



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	
V.	Ex. 44486
TOMBO BC/	16-892101
PROC.	
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREC. R\$	11,00
DATA	16/05/04
N.º CPD	

CM-00155182-3

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

**Si26b**      **Sigrist, Maria Rosângela**

Biologia reprodutiva de doze espécies simpátricas de Malpigiaceae em mata semidecídua do sudeste brasileiro/Maria Rosângela Sigrist. -- Campinas, SP. [s.n.], 2000.  
136f: ilus.

**Orientadora: Marlies Sazima**  
**Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.**  
**Instituto de Biologia.**

1. Malpigiaceae. 2. Polinização. 3. Reprodução. 4. Fenologia.
- I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. II. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 02 de março de 2001.

**BANCA EXAMINADORA**

Profa. Dra. Marlies Sazima (Orientadora)

*Marlies Sazima*

Prof. Dr. George John Shepherd

*GJS*

Profa. Dra. Isabel Alves dos Santos

*Isabel Alves dos Santos*

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

*Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira*

Profa. Dra. Silvana Buzato

*Silvana Buzato*

Prof. Dr. João Semir

Profa. Dra. Maria Cândida Mamede

*Maria Cândida Mamede*

A Deus, nosso pai maior.

Ao Mestre Jesus e a Espiritualidade Maior que me assiste.

#### AGRADEÇO

Aos meus pais, Therezinha e Mauro, que  
compreenderam que o saber constitui enorme riqueza.

#### DEDICO

## ORAÇÃO POR ENTENDIMENTO

Senhor Jesus!

Auxilia-nos a compreender mais, a fim de que possamos servir melhor, já que, somente assim, as bênção que nos concede podem fluir, através de nós, em nosso apoio e em favor de todos aqueles que nos compartilham a existência.

Induz-nos à prática do entendimento que nos fará observar os valores que, porventura, conquistemos, não na condição de propriedade nossa e sim por manancial de recursos que nos compete mobilizar no amparo de quantos ainda não obtiveram as vantagens que nos felicitam a vida.

E ajuda-nos, oh! Divino Mestre, a converter as oportunidades de tempo e de trabalho com que nos honraste em serviço aos semelhantes, especialmente na doação de nós mesmos, naquilo que sejamos ou naquilo que possamos dispor, de maneira a sermos hoje melhores do que ontem, permanecendo em ti, tanto quanto permaneces em nós, agora e sempre.

Assim seja.

EMMANUEL  
Francisco Cândido Xavier

## AGRADECIMENTOS

Nenhum trabalho é realizado sem o auxílio, a colaboração, o apoio e o incentivo de muitos. Ao longo do desenvolvimento deste trabalho tive a sorte de conviver e aprender com várias pessoas. Assim, agradeço:

- A Profa. Dra. Marlies Sazima, pela orientação segura em toda minha formação profissional, pelo valioso exemplo de caráter e conduta profissional, pelo apoio constante, pela amizade sincera. Muito mais que isto, por não interferir em minhas escolhas e por me inspirar a trabalhar com as malpigiáceas.
- Aos membros da pré-banca Dra. Isabel Alves dos Santos, Dra. Maria Candida Henrique Mamede, Dr. Paulo Eugênio A. M. de Oliveira e Dra. Silvana Buzato, pela rapidez com que leram a tese na pré-banca, pela leitura criteriosa e pelas valiosas sugestões apresentadas. A Dra. Mamede agradeço também pela identificação das espécies de Malpighiaceae, bem como pelo xerox de texto enviado (HAUMAN-MERCK 1913).
- Ao Dr. Goerge J. Shepherd e Dr. João Semir, por aceitarem participar da banca.
- A Dra. Marlies Sazima e ao Dr. Ivan Sazima pelo acesso aos dados e às abelhas coletadas nos anos 80, bem como pela permissão de incluir, neste trabalho, suas lindas fotos.
- A Dra. Sílvia R. de Menezes Pedro, pela identificação das abelhas.
- A Profa. Ângela Borges Martins, pela amizade e pela revisão do “abstract”.
- Ao Prof. João Semir, por estar sempre acessível e pronto a esclarecer “milhões” de dúvidas, bem como pelo auxílio na determinação dos odores florais.
- A Dra. Heide Dolder, pelo auxílio no uso do Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) e ao Núcleo de Apoio à Pesquisa Eletrônica Aplicada à Pesquisa Agropecuária (NAP/MEPA), ESALQ/USP, por permitir o uso do MEV.
- Ao CNPq, pela bolsa concedida durante parte deste trabalho.
- A Fundação de Apoio à Pesquisa, Ensino e Cultura (FAPEC), pelas passagens rodoviárias concedidas durante parte deste trabalho.
- A Fundação José Pedro de Oliveira, pelo acesso à Reserva Santa Genebra (RSG).
- Aos guardas da RSG, Valdevino, Mauro e, principalmente, o Sr. Joaquim, que tornaram meu trabalho de campo muito mais fácil e tranquilo.
- Ao Luís C. Bernacci e a Roseli B. Torres, pelo acesso aos dados climáticos fornecidos pela Seção de Climatologia/IAC.
- Ao Ary, pelo método empregado na determinação dos odores florais.

- Ao querido amigo Josué Raizer pelas análises estatísticas.
- Ao Rodrigo por me ensinar a “escanear” os slides.
- A Iara pela amizade sincera, pelas conversas valiosas e por “quebrar todos os galhos” .
- A Lúcia e ao Tião, sempre prontos a auxiliar além da obrigação.
- Ao Prof. Onofre (UFMS), por fornecer os alfinete entomológicos.
- Ao João e a Maria, técnicos do Laboratório de Farmacognosia/UFMS, pela preparação da solução de tetrazólio.
- A Maria Rita Stringhetti de Toledo, coordenadora do “Curso de Capacitação de Técnicos e Auxiliares/UFMS”, pelo uso do computador na confecção das pranchas.
- Aos amigos e colegas do Depto. de Botânica: Júlia, Cibele, Simone, Fábio, Janete, Kazue, Carlos Vítor, Ingrid, Ana Odete, Eduardo, Ary, Tereza, Rodrigo, Rodrigon, Ângela, Luciana, Mariana, pela convivência e por tornaram este trabalho muito mais agradável.
- Aos professores do Depto. de Botânica/Unicamp que colaboraram, de alguma forma, neste trabalho.
- A Júlia, pela ajuda de última hora.
- A Evelyn, pelo capricho na editoração das pranchas da tese.
- As minhas queridas sobrinhas: Juju, por montar minha planilhas de dados; Lili, pelo empréstimo do computador em Campinas.
- Aos meus pais, pelo apoio “logístico” e, especialmente, a minha mãe Therezinha, por estar sempre presente.
- As minhas irmãs Célia e Luiza, ao meu irmão Nelson e ao meu cunhado Nelsinho, pelas pequenas-grandes coisas. A minha cunhada Rosimary por ter conseguido encontrar e comprar os filmes utilizado nas fotos de MEV.
- As queridas amigas, Andréa e Edna, que muito auxiliaram a diminuir o estresse da última fase.

A todos, muito obrigada!



# ÍNDICE

RESUMO .....	XI
ABSTRACT .....	XIII
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>3</b>
<b>3. METODOLOGIA .....</b>	<b>4</b>
<i>Local de estudo</i> .....	4
<i>Espécies estudadas</i> .....	8
<i>Fenologia de floração e frutificação</i> .....	8
<i>Morfologia e biologia floral</i> .....	9
<i>Sistema de reprodução</i> .....	12
<i>Visitantes florais</i> .....	13
<i>Análise estatística</i> .....	14
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>16</b>
<b>4.1 – HÁBITO E DISTRIBUIÇÃO DAS PLANTAS .....</b>	<b>16</b>
<b>4.2 - FENOLOGIA REPRODUTIVA .....</b>	<b>18</b>
FENOLOGIA DA COMUNIDADE .....	18
<i>Floração</i> .....	18
<i>Frutificação</i> .....	18
FENOLOGIA DAS POPULAÇÕES .....	22
<i>Floração</i> .....	22
<i>Frutificação</i> .....	26
<b>4.3 – MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL .....</b>	<b>31</b>
AS INFLORESCÊNCIAS .....	31
AS FLORES .....	34
<i>O pedicelo</i> .....	34
<i>O cálice</i> .....	34
<i>A corola</i> .....	38
<i>O androceu</i> .....	43
<i>O gineceu</i> .....	46
A BIOLOGIA FLORAL .....	48
<b>4.4 – FRUTOS E SEMENTES .....</b>	<b>49</b>

<b>4.5 – SISTEMA DE REPRODUÇÃO</b> .....	50
<i>Experimentos de polinização</i> .....	50
<i>Crescimento de tubo polínico</i> .....	53
<b>4.6 – VISITANTES FLORAIS</b> .....	55
<i>As abelhas e as malpigiáceas</i> .....	55
<i>As visitas das abelhas às flores e a polinização das malpigiáceas</i> .....	57
<i>Ocorrência de abelhas nos anos 90 (96/97)</i> .....	68
<i>Ocorrência das abelhas nos anos 80</i> .....	71
<i>Fenologia da guilda formada pelas malpigiáceas estudadas na RSG</i> .....	74
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	75
<b>5.1 – HÁBITO E DISTRIBUIÇÃO DAS PLANTAS</b> .....	75
<b>5.2 – FENOLOGIA REPRODUTIVA</b> .....	76
<i>Floração: comunidade, guilda e população</i> .....	76
<i>Frutificação: comunidade e população</i> .....	80
<b>5.3 – MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL</b> .....	82
<i>As inflorescências</i> .....	82
<i>A morfologia das flores e a biologia floral</i> .....	83
<b>5.4 – FRUTOS E SEMENTES</b> .....	91
<b>5.5 – SISTEMA DE REPRODUÇÃO</b> .....	92
<i>Experimentos de polinização</i> .....	92
<i>Tubos polínicos</i> .....	95
<b>5.6 – VISITANTES FLORAIS</b> .....	96
<i>As abelhas nas flores das malpigiáceas</i> .....	96
<i>Ocorrência dos visitantes florais</i> .....	106
<i>Nos anos 90</i> .....	106
<i>Nos anos 80 e 90</i> .....	108
<b>5.7 – CONCLUSÕES</b> .....	110
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	113

## RESUMO

A fenologia reprodutiva, a ecologia da polinização e o sistema de reprodução de doze espécies de Malpighiaceae (*Banisteriopsis adenopoda* (A.Juss.) B.Gates, *B. lutea* (Griseb.) B.Gates, *B. muricata* (Cav.) Cuatrec., *B. pubipetala* (A.Juss.) Cuatrec., *Dicella bracteosa* (A.Juss.) Griseb., *Heteropterys aceroides* Griseb., *Mascagnia anisopetala* (A.Juss.) Griseb., *M. cordifolia* (A.Juss.) Griseb., *M. sepium* (A.Juss.) Griseb., *Stigmaphyllon lalandianum* A.Juss., *Tetrapteryx guilleminiana* A.Juss., *T. phlomoides* (Spreng.) Nied.) foram estudados em mata semidecídua (Reserva Municipal de Santa Genebra/RSG), em Campinas, SP, durante 5 anos. A ocorrência dos visitantes nas flores destas espécies foi comparada com dados coletados na década de 80. Estas espécies são lianas e crescem sobre a vegetação da borda da mata. Ao longo do ano há espécies com flores, frutos e diásporos em dispersão. A comunidade estudada possui dois picos de floração, ambos fora da estação seca. O auge da frutificação e dispersão ocorreu no final da estação seca e transição para a chuvosa, período mais adequado à dispersão dos frutos anemocóricos da maioria das espécies e à germinação das sementes. As inflorescências são racemosas ou cimosas e formadas por unidades dicasiais densas. As flores são zigomorfas, pentâmeras, de cor amarela ou rosa, diurnas e emitem odor perceptível (exceto em *B. lutea* e *T. phlomoides*). As pétalas são unguiculadas e uma delas, a pétala posterior, difere das demais e serve de guia de orientação e de suporte para os polinizadores. Óleo é o principal recurso floral oferecido aos polinizadores, sendo produzido em glândulas epiteliais (= elaióforos) que ocorrem aos pares nas sépalas; em *B. lutea* e alguns indivíduos de *B. muricata* e *H. aceroides* as flores são eglandulosas e oferecem apenas pólen. Flores eglandulosas de *B. lutea* provavelmente mimetizam flores com glândulas de *B. pubipetala*. Mutualismo floral pode estar ocorrendo entre *B. adenopoda* e *B. muricata*. Onze espécies possuem flores hermafroditas, sendo a viabilidade polínica interespecífica bastante variável, entre 57-94%. *B. pubipetala* é ginodióica e na RSG suas flores são funcionalmente femininas (pseudohermafroditas), uma vez que suas anteras não abrem e apresentam pólen com baixa viabilidade. A hercogamia e a presença de cutícula estigmática limitam a ocorrência de autopolinização espontânea nas flores hermafroditas. Seis espécies possuem certo grau de compatibilidade, quatro apresentam, provavelmente, autoincompatibilidade de ação tardia e *B. pubipetala* é agamospérmica. A fragmentação da RSG parece estar comprometendo a reprodução sexuada das espécies estudadas, fato evidenciado pela baixa taxa de frutificação observada neste estudo. Abelhas da família Anthophoridae dos gêneros *Centris*,

