaceae. 2. Polinização. 3. Reprodução - Biologia.

I. Oliveira, Paulo Eugênio A.M. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia.

III. Título.

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	TI UNICAMP
	C279b
Ex.	37.878
	229/99
	D ☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	11/06/99
N.º CPD	

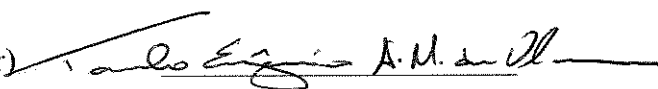
CM-00124225-1

Campinas, 09 de abril de 1997.

BANCA EXAMINADORA

TITULARES

Prof. Dr. Paulo Eugênio A. M. de Oliveira (Orientador)



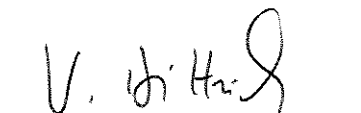
Assinatura

Profa. Dra. Marlies Sazima



Assinatura

Prof. Dr. Volker Bittrich



Assinatura

SUPLENTE

Profa. Dra. Sigrid Jung-Mendaçoli



Assinatura

APROVADA

Dedico este trabalho aos meus pais,

Aparecido e Maria Cecília.

AGRADECIMENTOS

Durante o desenvolvimento deste trabalho, recebi ajuda de diversas pessoas, às quais gostaria de agradecer.

Paulo Eugênio de Oliveira sugeriu e orientou este trabalho com dedicação e competência ímpares, tendo participação especial em minha formação profissional durante todo o tempo em que convivemos.

Andréa Cardoso e Pira foram muito importantes na fase pré-tese, fazendo crescer meu interesse por esta área tão fascinante da Biologia, culminando neste trabalho, além da inestimável amizade com a qual sempre pude contar.

Marlies Sazima acompanhou meus primeiros passos no estudo da biologia reprodutiva das plantas e contribuiu, juntamente com Volker Bittrich, Sigrid Jung-Mendaçoli e Ana Odete Vieira na fase de pré-banca.

Inara Leal me ajudou na preparação dos diagramas de clima e de observação focal, além de estar ao meu lado desde 1991, tornando-se uma "irmã a mais". Aproveito para agradecer às minhas irmãs Ana e Andrea pelo incentivo, por fazerem propaganda de mim na família e por terem paciência comigo.

Carol fez o mapa e as ilustrações, Ivan Schiavini ajudou nos registros de herbário e Marli Ranau acompanhou os experimentos de germinação; Marta e Volker auxiliaram no "abstract", e Ari Gomes nos dados de néctar.

Hipólito, Ramon e PA estiveram presentes em algumas etapas do trabalho de campo com muito boa vontade, apesar da lama.

Os professores e funcionários do Departamento de Biociências da UFU contribuíram para o desenvolvimento tranquilo do trabalho em Uberlândia, dividindo aquele espaço comigo e colocando-se à disposição em muitas situações.

Sr. Guimarães autorizou-me para trabalhar na área da Piscicultura do Parque Sabiá, pela qual era responsável, além de contar-me o que os beija-flores faziam enquanto eu não estava lá. Os funcionários do Parque facilitaram meu trabalho de diversas maneiras, inclusive desviando a atenção das capivaras para eu poder entrar (sem medo) na área de estudo.

O mestrado não teria sido tão legal sem meus amigos: Paulinho, Flávia, Teresa, Vidal, Dedéia, Caio, Nívea, Isaac, Karim, Edu, Márcio, Meire, Pedroni, Camilinha e Lu Sertão.

Em Uberlândia, quero agradecer especialmente à amizade da Maria José, Karen e demais moradoras do pensionato; ao Alex, Nelson, Simone, Telumi, Daniel, Érika, Cris, Fabiana, Ana Flávia, Adriana, Giovan, Ana e Space, além dos moradores da Maria Quitéria, muito especiais: PA, Ramon, Leo, Paulo, Guimba e Gugu.

Agradeço a todos os amigos da UNICAMP, com os quais tenho dividido grande parte da minha vida durante todos estes anos.

ÍNDICE

1. Introdução	01
2. Material e métodos	06
2.1. Área de estudo	06
2.2. Fenologia	10
2.3. Morfometria, eventos florais e néctar	10
2.4. Sistema de cruzamentos	11
2.5. Visitantes florais	12
3. Resultados	14
3.1. Fenologia	14
3.2. Morfometria e eventos florais	14
3.3. Néctar	21
3.4. Sistema de cruzamentos	21
3.5. Visitantes florais	25
4. Discussão	29
4.1. Fenologia	29
4.2. Atributos florais	30
4.3. Protandria	31
4.4. Néctar	34
4.5. Sistema de cruzamentos	36
4.6. Visitantes florais	39
4.7. Ornitofilia na família Rubiaceae	41
5. Referências bibliográficas	44

RESUMO

O estudo da biologia floral e sistema de reprodução de *Ferdinandusa speciosa* foi realizado durante os meses de março a agosto de 1996 em Uberlândia, MG.

Ferdinandusa speciosa é uma arvoreta que ocorre em margens alagadas de matas de galeria. As populações estudadas floresceram de março a julho, apresentando pulsos de emissão de inflorescências que conferiram uma certa assincronia de floração tanto individual quanto populacional. As flores estão dispostas em inflorescências cimosas, possuem corola vermelha, tubular, levemente curvada, medindo cerca de 4,7 cm de comprimento. São protândricas, têm duração de dois dias e a oferta de pólen precede em um dia a receptividade estigmática. Tanto o início da antese quanto a abertura dos lábios estigmáticos ocorrem no crepúsculo. O néctar está disponível nas fases masculina e feminina, apresentando maior concentração de açúcares na fase masculina.

Ferdinandusa speciosa é uma espécie autocompatível, não apomítica e com baixa produção de frutos em condições naturais. Não houve diferença significativa entre a produção de frutos formados por autopolinização e polinização cruzada, e os tubos polínicos em pistilos destes experimentos atingiram a base do ovário 24 horas após a polinização. As sementes formadas por polinização cruzada são maiores, com maior massa e taxa de germinação maior do que as formadas por autopolinização. Este resultado indica que, embora a espécie seja autocompatível, a polinização cruzada é vantajosa. Duas espécies de beija-flor polinizam as flores de *F. speciosa*: *Chlorostilbon aureoventris* e *Phaethornis pretrei*.

ABSTRACT

A study of the floral biology and breeding system of *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae) was carried out from March to August of 1996 in Uberlândia, MG, southeastern Brazil. *Ferdinandusa speciosa* is a shrub that occurs in swampy edges of gallery forests. The populations flowered from March to July, and presented asynchrony in the individual and population levels. The flowers are arranged in cymose inflorescences, are red, slightly curved and have approximately 4.7 cm in length. The flowers are protandrous, last for two days and the pollen is available one day before the stigma becomes receptive. The beginning of anthesis and the opening of the stigmatic lips occur at dusk. The nectar is secreted both during the male and female phase. *Ferdinandusa speciosa* is a self-compatible, non-apomitic species, with low fruit production under natural conditions. No differences were found between fruit set of self- and cross-pollinated flowers, and the pollen tubes in pistils of these treatments reached the base of the style 24 hours after pollinations. The seeds formed by cross-pollination are bigger, heavier and show a higher germination rate than those formed by self-pollination. This result indicates that, although the species is self-compatible, cross-pollination is advantageous. The flowers are visited and pollinated by two hummingbird species, *Chlorostilbon aureoventris* and *Phaethornis pretrei*.

1. INTRODUÇÃO

Até as primeiras décadas do século XIX, devido principalmente ao sistema sexual de classificação de Lineu, as estruturas reprodutivas das plantas eram reconhecidas como caracteres constantes dentro dos grupos taxonômicos. A necessidade das contribuições masculina e feminina ou apenas feminina (apomixia) para a formação de sementes já era aceita. Com a contribuição de Sprengel e Darwin (apud Baker 1983), algumas diferenças na formação de frutos provenientes de polinização cruzada e autopolinização começavam a ser discutidas. A teoria evolutiva de Darwin, na segunda metade do século XIX, aumentou o interesse dos estudiosos acerca das vantagens seletivas da alogamia, publicando-se muitos trabalhos sobre morfologia e funcionamento das partes florais. Dentre eles, salientam-se as obras de Muller e de Knuth (apud Baker 1983). Após um declínio da pesquisa nas primeiras décadas do século XX, o neo darwinismo trouxe à tona questões sobre a importância evolutiva do fluxo gênico, tornando necessário o conhecimento sobre os sistemas de reprodução e biologia floral (Baker 1983). O conceito e a descrição das síndromes de polinização foram marcados pela obra de Faegri & van der Pijl (1980).

A polinização é a transferência dos grãos de pólen das anteras até o estigma, representando uma pré-condição para a fertilização da oosfera no saco embrionário e desenvolvimento do óvulo em semente (Proctor et al. 1996). A polinização envolve, na maioria das vezes, um vetor biótico (animal) ou abiótico (água, vento). No caso de flores polinizadas por animais, o processo é constituído por dois lados de uma relação mutualística: os vetores obtêm recurso das flores que visitam e as flores obtêm serviços de polinização dos animais (Faegri & van der Pijl 1980, Proctor et al. 1996).

Os visitantes florais representam, portanto, o caminho através do qual a planta realizará grande parte da troca de seu material genético dentro e fora da população à qual pertence. Esta interação constitui um dos possíveis mecanismos de especiação em plantas, podendo implicar em competição por polinizadores e muitas vezes sendo responsável pela distribuição e fenologia de florescimento das espécies de planta, bem como de sua biologia floral.

Dentre os recursos que as flores podem oferecer aos polinizadores, como alimento (pólen, néctar, óleo), abrigo, sítio de acasalamento, calor ou substâncias odoríferas, o néctar é

o mais comum (Endress 1994). Esta substância, produzida pelos nectários, constitui-se principalmente de água e polissacarídeos, além de aminoácidos, lipídios e uma série de outros componentes, cuja presença e concentração variam de espécie para espécie (Baker & Baker 1973).

Uma gama de animais dos mais variados grupos são adaptados para utilizar o néctar floral em sua dieta. Assim, abelhas e morcegos podem coletar pólen e néctar de uma ou várias espécies de planta em uma certa localidade; aves passeriformes coletam néctar, pólen e corpúsculos sólidos, enquanto os beija-flores coletam exclusivamente néctar (Stiles 1981, Endress 1994).

A ornitofilia, ou polinização pelas aves, foi reconhecida cientificamente no final do século passado, tornando-se melhor definida nas primeiras décadas deste século (Faegri & van der Pijl 1980). Inicialmente os estudos enfatizavam as adaptações das plantas às aves, mas a partir das décadas de 70 e 80, houve um crescente interesse na ecologia de forrageamento, demanda energética e comportamento social destes animais (Stiles 1981).

As flores ornitófilas geralmente apresentam antese diurna, corola tubular relativamente rígida e de coloração atrativa, geralmente nas cores vermelho/amarelo/laranja. O néctar abundante, distante dos órgãos sexuais e a ausência de odor são outras características deste tipo de flor (Faegri & van der Pijl 1979). Entretanto, devido ao hábito generalista das aves, flores com atributos diversos podem também ser utilizadas (Araújo 1995, Buzato et al. 1994).

Existem vários caminhos através dos quais as aves podem ter evoluído este comportamento alimentar, como por exemplo, visitando folhagem à procura de água (hábito comum em aves de florestas tropicais) ou dirigindo-se às flores à procura de pequenos insetos ou de tecidos florais (Faegri & van der Pijl 1980, Proctor et al. 1996).

Cerca de 50 famílias de aves possuem representantes com diferentes graus de adaptação à dieta nectarívora, destacando-se, no Velho Mundo, principalmente os Nectariniidae (“sunbirds”), Meliphagidae (“honeyeaters”), Drepaniidae (“honeycreepers”) e os Trochilidae e Psittacidae no Novo Mundo (Stiles 1981, Proctor & Yeo 1996). Os beija-flores (Trochilidae) constituem o grupo mais especializado na dieta de néctar floral, apresentando grande diversidade e estando bem representados na maioria dos ambientes da região neotropical (Stiles 1981).

Os beija-flores estão distribuídos em duas subfamílias, Trochilinae e Phaethorninae. Estes grupos possuem diferenças quanto aos principais habitats de ocorrência, grupos de plantas que utilizam e modo de forrageamento (Stiles 1981). Cerca de 300 espécies de beija-flores ocorrem nos neotrópicos, tendo como centro de diversidade os Andes (Stiles 1981, Grant & Grant 1968) e a Amazônia (Stiles 1981). Plantas polinizadas por beija-flores constituem importante componente das comunidades neotropicais (Bawa 1990), podendo representar de 10 a 15% das espécies de Angiospermas, em uma dada comunidade (Feinsinger 1983, Buzato 1995).

Um dos fatores que determinam se um animal pode ou não ser dependente do recurso floral é a relação entre sua demanda de energia e a quantidade de alimento que as flores podem oferecer. Esta relação irá influenciar o movimento de flor para flor e de planta para planta, sendo a base mais comum sobre a qual evoluíram os padrões de fluxo gênico e as adaptações mútuas entre plantas e polinizadores (Heinrich 1975).

Informações sobre mecanismos reprodutivos são essenciais para o entendimento dos padrões de fluxo gênico e a diferenciação genética dentro de e entre populações (Proctor et al. 1996). São fundamentais para o entendimento da especiação, das relações genéticas entre espécies (Bawa 1974), para determinar a frequência de diferentes sistemas de polinização e conseqüentemente entender a estrutura e organização de uma comunidade (Bawa et al. 1985a,b).

Existem trabalhos que centram atenção no sistema reprodutivo das espécies de planta em comunidades, analisando a proporção entre espécies autocompatíveis e autoincompatíveis (Bawa 1974, Bawa et al. 1985a), frequência de diferentes tipos de sexualidade floral (Bullock 1985), ou dizem respeito a uma ou mais famílias em particular (Bawa e Beach 1983, Oliveira & Silva 1993). Em ambientes de cerrado, levantamentos dos sistemas de polinização foram realizados por Gottsberger (1986), Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) e por Oliveira (1991).

A família Rubiaceae apresenta grande variabilidade de sistemas sexuais (Bawa 1974, Robbrecht 1988). É um grupo de plantas tipicamente tropical e lenhoso que ocupa a quarta posição em número de espécies dentre as Angiospermas. A presença de folhas opostas (ou verticiladas), inteiras e estípulas inter (ou intra) peciolares são características de fácil identificação no campo e sempre destacadas quando nos referimos à Rubiaceae. No entanto, o

ovário infero e os estames isômeros aderidos ao tubo da corola regular são características que definem a maior parte da família, distinguindo-a das demais Angiospermas (Cronquist 1981). A família compreende mais de quarenta tribos, distribuídas em quatro subfamílias, distintas entre si principalmente devido a caracteres reprodutivos (Fig. 1) (Robbrecht 1988).

Três estratégias reprodutivas podem ser encontradas na família: apresentação de pólen no estilete, heterodistília e anemofilia (Fig. 1) (Robbrecht 1988). A apresentação de pólen no estilete é um tipo de apresentação secundária de pólen caracterizada por deiscência das anteras e deposição dos grãos no estilete ou no estigma ainda não receptivo na fase de botão (Robbrecht 1988, Nilsson et al. 1990, Imbert & Richards 1993). A heterodistília é caracterizada por separação espacial recíproca entre altura de filetes e estilete de dois tipos de flores, produzidas por indivíduos diferentes. Flores com estilete curto e filetes longos são denominadas brevistilas, enquanto as longistilas possuem o inverso. Associadas a estas diferenças entre os dois morfos estão a morfologia da corola, tamanho e número de grãos de pólen e morfologia do estigma (Ganders 1979, Sobrevilla et al. 1983, Richards & Koptur 1993), não havendo, geralmente, diferenças nos caracteres vegetativos (Barrett & Richards 1990). A anemofilia é encontrada principalmente em tribos mais derivadas, como Anthospermae e Theligonae. Para Robbrecht (1988) estas estratégias reprodutivas são muito constantes nas tribos.