*Epicharis*, *Monoeca*, *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* totalizaram 97,4% das visitas às flores. As espécies de *Centris*, *Epicharis* e/ou *Monoeca* foram os polinizadores principais e coletam basicamente óleo. Ao coletar óleo, estas abelhas pousam sobre a flor, prendem-se com as mandíbulas à pétala posterior, inserem as pernas anteriores e medianas entre as pétalas e raspam os elaióforos; simultaneamente o ventre torácico e/ou abdominal são friccionados contra as anteras e os estigmas. O comportamento de coleta de óleo favorece a ruptura da cutícula estigmática e a deposição de maior carga polínica sobre/dentro dos estigmas. *Epicharis affinis*, *E. flava*, *E. schrottkyi* e *Monoeca* sp. 1 coletam pólen por vibração nas flores de algumas espécies. *Centris* apresentou maior riqueza de espécies (10 spp.), mas as espécies de *Epicharis* (5 spp.) apresentaram maior taxa de visitação. *C. collaris*, *C. mocsaryi*, *E. affinis*, *E. flava* e *E. schrottkyi* foram os polinizadores principais e/ou secundários da maioria das espécies, totalizando cerca de 50% das visitas registradas. *Monoeca* sp. 3 foi o principal polinizador de *H. aceroides*. De modo geral, as espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* são pilhadoras quando coletam óleo e polinizadores eventuais quando coletam pólen. Quatro espécies da família Apidae também polinizam eventualmente as flores quando buscam pólen. As espécies da família Anthophoridae ocorrem ao longo do ano, mas principalmente no período mais quente e úmido. Após uma década, a riqueza de espécies e o padrão de ocorrência das abelhas da família Anthophoridae nas Malpighiaceae são relativamente semelhantes, sugerindo que as condições da RSG são adequadas para a sobrevivência e permanência destas abelhas. Neste aspecto, as Malpighiaceae são de fundamental importância na RSG pois constituem a principal fonte de óleo para os anthophorídeos.

## ABSTRACT

The reproductive phenology, pollination biology and breeding system of twelve species of Malpighiaceae (*Banisteriopsis adenopoda* (A.Juss.) B.Gates, *B. lutea* (Griseb.) B.Gates, *B. muricata* (Cav.) Cuatrec., *B. pubipetala* (A.Juss.) Cuatrec., *Dicella bracteosa* (A.Juss.) Griseb., *Heteropterys aceroides* Griseb., *Mascagnia anisopetala* (A.Juss.) Griseb., *M. cordifolia* (A.Juss.) Griseb., *M. sepium* (A.Juss.) Griseb., *Stigmaphyllon lalandianum* A.Juss., *Tetrapterys guilleminiana* A.Juss., *T. phlomoides* (Spreng.) Nied.) were studied in semi-deciduous forest (Reserva Municipal de Santa Genebra/RSG), in Campinas, SP, for five years. The occurrence of visitors to flowers of these species was compared with data collected in the 1980s. These species are lianas and grow over the vegetation at the edge of the forest. There are species with flowers, fruit and diaspores in dispersal throughout the year. The studied community has two flowering peaks, both out of dry season. The peak of fructification and dispersal occur at the end of the dry season and during the transition to the rainy season, a more appropriate period for the dispersal of anemocorous fruit of the majority of these species and for their seed germination. The inflorescences are racemes or cymes and formed by dense dichasial units. The flowers are zygomorphic, pentamerous, yellow or pink, diurnal and have perceptible odor (except in *B. lutea* and *T. phlomoides*). The petals are clawed and one of them, the posterior petal, differs from the others and serves as an orientation guide and support for pollinators. Oil is the main floral resource offered to pollinators, and is produced in epithelial glands (= elaiophores) which occur in pairs in the sepals. In *B. lutea* and some individuals of *B. muricata* and *H. aceroides* the flowers are eglandular and offer only pollen. Eglandular flowers of *B. lutea* probably mimic *B. pubipetala* flowers with glands. Floral mutualism may be occurring between *B. adenopoda* and *B. muricata*. Eleven species have hermaphrodite flowers and the interspecific pollen viability is highly variable, between 57-94%. *B. pubipetala* is gynodioecious and in RSG their flowers are functionally female (pseudo-hermaphrodite), as their anthers do not open and the pollen has low viability. The herkogamy and the presence of a stigmatic cuticle, limit the occurrence of spontaneous self-pollination in hermaphrodite flowers. Six species show a certain degree of compatibility, four species present, probably, self-incompatibility of late action and *B. pubipetala* is agamosperous. The fragmentation of the RSG seems to be compromising the sexual reproduction of the studied species, a fact which is evidenced by the low rate of fructification observed in this study. Bees of the family Anthophoridae, of the genera *Centris*, *Epicharis*,

*Monoeca*, *Paratetrapedia* and *Tetrapedia* totaled 97,4% of the visits to the flowers. The species of *Centris*, *Epicharis* and/or *Monoeca* were the main pollinators and basically they collect oil. While collecting oil, these bees settle on the flower, grasp the posterior petal with their jaws, insert the anterior and medium legs between the petals and scratch the elaiophores; simultaneously rubbing the anthers and stigmas with their venters. The oil collecting behavior favors the rupture of the stigmatic cuticle and the deposition of a large load of pollen over/inside the stigmas. *Epicharis affinis*, *E. flava*, *E. schrottkyi* e *Monoeca* sp. 1 collect pollen by vibration from the flowers of some species. *Centris* showed a larger richness of species (10 spp.) but the species of *Epicharis* (5 spp.) showed a larger visitation rate. *C. collaris*, *C. mocsaryi*, *E. affinis*, *E. flava* and *E. schrottkyi* were the main pollinators and/or the secondary of the majority of the species, totaling about 50% of the registered visits. *Monoeca* sp. 3 was the main pollinator of *H. aceroides*. Usually, the species of *Paratetrapedia* and *Tetrapedia* are plunderers when collecting oil and accidental pollinators when collecting pollen. Four species of the family Apidae can also pollinate the flowers when collecting pollen. The species of the family Anthophoridae occur throughout the year, but mainly in warmer and wet periods. After a decade, the species richness and the pattern of occurrence of the Anthophoridae family of bees in the species of Malpighiaceae are relatively similar, suggesting that the conditions of the RSG are appropriate for the survival and permanence of these bees. In this aspect, the Malpighiaceae are of fundamental importance in the RSG because they constitute the main oil source for the anthophorid bees.

## 1. INTRODUÇÃO

Malpighiaceae é uma família amplamente distribuída em todas as regiões tropicais e subtropicais do Hemisfério Sul, possuindo 66 gêneros e cerca de 1200 espécies, das quais aproximadamente 85% são neotropicais (ANDERSON 1979, 1990). As espécies paleotropicais são encontradas predominantemente na África e Ásia, ocorrendo algumas na Austrália (TAYLOR & CREPET 1987). Nos neotrópicos é comum membros desta família ocuparem ambientes abertos como campos, cerrados e restingas, além de florestas pluviais e mesófilas (ARAÚJO 1994). No Brasil há ocorrência de 32 gêneros e cerca de 300 espécies, distribuídas em formações vegetais diversas (BARROSO *et al.* 1991).

As espécies neotropicais de Malpighiaceae apesar de divergirem em vários aspectos como hábito e tipo de fruto (ANDERSON 1979, 1990), morfologia polínica (ANDERSON 1979, 1990, YUNUS 1990/1991) e número cromossômico (ANDERSON 1979, FORNI-MARTINS *et al.* 1995), tendem a ser relativamente uniformes quanto à morfologia floral, associada principalmente ao modo de polinização (ANDERSON 1979, 1990, SAZIMA & SAZIMA 1989). Nestas espécies, a polinização é efetuada por fêmeas de abelhas da família Anthophoridae (das tribos Centridini e Tapinotaspedini) que coletam óleo produzido em glândulas epiteliais do cálice (= "elaióforos", *sensu* VOGEL 1974 *apud* BUCHMANN 1987). O óleo coletado constitui componente essencial na alimentação e desenvolvimento larval destes anthophorídeos (NEFF & SIMPSON 1981, BUCHMANN 1987, SILBERBAUER-GOTTSBERGER & GOTTSBERGER 1988, VINSON *et al.* 1997). Tais abelhas são endêmicas do Novo Mundo e, de acordo com VOGEL (1990), as características florais das Malpighiaceae americanas sofreram pressão seletiva destas abelhas coletoras de óleo, resultando, segundo ANDERSON (1979), na pequena diversidade de polinizadores observada para as Malpighiaceae do Novo Mundo. Apesar disto, este especializado sistema de recompensa floral foi decisivo para o grande sucesso das espécies de Malpighiaceae neotropicais em relação aos membros do Velho Mundo (VOGEL 1990) e parece explicar a uniformidade floral destas espécies (ANDERSON 1979).

Os primeiros registros sobre a biologia reprodutiva de espécies de Malpighiaceae são fornecidos por KNUTH (1905) que traz dados esparsos sobre o período de floração, a morfologia floral e os visitantes das flores de algumas espécies. O comportamento intrafloral dos anthophorídeos e o modo de polinização das malpighiáceas neotropicais é descrito pela primeira vez por HAUMAN-MERCK (1913), que considerava os elaióforos como nectários.

Posteriormente, VOGEL (1974 *apud* BUCHMANN 1987) demonstrou ser óleo o recurso oferecido pelas glândulas, estabelecendo uma nova síndrome para espécies com este tipo de recurso. A partir de então, o mecanismo de polinização das Malpighiaceae neotropicais passou a ser intensamente investigado (*e.g.* GOTTSBERGER 1986, BUCHMANN 1987, VOGEL 1988, LOBREAU-CALLEN 1989, RÊGO & ALBUQUERQUE 1989, SAZIMA & SAZIMA 1989, SIMPSON 1989, BARROS 1992, COCUCCI *et al.* 1996, VINSON *et al.* 1997). SAZIMA & SAZIMA (1989) descrevem mimetismo floral entre flores com e sem elaióforos de *Banisteriopsis muricata* (Cav.) Cuatrec. e engano do polinizador, em função do modo de polinização. A morfologia estigmática e a interação pólen/estigma em várias espécies de Malpighiaceae e sua relação com o mecanismo de polinização foi investigada por PINHEIRO *et al.* (1996) e VIEIRA (1996). COCUCCI *et al.* (1996) investigaram a estrutura morfo-anatômica dos elaióforos de *Dinemandra ericoides* A.Juss. comparando-a com a de outros membros da família, além de discutirem o funcionamento destas glândulas em relação ao modo de coleta de óleo das abelhas polinizadoras.

Contrariamente ao modo de polinização, relativamente bem estudado e conhecido, outros aspectos da biologia reprodutiva das Malpighiaceae têm sido profundamente negligenciados. Apesar da importância indiscutível de seus membros como fonte de óleo para abelhas nas formações vegetais em que ocorrem (FRANKIE *et al.* 1989, VOGEL 1990), relativamente poucos gêneros ou espécies desta família foram investigados com respeito à fenologia e ao sistema de reprodução. A fenologia de floração e frutificação, bem como o modo de dispersão de várias espécies de Malpighiaceae são relatados por IBARRA-MARÍNQUEZ *et al.* (1991) e MORELLATO & LEITÃO FILHO (1996). SAZIMA (1986) verificou a ocorrência de floração sequencial ao longo do ano para nove espécies de Malpighiaceae em mata semidecídua e discute sua importância para o ciclo de vida das abelhas da família Anthophoridae da área. Floração sequencial também foi verificada por GOTTSBERGER (1986), BARROS (1992), PEDRO (1992), BARBOSA (1997) e GAGLIANONE (2000) em espécies de Malpighiaceae em áreas de cerrado de Botucatu (SP), Brasília (DF), Cajuru (SP), Uberlândia (MG) e Luiz Antônio (SP), respectivamente.

Autocompatibilidade parece ser comum em Malpighiaceae, sendo registrada para espécies de *Byrsonima* (BAWA 1974, BARROS 1992, BARBOSA 1997), *Banisteriopsis*, *Galphimia*, *Heteropterys* (BARBOSA 1997), *Malpighia* (BAWA 1974) e *Peixotoa* (BARBOSA 1997). Autopolinização espontânea foi verificada em sete espécies simpátricas de *Byrsonima*

(BARROS 1992), assim como em algumas espécies de Malpigiaceae de campo sujo (BARBOSA 1997). Agamospermia é um fenômeno pouco comum nesta família, sendo mencionada para *Hiptage madablota* Gaertn. (GRANT 1981), bem como para cinco espécies de *Peixotoa* (ANDERSON 1982). Dioicismo funcional foi observado em *Spachea membranacea* Cuatrec. (STEINER 1985a) e, recentemente, um segundo caso de pseudohermafroditismo na família foi detectado em população cultivada de *Lophanthera lactescens* Ducke, em Campo Grande, Mato Grosso do Sul (obs. pess.). ANDERSON (1980) verificou em algumas espécies de *Aspicarpa*, *Camarea*, *Gaudichaudia* e *Janusia* a presença de flores cleistógamas, nas quais o pólen germina dentro da antera indeiscente e os tubos polínicos atingem o tecido nucelar do óvulo através do filete.

## 2. OBJETIVOS

Devido a presença de informações descontínuas, sem integrar num mesmo estudo diversos aspectos da biologia reprodutiva de espécies de Malpighiaceae como, por exemplo, fenologia de floração e ocorrência de polinizadores, morfologia e biologia floral e mecanismo de polinização, bem como funcionamento do sistema de reprodução, foram selecionadas neste estudo doze espécies de Malpighiaceae que ocorrem na Reserva Municipal de Santa Genebra (RSG), Campinas, SP, com os seguintes objetivos:

- a) estabelecer os períodos de floração, frutificação e dispersão das espécies, correlacionando-os com fatores bióticos e abióticos;
- b) estudar a morfologia e biologia floral e estabelecer suas relações com o modo de polinização das espécies;
- c) determinar o sistema de reprodução sexuada de algumas espécies;
- d) verificar o tipo, a frequência de visitas na planta e comportamento dos visitantes florais;
- e) verificar a ocorrência das abelhas da família Anthophoridae nas flores destas espécies, principalmente durante os anos de 1996 e 1997, e comparar estes dados com dados coletados na década de 80 (Marlies e Ivan Sazima, com. pess.), a fim de verificar se o processo de degeneração a que vem sendo submetida a RSG nos últimos dez anos, tem influenciado a diversidade de polinizadores das malpigiáceas desta área.

### 3. METODOLOGIA

#### *Local de estudo*

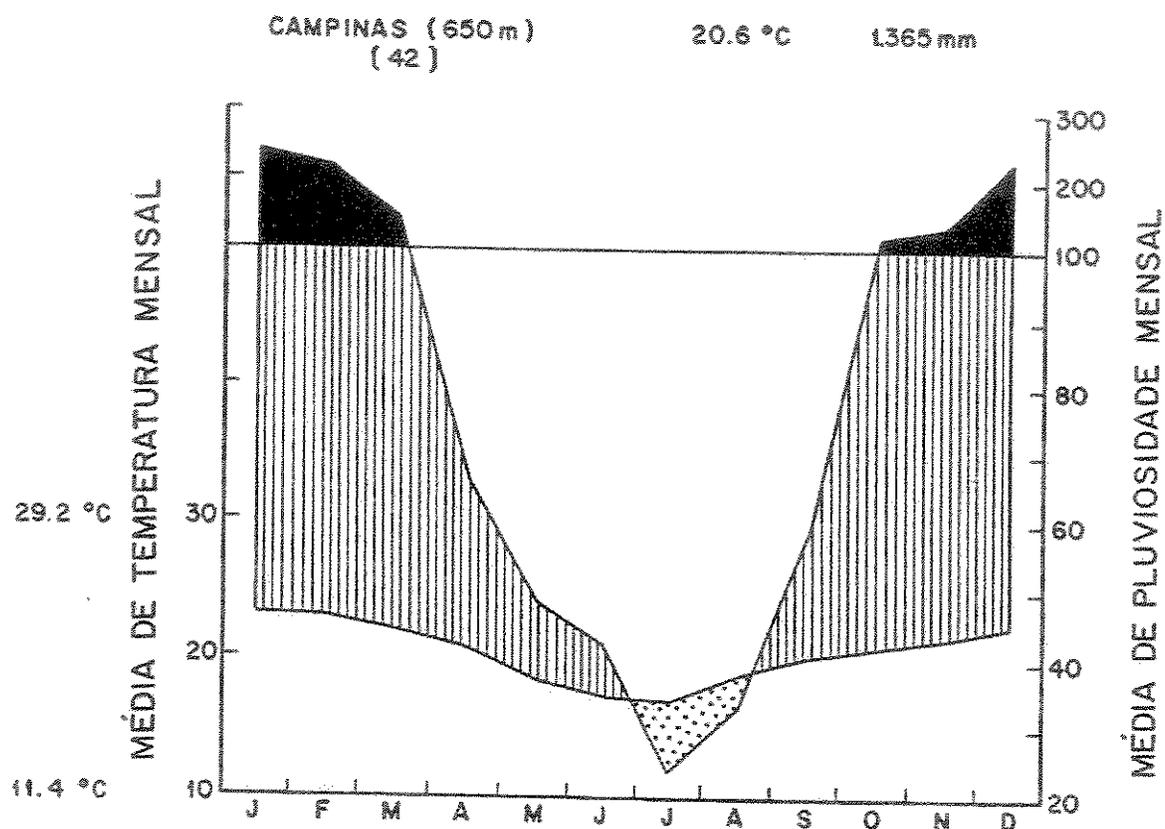
O estudo da biologia reprodutiva de 12 espécies de Malpighiaceae (tabela 1) foi realizado na mata da Reserva Municipal de Santa Genebra (RSG), no município de Campinas, São Paulo (22°49'45"S e 47°06'33"W, 600 m de altitude), durante os anos de 1993 e 1994, 1996 a 1998.

O clima da região de Campinas é sazonal, caracterizado por uma estação seca e fria, de maio a agosto, uma estação úmida e quente, de novembro a fevereiro e duas estações transicionais (março-abril e setembro-outubro), caracterizadas por variações na precipitação e temperatura (MORELLATO & LEITÃO FILHO 1996). A pluviosidade média anual é de cerca de 1360mm e a temperatura média anual em torno de 20°C (MORELLATO & LEITÃO FILHO 1995) (figura 1). Os dados climáticos referentes ao período de levantamento fenológico das espécies estão na figura 2.

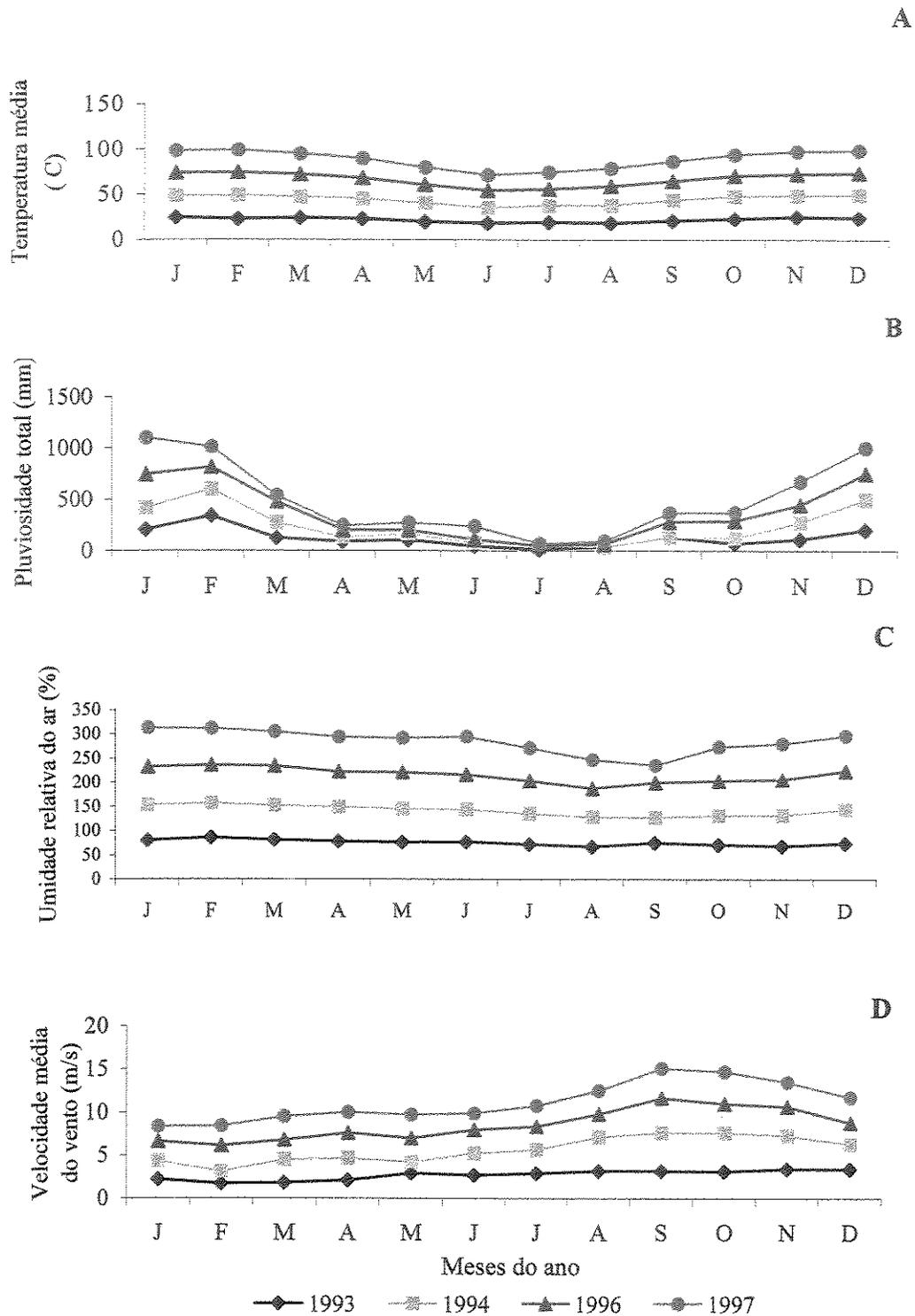
A RSG corresponde a um fragmento florestal com cerca de 250 ha. (figura 3), cujo isolamento ocorreu nos anos 50 e, atualmente, este remanescente encontra-se cercado por plantações de milho, cana-de-açúcar e soja e, mais recentemente, por habitações (PASCHOAL & GALETTI 1995). Esta mata resistiu a dois séculos de devastação, sendo a vegetação predominante constituída por floresta tropical semidecídua (MORELLATO & LEITÃO FILHO 1996), mas também ocorrem clareiras em diversos estádios sucessionais, bem como a floresta úmida ou de brejo (LEITÃO FILHO 1995). Outra situação bem definida na RSG ocorre nas bordas da floresta, região bastante extensa (ca. 11km de perímetro), e que, periodicamente, é mantida aceirada para conservação das vias de acesso, o que favorece o aparecimento de lianas, trepadeiras e plantas invasoras (LEITÃO FILHO 1995). Durante 1993, 1994 e 1998 os aceiros feitos ao redor da borda foram esporádicos, tendo como consequência a invasão desenfreada pelo capim-colonião (*Panicum maximum* Jacq.), que impedia a visualização dos indivíduos das espécies em estudo (figura 3c), dificultando a sua localização e o acesso. Em 1996 e 1997 a poda e a retirada do capim-colonião foi sistemática e constante durante todos os meses, permitindo a retomada deste estudo, interrompido em 1995.