O gênero *Ferdinandusa* (Cinchonoideae-Cinchoninae) possui 24 espécies pantropicais, sendo que apenas duas ocorrem em formações de cerrado, *F. speciosa* e *F. elliptica* (Paulo E. Oliveira, com. pess.). O gênero é caracterizado pelo cálice cupuliforme com dentes curtos, estilete filiforme com ápice bifido ou clavado, frutos deiscentes e sementes aladas (Barroso 1978). *Ferdinandusa speciosa* é uma arvoreta que ocorre em bordas alagadas de matas de galeria e não foi encontrado nenhum dado a respeito da biologia reprodutiva desta espécie.

O objetivo deste estudo é apresentar os vários aspectos da biologia floral e do sistema reprodutivo de *Ferdinandusa speciosa* em remanescentes de matas-de-galeria no município de Uberlândia, MG.

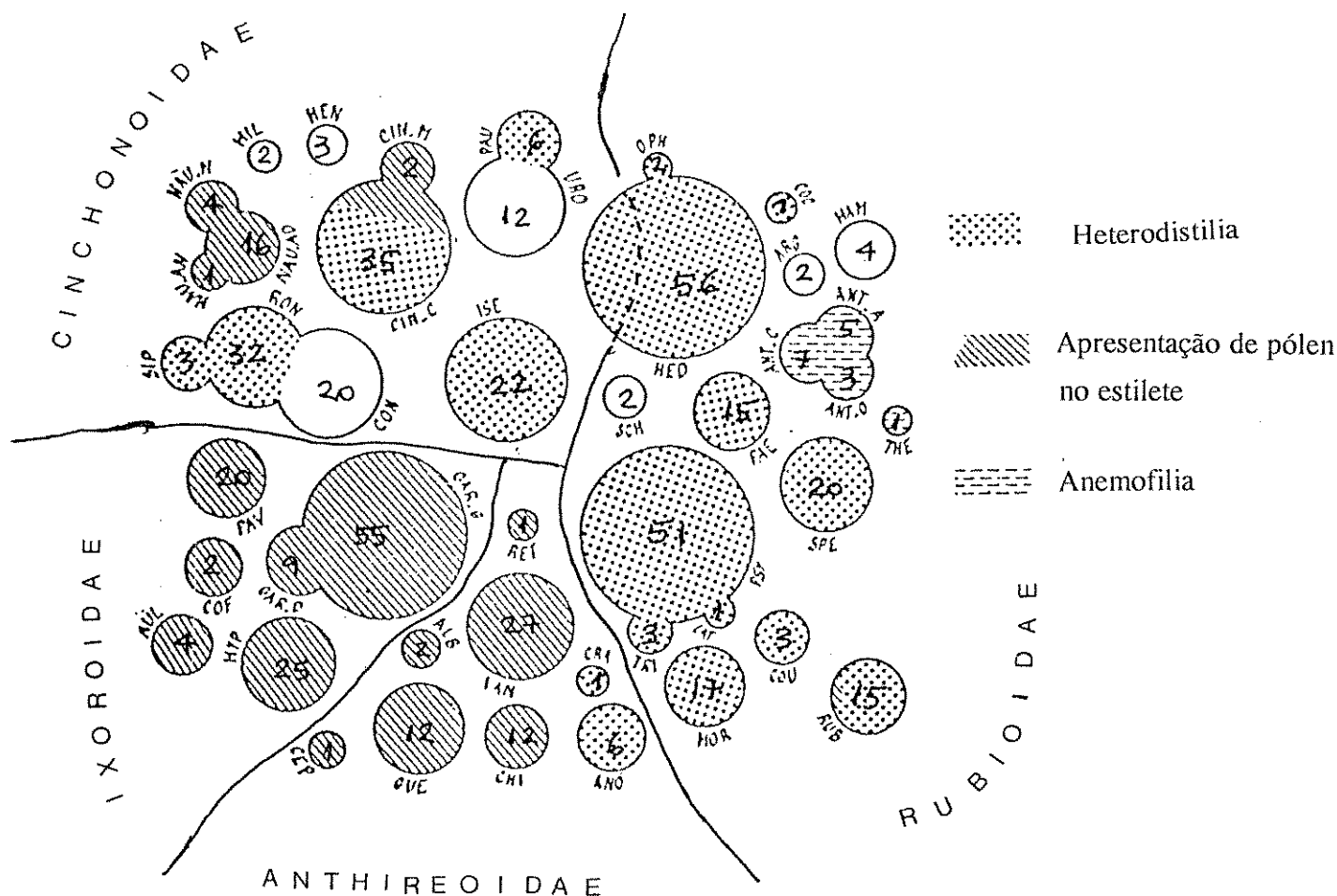


Figura 1: Representação diagramática da classificação tribal e da distribuição dos três principais mecanismos florais encontrados na família Rubiaceae. A área dos círculos (tribos e subtribos) corresponde ao número de gêneros incluídos em cada grupo; estes números (geralmente aproximados) são dados em cada círculo. As abreviações das tribos são as três primeiras letras de seus nomes; subtribos são indicadas pela primeira ou duas primeiras letras.

Abreviações para tribos e subtribos (* taxa de posição incerta, não representados no diagrama). Fonte: Robbrecht 1988.

Alb. Albertae	Gar. Gardenieae	-N. Naucleinae
Ant. Anthospermae	-D. Diplosporinae	Oph. Ophiorrhizeae
-A. Anthosperminae	-G. Gardeniinae	Pae. Paederieae
-C. Coprosminae	Gue. Guettardeae	Pav. Pavetteae
-O. Operculariinae	Ham. Hamelieae	Pau. Pauridiantheae
Arg. Argostemmatae	Hed. Hedyotideae	*Per. Perameae
Aul. Aulacocalyceae	Hen. Henriquezieae	Psy. Psychotrieae
*Cat. Catesbaeae	Hil. Hillieae	Ret. Retiniphyleae
Cep. Cephalantheae	*Hip. Hippotieae	Ron. Rondeletieae
Chi. Chiococceae	Hyp. Hypobathreae	Rub. Rubieae
Cin. Cinchoneae	Ise. Isertieae	Sch. Schradereae
-C. Cinchoninae	*Jac. Jackieae	Sip. Sipaneeae
-M. Mitragninae	Kno. Knoxieae	Spe. Spermacoceae
Coc. Coccocypseleae	Lat. Lathraeocarpeae	*Tam. Tammsieae
Cof. Coffeae	Mor. Morindeae	The. Theligoneae
Con. Condamineae	Nau. Naucleae	Tri. Triainolepideae
Cou. Coussereae	-Ad. Adininae	Uro. Urophyllae
Cra. Craterispermeae	-An. Neolamarckiinae	Van. Vanguerieae

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A coleta dos dados de fenologia, sistema reprodutivo, morfologia e eventos florais, além de grande parte das observações focais foram realizados no Parque do Sabiá (Fig. 2), município de Uberlândia, MG (18°55 'S: 48 °17' W), durante os meses de março a setembro de 1996. Foram também realizadas observações complementares de visitantes florais e coleta de flores na Fazenda Experimental do Glória, no mesmo município.

O Parque do Sabiá possui cerca de 30 hectares de cobertura vegetal, incluindo mata. A maior parte da área é ocupada por mata mesofítica semidecídua e o restante por mata de galeria que acompanha o córrego Jataí. Há uma área de transição entre mata e cerrado (em duas extremidades opostas da mata), além de uma pequena formação de vereda (Guilherme & Nakajima 1994) (Fig. 2). A mata da Fazenda Experimental do Glória situa-se às margens da Rodovia BR-050 (Uberlândia-Uberaba). Nas duas localidades as populações estudadas situavam-se em remanescentes de matas de galeria.

A cidade de Uberlândia está situada a uma altitude próxima de 890m. Segundo a escala de Köppen, o clima é caracterizado como Aw megatérmico, com estações de seca e chuva bem definidas (Fig. 3), podendo ocorrer temperaturas altas no verão (acima de 35°) e baixas no inverno (Rosa et al. 1991). A precipitação anual e a temperatura média oscilam em torno de 1550 mm e 22°C, respectivamente (Rosa et al. 1991).

Matas de galeria são formações florestais mesofíticas, com variáveis graus de deciduidade, relacionadas com cursos fluviais ou lençóis freáticos superficiais e muito comuns na região do cerrado. Caracterizadas por alto teor de água no solo, margeiam um ou os dois lados de cursos d'água, em uma região onde a vegetação do interflúvio não é floresta contínua. Podem ser também denominadas matas ciliares ou ripárias, diferenciando-se entre si por variações florísticas e fitossociológicas, e em relação a outras formações de mata principalmente pela composição florística (Mantovani 1989). As matas de galeria são muito importantes em relação ao funcionamento das bacias hidrográficas, proteção à zona ripária, filtragem de sedimentos nutrientes, controle no aporte de nutrientes e produtos

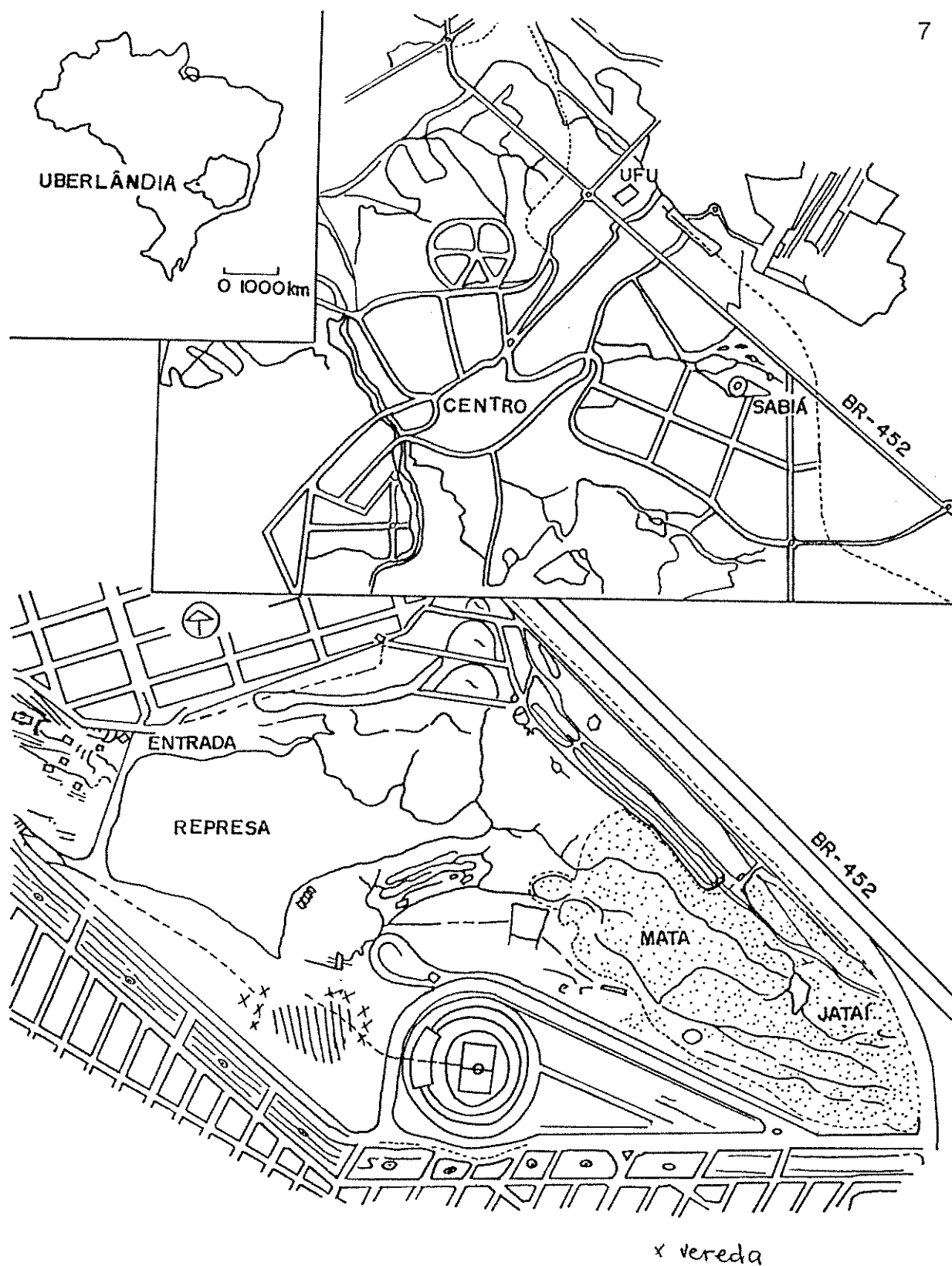


Figura 2: Localização do Parque do Sabiá em Uberlândia, MG. A área estudada está indicada com hachurado.

químicos nos cursos d'água e controle da erosão e da alteração de temperatura do ecossistema aquático (Reichardt 1989). Representam local de abrigo, alimentação, proteção contra fogo e reservatório de água para espécies de mamíferos (Marinho-Filho & Reis 1989), sendo foco de interesse em estudos de manejo e conservação (Reichardt 1989).

Em estudo florístico e fitossociológico realizado em uma área de mata de galeria do Parque Sabiá, Vanini (1995) registrou maior representatividade das famílias Euphorbiaceae, Burseraceae e Annonaceae devido ao alto Índice de Valor de Importância (IVI) de *Richeria grandis* Vahl., *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Mart. e *Xylopia emarginata* Mart., respectivamente, que caracterizaram fisionomicamente a área amostrada. Outras espécies em ordem decrescente de IVI foram *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Guarea kunthiana* A. Juss. (Meliaceae), *Calophyllum brasiliensis* Cambess. (Clusiaceae), *Guarea macrophylla* Vahl, *Ilex* sp., *Rapanea guianensis* Aubl. (Myrsinaceae) e *Cyathea* sp. (Cyatheaceae). As famílias Rubiaceae e Melastomataceae foram as que apresentaram maior riqueza de espécies (Vanini, loc. cit.). Os dados referentes às famílias mais importantes e à baixa diversidade de espécies assemelham-se aos encontrados em outros estudos realizados neste tipo de formação vegetal. Vanini (loc. cit.) considera a homogeneidade fitossociológica consequência de uma homogeneidade ambiental causada pela saturação hídrica do solo o ano todo, característica encontrada geralmente em matas de brejo.

A espécie estudada foi encontrada em áreas estacionalmente alagadas de borda de matas-de-galeria, tanto no Parque do Sabiá quanto na Fazenda Experimental do Glória. Talvez a dificuldade de acesso às áreas onde *F. speciosa* ocorre explique a sua ausência em estudos florísticos e fitossociológicos de matas de galeria da região (e.g. Schiavini 1992, Vanini 1995). Outra razão para este fato seria o critério de inclusão das plantas nestes estudos e a não utilização de bordas nestes trabalhos fitossociológicos.

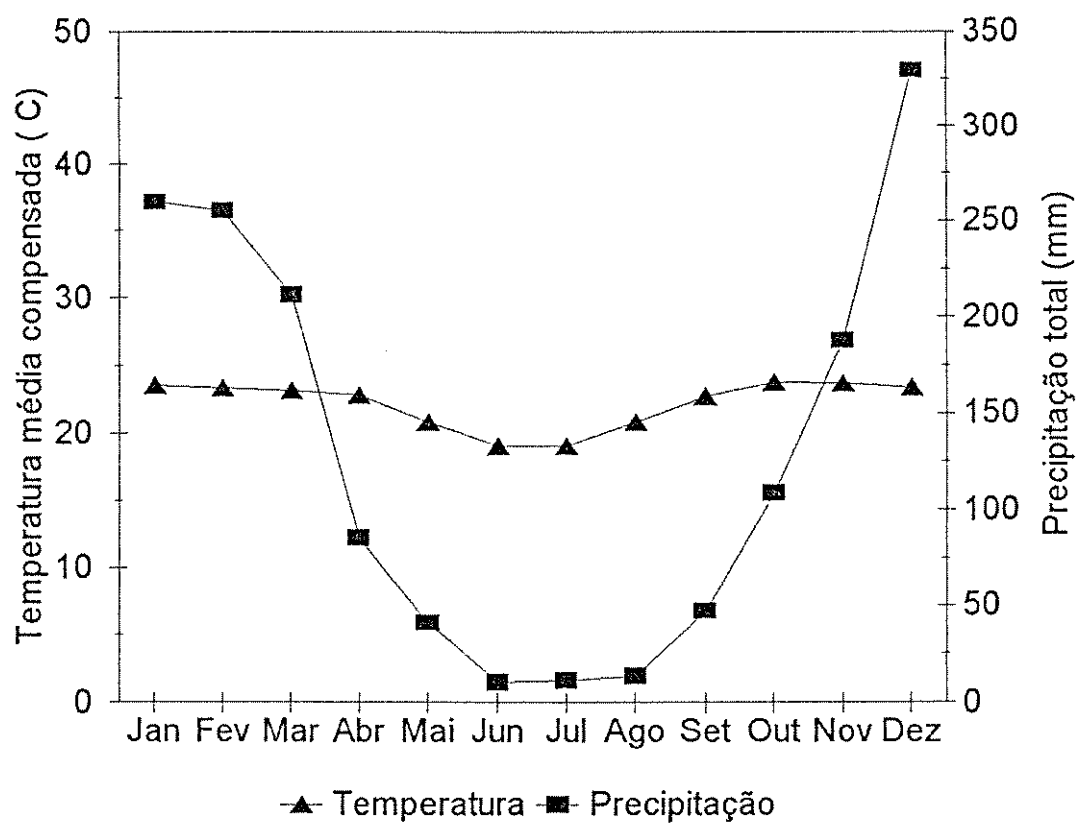


Figura 3: Diagrama climático para a região de Uberlândia nos últimos dez anos. Os dados foram obtidos na estação meteorológica do Parque Sabiá.