A composição florística da área é típica de matas semidecíduas do planalto paulista e, em termos de diversidade florística, considerando apenas as plantas fanerogâmicas, o número de

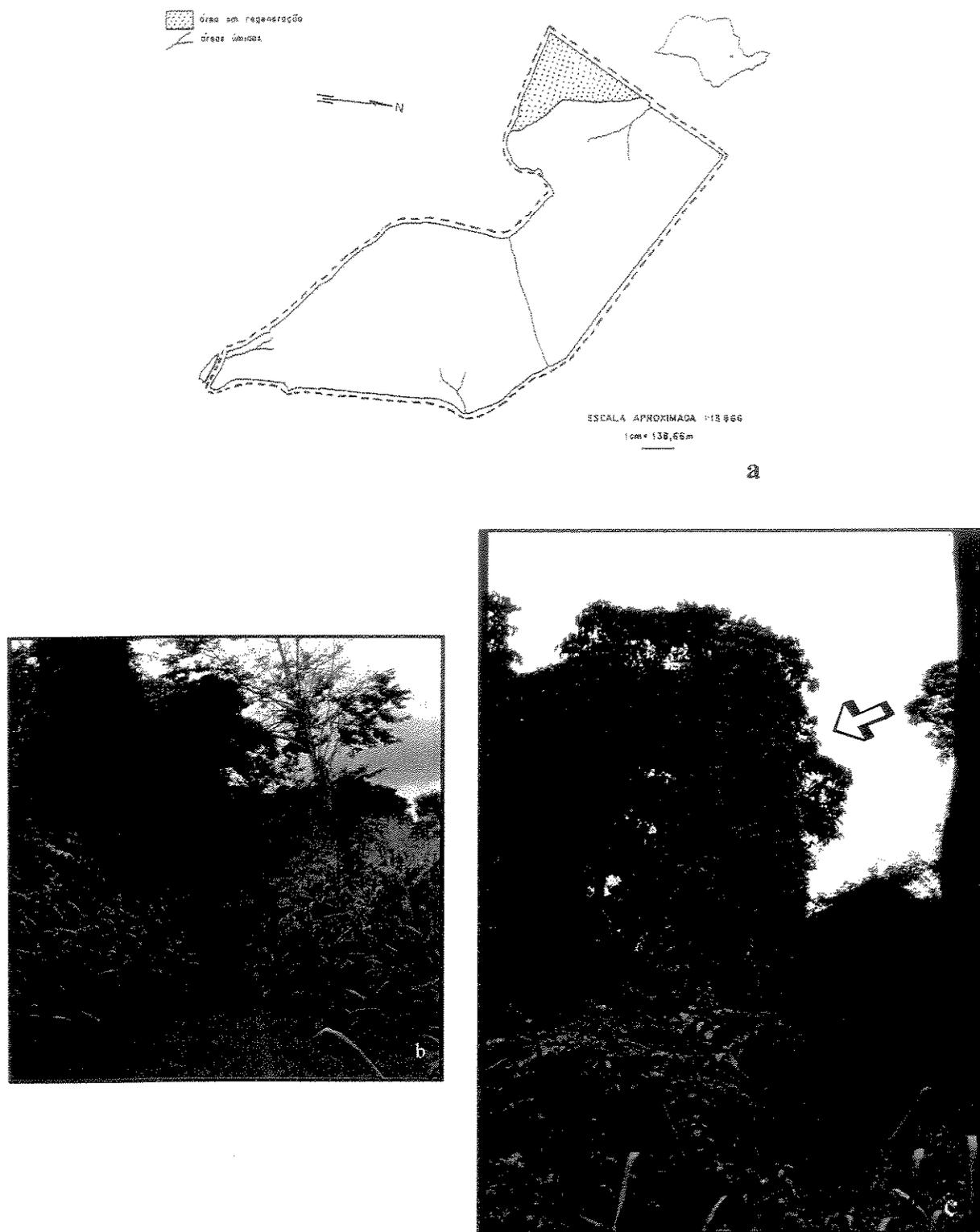
espécies pode ser estimado ao redor de 700, distribuídas entre arbóreas (250), herbáceo-arbustivas (270), lianas (140) e epífitas e parasitas (40) (LEITÃO FILHO 1995). Dentre as lianas, Malpighiaceae é a segunda família com maior riqueza de espécies (17 spp.), sendo superada apenas pela família Bignoniaceae, com 22 espécies (MORELLATO & LEITÃO FILHO 1996).



**Figura 1.** Diagrama climático, segundo Walter & Lieth (SANTOS 1963) do município de Campinas, São Paulo, para um período de 42 anos, de acordo com os dados fornecidos pela Estação Meteorológica do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC).



**Figura 2.** Temperatura média (A), pluviosidade total (B), umidade relativa do ar (C) e velocidade média do vento (D) para Campinas, SP, referentes ao período de levantamento fenológico das espécies estudadas. (Fonte: Seção de Climatologia, IAC)



**Figura 3.** a) mapa da Reserva Municipal de Santa Genebra e sua localização no Estado de São Paulo (modificado de PASSOS 1995). A linha tracejada indica o percurso realizado durante as observações fenológicas; b) borda da mata da RSG tomada pelo capim-colônião; c) *Stigmaphyllon lalandianum* crescendo sobre a vegetação da borda (seta).

## *Espécies estudadas*

De acordo com MORELLATO & LEITÃO FILHO (1996) na RSG ocorrem dezessete espécies de Malpighiaceae, todas lianas e encontradas comumente encobrindo as árvores (figura 3d). Destas espécies, onze foram aqui estudadas (tabela 1), além de *Tetrapterys phlomoides* (Spreng.)Nied., não registrada no estudo de MORELLATO & LEITÃO FILHO (1996). Outras quatro espécies mencionadas por estes autores, *Banisteriopsis anisandra* (A.Juss.)B.Gates, *Heteropterys acutifolia* A.Juss., *H. pauciflora* A.Juss. e *Tetrapterys xylosteifolia* A.Juss., não foram encontradas/coletadas ao longo dos cinco anos deste estudo. Neste período, além das doze espécies estudadas, foram coletadas outras seis espécies, *Banisteriopsis argyrophylla* (A.Juss.)B.Gates, *Heteropterys bicolor* A.Juss., *H. orinocensis* (H.B.K.)A.Juss., *H. aff. aceroides* A.Juss., *Heteropterys* sp. e *Tetrapterys multiglandulosa* A.Juss., as quatro últimas não registradas no estudo de MORELLATO & LEITÃO FILHO (1996), aumentando para dezoito o número de espécies desta família ocorrentes na Reserva. As espécies coletadas neste estudo foram identificadas pela Dra. Maria Candida Henrique Mamede, do Instituto de Botânica, SP, e os materiais testemunhos foram depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC) e/ou no Herbário de Campo Grande (CGMS/UFMS).

## *Fenologia de floração e frutificação*

A fenologia reprodutiva das espécies foi estudada no nível da população e da comunidade. As observações fenológicas sobre a floração e frutificação foram realizadas mensalmente, durante os anos de 1993, 1994, 1996 e 1997, percorrendo parcilamente o perímetro da Reserva (ca. de 8-9km, figura 3a). Ao longo deste perímetro foram observadas e quantificadas as manchas (indivíduos) que apresentaram as seguintes fenofases: **FLORAÇÃO**: desde o início do desenvolvimento do botão até a flor (aberta, acessível ao visitante e/ou receptiva à polinização até a murcha); **FRUTIFICAÇÃO**, subdividida em: **fruto verde**, com aumento de ca. de três vezes o tamanho do ovário, com ou sem presença de alas, até o tamanho característico da espécie, com coloração verde ou avermelhada e **fruto maduro**, seco, com tamanho característico da espécie e com coloração marrom ou acastanhada, em fase de dispersão. Para *B. pubipetala* (A.Juss.)Cuatrec. foram quantificados o número de flores e frutos ocorrentes no único indivíduo encontrado na borda da Reserva. Para *Banisteriopsis muricata* (Cav.)Cuatrec. e *Heteropterys aceroides* Griseb. foi utilizado como critério de separação de indivíduos próximos, a presença ou ausência de

elaióforos nas flores. Nas demais espécies, foram consideradas como pertencentes a um mesmo indivíduo manchas que distavam até três metros (= média da distância mínima registrada entre os indivíduos de *B. muricata* e *H. aceroides*).

**Tabela 1.** As espécies de Malpighiaceae estudadas na RSG, Campinas, SP, e seus respectivos números de registros nos Herbários UEC e CG/MS.

SUBFAMÍLIA <i>Espécie</i>	Registro do material testemunho	
	UEC	CGMS/UFMS
<b>GAUDICHAUDIOIDEAE</b>		
<i>Banisteriopsis adenopoda</i> (A.Juss.)B.Gates <sup>1 2</sup>	066311, 090721, 090722, 090724	05986, 05994, 05995
<i>B. lutea</i> (Griseb.)B.Gates <sup>1 2</sup>	090557, 090558	05988
<i>B. muricata</i> (Cav.) Cuatrec. <sup>1 2</sup>	066310, 090560	05987
<i>B. pubipetala</i> (A.Juss.) Cuatrec. <sup>1 2</sup>	090568, 090570, 090708, 090709, 090710, 090726	05985
<i>Heteropterys aceroides</i> Griseb. <sup>2</sup>	066302, 090555, 09566,	05983, 05992
<i>Mascagnia anisopetala</i> (A.Juss.) Griseb. <sup>1 2</sup>	066309, 090723, 090725	05982, 05991
<i>M. cordifolia</i> (A.Juss.) Griseb. <sup>1 2</sup>	066308, 090714, 090715, 090716	05980
<i>M. sepium</i> (A.Juss.) Griseb. <sup>1 2</sup>	090711, 090712, 090713	05978
<i>Stigmaphyllon lalandianum</i> A.Juss. <sup>1 2</sup>	090717, 090718	05977, 05989, 05990
<i>Tetrapteryx guilleminiana</i> A.Juss. <sup>1 2</sup>	066304, 090499, 090720	05796
<i>T. phlomoides</i> (Spreng.)Nied. <sup>1 2</sup>	066306, 090559	05979
<b>MALPIGHIOIDEAE</b>		
<i>Dicella bracteosa</i> (A.Juss.) Griseb. <sup>1 2</sup>	066305, 090719	05984, 05993

<sup>1</sup> estudo do sistema de reprodução

<sup>2</sup> estudo da morfologia estigmática em microscopia eletrônica de varredura

### *Morfologia e biologia floral*

Foram realizadas observações sobre o tipo e a localização das inflorescências, a quantidade aproximada de flores que abrem diariamente, nas inflorescências e nas plantas, o estado dos botões e das flores durante a antese, o horário aproximado de antese, a duração da flor,

bem como as modificações ocorridas nas flores desde a sua abertura até a murcha. Alguns aspectos da morfologia e posição dos nectários extra-florais (NEFs) foram observados a partir de material herborizado.

Registros sobre a estrutura floral, tais como forma, morfometria e coloração das diferentes partes florais, odor, localização e tipo de alimento oferecido ao visitante, receptividade de estigma e viabilidade de pólen foram realizados em laboratório e/ou campo, a partir de material fresco e/ou fixado em álcool 70% ou FAA 70%. Para detectar a presença de odor floral, diversas flores de primeiro e, às vezes, de segundo dias foram acondicionadas em placas de petri pequenas e colocadas na geladeira por cerca de 10-20 minutos. Após este período, as placas foram retiradas da geladeira, aquecidas entre as mãos por 1-2 minutos e destampadas, sendo as flores imediatamente “cheiradas” (modificado de SILVA 1997). Para *Banisteriopsis lutea* e *Tetrapteryx phlomoides* a ocorrência de odor nas flores foi testada no campo, colocando-se diversas flores em frasco de vidro limpo, que após cerca de 10 minutos foi aberto e cheirado. A receptividade estigmática foi verificada através da presença de exsudados e pelo aspecto da superfície estigmática, à vista desarmada, sob lupa manual e/ou estereomicroscópio (DAFNI 1992).

A viabilidade dos grãos de pólen foi determinada pela coloração com carmin acético (DAFNI 1992) para no mínimo três e no máximo cinco flores de cada indivíduo amostrado. O número de indivíduos amostrados variou entre as espécies (tabela 2). Para todas as espécies contou-se, no mínimo, 200 grãos/flor, misturando-se os grãos-de-pólen de todas as anteras. Para *S. lalandianum* e *Banisteriopsis* spp., espécies com anteras morfologicamente diferentes entre si, verificou-se também a viabilidade polínica de cada uma das dez anteras, a partir de quatro ou cinco flores/espécie (tabela 2).

A morfologia estigmática das espécies foi estudada sob microscopia ótica, a partir de cortes longitudinais dos estigmas/estiletos, confeccionados à mão livre e não corados. Para nove espécies (tabela 1) os estigmas foram também observados em microscopia eletrônica de varredura (MEV). Para tanto, flores destas espécies foram coletadas, fixadas em FAA 70% e estocadas em álcool 70%. Posteriormente, o ápice de estiletos/estigmas foi seccionado, desidratado em série etílica, submetido ao método de ponto crítico, montado em “stubs” e recoberto com ouro (cf. DULBERGER *et al.* 1994). Em seguida, os estigmas foram observados e fotografados em microscópio eletrônico de varredura Zeiss DSM 940A, instalado no Núcleo de Apoio à Pesquisa em Microscopia Eletrônica Aplicada à Pesquisa Agropecuária (NAP/MEPA), da Escola Superior

**Tabela 2.** Amostragem de plantas e flores utilizadas nos testes de viabilidade do pólen, bem como tratamentos realizados e intervalos de fixação dos mesmos para observação do crescimento de tubo polínico nos gineceus de espécies de Malpighiaceae.

ESPÉCIES	VIABILIDADE DO PÓLEN				TIPOS DE POLINIZAÇÕES	
	todas as anteras		por antera		Tratamento*	Intervalo** (horas)
	n° plantas	n° flores	n° plantas	n° flores		
<i>Banisteriopsis adenopoda</i>	6	29	5	5	-	-
<i>Banisteriopsis lutea</i>	3	11	4	4	-	-
<i>Banisteriopsis muricata</i>	3	13	2	4	Am Xx	72,96,120 72
<i>Banisteriopsis pubipetala</i>	2 <sup>1</sup>	15	1	4	CN <sup>2</sup>	24, 48, 72
<i>Dicella bracteosa</i>	12	60	-	-	Am Xx	30, 48, 72 70, 72
<i>Heteropterys aceroides</i>	5	16	-	-	-	-
<i>Mascagnia anisopetala</i>	10	50	-	-	Am Xx	16, 72 72
<i>Mascagnia cordifolia</i>	8	24	-	-	Am Xx	48 48
<i>Mascagnia sepium</i>	6	24	-	-	Am	48
<i>Stigmaphyllon lalandianum</i>	14	67	5	5	Am Xm	48 48
<i>Tetrapteryx guilleminiana</i>	5	19	-	-	Am Xm	48, 72 72
<i>Tetrapteryx phlomoides</i>	2	12	-	-	Am	168

\* Am = autopolinização manual; Xx = polinização cruzada com emasculação; Xm = polinização cruzada sem emasculação; CN = condições naturais.

\*\* tempo de fixação dos gineceus após as polinizações.

<sup>1</sup> um indivíduo com anteras deiscentes e pertencente a uma população desta espécie em cerrado de Campo Grande, MS.

<sup>2</sup> observação da carga polínica sobre os estigmas (contagem dos grãos de pólen presentes, germinando ou não).

de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ), da Universidade de São Paulo (USP), em Piracicaba, SP.

### *Sistema de reprodução*

O sistema de reprodução de onze espécies (tabela 1) foi estudado através de polinizações manuais (autopolinizações e/ou polinizações cruzadas) em flores previamente ensacadas, emasculadas ou não; nestes tratamentos os grãos de pólen foram transferidos para os estigmas com auxílio de agulha ou pincel. Alguns botões foram mantidos intactos, ou seja, sem tratamento após o ensacamento, a fim de verificar a ocorrência de autopolinização espontânea. Flores não ensacadas foram marcadas a fim de avaliar o desenvolvimento de frutos em condições naturais (controle). Em todos os experimentos as flores foram etiquetadas com os dados dos experimentos ou marcadas com colas de diferentes cores e, aquelas ensacadas, foram descobertas três a seis dias após. Para *B. pubipetala* e *T. guilleminiana*, espécies com grande produção de frutos em condições naturais, botões em pré-antese foram emasculados, ensacados e, posteriormente, marcados, a fim de verificar a formação de frutos por agamospermia gametofítica diplospórica. Como controle, botões em pré-antese foram emasculados, marcados, porém não ensacados. O desenvolvimento dos frutos foi acompanhado mensalmente.

Nos experimentos realizados em 1994 em *B. adenopoda* e *T. phlomoides*, os frutos, após o amadurecimento, foram coletados e colocados em germinador à luz e temperatura (25°C) constantes. Os samarídeos que germinaram foram transferidos para vermiculita, para acompanhamento do desenvolvimento das plântulas; os que não germinaram foram abertos sob estereomicroscópio para observação do conteúdo. Nos experimentos realizados em 1997 e 1998, após 30-40 dias, as inflorescências contendo tais experimentos foram ensacadas com filó, sendo os frutos em desenvolvimento novamente marcados. Após o amadurecimento, os frutos foram coletados, abertos e o conteúdo observado sob estereomicroscópio. As sementes, quando inteiras, foram removidas, seccionadas ao meio e colocadas em solução aquosa de cloreto de tetrazólio a 0,1%, por 24 ou 48 horas, para observação da viabilidade do embrião (MARCOS FILHO *et al.* 1987).

Para nove espécies o estudo do sistema de reprodução foi complementado com observações de crescimento de tubo polínico nos gineceus (tabela 2). Em seis espécies, polinizações manuais (auto e cruzada) foram realizadas em flores mantidas em placas de ágar e, após as polinizações, os gineceus foram fixados em FAA 70%, a intervalos variáveis (tabela 2).

Em *M. sepium* e *T. phlomoides* foram utilizadas flores que caíram após realização dos cruzamentos no campo. Posteriormente, em todos os tratamentos, os gineceus foram mantidos cerca de 24 horas em alvejante de Stockwell (JOHANSEN 1940). Em seguida, foram colocados em NaOH por 15-45 minutos a 60°C e depois mantidos em água destilada por aproximadamente 24 horas, quando então foram lavados repetidas vezes. A seguir foram corados em azul de anilina e analisados sob microscopia de fluorescência (cf. MARTIN 1959).

### *Visitantes florais*

Sobre os visitantes florais foram realizadas observações mensais durante 1996 e 1997, em intervalos de 20-35 dias, no período das 07:00 às 17:00 horas. Observações esporádicas dos visitantes florais também foram realizadas em 1993, 1994 e 1998. Mensalmente selecionou-se, ao longo do perímetro da RSG, uma área amostral (manchas das espécies em floração) em função: (i) da facilidade de acesso/visualização da mancha e flores da mesma, (ii) da proximidade entre manchas de espécies diferentes e (iii) da quantidade de flores por mancha. Portanto, as espécies de Malpighiaceae e o número de manchas que fizeram parte da área amostral variaram durante os meses de observação. Desta forma, o número de meses utilizados nas observações dos visitantes florais para cada espécie e o período total de observação/espécie também variaram (tabela 3). Após a escolha da área, as manchas foram percorridas, a cada hora, a intervalos variáveis, de acordo com a quantidade de manchas presentes na área escolhida. Durante este estudo foram utilizados 37 dias de observações (1 dia em 1994 – 2 horas e 23 minutos; 19 dias em 1996 – 76 horas e 11 minutos; 17 dias em 1997 – 61 horas e 52 minutos), num total de 140 horas e 26 minutos.

Após escolha da área amostral, o tipo e o comportamento dos animais visitantes às flores das espécies de Malpighiaceae foram registrados pelo método de amostragem de sequência ("sequence sampling") e de todas as ocorrências ("all occurrence sampling") (cf. LEHNER 1979), por meio de observações visuais diretas, à vista desarmada, ou com o auxílio de binóculo e, algumas vezes a partir de fotografias. Para cada espécie vegetal foi anotado o horário de chegada do visitante floral à planta, a frequência de visita na planta (= número total de visitas registradas durante o período de observação), bem como o resultado das visitas às flores (polinização ou pilhagem). Os dados referentes à frequência de visita em *Banisteriopsis lutea* foram parcialmente retirados de dados fornecidos por Marlies e Ivan Sazima (com. pess.), devido a ausência de plantas

desta espécie em condições favoráveis à observação durante este estudo. Para alguns visitantes florais a duração das visitas às plantas e às flores foi estimada e cronometrada, respectivamente. Os visitantes florais foram coletados com puçá ou manualmente, com auxílio de saco plástico. Em seguida, foram acondicionados individualmente em potes plásticos, devidamente etiquetados com dia e hora da coleta, bem como foi anotada a espécie de planta em que foi coletado. Posteriormente foram congelados, medidos e analisados sob estereomicroscópio, montados, etiquetados e enviados ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo/Ribeirão Preto onde foram identificados pela Dra. Sílvia R. de Menezes Pedro.

Os dados obtidos neste estudo foram comparados com os registrados por Marlies e Ivan Sazima (com. pess.) durante 33 dias de observações em 1985 (janeiro-abril, agosto-setembro, novembro – 77 horas e 48 minutos), 6 dias em 1986 (março-abril, junho – 8 horas e 10 minutos) e 7 dias de observações esporádicas de março e abril de 1997, totalizando 39 dias e tempo despendido de 85 horas e 58 minutos. A quantidade de horas utilizadas por estes pesquisadores em nove, das doze espécies aqui estudadas (exceto *B. pubipetala*, *M. sepium* e *T. phlomoides*) encontra-se na tabela 3. Para *M. cordifolia* foram feitas apenas observações esporádicas. Os pesquisadores acima citados fizeram suas observações geralmente durante a manhã, especialmente no período das 09:00 às 12:00 horas, utilizando em geral uma única planta/dia de observação.

### *Análise estatística*

As informações coletadas nas populações e indivíduos de Malpighiaceae na RSG foram analisadas utilizando-se a média aritmética e o desvio padrão, com aproximação de uma casa decimal.

A correlação das variáveis meteorológicas com a fenologia reprodutiva da comunidade e das populações das espécies de Malpighiaceae foi verificada utilizando-se o coeficiente de correlação de Spearman,  $r_s$  (ZAR 1996). A significância dos valores de  $r_s$  obtidos foi testada tomando-se como hipótese nula ( $H_0$ ) que não há correlação entre variáveis meteorológicas e eventos fenológicos ( $r = 0$ ) e a hipótese alternativa ( $H_1$ ) que há correlação entre as duas variáveis estudadas ( $r \neq 0$ ). A significância de  $r_s$  foi estimada segundo ZAR (1996). O nível de decisão foi  $\alpha = 0,05$ .

Para testar a diferença entre o número de indivíduos em floração, frutificação (frutos verdes + maduros) e dispersão (frutos maduros) entre os quatro anos de estudo, utilizou-se análise de variância (ANOVA). Antes os dados foram transformados para distribuição normal aplicando-se logaritmo neperiano. Na hipótese nula ( $H_0$ ) não há diferença entre os anos, e a hipótese alternativa ( $H_1$ ) há diferença entre os anos. Teste de comparação múltipla de Tukey foi utilizado quando observada diferença significativa ao nível de confiança 0,05.

A análise de variância (ANOVA) foi utilizada também para testar a diferença na viabilidade polínica entre os estames das flores das quatro espécies de *Banisteriopsis* e *S. lalandianum*. Para tanto os dados foram transformados pelo arco seno da raiz quadrada pois para dados apresentados em proporção tal medida é exigida (SOKAL & ROHLF 1997), com grau de liberdade (gl) igual a 9.

**Tabela 3.** Número de indivíduos, meses observados e tempo total de observação dos visitantes florais, por espécie, durante o período de estudo, bem como no estudo de Marlies e Ivan Sazima, na década de 80.