2.2. Fenologia

A variação da oferta diária de flores ao longo do período de floração foi determinada anotando-se semanalmente a quantidade de inflorescências e flores em seis indivíduos escolhidos na população. Foram comparadas as médias semanais de número de flores por indivíduo por dia, bem como o número de flores por inflorescência. Foram feitas ainda observações gerais da floração nas populações das duas áreas estudadas.

2.3. Morfometria, eventos florais e néctar

A morfometria das flores em diferentes fases foi realizada em material fixado em FAA 50, medindo-se o comprimento total e da porção livre dos filetes, os comprimentos do estilete e da corola, além do maior e menor diâmetros da corola. Foram também utilizados registros fotográficos do material fresco como referência para as medidas.

Foi registrado o horário de início da antese, longevidade da flor e os movimentos do androceu e gineceu através do acompanhamento diário de flores marcadas no campo desde a pré-antese até a deiscência da corola.

Para estimar a viabilidade polínica, foram utilizados grãos de pólen de quatro indivíduos diferentes do Parque do Sabiá, analisando-se quatro botões em pré-antese por indivíduo (três anteras por botão). Cada antera foi esmagada sobre uma lâmina contendo uma gota de glicerol, pois evita que os grãos inviáveis se desloquem para a periferia da lamínula (Paulo E. Oliveira, comunicação pessoal). O material foi corado com uma gota de carmin acético (Radford et al. 1974) e observado sob microscópio, avaliando-se a viabilidade dos 200 primeiros grãos contados por lâmina. A estimativa do número de grãos de pólen por flor foi efetuada utilizando-se três flores (três indivíduos diferentes), contando-se todos os grãos de meia teca de cada flor.

Foram contados todos os óvulos de seis ovários de flores pertencentes a indivíduos diferentes. A receptividade estigmática foi testada com água oxigenada (Zeisler 1938, Kearns & Inouye 1993), utilizando-se estigmas de flores em diferentes fases.

A concentração e o volume do néctar foram avaliados em flores ensacadas desde a pré-antese, utilizando-se respectivamente refratômetro de mão e capilares calibrados (Dafni 1992). As medidas foram tomadas às 11:00h no primeiro dia de antese ($n=6$) e depois às 11:00h no segundo dia nas mesmas flores. Em ambos os casos, o volume de néctar foi

esgotado. O néctar de outras flores (n=15) foi coletado apenas às 11:00 hs do segundo dia, representando um volume "acumulado" nos dois dias. A concentração acusada pelo refratômetro foi considerada como equivalentes de sacarose (Inouye et al. 1980).

A espécie foi identificada através de comparação com exicatas dos herbários do Jardim Botânico de Brasília e da Unicamp. Exicatas de material testemunho foram depositados nos Herbários da Unicamp (UEC) e da Universidade Federal de Uberlândia (HUFU).

2.4. Sistema de cruzamentos

A avaliação do sistema de reprodução de *F. speciosa* foi realizada comparando-se a taxa de formação de frutos resultantes de polinizações manuais, em flores previamente ensacadas em organza de nylon. Nas autopolinizações as flores receberam pólen da mesma flor ou do mesmo indivíduo; nas polinizações cruzadas as flores receberam pólen proveniente de outro indivíduo não adjacente. Nos experimentos de apomixia as flores foram emasculadas em pré-antese e mantidas ensacadas. Flores de vários indivíduos foram marcadas e acompanhadas em campo a fim de avaliar a produção de frutos por polinização em condições naturais (controle).

As flores utilizadas foram marcadas no pedicelo com linha colorida (cada tratamento de uma cor), sendo que uma inflorescência podia conter mais de um tipo de tratamento (exceto nos casos de apomixia e controle). A maioria das polinizações manuais foi realizada entre 10:00 e 11:00 h.

As diferenças entre os frutos e sementes formados por autopolinização e polinização cruzada foram comparadas pesando-se os frutos inteiros após a maturação e deiscência. As sementes foram contadas, pesadas separadamente e medidas (comprimento do maior eixo, considerando-se a ala). A fim de avaliar a viabilidade e a taxa de germinação, as sementes foram colocadas em vasos plásticos transparentes (500 ml de capacidade, 10 sementes por pote, 60 por tratamento), sob luz natural e utilizando-se areia de construção (esterilizada a 130°C por 48 h) como substrato. Os vasos foram vistoriados diariamente a fim de controlar a umidade e anotar o número de sementes que germinaram. A germinação foi considerada efetiva quando observada a protrusão da radícula. As análises foram realizadas transformando-se as porcentagens de germinação de cada vaso em arco seno e depois

comparadas com “teste t”. O peso e o comprimento das sementes, bem como o peso dos frutos resultantes de autogamia e alogamia foram comparados com o teste Kruskal-Wallis.

Para avaliar o crescimento de tubos polínicos resultantes de autopolinização e polinização cruzada, utilizou-se a técnica de fluorescência (adaptada de Martin 1959) em estiletes fixados em períodos de 24, 48 e 72 horas após a polinização.

2.5. Visitantes florais

Os visitantes florais foram registrados através de observações focais ao longo do dia, com auxílio de binóculo e máquina fotográfica. Cada horário do dia foi amostrado no mínimo três vezes, totalizando 48 horas de observação (Fig. 4). A cada observação foi registrada a espécie visitante, o número de flores utilizadas no indivíduo observado e o comportamento na flor.

Os polinizadores foram determinados através da frequência de visitas, sua morfologia e comportamento na flor. Para complementar as inferências sobre os principais polinizadores, mediu-se o comprimento do bico de exemplares das espécies visitantes depositados no Museu da Unicamp (ZUEC) comparando-o com o comprimento da corola de *F. speciosa*. A identificação dos polinizadores foi realizada segundo Grantsau (1989). A presença de outros visitantes florais (incluindo pilhadores) foi registrada mas não quantificada.

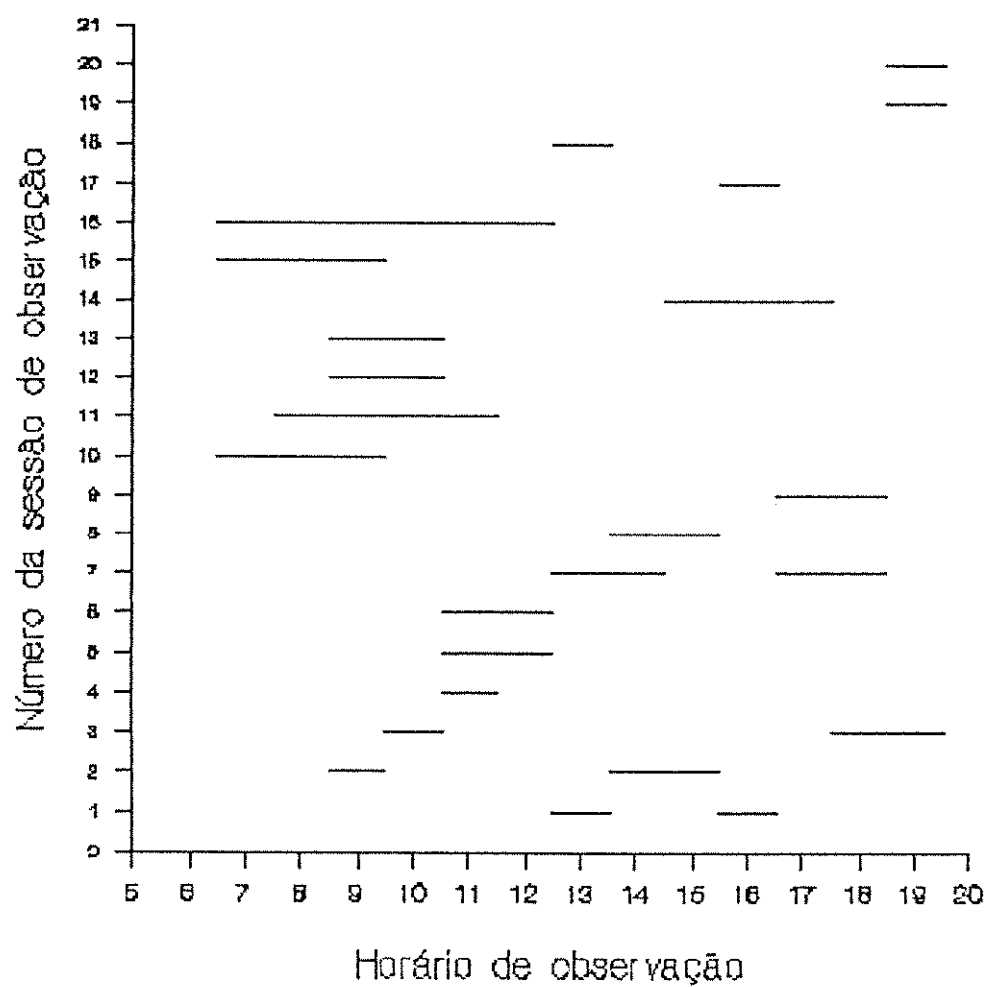


Figura 4. Diagrama das sessões de observação de visitantes às flores de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG.

3. RESULTADOS

3.1. Fenologia

Os indivíduos de *F. speciosa* estudados encontram-se em bordas alagadas de remanescentes de matas-de-galeria, possuem porte arbustivo-arbóreo, medindo de um a sete metros de altura (Fig. 5A), e floresceram de março a julho de 1996.

A população do Parque do Sabiá está situada em uma área de 70m de comprimento por 10m de largura, aproximadamente. Esta população apresentou pulsos de emissão de inflorescências, podendo-se encontrar inflorescências em início de desenvolvimento e infrutescências maduras em um mesmo indivíduo. Alguns indivíduos participaram de todos os pulsos, enquanto outros participaram apenas de alguns. Este padrão de florescimento resultou em assincronia em nível de indivíduo e de população. No entanto, não foi possível demonstrá-lo através do acompanhamento fenológico, pois as plantas amostradas apresentaram apenas um pulso de floração de quatro semanas durante o período de estudo.

O número de inflorescências diminuiu ligeiramente da primeira para a quarta semana amostrada (de $5,17 \pm 1,7$ para $3,17 \pm 1,0$, $\bar{x} \pm EP$, $n=6$), ao contrário do ocorrido para o número de flores oferecidas por dia por indivíduo (de $0,5 \pm 0,2$ para $2,5 \pm 1,2$, $\bar{x} \pm EP$, $n=6$). Embora o número de flores nos indivíduos amostrados tenha sido pequeno, foi observado que outros de maior porte podem apresentar até 70 flores por dia.

3.2. Morfometria e eventos florais

As flores de *F. speciosa* estão dispostas em inflorescências cimosas (Figs. 5B, 6A). São pediceladas e levemente curvadas, ocupando uma posição ligeiramente pendente em relação ao ramo (Fig. 5C). O pedicelo e o eixo da inflorescência são de coloração vermelha (Fig. 5C). A corola é simpétala, vermelha, com quatro lobos reflexos, formando um tubo de consistência rígida de cerca de 4.5 cm de comprimento e 0.7 cm de maior diâmetro, que diminui em direção à base (Tabela 1, Fig. 5D). As flores são hermafroditas e protândricas (Figs. 5D, 7B-E), com um nectário epígino (senso Robbrecht 1988) em forma de disco na base do tubo da corola (Fig. 6C). Não foi detectado odor.

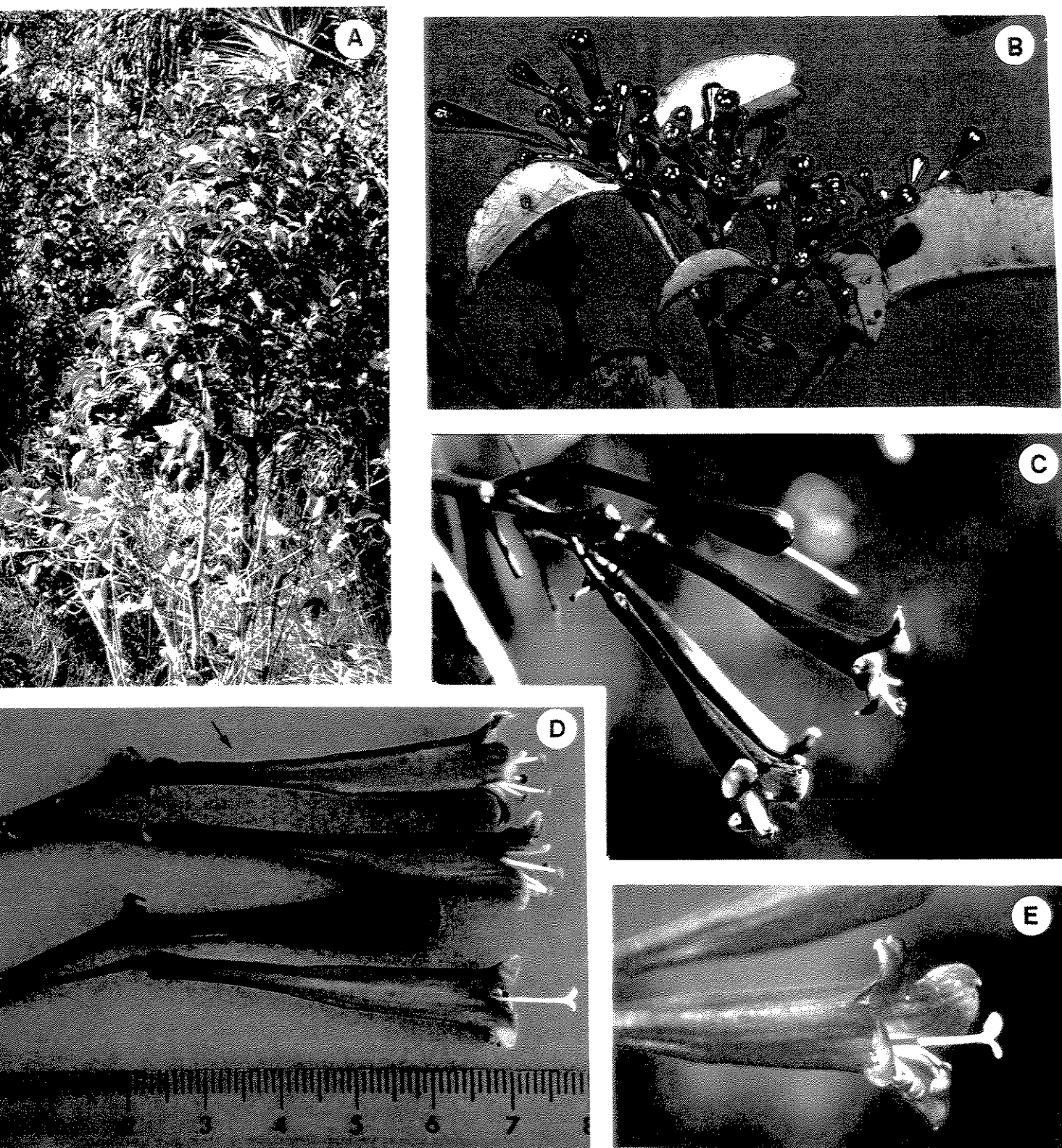


Figura 5: Hábito e desenvolvimento das flores de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. Aspecto geral do arbusto (cca. de 2,5m) (A), inflorescências com botões em diversas fases (B), flores (com freqüência são pendentes) (C), flores na fase masculina (seta) e feminina (D) e estigma bilabiado (E). Note em (D) a disposição dos elementos reprodutivos em relação à corola.