ESPÉCIES	ESTE ESTUDO			ESTUDO DE
	Nº DE MESES OBSERVADOS	Nº DE PLANTAS OBSERVADAS	TEMPO TOTAL DE OBSERVAÇÃO	M. & I. SAZIMA
				TEMPO TOTAL DE OBSERVAÇÃO
<i>B. adenopoda</i>	5	03	18h e 50min.	3h e 30min.
<i>B. lutea</i>	1	01	23min.	11h e 20min.
<i>B. muricata</i>	4	05	7h e 20min.	27h e 50min.
<i>B. pubipetala</i>	2	01	7h e 07min	-
<i>D. bracteosa</i>	6	14	33h e 36min.	5h e 35min.
<i>H. aceroides</i>	2	03	12h e 13min.	16h e 30min.
<i>M. anisopetala</i>	5	05	19h e 22min.	7h e 28min.
<i>M. cordifolia</i>	1	02	3h e 29min.	-
<i>M. sepium</i>	1	03	3h e 25min.	-
<i>S. lalandianum</i>	6	10	19h e 46min.	27h e 30min.
<i>T. guilleminiana</i>	4	01	16h e 02min.	2h e 50min.
<i>T. phlomoides</i>	1	01	140min	-

## 4. RESULTADOS

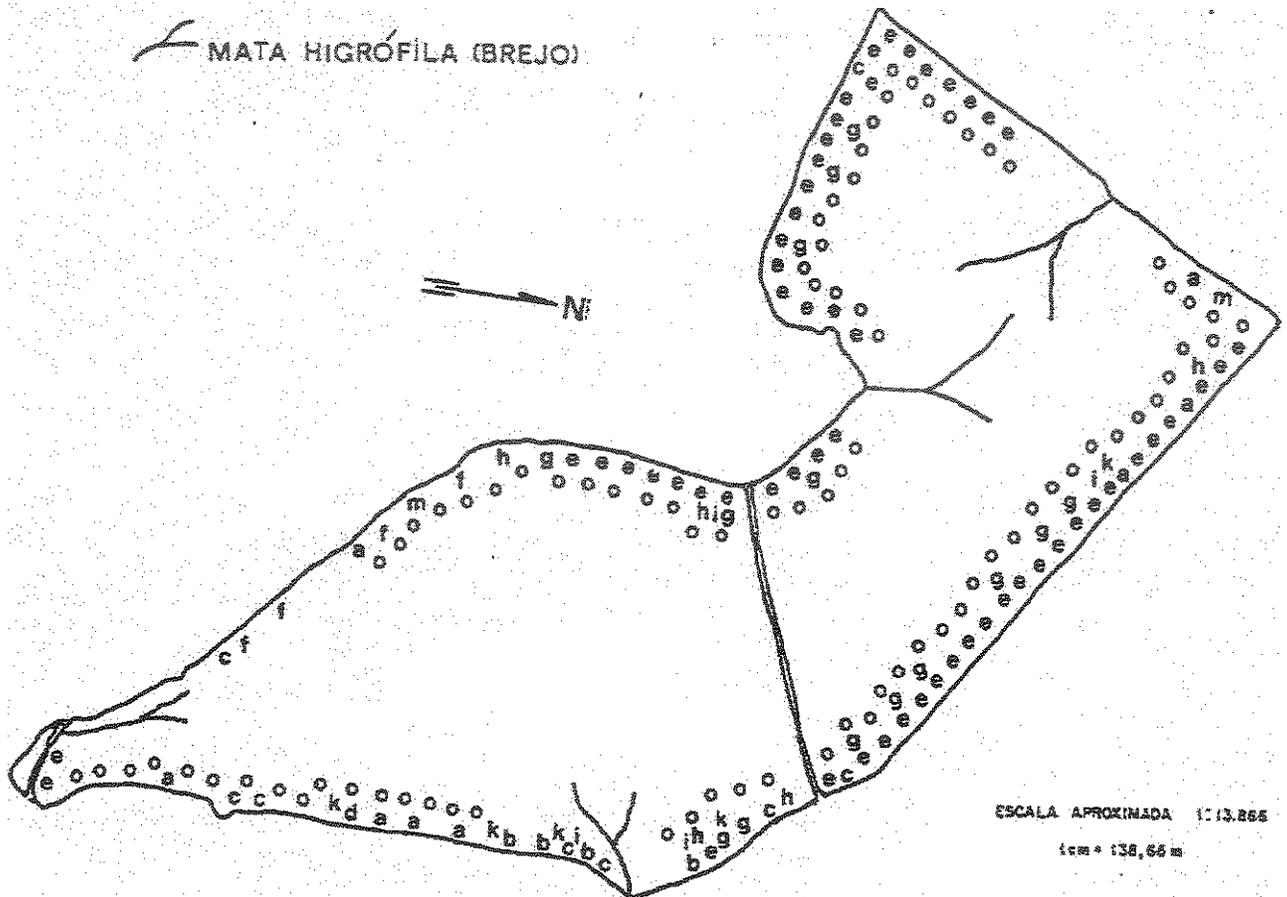
### 4.1 – HÁBITO E DISTRIBUIÇÃO DAS PLANTAS

As espécies estudadas são lianas, que na RSG ocupam preferencialmente locais abertos e ensolarados da borda da mata (figura 4, exceto *M. sepium* que cresce geralmente em áreas mais sombreadas). Algumas destas espécies ocorrem também em trilhas que cortam a mata (como *D. bracteosa* e *S. lalandianum*) e clareiras no interior da floresta (p. ex., *D. bracteosa* e *H. aceroides*, GROMBONE-GUARATINI 1999). As plantas ocupam áreas com extensões variáveis (4 a 30m<sup>2</sup>), com ramos volúveis crescendo desde próximo ao solo até 6-8m de altura, por vezes cobrindo extensas áreas sobre a vegetação da borda (figura 3d).

A quantidade de indivíduos (manchas) observados por espécie variou ao longo dos quatro anos de estudos fenológicos, em decorrência da maior ou menor ocorrência de capim-colônia na borda da mata. *S. lalandianum* (figura 4) e *D. bracteosa* foram as espécies que apresentaram maior distribuição (figura 5) e número de indivíduos, com máximo de 58 e 39 indivíduos, respectivamente (tabela 4). As demais espécies foram menos freqüentes (tabela 4), com média de 3,83 indivíduos ( $\pm 2,87$ ). Para *B. pubipetala* e *T. phlomoides* foram registrados apenas 1 e 2 indivíduos, respectivamente.

**Tabela 4.** Número máximo de indivíduos e média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão (DP) dos indivíduos das Malpighiaceae estudadas observados mensalmente, ao longo de quatro anos (47 meses), na RSG.

ESPÉCIES	NÚMERO MÁXIMO DE INDIVÍDUOS				$\bar{x} \pm DP$
	1993	1994	1996	1997	
<i>Banisteriopsis adenopoda</i>	6	8	10	11	5,1 $\pm$ 2,54
<i>Banisteriopsis lutea</i>	5	5	3	3	3,38 $\pm$ 1,51
<i>Banisteriopsis muricata</i>	?	5	5	10	3,96 $\pm$ 1,94
<i>Banisteriopsis pubipetala</i>	?	?	1	1	-
<i>Dicella bracteosa</i>	39	34	21	22	14,23 $\pm$ 10,42
<i>Heteropterys aceroides</i>	?	3	5	4	2,88 $\pm$ 1,25
<i>Mascagnia anisopetala</i>	5	13	14	18	5,6 $\pm$ 4,32
<i>Mascagnia cordifolia</i>	4	3	3	5	2,82 $\pm$ 1,17
<i>Mascagnia sepium</i>	?	?	2	7	2,88 $\pm$ 2,03
<i>Stigmaphyllon lalandianum</i>	20	32	37	58	18,15 $\pm$ 14,05
<i>Tetrapteryx guilleminiana</i>	4	4	4	4	2,15 $\pm$ 1,01
<i>Tetrapteryx phlomoides</i>	?	1	2	2	1,5 $\pm$ 0,71



**Figura 4.** Mapa da Reserva de Santa Genebra (modificado de FIGUEIREDO 1997) indicando a localização das espécies de Malpighiaceae. No mapa não estão plotados todos os indivíduos registrados durante os estudos fenológicos de 1993, 1994, 1996 e/ou 1997, mas somente o local aproximado onde os indivíduos de cada espécie podem ser encontrados. Observe que *S. lalandianum* ocorre ao longo de toda a borda, excetuando-se as áreas brejosas. **LEGENDA:** a – *Banisteriopsis adenopoda*, b – *B. lutea*, c – *B. muricata*, d – *B. pubipetala*, e – *Dicella bracteosa*, f – *Heteropterys aceroides*, g – *Mascagnia anisopetala*, h – *M. cordifolia*, i – *M. sepium*, k – *Tetrapteryx guilleminiana*, m – *T. phlomoides*, o – *Stigmaphyllon lalandianum*.

## 4.2 - FENOLOGIA REPRODUTIVA

### FENOLOGIA DA COMUNIDADE

#### Floração

O número de espécies e indivíduos em floração das Malpighiaceae estudadas na RSG, durante quatro anos é mostrado na figura 5. Ao longo de todo o ano há espécies e indivíduos com flores, observando-se dois picos de floração: um maior, de fevereiro-abril, no final da estação úmida e na transição para seca, e outro menor, de (setembro)outubro-dezembro, na transição da estação seca para úmida (figura 5). De maio a agosto ocorreu brusca diminuição na quantidade de indivíduos em floração (figura 5), apesar de cinco a sete espécies (*B. adenopoda*, *B. lutea*, *B. pubipetala*, *D. bracteosa*, *M. cordifolia*, *M. sepium* e/ou *T. guillemianiana*) florescerem neste período.

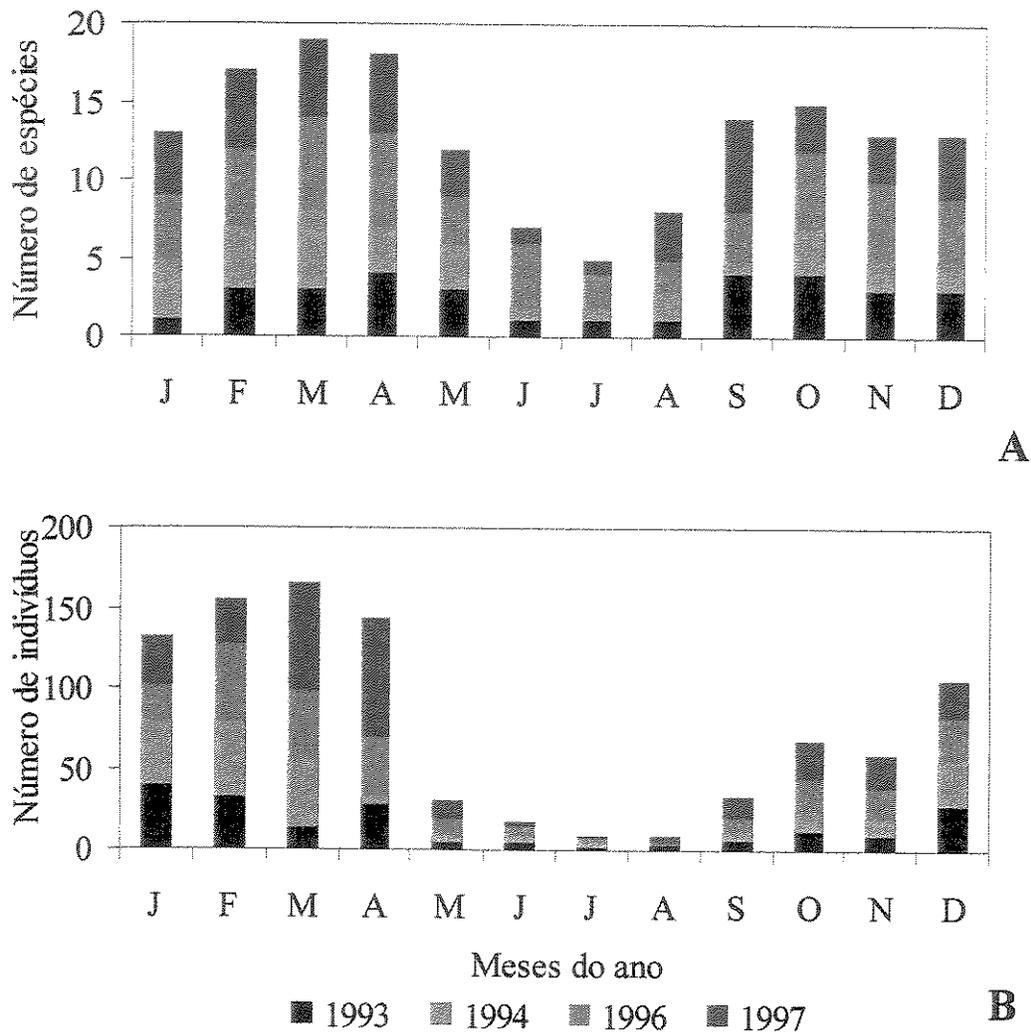
O número de espécies e indivíduos em floração correlacionaram-se positivamente com a temperatura média, pluviosidade total e umidade relativa média do ar (tabela 5). Houve correlação negativa da velocidade média do vento com o número de indivíduos em floração, o mesmo não acontecendo com o número de espécies (tabela 5). Não houve diferença significativa no número de indivíduos com flores entre os quatro anos ( $F = 0,737$ ;  $gl = 3$ ;  $p = 0,536$ ;  $n = 47$ ).