O androceu é composto por quatro estames férteis, livres entre si e epipétalos. Os filetes são brancos (Fig. 5D), glabros e delgados, fundidos até a porção mediana ao tubo da corola e alternados com os lobos da corola (Figs. 7C e E). As anteras bitecas são amarelas, basifixas e possuem deiscência longitudinal (Fig. 6B). Foi estimada uma média de 34672 ± 4260 grãos de pólen por flor ($x \pm EP$, $n=3$).

As anteras de *F. speciosa* apresentaram uma média de $81,91 \pm 5,7$ % de grãos de pólen viáveis ($x \pm EP$, $n=12$). Os grãos inviáveis foram distinguidos dos demais pelo menor tamanho e pela coloração menos intensa do conteúdo celular (Fig. 8`A-B). Três dos quatro indivíduos amostrados possuem a maioria das flores com viabilidade acima de 90% e uma flor com cerca de 50% de viabilidade. Em dois destes indivíduos a viabilidade variou entre anteras da mesma flor, sendo que em um destes casos a flor possuía uma antera maior que as outras e com maior número de grãos viáveis. No quarto indivíduo as flores apresentaram viabilidade média maior que 90%.

O gineceu é constituído por estigma e estilete brancos e ovário infero sincarpelar, bilocular e de placentação axilar, possuindo $31,6 \pm 3,2$ óvulos ($x \pm EP$, $n=5$) (Figs. 5D, 6C-D, 7D-E). O estigma é bilabiado, aparentemente seco e não sensível ao toque (Fig. 5E).

A razão pólen:óvulo calculada através da estimativa de número de óvulos e de grãos de pólen do foi de $1,1 \times 10^3$.

As flores de *F. speciosa* têm duração de dois dias. No primeiro dia apenas o pólen está sendo liberado (fase estaminada ou masculina) e somente no segundo dia o estigma está receptivo (fase pistilada ou feminina) (Figs. 5D, 7B-E). Apesar de questionada por alguns autores, as terminologias “masculina” e “feminina” têm sido utilizadas comumente, por analogia, para eventos e elementos das flores de Angiospermas (e.g. Lloyd & Webb 1986, Bertin & Newman 1993) e será utilizada na descrição e discussão dos resultados.

A flor inicia a abertura por volta de 17:30 h, quando o ápice dos botões adquire coloração esbranquiçada, indicando o início da separação dos lobos da corola. No botão em pré-antese não há secreção de néctar e o estigma não está receptivo. Após 45 minutos forma-se um pequeno orifício através do qual é possível visualizar parte das anteras. A flor encontra-se totalmente aberta antes do amanhecer, com as anteras expostas fora do tubo da

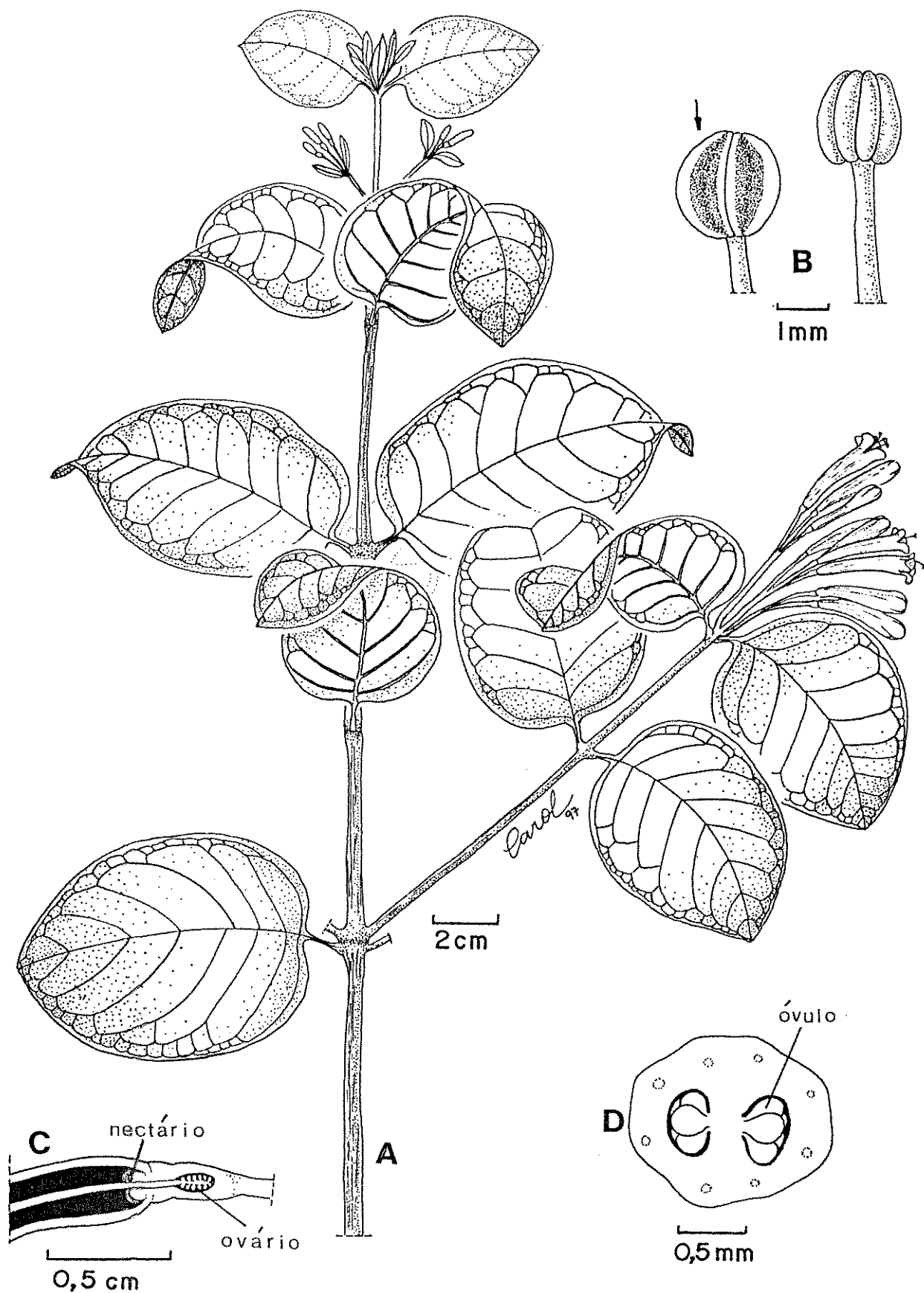


Figura 6: Aspecto geral de parte de um ramo (A) e detalhes das flores de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. Anteras antes e após a deiscência (seta) (B), corte longitudinal à base da flor evidenciando nectário e ovário (C) e corte transversal do ovário (D).

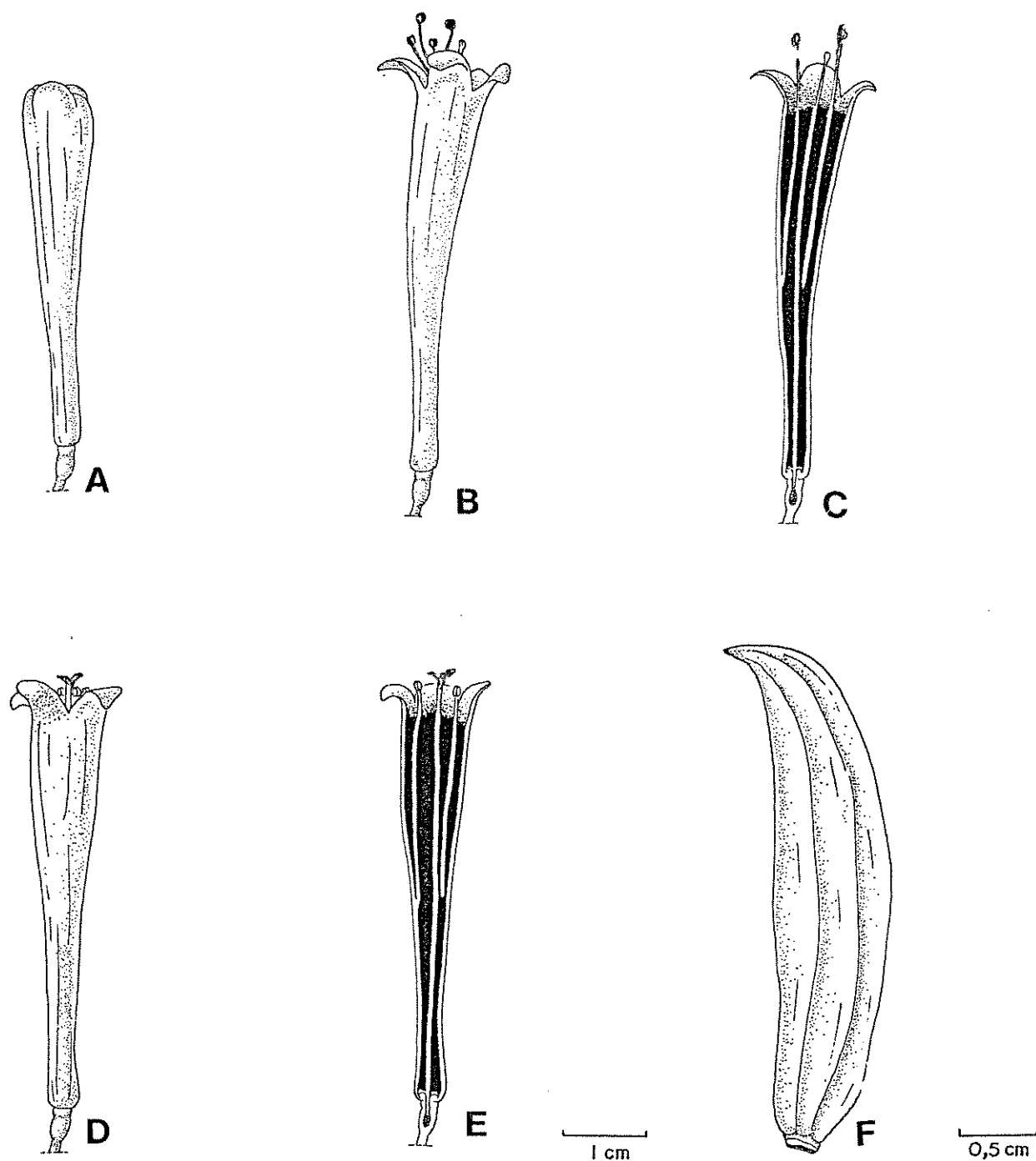


Figura 7: Sequência de desenvolvimento das flores até o estágio de fruto de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. Botão (A), fases masculina (B-C) e feminina (D-E), e fruto (F). A escala de 1 cm é válida para as Figs. (A-E); a de 0,5cm para (F).

corola e com o estigma fechado e continua não receptivo. A fase masculina compreende todo o dia seguinte à antese (Figs. 5D, 7B-C). Nesta fase o comprimento total dos filetes é maior do que o do estilete ($t(1/x)=-4,531$, $P < 0,0001$, $GL=43$, $n=19$) (Tabela 1). No final da tarde o estigma aumenta de volume gradualmente e por volta das 18:00 h inicia a abertura dos lábios estigmáticos (Figs. 5D, 7D-E). A receptividade foi comprovada a partir das 05:45 h, persistindo mesmo após a deiscência da corola, que ocorre no final do segundo dia.

Tabela 1: Dados morfométricos ($\bar{x} \pm EP$, cm) das flores em diferentes fases de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. **CCOR:** comprimento da corola; **D^{max}** e **D^{min}**: maior e menor diâmetros da corola, respectivamente; **Ft:** comprimento total do filete; **Fl:** comprimento da porção livre dos filetes. Asteriscos indicam diferenças estatisticamente significantes.

ATRIBUTO	FASE		
	MASCULINA (n)	FEMININA (n)	P
CCOR	4,83 $\pm$ 0,1 (12)	4,66 $\pm$ 0,1 (10)	0,206
D^{max}	0,75 $\pm$ 0,04 (12)	0,70 $\pm$ 0,03 (10)	0,196
D^{min}	0,30 $\pm$ 0,008 (12)	0,27 $\pm$ 0,01 (10)	0,074
Ft	4,87 $\pm$ 0,1 (48)	4,52 $\pm$ 0,1 (40)	0,001*
Fl	2,72 $\pm$ 0,1 (48)	2,47 $\pm$ 0,1 (40)	0,021*
ESTILETE	4,18 $\pm$ 0,2 (12)	4,58 $\pm$ 0,2 (10)	0,136

Os filetes da fase masculina são maiores que os filetes ($t(1/x)=3,01$, $P=0,001$, $GL=74$, $n=19$) e estilete ($t(1/x)=-2,09$, $P=0,021$, $GL=44$, $n=19$) da fase feminina (Tabela 1). Estes dados mostram que os filetes diminuem de comprimento do primeiro para o segundo dia provavelmente devido ao murchamento, e que a posição das anteras na fase masculina não coincide exatamente com a posição do estigma na fase feminina (Figs. 7C,E).

Algumas variáveis não diferiram entre as flores nas duas fases, como comprimento da corola ($t=-0,84$, $GL=17$, $n=19$), maior e menor diâmetros da corola ($t=0,88$, e $t=-1,52$, respectivamente, $GL=17$, $n=19$ para ambos) e comprimento do estilete ($t=-1,137$, $GL=17$, $n=19$). Não houve diferença significativa entre comprimento de filetes e estilete da fase feminina ($t=-0,25$, $GL=48$, $n=19$) (Tabela 1).