#### Frutificação

Na RSG a comunidade de Malpighiaceae produz frutos ao longo de todo o ano. Há maior número de espécies em frutificação (frutos verdes + maduros) entre maio-novembro. Quando consideramos o número de indivíduos em frutificação o pico diminui (abril-agosto) e concentra-se na estação seca (figura 6). O pico de amadurecimento e dispersão dos diásporos das espécies e indivíduos de Malpighiaceae estudados ocorreu principalmente na estação seca, entre julho-setembro (figura 7).

Quando consideramos o número de espécies e indivíduos com frutos verdes e maduros há correlação inversa com a temperatura, pluviosidade e umidade relativa (tabela 5). A velocidade do vento correlacionou-se positivamente com o número de espécies, não havendo correlação significativa com o número de indivíduos em frutificação (tabela 5). Com relação aos frutos em

dispersão na comunidade considerada, houve correlação negativa com a temperatura, pluviosidade e umidade relativa, mas não com a velocidade do vento, tanto para o número de espécies como de indivíduos com frutos maduros (tabela 5). A análise de variância mostrou que não houve diferença significativa no número de indivíduos com frutos em dispersão durante quatro anos de estudo ( $F = 1,034$ ;  $gl = 3$ ;  $p = 0,388$ ;  $n = 47$ ). Ocorreu diferença significativa no número de indivíduos com frutos verdes e maduros ( $F = 7589$ ;  $gl = 3$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 47$ ) apenas nos anos de 1993-1996 ( $p = 0,003$ ) e 1993-1997 ( $p = 0,001$ ).

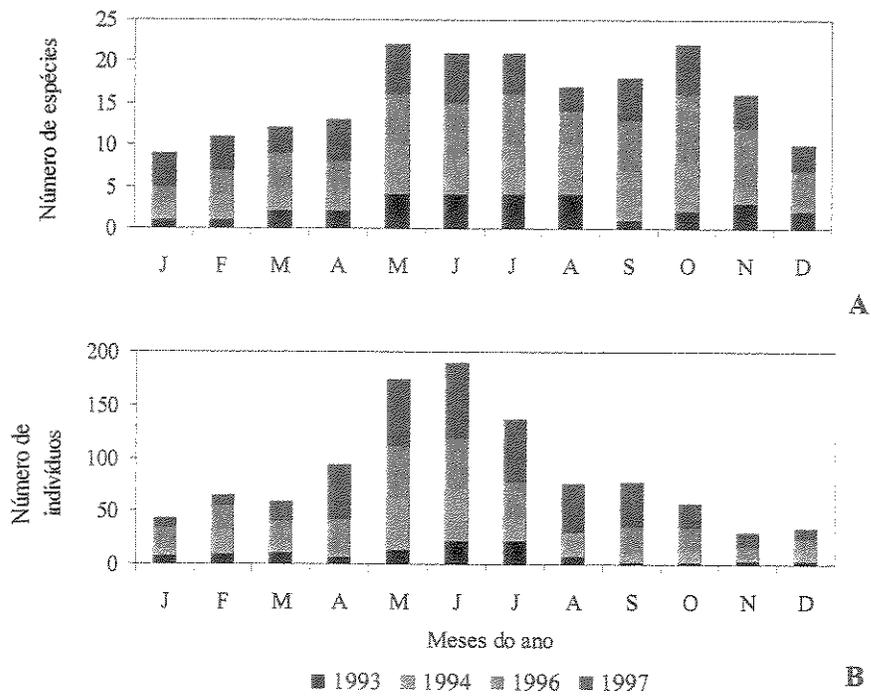


**Figura 5.** Número de espécies (A) e indivíduos (B) de Malpighiaceae observados em floração na Reserva Santa Genebra.

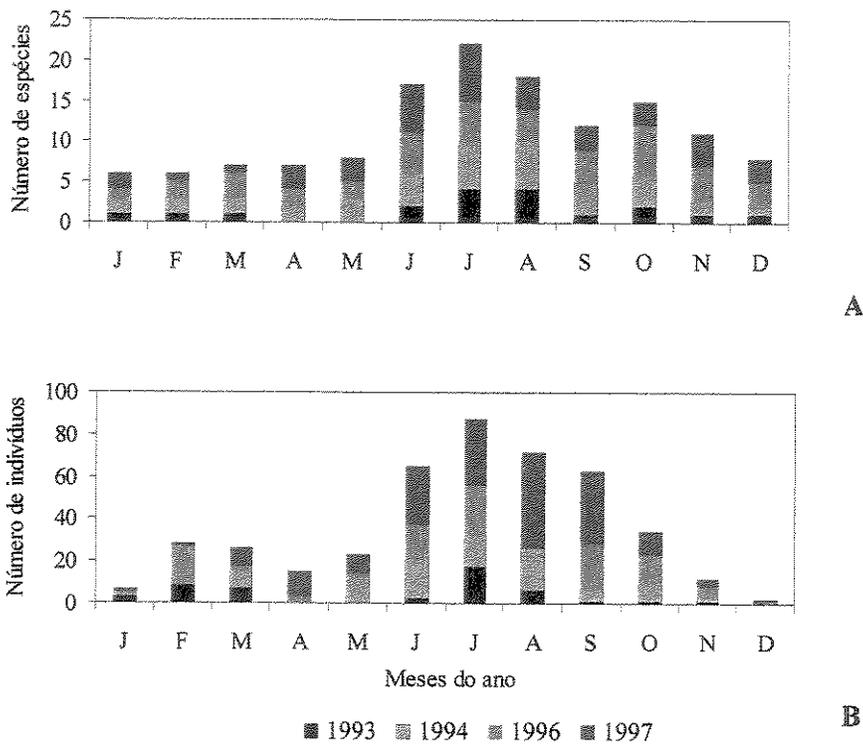
**Tabela 5.** Coeficiente de correlação de Spearman (rs) entre variáveis meteorológicas e floração e frutificação para comunidade de Malpighiaceae na RSG durante os anos de 1993, 1994, 1996 e 1997 ( $\alpha = 0,05$ ;  $n = 47$ ).

FENOFASE		Variável	rs	Significância *	
FLORAÇÃO	# Espécies	Temperatura	0,44	$p < 0,002$	*
		Pluviosidade	0,428	$p < 0,002$	*
		Umidade	0,31	$p < 0,002$	*
		Vento	- 0,046	$p > 0,25$	n.s.
	# Indivíduos	Temperatura	0,717	$p < 0,0005$	*
		Pluviosidade	0,684	$p < 0,0005$	*
		Umidade	0,453	$p < 0,001$	*
		Vento	- 0,241	$p < 0,05$	*
FRUTIFICAÇÃO (verdes+maduros)	# Espécies	Temperatura	- 0,49	$p < 0,0005$	*
		Pluviosidade	-0,474	$p < 0,0005$	*
		Umidade	- 0,36	$p = 0,005$	*
		Vento	0,25	$p > 0,05$	*
	# Indivíduos	Temperatura	- 0,504	$p < 0,0005$	*
		Pluviosidade	- 0,412	$p < 0,0025$	*
		Umidade	- 0,267	$p < 0,05$	*
		Vento	- 0,157	$p > 0,1$	n.s.
FRUTIFICAÇÃO (maduros/dispersão)	# Espécies	Temperatura	- 0,5	$p < 0,0005$	*
		Pluviosidade	- 0,49	$p < 0,0005$	*
		Umidade	- 0,49	$p < 0,0005$	*
		Vento	0,231	$p > 0,05$	n.s.
	# Indivíduos	Temperatura	- 0,527	$p < 0,0005$	*
		Pluviosidade	- 0,485	$p < 0,0005$	*
		Umidade	- 0,418	$p < 0,0025$	*
		Vento	0,083	$p > 0,25$	n.s.

(\*) Significância: \* - significante; n.s – não significante.



**Figura 6.** Número de espécies (A) e indivíduos (B) de Malpighiaceae com frutos verdes e maduros na RSG.



**Figura 7.** Número de espécies (A) e indivíduos (B) de Malpighiaceae com frutos maduros, em dispersão, na RSG.

## FENOLOGIA DAS POPULAÇÕES

### Floração

De modo geral, a seqüência de floração das espécies manteve-se inalterada ao longo dos anos de estudo, embora tenha ocorrido variações (deslocamento, aumento e/ou diminuição) no período e no pico de floração de algumas espécies (p. ex., *Banisteriopsis muricata*, *Dicella bracteosa*, *Mascagnia anisopetala* e *Stigmaphyllon lalandianum*), de um ano para outro (figura 8). O pico de floração de todas as espécies, exceto *Tetrapteryx guilleminiana* e *Mascagnia anisopetala* (em 1994), ocorreu fora da estação seca (figura 8). Durante o pico de floração todas as espécies produziram muitas flores/dia/planta, com indivíduos florescendo juntos, demonstrando sincronia intraespecífica da floração (figura 9). Esporadicamente algumas espécies apresentaram um ou dois indivíduos florescendo fora do período habitual de floração (figuras 8 e 9). Na maioria das espécies a floração durou 1-3(4) meses, exceto para *D. bracteosa*, *M. anisopetala* e *T. guilleminiana*, cujo período de floração geralmente ultrapassou 5 meses (figuras 8 e 9). A floração da maioria das espécies ocorre apenas uma vez por ano.

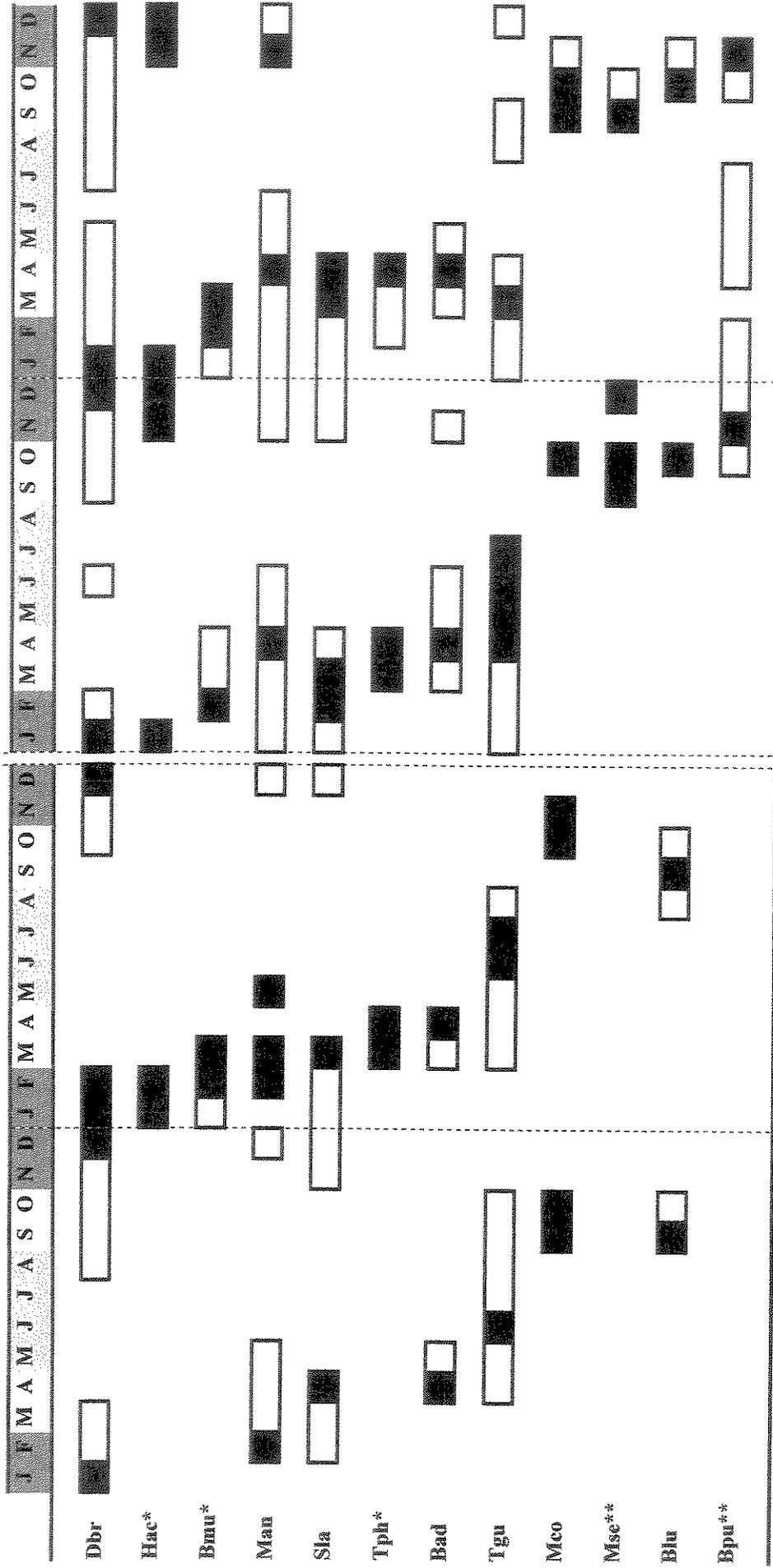
A Tabela 6 apresenta o coeficiente de correlação de Spearman entre as variáveis meteorológicas (temperatura média, pluviosidade total, umidade relativa média do ar e velocidade média do vento) e a floração no nível populacional das espécies de Malpighiaceae estudadas. Em três espécies, *B. adenopoda*, *B. pubipetala* e *T. phlomoides*, não houve correlação da floração com nenhuma destas variáveis meteorológicas, ao contrário da floração de outras três espécies (*B. muricata*, *M. anisopetala* e *S. lalandianum*) que correlacionaram-se positivamente (temperatura, pluviosidade e umidade relativa) ou negativamente (velocidade do vento) com todas elas (tabela 6). O vento foi a única variável que não demonstra correlação com a floração de *D. bracteosa*. A floração de *B. lutea* correlacionou-se apenas com o vento (positivamente) e com a umidade relativa (negativamente), ocorrendo o inverso com *T. guilleminiana*, cuja floração correlacionou-se negativamente com a temperatura e a pluviosidade. *M. cordifolia* e *M. sepium* correlacionaram-se positivamente apenas com o vento, enquanto para *H. aceroides* só houve correlação com a pluviosidade (tabela 6).