O fruto é do tipo cápsula fissuricida (Spjut 1994) (Figs. 7F, 9A-D) e leva cerca de seis semanas para se desenvolver e liberar as sementes. O número médio de frutos produzidos

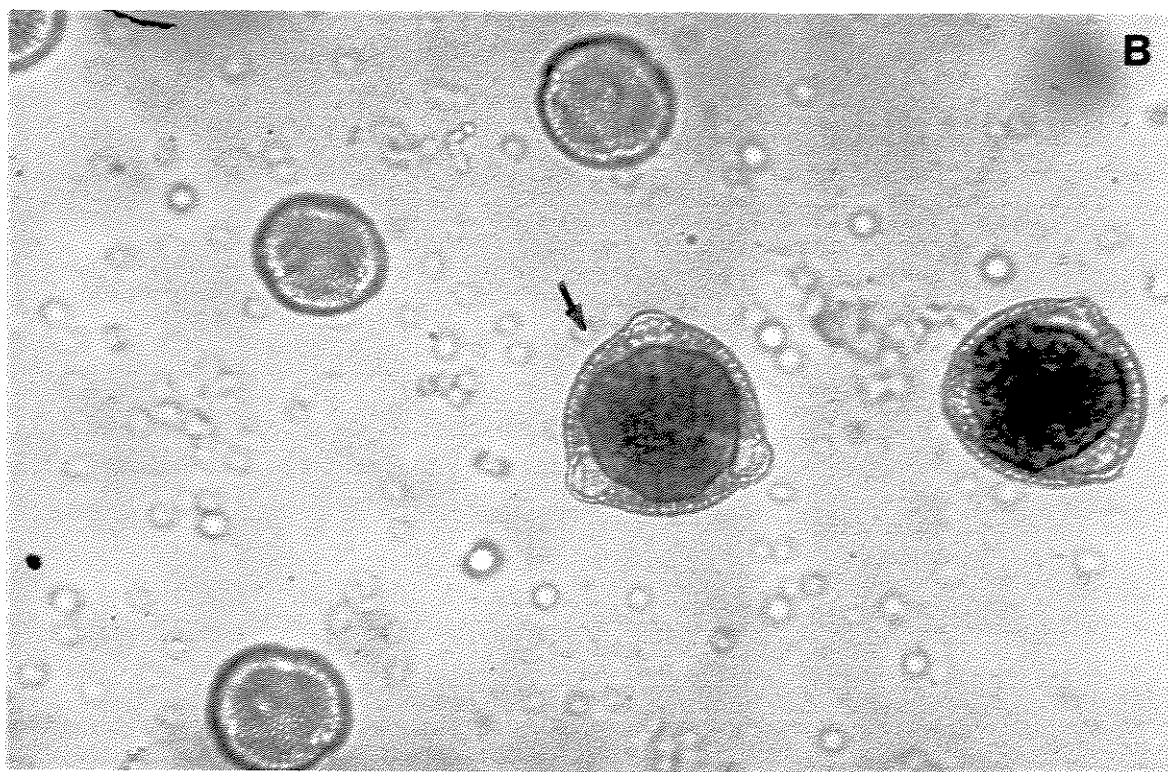
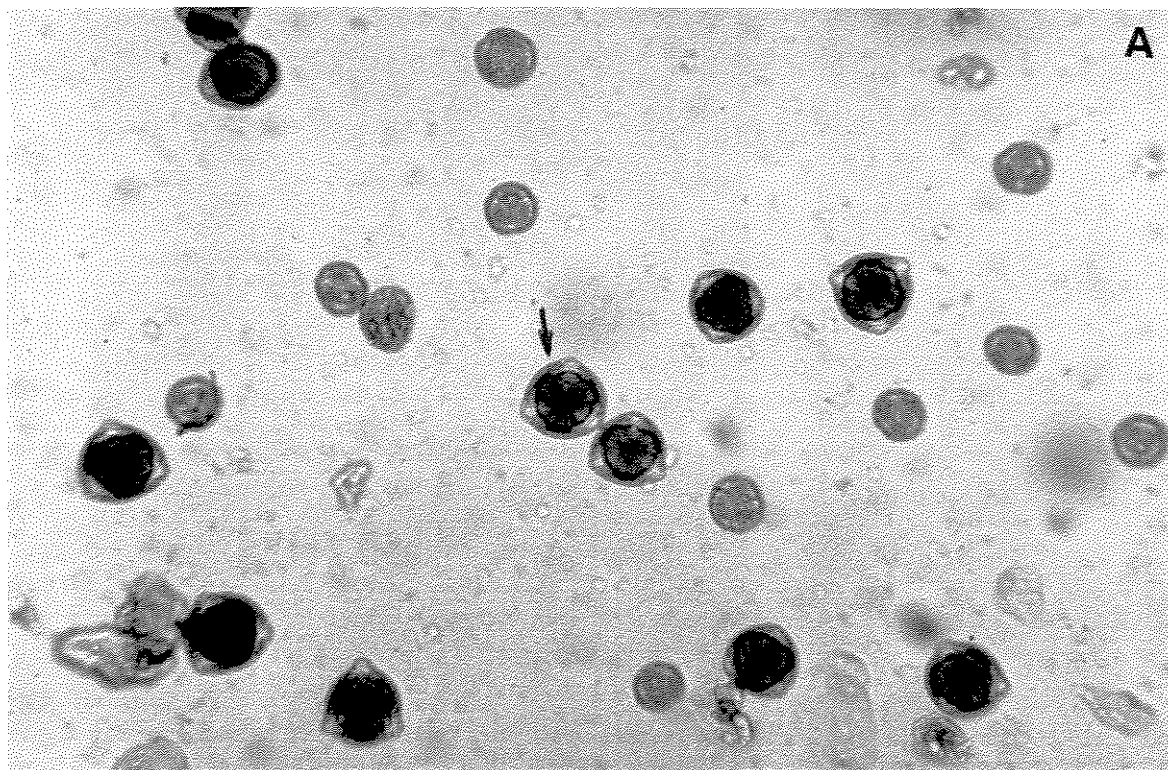


Figura 8: (A-B) Grãos de pólen viáveis (seta) e inviáveis de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. Nesta antera, a proporção de ocorrência dos tipos é semelhante (A).

por indivíduo na população foi de $23,81 \pm 13,3$ ($x \pm EP$, $n=21$). As sementes são anemocóricas aladas.

3.3. Néctar

O volume e a concentração do néctar produzido nas fases masculina e feminina estão na Tabela 2. Não houve variação significativa entre o volume de néctar das duas fases ($t=-0,2$, $P=0,492$, $GL=10$, $n=12$) nem entre estas e a coleta acumulada ($t=-0,68$, $P=0,253$ para a fase masculina e $t=-0,58$, $P=0,286$ para a fase feminina, $GL=19$, $n=21$ para ambos). Por outro lado, a concentração de néctar na fase masculina é maior que na feminina ($t=2,66$, $P=0,012$, $GL=10$, $n=12$), não varia entre a fase masculina e a coleta acumulada ($t=-0,71$, $P=0,243$, $GL=19$, $n=21$) e é menor na fase feminina quando comparada com a coleta acumulada ($t=-3,19$, $P=0,002$, $GL=19$, $n=21$) (Tabela 2). Não foi constatada produção de néctar das 18:00 às 20:00 h.

Tabela 2: Volume (μ l) e concentração (eq. sacarose) do néctar das flores em diferentes fases de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. ($x \pm EP$). Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas (a e b).

FASES DE COLETA	VOLUME	CONCENTRAÇÃO
MASCULINA (n=6)	$15,18 \pm 12,05^a$	$15,5 \pm 1,0^a$
FEMININA (n=6)	$15,36 \pm 7,04^a$	$10,83 \pm 1,4^b$
ACUMULADA (n=15)	$18,86 \pm 2,7^a$	$16,73 \pm 1,01^a$

3.4. Sistemas de cruzamentos

Os tratamentos reprodutivos indicaram que *Ferdinandusa speciosa* é uma espécie autocompatível (senso Lloyd & Schoen 1992), não apomítica e com baixa produção de frutos em condições naturais (Tabela 3). Não houve diferença significativa entre a produção de frutos formados por autopolinização e polinização cruzada ($\chi^2=1,16$, $P=0,28$, $GL=1$) (Tabela 3). Entretanto, as sementes resultantes de polinização cruzada são mais pesadas ($H=41,84$, teste Kruskal-Wallis) e maiores ($H=5,62$, idem) que as resultantes de autopolinização ($t=-5,98$, $GL=10$, $n=120$) (Tabela 4).

Tabela 3: Resultados dos experimentos reprodutivos realizados em flores de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG.

EXPERIMENTOS	FLORES (n)	FRUTOS (n)	FRUTOS (%)
AUTOPOL.	35	6	17,14
POL. CRUZ.	32	9	28,12
APOMIXIA	46	0	0
CONTROLE	54	4	7,41

Os tubos polínicos resultantes de autopolinização e polinização cruzada atingiram a base do estilete 24 horas após a polinização (n=5) (Fig. 10A-C). No entanto, não foi possível observar os tubos penetrando no ovário pois o material tornou-se quebradiço e escuro devido, provavelmente, à reação de fenóis no tecido.

As sementes resultantes das polinizações manuais germinaram rapidamente, com a protrusão da radícula iniciando-se cerca de oito dias após o início do experimento (Fig. 9E-F) e após 60 dias não houve mais germinação. A porcentagem de germinação (Tabela 4) das sementes formadas por autopolinização foi significativamente inferior ao registrado para as resultantes de polinização cruzada (t=-7,59, GL=10, n=120) (Tabela 4).

Tabela 4: Frutos e sementes resultantes dos tratamentos reprodutivos de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. Peso total dos frutos (**PESO FR.**) (g), número de sementes por fruto (**Nº SEM. / FR.**), peso (g), maior comprimento (cm) das sementes (**COMP. SEM.**) ($\bar{x} \pm EP$). nt: diferenças não testadas devido ao número insuficiente de amostras.

VARIÁVEL	AUTOPOL.	POL. CRUZ.	P
PESO FR.	0,45 ± 0,1 (n=4)	0,54 ± 0,1 (n=6)	nt
Nº SEM / FR.	13,40 ± 3,2 (n=4)	12,0 ± 3,5 (n=6)	nt
PESO SEM.	2,79 ± 0,2 (n=67)	4,49 ± 0,1 (n=109)	< 0,0001
COMPR. SEM.	1,09 ± 0,02 (n=67)	1,16 ± 0,02 (n=109)	0,018
GERMINAÇÃO (%)	43,33 ± 4,9 (n=60)	91,67 ± 4,0 (n=60)	<0,0001

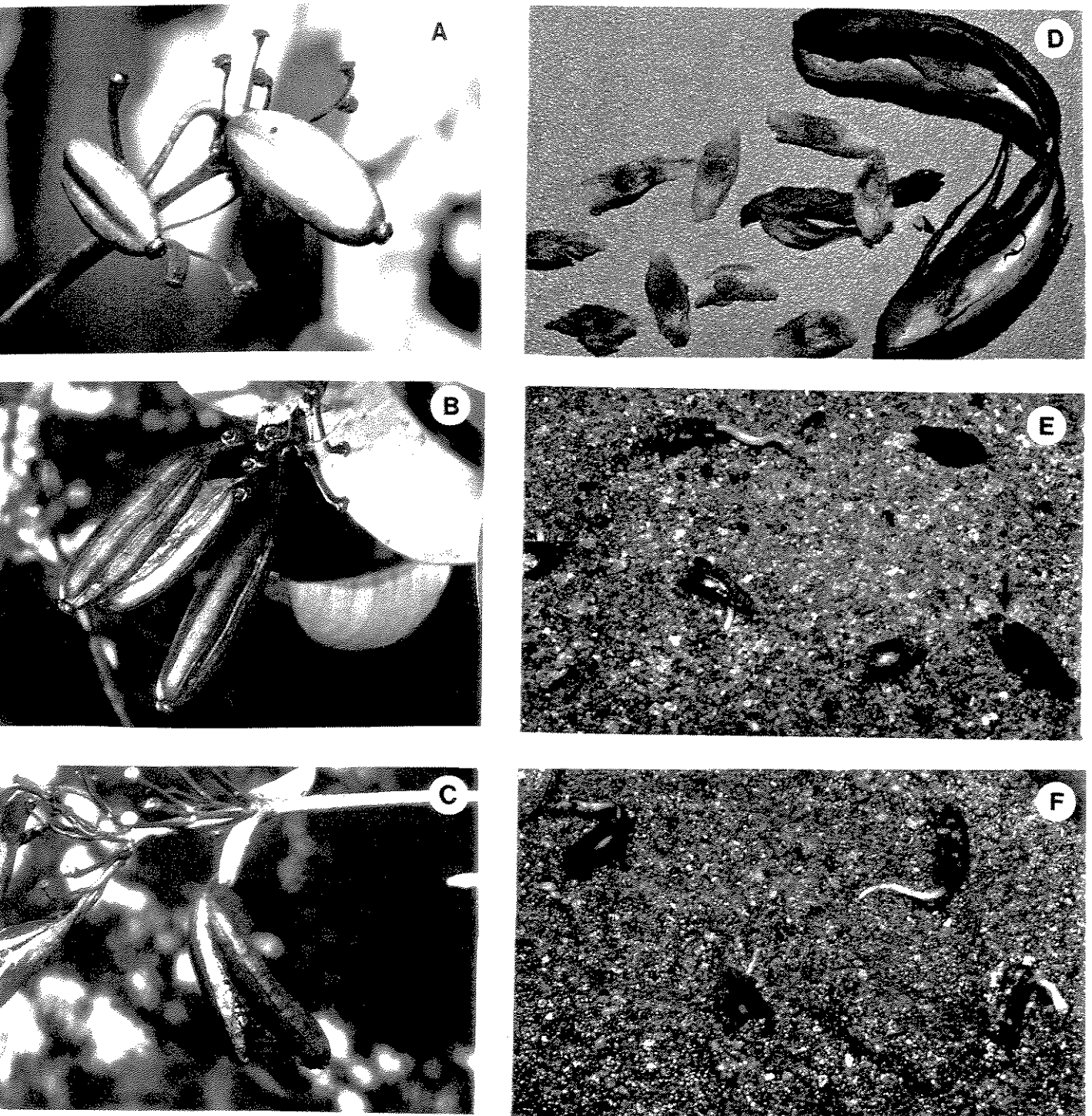


Figura 9: Frutos e sementes de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG. Fruto em desenvolvimento (A), em processo de amadurecimento (B) e deiscente (C-D). Sementes resultantes de autopolinização (E) e de polinização cruzada (F) após a protrusão da radícula. Note semente inviável (seta) em (E).

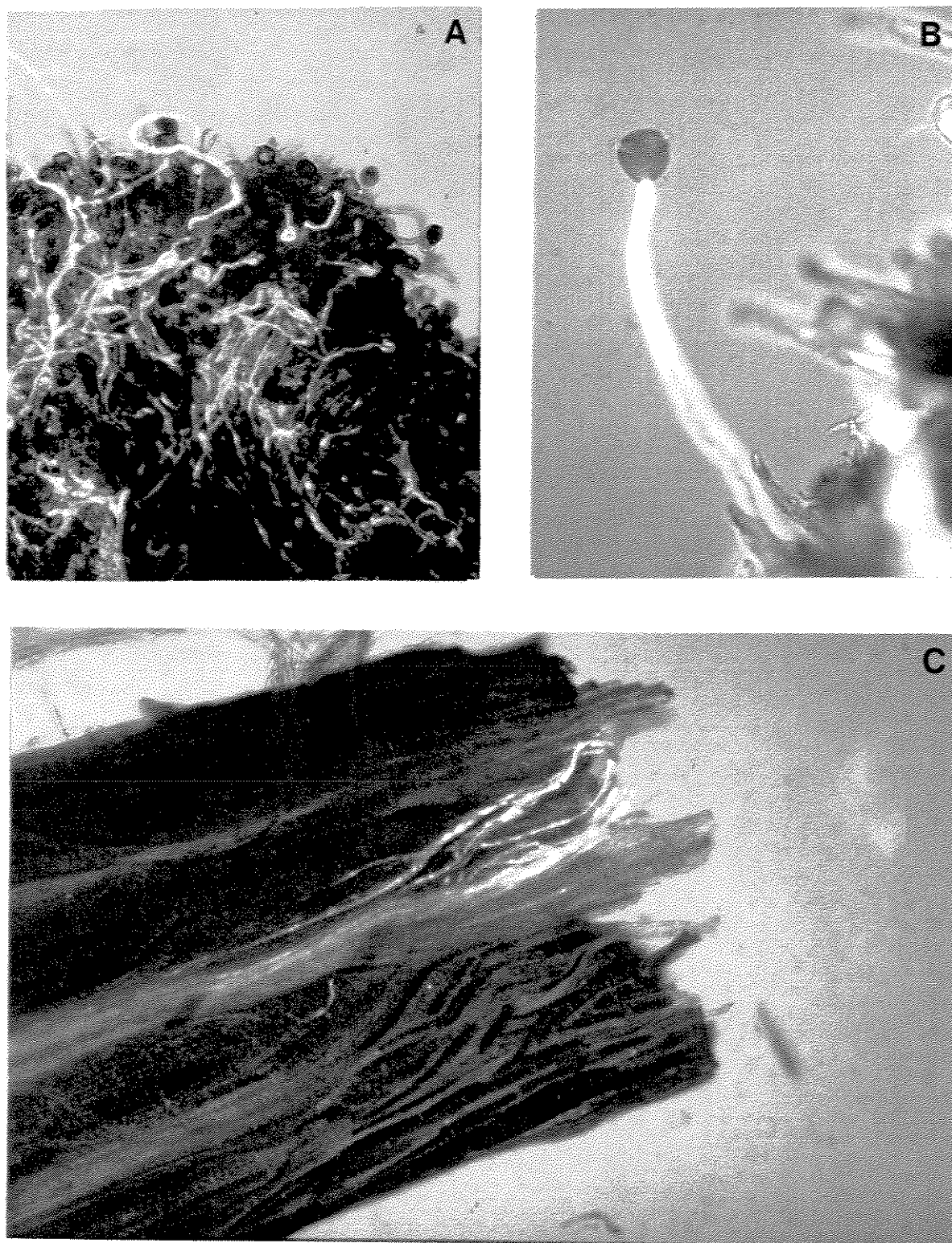


Figura 10: Germinação dos grãos de pólen, crescimento dos tubos polínicos (A-B) e chegada dos tubos à base do estilete 24 horas após a polinização manual (C) das flores de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG.

3.5. Visitantes florais

Duas espécies de beija-flores, *Phaethornis pretrei* Lesson & De Lattre 1839 (Fig. 11A-B) e *Chlorostilbon aureoventris* Bourcier & Mulsant 1848 visitaram legitimamente e polinizaram as flores de *Ferdinandusa speciosa*. As visitas iniciaram-se por volta das 06:45h e duraram até às 18:20h, sendo que a maior frequência de visitação ocorre no início da manhã (das 06:45 às 07:15h) (Fig. 12). Estas duas espécies de beija-flores diferiram basicamente entre os habitats de ocorrência, modo de forrageamento e morfologia do bico.

Phaethornis pretrei foi observado tanto na Fazenda do Glória quanto no Parque do Sabiá, sendo que na Fazenda visitou mais flores por hora (cca. 12 flores) do que no Parque ($P < 0,05$, $n=12$). Este beija-flor possui bico curvo e vocaliza antes e após o turno de visitação a uma planta, e ocasionalmente entre as visitas às flores. Pode utilizar mais de uma vez cada flor em um turno de visitação, podendo visitar no máximo 23 flores sem repetição em cada turno. Esta espécie não foi observada utilizando poleiros nem adotando comportamento de defesa das plantas utilizadas e parece apresentar modo de forrageamento do tipo “trap-lining”, que consiste no estabelecimento de rotas de alimentação percorridas ao longo do dia (Stiles 1981). Indivíduos de *P. pretrei* medidos no Museu de História Natural da UNICAMP (ZUEC) possuem bico longo, em média $33,61 \pm 0,67$ mm ($N=5$).

Chlorostilbon aureoventris foi observado apenas no Parque do Sabiá. Os indivíduos observados possuíam bico reto e vocalizavam entre as visitas às flores e freqüentemente expulsavam outros animais que tentavam visitar as flores de *F. speciosa*, fossem eles beija-flores (não identificados, mas que se pareciam com *C. aureoventris* e com certeza não eram *P. pretrei*) ou borboletas. Utilizavam um poleiro entre os períodos de visitação (que podia ser a própria planta visitada) e inspecionavam a área durante a visita à uma flor, olhando para os lados entre duas investidas à flor. Em uma ocasião foi observada a pilhagem de flores e botões por este beija-flor no final da tarde, mas não foi possível constatar se utilizava furos feitos por outros pilhadores ou se fazia seus próprios furos. O modo de forrageamento desta espécie assemelha-se à territorialidade (Stiles 1981) que, no caso deste beija-flor, consistiu na defesa do indivíduo de planta utilizada. Indivíduos pertencentes ao Museu de História Natural da UNICAMP apresentavam bicos em média de $19,09 \pm 2,1$ mm de comprimento ($n=6$).

Não foi possível observar, durante as visitas, em qual parte do corpo dos beija-flores o pólen fica aderido. No entanto, comparando-se o comprimento do bico destas espécies com o da corola, pode-se inferir que os grãos de pólen aderem provavelmente no bico de *P. pretrei*, e numa porção mais próxima da cabeça de *C. aureoventris*. Foram observadas, no Parque do Sabiá, visitas de *C. aureoventris* a *Bahinia* sp., *Camptosema* sp. e uma espécie de Rutaceae. Na fazenda experimental do Glória, *P. pretrei* foi observado visitando flores de *Pyrostedgia* sp.

Além das espécies de beija-flor, foram observadas visitas legítimas ocasionais de borboletas, uma espécie de Nymphaelinae pela manhã e duas espécies de Ithominae à tarde. Estas borboletas visitam quantidade de flores bastante inferior em relação aos beija-flores mesmo quando a disponibilidade de flores é grande. Não foram observados visitantes de nenhum tipo das 18:00 às 20:00 hs, e não foram realizadas observações noturnas além deste horário.

O principal pilhador foi a abelha *Trigona* sp. Esta espécie caminha sobre e dentro das flores, perfurando a base de flores e botões e coletando grãos de pólen diretamente das anteras. Uma outra abelha pilhadora foi *Xylocopa* sp, que também percorre flores e botões pela manhã, até mesmo antes do início das visitas dos beija-flores, e também à tarde, parecendo preferir botões a flores. Outros pilhadores observados foram duas espécies não identificadas de borboletas, que coletavam néctar utilizando os furos feitos por outros insetos e duas espécies de abelhas não identificadas, que caminhavam dentro das flores. É possível que a abelha *Trigona* sp. também polinize as flores de *F. speciosa*, pois pode contactar anteras e estigma enquanto caminha pela flor.



Figura 11: (A-B) *Phaethornis pretrei* durante visita à flor de *Ferdinandusa speciosa* em Uberlândia, MG.

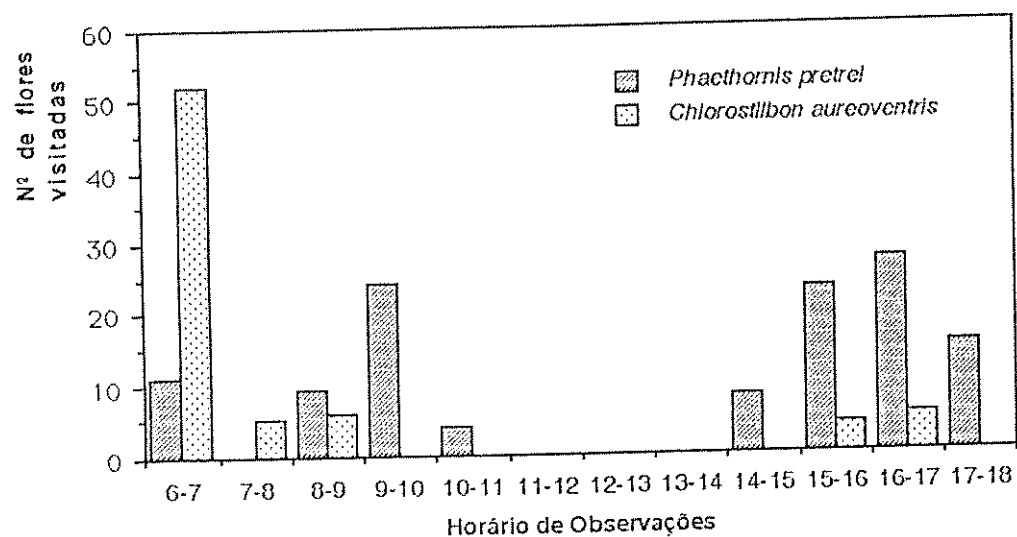


Figura 12: Frequência de visitas das duas espécies de beija-flores visitantes de *Ferdinandusa speciosa* no Parque do Sabiá e na Fazenda Experimental do Glória em Uberlândia, MG, durante o período de estudo.

4. DISCUSSÃO

4.1. Fenologia

A estratégia fenológica de *F. speciosa* assemelha-se ao padrão anual determinado por Newstrom et al. (1994), pois apresenta um período de floração com um intervalo de agosto a janeiro. Padrão semelhante é atribuído a espécies de Rubiaceae como *Psychotria poepiggiana* (Aubl.) Vahl e *Hamelia patens* Jacq (Newstrom et al. 1994).

A maioria dos estudos relacionados com polinização por beija-flores registram padrão fenológico mais próximo ao “steady-state” modificado estabelecido por Gentry (1974) para a família Bignoniaceae. Este padrão é caracterizado pela produção diária de poucas flores durante um longo período de floração, estando associado a polinizadores de vida longa e que estabelecem rotas diárias de alimentação, como beija-flores e morcegos. Como exemplo desta relação, existem estudos desenvolvidos em comunidades de Mata Atlântica (Passos & Sazima 1995, Sazima et al. 1996), de caatinga (Machado & Sazima 1995) e de Floresta Estacional na América Central (Wolf et al. 1976).

F. speciosa difere destes estudos devido à produção de um grande número de flores em alguns indivíduos e a ocorrência dos pulsos de emissão de inflorescências. Alguns indivíduos de *F. speciosa* não floresceram continuamente, enquanto outros participaram de todos os pulsos de floração que ocorreram na população. Resultados semelhantes (assincronia intra e interindividual e floração não contínua para alguns indivíduos) foram registrados por Passos & Sazima (1995) para *Manettia luteo-rubra*, espécie de Rubiaceae ornitófila pertencente à mesma tribo (Cinchonae) que *F. speciosa*.

A diminuição do número de inflorescências concomitante ao aumento no número de flores nos indivíduos amostrados pode indicar que as observações quantitativas foram feitas entre dois pulsos de floração, ou seja, as inflorescências mais antigas estariam abrindo as últimas flores enquanto um crescente número de flores estaria disponível diariamente nas novas inflorescências. É importante ressaltar que a disponibilidade diária de flores em indivíduos maiores é considerado atípico para espécies polinizadas por beija-flores (Buzato 1995).

Na espécie estudada, a floração coincide com o final do período de chuvas, diminuição do comprimento do dia e diminuição da temperatura. Estes fatores podem estar, de uma maneira geral, induzindo a floração, mas os pulsos propriamente ditos não puderam ser relacionados com algum fator particular. A sincronização da floração em espécies vegetais é

determinada por condições ambientais associadas com um fator controlador principal (Ferri 1979). A disponibilidade de água, o regime de luz (fotoperiodismo), a ação de fitohormônios e a condição de maturação do indivíduo são fatores que controlam a indução, a diferenciação e o crescimento das gemas florais (Ferri 1979).

4.2. Atributos florais

Inflorescências terminais como as de *F. speciosa* são as mais comumente encontradas na família Rubiaceae (Robbrecht 1988). A posição terminal das inflorescências e o hábito pendente das flores facilitam o acesso e a retirada do néctar pelos beija-flores, que possuem o hábito de pairar durante a visita (Grant & Grant 1968 mas veja Araújo 1995).

As demais características florais encontradas em *F. speciosa* também estão de acordo com os atributos predominantes na síndrome de ornitofilia descrita por Faegri & van der Pijl (1980) e várias vezes confirmada em outros estudos envolvendo beija-flores e polinização (Arizmendi & Ornelas 1990, Araújo 1995, Machado & Sazima 1995, Passos & Sazima 1995, Castro & Araújo 1996, Sazima et al. 1996, Silva 1995).

A corola longa e tubular é adaptada ao aparelho bucal destas aves, que possuem bico e língua longos e afilados (Grant & Grant 1968). A constituição robusta dos tecidos da corola de *F. speciosa* pode representar uma proteção contra pilhadores de néctar, e não contra danos causados pelo bico das aves, como foi primeiramente proposto por Grant & Grant (1968) para espécies ornitófilas em geral, pois os beija-flores introduzem o bico na flor apenas para que a língua alcance o recurso (Stiles 1981). Esta hipótese foi também sugerida por Temeles (1996).

A flor, o pedúnculo e o eixo da inflorescência de *F. speciosa* possuem coloração vermelha, e a predominância desta cor em flores ornitófilas tem sido interpretada como uma exploração de um nicho ecológico não utilizado por abelhas, que constituem uma classe de polinizadores filogeneticamente mais antiga (Grant & Grant 1968). Várias espécies ornitófilas evoluíram a partir de espécies melitófilas, e a cor da corola nas flores destas espécies evoluiu de azul para vermelho (Grant & Grant 1968). Abelhas e outros insetos não são capazes de enxergar o espectro de radiação eletromagnética do vermelho e é possível que este fato evite a pilhagem de néctar por estes e outros insetos (Grant & Grant 1968, Proctor et al. 1996). No

caso de *F. speciosa* foi possível observar que, apesar da presença desta cor e da rigidez da corola, as flores e botões são constantemente pilhadas por abelhas.

As flores de *F. speciosa* não possuem odor, característica que pode evitar que outros animais orientados pelo olfato e não adaptados à polinização de flores ornitófilas localizem e roubem o néctar (Faegri & van der Pijl 1980).

Experimentos conduzidos por Stiles (1978) mostraram que, embora haja um padrão de cores comumente preferido pelos beija-flores, a escolha da fonte de recurso é influenciada hierarquicamente (nesta ordem) por parâmetros energéticos (concentração de açúcares), gustativos (composição de açúcares) e visuais. Assim, os beija-flores podem também visitar flores com atributos diferentes das descritas para a síndrome de ornitofilia (Araújo 1995) e até mesmo polinizá-las (Buzato et al. 1994).

Os atributos florais observados em *F. speciosa* são semelhantes, portanto, aos registrados em flores ornitófilas e parecem refletir fatores atrativos, de recompensa e de redução de visitantes inoportunos.

4.3. Protandria

A exposição das anteras antes da abertura e receptividade do estigma caracteriza *F. speciosa* como uma espécie protândrica intrafloral. A protandria pertence a um tipo de mecanismo reprodutivo denominado dicogamia, isto é, separação temporal na exposição de pólen e estigma durante as fases reprodutivas (Bawa & Beach 1981, Lloyd & Webb 1986, Bertin & Newman 1993).

Na família Rubiaceae, a protandria intrafloral é o padrão dicogâmico mais freqüente, sendo também o mais encontrado em espécies tropicais, florestais e ornitófilas (Bertin & Newman 1993). No entanto, Bertin & Newman (1993) observaram maior freqüência de protandria intrafloral em espécies auto-incompatíveis, e de protoginia (receptividade estigmática precedendo exposição das anteras) nas autocompatíveis, dentre todas as famílias estudadas. De maneira geral, a protandria é mais comum que a protoginia, sendo mais freqüentemente encontrada na forma intrafloral e em espécies zoófilas, com excessão das polinizadas por besouros (Faegri & van der Pijl 1980, Wyatt 1983, Bawa & Beach 1981, Bertin & Newman 1993).

Até recentemente a dicogamia era considerada apenas como um mecanismo que evoluiu para prevenir autopolinização (Lloyd & Webb 1986, Bertin & Newman 1993). No entanto, várias espécies apresentam dicogamia aliada a mecanismos de autoincompatibilidade e, algumas vezes, a outros mecanismos de separação de pólen e estigma, como a hercogamia (separação espacial) (Lloyd & Webb 1986, Bertin & Newman 1993, Imbert & Richards 1993). Assim, além da promoção da polinização cruzada, a dicogamia (assim como a hercogamia e a unissexualidade floral) traz outras vantagens às plantas, como sincronização e otimização no posicionamento das superfícies reprodutivas para despacho e recepção de pólen, prolongamento da apresentação de pólen e diminuição da interferência entre pólen e estigma (Lloyd & Webb 1986, Bertin & Newman 1993).

A redução da interferência entre anteras e estigma é total no caso de *F. speciosa*. Durante a fase masculina, os filetes são significativamente maiores que o estilete, e as anteras são posicionadas acima do estigma. Mesmo que grãos de pólen entrassem em contacto com o estigma não haveria fecundação, pois este se encontra fechado e não receptivo. Imbert & Richards (1993) observaram, para uma espécie protândrica de Rubiaceae, diferenças morfológicas nas papilas estigmáticas e baixa atividade de esterase (cuja atividade coincide com o crescimento dos tubos polínicos), impossibilitando a germinação dos grãos de pólen na fase masculina.

Embora não haja diferença entre o comprimento de filetes e estilete na fase feminina, os filetes estão murchos e deslocados do centro da flor. Nesta fase, não há mais grãos de pólen disponíveis, pois os beija-flores retiram todo o conteúdo das anteras durante a manhã do primeiro dia. Dentre as espécies protândricas intraflorais, é comum o deslocamento dos estames em relação ao gineceu (Lloyd & Webb 1986), embora algumas espécies não o apresentem (Imbert & Richards 1993). Em espécies dicogâmicas, as estruturas que se desprendem ou se movem após a finalização de suas funções são geralmente apresentadas no início da antese (Lloyd & Webb 1986, Bertin & Newman 1993).

O deslocamento dos estames parece ser mais vantajoso do que o do estilete, pois além do andróceu ser geralmente efêmero e mais frágil, o estilete precisa manter-se ereto após a fertilização para que os tubos polínicos possam crescer em seu interior (Lloyd & Webb 1986). Bertin & Newman (1993) consideram esta mais uma pressão seletiva a favor da predominância da protandria entre as Angiospermas.

A variação não significativa do comprimento do estilete entre as duas fases das flores de *F. speciosa* foi interpretada como um erro de amostragem. Provavelmente as flores masculinas utilizadas nas medidas foram coletadas no período da tarde, quando os estiletos se encontravam em processo de alongamento, diminuindo as diferenças medidas. No entanto, mesmo sem esta diferença ter sido comprovada, é importante notar que há uma separação espacial entre as estruturas reprodutivas devido ao deslocamento dos estames para a periferia da flor.

Segundo a teoria de Bateman (1945 apud Lloyd & Webb 1986), o fitness materno tende a ser limitado pela qualidade da progênie, enquanto o paterno seria pela sua quantidade. Partindo deste princípio, Lloyd & Webb (1986) afirmam que mecanismos que aumentam a frequência de fertilização cruzada através do impedimento da autofertilização beneficiam mais o fitness materno que o paterno, pois a autofertilização reduz o fitness da semente, mas requer poucos gametas masculinos. Por outro lado, características que aumentem a proficiência da polinização cruzada beneficia principalmente o fitness paterno, quando a produção de sementes é limitada por recursos. Assim, a redução da interferência assiste mais o fitness paterno que o materno. Estes dados mostram que a redução de interferência entre pólen e estigma é uma força seletiva distinta, não apenas um suplemento para evitar autofecundação.

Em estudo relacionado a comunidades tropicais, Bawa (1974) registrou baixa frequência de dicogamia e uma prevalência de sistemas de auto-incompatibilidade. O autor sugere que as barreiras para a autofertilização sejam principalmente genéticas e não morfológicas, com exceção de algumas espécies autocompatíveis, nas quais pode ocorrer um certo grau de fertilização cruzada através da dicogamia.

A ocorrência de protandria em *F. speciosa* foge dos padrões gerais estabelecidos por Robbrecht (1988) para a subtribo Cinchoninae, que são a apresentação de pólen no estilete e heterodistília (Fig. 1). No entanto, é interessante notar que a apresentação de pólen no estilete não deixa de incluir a protandria, pois para que a deposição de pólen no estilete possa ocorrer na fase de botão, deve haver a maturação prévia das anteras em relação à receptividade estigmática. Outro exemplo de generalização errônea é o de *Guettarda scabra*, uma Rubiaceae da subfamília Ixoroidae, caracterizada por Robbrecht (1988) (e por Bremekamp quando definiu este grupo) pela apresentação de pólen no estilete, e que apresenta distília (Imbert & Richards 1993). Estes dados mostram que embora a busca de padrões nos mecanismos

reprodutivos de plantas seja importante para a caracterização de grupos taxonômicos, alguns aspectos somente serão elucidados com o estudo mais cuidadoso das espécies.

4.4. Néctar

O volume de néctar obtido nas flores de *F. speciosa* é semelhante ao registrado em estudos relacionados à polinização por beija-flores (Baker 1975, Pyke & Waser 1981, Opler 1983, Cruden et al 1983, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima et al. 1996). A concentração de açúcares também foi semelhante à encontrada na maioria dos trabalhos supracitados, sendo ligeiramente menor do que os valores registrados por Cruden et al. (1983) e por Pyke & Waser (1981). Estes estudos envolveram espécies de diversas famílias de Angiospermas.

As características qualitativas e quantitativas do néctar estão intimamente relacionadas ao tipo de polinizador que as plantas utilizam (Opler 1983, Cruden et al 1983), mas também podem estar sujeitas a outras pressões seletivas, como densidade floral, habitat, sistema reprodutivo e presença de pilhadores (Cruden et al 1983). A qualidade e a quantidade absolutas de néctar representam parte do investimento da planta para atrair os polinizadores (Heinrich 1975).

O volume do néctar é considerado como uma medida indireta da quantidade de alimento que as flores podem oferecer aos polinizadores e, de maneira geral, o volume é maior quanto maior for o polinizador (Opler 1983, Cruden et al. 1983), também estando relacionado com biomassa floral (Opler 1983). É possível encontrar variações entre características do néctar de flores polinizadas por uma mesma classe de polinizadores, devido a diferenças relacionadas à altitude, distância entre as unidades florais e número de flores por unidade floral (Heinrich 1975, Cruden et al. 1983, Buzato 1995).

A não variação do volume de néctar entre as fases masculina e feminina e entre estas fases e a coleta acumulada pode ser explicada pela dinâmica de secreção dos nectários em *F. speciosa*, característica que pode ser determinada geneticamente (Cruden et al. 1983). O início da secreção é programada para que uma quantidade suficiente de néctar esteja presente quando os polinizadores se tornam ativos e reflete tanto a taxa de secreção característica do nectário quanto a proteção que o néctar recebe contra pilhadores (Cruden et al. 1983).

O intervalo de tempo entre o início da secreção e a primeira visita do polinizador está relacionado à proteção que os tecidos florais podem conferir ao néctar: nectários com

baixa taxa de produção geralmente possuem tecidos mais robustos (Cruden et al. 1983). A presença freqüente de pilhadores de botões de *F. speciosa* e o grande número de botões pilhados contrapõe-se com a baixíssima quantidade de néctar encontrada nesta fase, insuficiente para análise. O início da secreção de néctar horas antes da antese e a presença de tecidos robustos pode indicar que a espécie seja um produtor de néctar lento (“slow producer” senso Cruden et al. 1983).

Cruden et al. (1983) sugerem que a secreção de néctar é constante até que se alcance um volume crítico acumulado, quando é interrompida, geralmente antes ou pouco tempo após o início de atividade dos polinizadores. A interrupção pode ocorrer em duas ocasiões no ciclo diário de secreção: quando o volume inicial máximo é atingido e quando termina a atividade do polinizador (ou após seu período de máxima atividade). Estas duas ocasiões são comuns para flores que duram mais de um dia, como em *F. speciosa*.

A capacidade de manutenção das características do néctar durante a vida da flor explica o componente fisiológico da não variação do volume entre as diferentes fases nas flores de *F. speciosa*. Da maneira descrita acima, as flores regulam ativamente a concentração do néctar de forma que a viscosidade se mantenha relativamente constante ao longo dia (Cruden et al. 1983). A viscosidade do néctar influencia diretamente a taxa de extração principalmente por animais que pairam durante a visita, como beija-flores e esfingídeos (Baker 1975).

A diminuição na concentração de açúcares do primeiro para o segundo dia pode ser resultado da interrupção da secreção que ocorre após o período de máxima atividade do polinizador (manhã). É possível que o nectário das flores de *F. speciosa* secretem néctar com mais água e menos açúcar ao retomarem a atividade no segundo dia, diminuindo a concentração, fato registrado para *Cuphea aequipetala* por Cruden et al (1983).

Outra explicação para este resultado diz respeito ao processo de senescência da flor. Os açúcares do néctar são trazidos até o nectário por componentes do floema e pela metabolização das reservas de amido próximas às células secretoras, enquanto a água chega através do xilema. Quando a flor começa a envelhecer, os componentes do floema são reabsorvidos gradualmente, e a disponibilidade de amido para produção de açúcares pode já estar exaurida (Ari Gomes da Silva e Paulo E. Oliveira, com. pess.).

Em estudos realizados por Cruden et al. (1983), apenas duas das nove espécies protândricas apresentaram variação significativa nas características do néctar entre as

diferentes fases. Em um dos casos a fase feminina apresentou maior quantidade de açúcar em relação à fase masculina (ao contrário de *F. speciosa*), e no outro só houve secreção na fase masculina, sendo que o néctar da fase feminina representou as sobras da fase anterior. As demais espécies estudadas por Cruden et al. (1983) não apresentaram diferença significativa na produção de néctar entre as duas fases. Carpenter (1976) registrou, para uma espécie protogínica de Myrtaceae, uma maior produção de néctar no horário em que o estigma encontrava-se receptivo. Em estudo realizado com espécies dióicas neotropicais, Bawa & Opler (1975) registraram maior produção de néctar em flores pistiladas.

4.5. Sistema de cruzamentos

A autocompatibilidade de *F. speciosa* foi demonstrada tanto pelas taxas semelhantes de formação de frutos por autopolinização e polinização cruzada quanto pelo crescimento equivalente dos tubos polínicos nos dois tipos de polinização.

Os grãos de pólen de *Ferdinandusa speciosa* provenientes de outros indivíduos aparentemente não apresentam vantagem competitiva em relação aos grãos provenientes do mesmo indivíduo. Em algumas espécies, o sucesso competitivo do pólen pertencente a outro indivíduo em relação ao pólen proveniente da mesma flor influencia a frequência da autofertilização, mas em outras espécies não há esta diferença de competitividade (Lloyd & Schoen 1992). Na verdade, a geitonogamia seria a única possibilidade de autopolinização em espécies com dicogamia total, no caso de todo o pólen ser removido antes que o estigma se torne receptivo (Schoen & Lloyd 1992), como é o caso de *F. speciosa*.

Apesar de ser uma espécie autocompatível, *F. speciosa* é beneficiada pela redução de autopolinização, pois as sementes formadas por autogamia são menos aptas em relação às formadas por polinização cruzada. A massa e o tamanho menores das sementes de *F. speciosa*, resultantes de autopolinização, podem representar um indicativo de menor aptidão em relação às sementes formadas por polinização cruzada. A massa da semente pode afetar características juvenis e adultas das plantas, constituindo um dos indicadores da qualidade da progênie (Wulff 1995). Sementes maiores podem emergir mais rapidamente, de maiores profundidades do solo, em maiores variedades de microambientes e responder melhor à adição ou falta de nutrientes (Wulff 1993 e refs. neste).

Ferdinandusa speciosa é uma espécie anemocórica, portanto a menor massa das sementes produzidas por autofertilização pode representar vantagem na dispersão. Esta característica pode estar contrabalanceando os efeitos depressivos da autofertilização nestas sementes. Outra consequência possível deste resultado é a menor dispersão de plantas de maior heterogeneidade genética e a maior dispersão de plantas mais homogêneas geneticamente, com consequências para a estrutura genética da população como um todo (Paulo E. Oliveira, com. pess.). Por outro lado, sementes maiores geralmente são produzidas em menor número, enquanto sementes menores podem ter vantagem na dispersão e na redução da ação de herbívoros (Wulff 1995).

A comparação das taxas de germinação entre sementes resultantes de autofertilização e de fertilização cruzada deve ser interpretada apenas como um indicativo das consequências da autofertilização para *F. speciosa*. Para uma estimativa de maior acuidade, seriam necessários um maior controle das condições ambientais no experimento de germinação, bem como o acompanhamento das plântulas até a fase adulta. Lloyd (1987) sugere que o grau de depressão por “inbreeding” deve ser estimado sob condições mais próximas possíveis da natureza, para que a frequência de adultos derivados de autofertilização possa ser estimada. Esta medida é a mais significativa da importância da autofertilização em uma população (Lloyd 1987).

As diferenças entre as progênies resultantes de autofertilização e fertilização cruzada são as mais adequadas para se estimar a amplitude da depressão por autofertilização (Charlesworth & Charlesworth 1987). Esta depressão é, em regra, baixa em populações parcialmente autofertilizáveis e alta em populações alogâmicas. Mesmo assim, representa uma importante força atuando na redução do potencial genético da progênie resultante destes cruzamentos, como a interferência na fertilidade de muitas espécies estudadas (Charlesworth & Charlesworth 1987).

Ferdinandusa speciosa apresentou baixa produção de frutos em condições naturais, e vários fatores podem estar atuando conjuntamente para este resultado. A semente é o produto final da reprodução sexual e representa o estágio da vida da planta de maior resistência às adversidades climáticas (Ferri 1979). O número de sementes é um componente integral da aptidão da planta, e os fatores ecológicos que limitam esta produção podem exercer fortes pressões na seleção de suas estratégias reprodutivas (Vaughton & Ramsey 1993). Estas

pressões irão diferir conforme o tipo de limitações à qual a produção de sementes está submetida, seja ela por disponibilidade de pólen adequado, disponibilidade de recursos, herbivoria e predação de estruturas reprodutivas ou condições ambientais adversas (Vaughton & Ramsey 1995).

A eficiência da polinização em condições naturais é geralmente testada através da comparação dos experimentos de polinização cruzada e em condições naturais. Se a produção de frutos por polinização cruzada superar a polinização em condições naturais, como foi observado em *F. speciosa*, a produção de sementes é interpretada como sendo limitada pela disponibilidade de pólen (Vaughton & Ramsey 1993). Se a limitação ocorrer devido à disponibilidade de pólen, a seleção favorecerá características que aumentem as chances de polinização, resultando em plantas que atraem polinizadores mais eficientes ou menos dependentes dos serviços destes animais (Vaughton & Ramsey 1993).

Pela comparação podemos presumir que as polinizações manuais resultam em taxa máxima de formação de frutos. No entanto, alguns erros nesta generalização podem mascarar os resultados. A deposição de pólen em estigma não receptivo, o uso de pólen inviável, incompatível ou em quantidade não adequada podem acarretar em menor formação de frutos do que as flores poderiam produzir. A relocação diferencial de recursos das flores polinizadas em condições naturais para as flores polinizadas manualmente também pode representar uma fonte de erro, pois é possível que a planta reloque mais recursos para as flores polinizadas manualmente que receberam mais ou melhor qualidade de pólen (Vaughton & Ramsey 1993). Uma produção de frutos mais baixa em flores polinizadas em condições naturais pertencentes a plantas experimentais indicaria que recursos foram relocados e que a produção era limitada por eles e não por pólen.

No caso de *F. speciosa*, a utilização de pólen incompatível aparentemente não representa problema, uma vez que as flores autopolinizadas formaram frutos em proporção estatisticamente semelhante às que receberam pólen de outras plantas. O possível erro do estigma não receptivo também tem poucas chances de ter ocorrido, pois as polinizações manuais foram realizadas na fase em que o estigma se encontrava aberto e em horários de receptividade comprovada previamente em outras flores. Embora as flores controle pertencessem a indivíduos sem tratamento, o último erro supracitado pode ter causado uma superestimação na produção de frutos formados por alogamia, pois não foi comparada a taxa

de formação de frutos entre flores dos indivíduos experimentais polinizadas naturalmente e flores dos indivíduos controle. Entretanto, vários fatores indicam que a formação de frutos em condições naturais é limitada por pólen e não por recurso. Primeiramente, foram encontrados problemas com a viabilidade de pólen nas anteras de *F. speciosa*, pois alguns indivíduos amostrados continham flores e/ou anteras com viabilidade relativamente baixa, enquanto outros continham anteras com quase nenhuma viabilidade.

A baixa viabilidade de pólen encontrada na espécie estudada provavelmente não indica menor investimento em mecanismos florais, pois a geitonogamia parece ser a única possibilidade de autopolinização em *F. speciosa*, por tratar-se de uma espécie protândrica. Este tipo de autopolinização requer alocação de recursos para pólen e mecanismos de polinização semelhante às espécies que requerem polinização cruzada (Lloyd 1987). Dentre as Angiospermas autofertilizáveis, existe uma tendência em diminuir o investimento em pólen e em mecanismos florais relacionados à polinização, ou aumentar a alocação de recursos para as sementes em detrimento dos grãos de pólen (Lloyd 1987).

Foram realizados testes de viabilidade polínica em material de herbário proveniente dos estados de Mato Grosso e Goiás, sendo observada viabilidade superior a 90%. É possível, portanto, que a baixa viabilidade encontrada em algumas flores de *F. speciosa* em Uberlândia represente um problema local (obs. pessoal).

Outra possível explicação para a baixa taxa de formação de frutos em *F. speciosa* sob condições naturais relaciona-se aos polinizadores (q.v. item 4.6. Visitantes florais).

4.6. Visitantes florais

Ferdinandusa speciosa é polinizada quase que exclusivamente por beija-flores, confirmando suas características ornitófilas discutidas anteriormente. As duas espécies de beija-flores observadas são comuns nas áreas de estudo e parecem funcionar como polinizadores da planta estudada.

As características de forrageamento observadas para as duas espécies de beija-flor estão de acordo com o que se espera para as subfamílias às quais pertencem. *Phaethornis pretrei* parece forragear através de linhas de captura, assim como a maioria das espécies da subfamília Phaethorninae. *Chlorostilbon aureoventris* parece defender territórios, como a maioria dos Trochilinae (Stiles 1981).

Quando a morfologia do bico destas espécies é comparada com a morfologia da corola, percebe-se que *P. pretrei* adapta-se melhor às flores de *F. speciosa*, pois possui bico curvo, enquanto o bico de *C. aureoventris* é reto. A extração de néctar floral pelos beija-flores é afetada por características morfológicas do tubo da corola, como curvatura, comprimento (Stiles 1981) e diâmetro (Temeles 1996), estando associadas à morfologia e ao comprimento do bico e do corpo destas aves (Stiles 1981, Opler 1983, Araújo 1995, Temeles 1996). Flores tubulares “forçam” os beija-flores a tomarem posição adequada durante a visita, principalmente no caso de flores e bicos curvos. Este fato facilita a deposição de pólen em uma porção específica do corpo destas aves e diminui as chances de mistura de pólen em polinizadores não especializados (Stiles 1981).

Não foi possível observar, nas observações focais, qual parte do corpo dos beija-flores contacta os órgãos sexuais das flores de *F. speciosa*. No entanto, a posição das anteras e do estigma e o comportamento de visita dos beija-flores parece levar à deposição de pólen e contacto do estigma em porções semelhantes do corpo destas aves (no bico, próximo à cabeça).

Chlorostilbon aureoventris parece ser uma espécie de beija-flor mais comumente encontrada em remanescentes urbanos de mata, como as do Parque do Sabiá, do que *P. pretrei*. Assim, embora esta espécie possua formato de bico (reto) que não se adapta tão bem às flores (curvas) de *F. speciosa* como o de *P. pretrei*, *C. aureoventris* pode também estar realizando polinizações efetivas. A morfologia do bico é apenas uma pista para o estudo da adaptação entre flores e beija-flores, pois esta relação é muito flexível, sendo necessários dados ecológicos detalhados para tal inferência (Stiles 1981). Portanto, minhas observações não permitem inferir sobre a qualidade dos serviços de polinização destas duas espécies de beija-flor.

4.7. Ornitofilia na família Rubiaceae

Embora Robbrecht (1988) tenha considerado a ornitofilia como sendo rara na família Rubiaceae, vários estudos parecem mostrar uma tendência diferente (e.g. Bawa 1990). Em estudos realizados com espécies tropicais encontramos muitas espécies de Rubiaceae sendo visitadas e polinizadas por beija flores. Em um levantamento preliminar em 10 artigos e resumos publicados, foram encontrados 17 gêneros de Rubiaceae nos quais, para ao menos uma espécie, foi registrada a visita por beija-flores (Tabela 5). Estes dados indicam que, embora o número de espécies seja pequeno em relação ao tamanho da família, existe grande diversidade de espécies ornitófilas em gêneros diferentes nas Rubiaceae (referências na Tabela 5).

A principal síndrome atribuída à família é a psicofilia (Robbrecht 1988). As flores psicófilas assemelham-se às flores ornitófilas em vários aspectos, como corola tubular e muitas vezes vermelha (Faegri & van der Pijl 1980, Stiles 1981). É possível, portanto, que as espécies psicófilas de Rubiaceae estejam até certo ponto adaptadas à ornitofilia. As características morfológicas e a coloração creme de *F. elliptica*, uma espécie que ocorre em cerrado, sugere esfingofilia no gênero estudado (P. E. Oliveira, com pess.).

Analisando-se as características das espécies ornitófilas de Rubiaceae, percebe-se que maior número pertence às subfamílias Rubioideae e Cinchonoidae. Na maioria dos casos, trata-se de arbustos ou arvoretas de sub-bosque de matas secundárias. São poucas as espécies arbóreas, como *Warszewiczia coccinea*, ou herbáceas, como *Manettia coccinea*. Em geral, as flores possuem corola curta, de um a três centímetros de comprimento. Flores com corola mais longa (*Ravnia triflora*, *Ferdinandusa speciosa* e *Manettia luteo-rubra*) pertencem à subfamília Cinchonoidae (Tabela 5).

Segundo Stiles (1981), a maioria das Rubiaceae ornitófilas possuem corolas curtas, eretas e flores aglomeradas, com produção de néctar relativamente baixa. Stiles (1981) afirma que poucas espécies assemelham-se com plantas polinizadas por esfingídeos muito grandes e de língua longa, e considera estas espécies pré-adaptadas à polinização por Phaethorninae, sendo que, na família Rubiaceae a maioria das aves polinizadoras são Trochilinae.

Os dados relacionados acima mostram que as flores de Rubiaceae ornitófilas possuem cores semelhantes às flores psicófilas e, em alguns casos, morfologia e néctar mais

parecidos com características de flores esfingófilas. Portanto, é necessária uma análise mais cuidadosa destas características e sua distribuição nas tribos para que se possa inferir alguma tendência mais fundamentada em relação à síndrome de ornitofilia entre as subfamílias de Rubiaceae.

Tabela 5: Ocorrência de ornitofilia na família Rubiaceae. Ant.: Anthireoidae; Rub.: Rubioidae; Cin.: Cinchonoidae e Ixo.: Ixoroidae.

GÊNERO / ESPÉCIE (SUBFAMÍLIA)	FONTE
<i>Alberta magna</i> (Ant)	Robbrecht 1988
<i>Bouvardia</i> (Cin)	Robbrecht 1988
<i>Burchellia</i> (Ixo)	Robbrecht 1988
<i>Cephaelis elata</i> (Rub)	Bawa & Beach 1983, Stiles 1978
<i>C. muscosa</i> (Rub)	Snow & Snow 1972
<i>C. tomentosa</i> (Rub)	Stiles 1978
<i>Dudgena hirsuta</i> (Cin) *	Snow & Snow 1972
<i>Ferdinandusa speciosa</i> (Cin)	este estudo
<i>Genipa caruto</i> (Ixo) *	Stiles 1978
<i>Hamelia erecta</i> (Rub)	Snow & Snow 1972
<i>H. longipes</i> (Rub)	Toledo 1975
<i>H. patens</i> (Rub)	Toledo 1975, Stiles 1978, Opler 1983
<i>Isertia parviflora</i> (Cin)	Snow & Snow 1972
<i>Manettia coccinea</i> (Cin)**	Toledo 1975
<i>M. luteo-rubra</i> (Cin)	Passos & Sazima 1995
<i>M. pubescens</i> (Cin)	Sazima et al. 1996
<i>Palicourea crocea</i> (Ixo)	Snow & Snow 1972
<i>P. rigida</i> (Ixo)	Silva 1995
<i>Pentagonia donnel-smithii</i> ***	Stiles 1978
<i>Platycarpum rhododactylum</i> (Cin)	Robbrecht 1988
<i>Psychotria pubescens</i> (Rub)	Buzato 1995
<i>P. nuda</i> (Rub)	Sazima et al. 1995, Castro & Araújo 1996
<i>P. tabagensis</i> (Rub) *	Snow & Snow 1972
<i>Ravnia triflora</i> (Cin)	Stiles 1981
<i>Sickingia maxonii</i> (Cin) *	Stiles 1978
<i>Simira vilosa</i> (Cin)	Araújo 1995
<i>Warszewiczia coccinea</i> (Cin)	Snow & Snow 1972, Bawa & Beach 1983

* espécies visitadas por beija-flores mas com características diferentes da síndrome de ornitofilia; ** espécies com características da síndrome de ornitofilia mas sem registro de visitas por beija-flores; *** espécie de posição incerta na família (Robbrecht 1988)

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, A. C. 1995. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 69p.
- Arizmendi, M. C. & Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their flower resources in a tropical dry forest in Mexico. **Biotropica** 22: 172-180.
- Baker, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. **Biotropica** 7: 37-41.
- Baker, H. G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. In: Pollination biology (L. Real, ed.). Academic Press, New York.
- Baker, H. G. & Baker, I. 1973. Amino acids in nectar and their evolutionary significance. **Nature** 241: 543-545.
- Barret, S. C. & Richards, J. H. 1990. Heterostily in tropical plants. **Mem. N Y Bot. Gard.** 55: 35-61.
- Barroso, H. G. 1978. Sistemática de Angiospermas do Brasil (2). Editora da Universidade de São Paulo.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution** 34: 1138-1142.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 21: 399-422.
- Bawa, K. S. & Opler, P. A. 1975. Diocism in tropical forest trees. **Evolution** 29: 167-179.
- Bawa, K. S. & Beach, J. H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. **Ann. Mo. Bot. Gdn.** 68: 254-274.
- Bawa, K. S. & Beach, J. H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. **Amer. J. Bot.** 70: 1281-1288.
- Bawa, K. S., Perry, D. R. & Beach, J. H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **Am. J. Bot.** 72: 331-345.
- Bawa, K. S., Bullock, S. H., Perry, D. R., Corvile, R. E. & Grayum, M. H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland forest trees. II. Pollination systems. **Amer. J. Bot.** 72: 346-356.

- Bertin, R. I. & Newman, C. M. 1993. Dichogamy in Angiosperms. **The Botanical Review** 59: 112-152.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica** 17: 287-301.
- Buzato, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 85p.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. **Flora** 189: 327-334.
- Carpenter, F. L. 1976. Plant- pollinator interaction in Hawaii: pollination energetics of *Metrosideros collina* (Myrtaceae). **Ecology** 57: 1125-1144.
- Castro, C. C. & Araújo, A. C. 1996. Visitantes florais e polinização de *Psychotria nuda* (Rubiaceae). In: Resumos do XLVII Congr. Nac. Botânica, Nova Friburgo, RJ. p405.
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 18: 273-268.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution** 31: 32-46.
- Cruden, R. W., Herman, S. M. & Peterson, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollination coevolution. In: The biology of nectaries (Bentley, B & T. Elias, eds.). Columbia University Press, New York,.
- Dafni, A. 1992. Pollination ecology - A practical approach. Oxford University Press, Oxford.
- Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In: Coevolution (Futuyma, D. J. & M. Slatkin, eds.). Sinauer associates, Massachussets.
- Ferri, M. G. 1979. Fisiologia Vegetal. Editora da Universidade de São Paulo.

- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostily. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607-635.
- Gentry, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Mo. Bot. Gdn.* 61: 728-759.
- Gottsberger, G. 1986. Some pollination strategies in tropical savannas and forests. *Pl. Syst. Evol.* 152: 29-45.
- Grant, K. G. & Grant, V. 1968. Hummingbirds and their flowers. Columbia University Press, New York.
- Grantsau, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- Guilherme, F. A. & Nakajima, J. N. 1994. Caracterização fisionômica da mata do Parque do Sabiá, Uberlândia, M.G. Monografia de conclusão de curso. Instituto de Biociências, Universidade Federal de Uberlândia.
- Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. *Annu. Rev. Syst. Evol.* 6: 139-170.
- Imbert, F. M. & Richards, J. H. 1993. Protandry, incompatibility, and secondary pollen presentation in *Cephalanthus occidentalis* (Rubiaceae). *Amer. J. Bot.* 80: 395-404.
- Inouye, D. W., Lanum, J. A., Levine, D. M., Meyers, J. B., Roberts, M. S., Tsao, F. C. & Wang, Y. Y. 1980. The effects of nonsugar nectar constituents on estimates of nectar energy content. *Ecology* 61: 992-996.
- Kearns, C. A. & Inouye, D. W. 1993. Techniques for pollination biologists. University press of Colorado, Niwot.
- Lloyd, D. G. 1987. Allocations to pollen, seeds and pollination mechanisms in self-fertilizing plants. *Functional Ecology* 1: 83-89.
- Lloyd, D. G. & Webb, C. J. 1986. The avoidance interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135-162.
- Lloyd, D. G. & Schoen, D. J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.* 153: 358-369.
- Machado, I. C. & Sazima, M. 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. *Revta brasil. Bot.* 18: 27-33.

- Mantovani, W. 1989. Conceituação e fatores condicionantes. In: Barbosa, L. M. (coord.). Anais do Simpósio Sobre Mata Ciliar. Fundação Cargill. Campinas, SP.
- Marinho-Filho, J. S. & Reis, M. L. 1989. A fauna de mamíferos associada às matas ciliares. In: Barbosa, L. M. (coord.). Anais do Simpósio Sobre Mata Ciliar. Fundação Cargill. Campinas, SP.
- Martin, F. N. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain technol.* 34: 125-128.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. & Baker, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Nilsson, L. A., Pettersson, B. & Ranaivo, J. 1990. "Ixoroid" pollen presentation and pollination by small moths in the Malagasy treelet *Ixora platythyrsa* (Rubiaceae). *Pl Syst Evol* 170: 161-175.
- Oliveira, P. E. 1991. Pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. PhD Thesis, University of St. Andrews, Scotland.
- Oliveira, P. E. & Silva, J. C. S. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in cerrados of Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 9: 67-79.
- Opler, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. In: The biology of nectaries (Bentley, B. & T. Elias, eds.). Columbia University Press, New York.
- Passos, L. & Sazima, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Manettia luteo-rubra* (Rubiaceae). *Bot. Acta* 108: 309-313.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. The Natural History of Pollination. Harper Collins.
- Pyke, G. H. & Waser, N. M. 1981. The production of dilute nectar by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13: 260-270.
- Radford, A. E., Dicikson, W. C., Massey, J. R. & Bell, C. R. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row Publishers, Inc., New York.
- Reichardt, K. 1989. Relações água-solo-planta em Mata Ciliar. In: Barbosa, L. M. (coord.). Anais do Simpósio Sobre Mata Ciliar. Fundação Cargill. Campinas, SP.
- Richards, J. H. & Koptur, S. 1993. Floral variation and distily in *Guettarda scabra* L. (Rubiaceae). *Amer. J. Bot.* 80: 31-40.
- Robbrecht, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* 1: 1-271.

- Rosa, R., Lima, S. C. & Assunção, W. L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia, MG. **Sociedade & Natureza** 3: 91-108.
- Sazima, I., Buzato, S., & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in Southeastern Brazil. **Bot. Acta** 109: 149-160.
- Schoen, D. J. & Lloyd, D. G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. III. Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization. **Biotropica** 7: 63-70.
- Schiavini, I. 1992. Estrutura das comunidades arbóreas de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). Tese de Doutorado. Unicamp. 139p.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1988. A polinização de plantas de cerrado. **Rev. Brasil. Biol.** 48: 210-226.
- Silva, A. P. 1995. Biologia e polinização de *Palicourea rigida* H. B. K. (Rubiaceae). Tese de Mestrado. Universidade de Brasília. 106p.
- Snow, B. K. & Snow, D. W. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. **J. Anim. Ecol.** 41: 471-485.
- Sobrevilla, C., Ramirez, N., & Enrech, N.X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. **Biotropica** 15: 161-169.
- Spjut, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. **Mem. of the N. Y. Bot. Gdn.** 70: 1-182.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. **Biotropica** 10: 194-210.
- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Ann. Mo. Bot. Gdn.** 68: 323-351.
- Temeles, E. J. 1996. A new dimension to hummingbird-flower relationships. **Oecologia** 105: 517-523.
- Toledo, V. M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibris de una selva tropical húmeda do Mexico. **Biotropica** 7: 63-70.
- Vanini, A. 1995. Fitossociologia de uma mata de brejo no Parque do Sabiá, Uberlândia, MG. Monografia de conclusão de curso. Departamento de Biociências, Universidade Federal de Uberlândia.

- Vaughton, G. & Ramsey, M. 1995. Pollinators and seed production. **In:** Seed development and germination (Kigel, J. G. G. & G. Galili, eds.).
- Wolf, L. L.; Stiles, F. G. & Hainsworth, F. R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. **J. Anim. Ecol.** 32: 349-379.
- Wulff, R. D. 1995. Environmental maternal effects on seed quality and germination. **In:** Seed development and germination (Kigel, J. G. G. & G. Galili, eds.).
- Wyatt, R. 1983. Plant-pollinator interactions and the evolution of breeding systems. **In:** Pollination biology (Real, L., ed.). Academic Press, Orlando.
- Zeisker, M. 1938. Ueber die Abgrenzung der eigentlichen Narbenflaeche mit der Hilfe von Reaktionen. **Beih. bot. Zbl.** 58: 308-318.