1993

1994

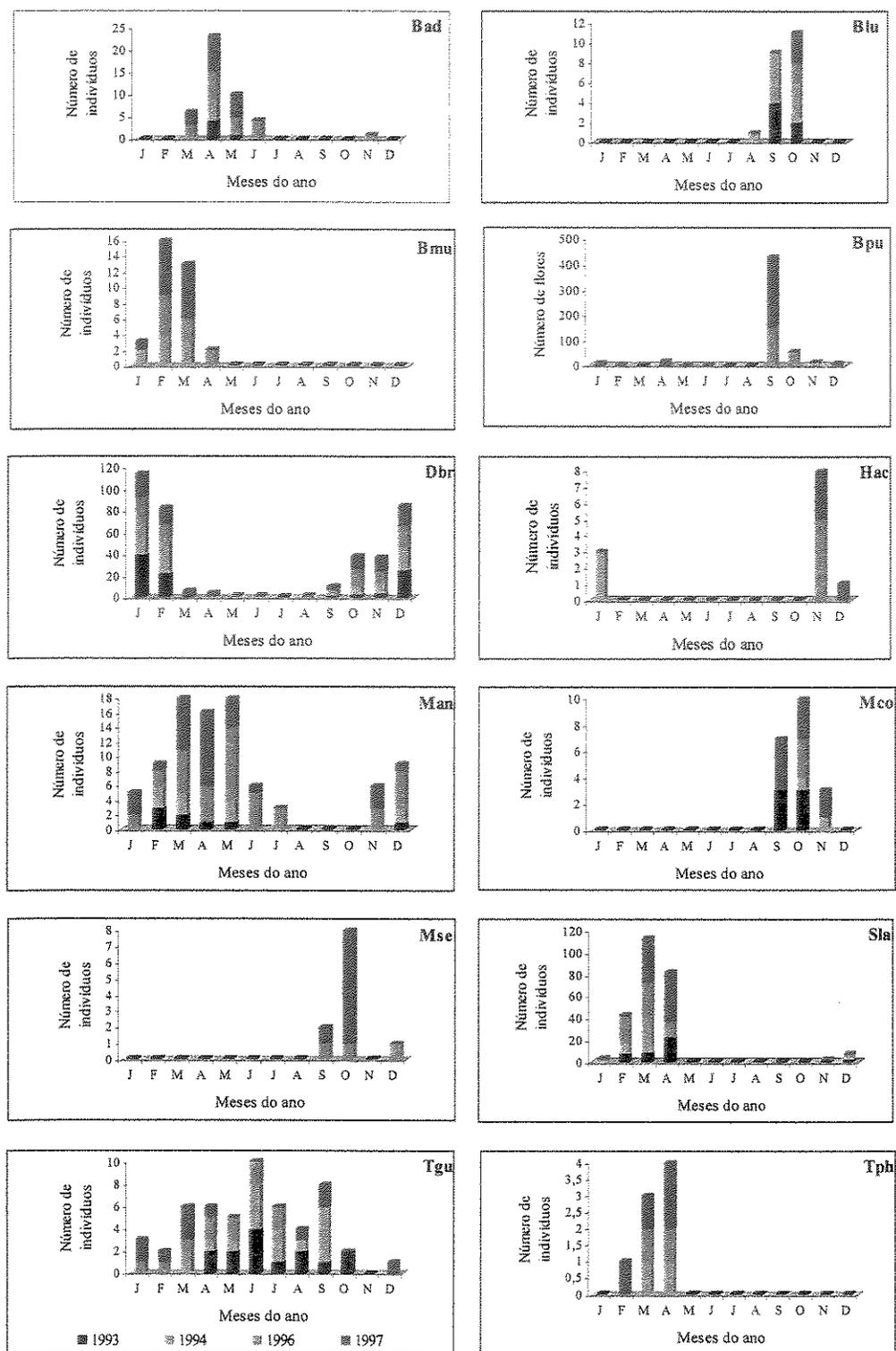
1996

1997



\* não observadas em 1993; \*\* não observadas em 1993 e 1994.

Figura 8. Período e seqüência de floração das doze espécies de Malpighiaceae estudadas na RSG. As áreas preenchidas representam o pico de floração, ou seja, quando 75% (ou mais) do número de indivíduos observados para a espécie, durante a floração num dado período, apresentavam botões e/ou flores. As áreas em branco representam os períodos em que menos de 75% dos indivíduos amostrados encontravam-se em floração. Os meses sombreados em verde representam a estação úmida e em cinza a estação seca. Em agosto/96 não foram realizadas observações. Legenda: Bad = *B. adenopoda*, Blu = *B. lutea*, Bmu = *B. muricata*, Bpu = *B. pubipetala*, Dbr = *D. bracteosa*, Hac = *H. aceroides*, Man = *M. anisopetala*, Mco = *M. cordifolia*, Msc = *M. sepium*, Sla = *S. latandianum*, Tgu = *T. guillemiana*, Tph = *T. phlomisoides*.



**Figura 9.** Fenogramas da floração de *B. adenopoda* (Bad), *B. lutea* (Blu), *B. muricata* (Bmu), *B. pubipetala* (Bpu), *D. bracteosa* (Dbr), *H. aceroides* (Hac), *M. anisopetala* (Man), *M. cordifolia* (Mco), *M. sepium* (Mse), *S. lalandianum* (Sla), *T. guilleminiana* (Tgu) e *T. phlomidoides* (Tph) na RSG.

Tabela 6. Coeficiente de correlação de Spearman (rs) entre variáveis meteorológicas e floração para as populações de Malpighiaceae estudadas na RSG. (n = número de meses amostrados,  $\alpha = 0,05$ )

ESPÉCIE (n)	Variável	rs	significância (*)	
<i>B. adenopoda</i> (47)	Temperatura	-0,18	p > 0,1	n.s.
	Pluviosidade	-0,18	p > 0,1	n.s.
	Umidade	0,14	p > 0,1	n.s.
	Vento	-0,14	p > 0,1	n.s.
<i>B. lutea</i> (47)	Temperatura	-0,04	p > 0,25	n.s.
	Pluviosidade	-0,23	p > 0,05	n.s.
	Umidade	-0,37	p > 0,0005	*
	Vento	0,55	p < 0,0005	*
<i>B. muricata</i> (35)	Temperatura	0,45	p < 0,0005	*
	Pluviosidade	0,35	p < 0,025	*
	Umidade	0,43	p < 0,025	*
	Vento	-0,35	p < 0,01	*
<i>B. pubipetala</i> (23)	Temperatura	-0,07	p > 0,25	n.s.
	Pluviosidade	0,22	p > 0,1	n.s.
	Umidade	-0,07	p > 0,25	n.s.
	Vento	0,26	p > 0,1	n.s.
<i>D. bracteosa</i> (47)	Temperatura	0,7	p < 0,005	*
	Pluviosidade	0,79	p < 0,005	*
	Umidade	0,3	p < 0,025	*
	Vento	-0,03	p > 0,25	n.s.
<i>H. aceroides</i> (35)	Temperatura	0,28	p > 0,05	n.s.
	Pluviosidade	0,33	p < 0,05	*
	Umidade	0,26	p > 0,05	n.s.
	Vento	0,07	p > 0,25	n.s.
<i>M. anisopetala</i> (47)	Temperatura	0,3	p < 0,025	*
	Pluviosidade	0,4	p < 0,005	*
	Umidade	0,51	p < 0,0005	*
	Vento	-0,35	p < 0,01	*
<i>M. cordifolia</i> (47)	Temperatura	0,12	p > 0,1	n.s.
	Pluviosidade	0,06	p > 0,25	n.s.
	Umidade	-0,22	p > 0,05	n.s.
	Vento	0,48	p < 0,0005	*
<i>M. septium</i> (23)	Temperatura	0,01	p > 0,25	n.s.
	Pluviosidade	0,13	p > 0,25	n.s.
	Umidade	-0,27	p > 0,1	n.s.
	Vento	0,55	p < 0,005	*
<i>S. lalandianum</i> (47)	Temperatura	0,57	p < 0,0005	*
	Pluviosidade	0,51	p < 0,0005	*
	Umidade	0,45	p < 0,001	*
	Vento	-0,34	p = 0,01	*
<i>T. guilleminiana</i> (47)	Temperatura	-0,43	p < 0,002	*
	Pluviosidade	-0,41	p < 0,002	*
	Umidade	0,06	p > 0,25	n.s.
	Vento	-0,11	p > 0,1	n.s.
<i>T. phlomoides</i> (35)	Temperatura	0,1	p > 0,25	n.s.
	Pluviosidade	-0,05	p > 0,25	n.s.
	Umidade	0,25	p > 0,05	n.s.
	Vento	-0,24	p > 0,05	n.s.

(\*) Significância: \* - significante; n.s - não significante.

## Frutificação

Do mesmo modo que na floração, a sequência de espécies em frutificação permaneceu mais ou menos inalterada durante os quatro anos de estudo. Entretanto, no período e no pico de frutificação e de dispersão das espécies foram verificados deslocamentos, reduções e/ou ampliações entre os anos de estudo fenológico (figura 10). Indivíduos de algumas espécies (*B. pubipetala* e *M. anisopetala*) frutificaram esporadicamente fora do período habitual de frutificação verificado para a espécie (figuras 10 e 11).

De acordo com o pico de frutificação e de dispersão dos diásporos podemos dividir as espécies em dois grupos:

**Grupo 1** – cujos indivíduos frutificam e dispersam seus diásporos principalmente na estação seca (figura 10). Fazem parte deste grupo as espécies *B. adenopoda*, *B. muricata*, *M. anisopetala*, *S. lalandianum*, *T. guilleminiana* e *T. phlomoides*. Nas plantas destas espécies são observados frutos por até 7(9) meses pois o período de desenvolvimento dos frutos é relativamente longo, chegando a atingir até quatro meses. *T. guilleminiana* é exceção, pois frutifica praticamente o ano todo e seus frutos amadurecem em 1-2 meses. O desenvolvimento dos frutos de *S. lalandianum* é o mais longo (4-6 meses). Estes frutos permanecem num estágio de “latência” denominado aqui como “fruto em formação”, no qual o ovário cresce ca. de duas vezes o seu tamanho habitual, permanecendo assim por aproximadamente três meses, quando então começa a crescer e formar as alas dos samarídeos.

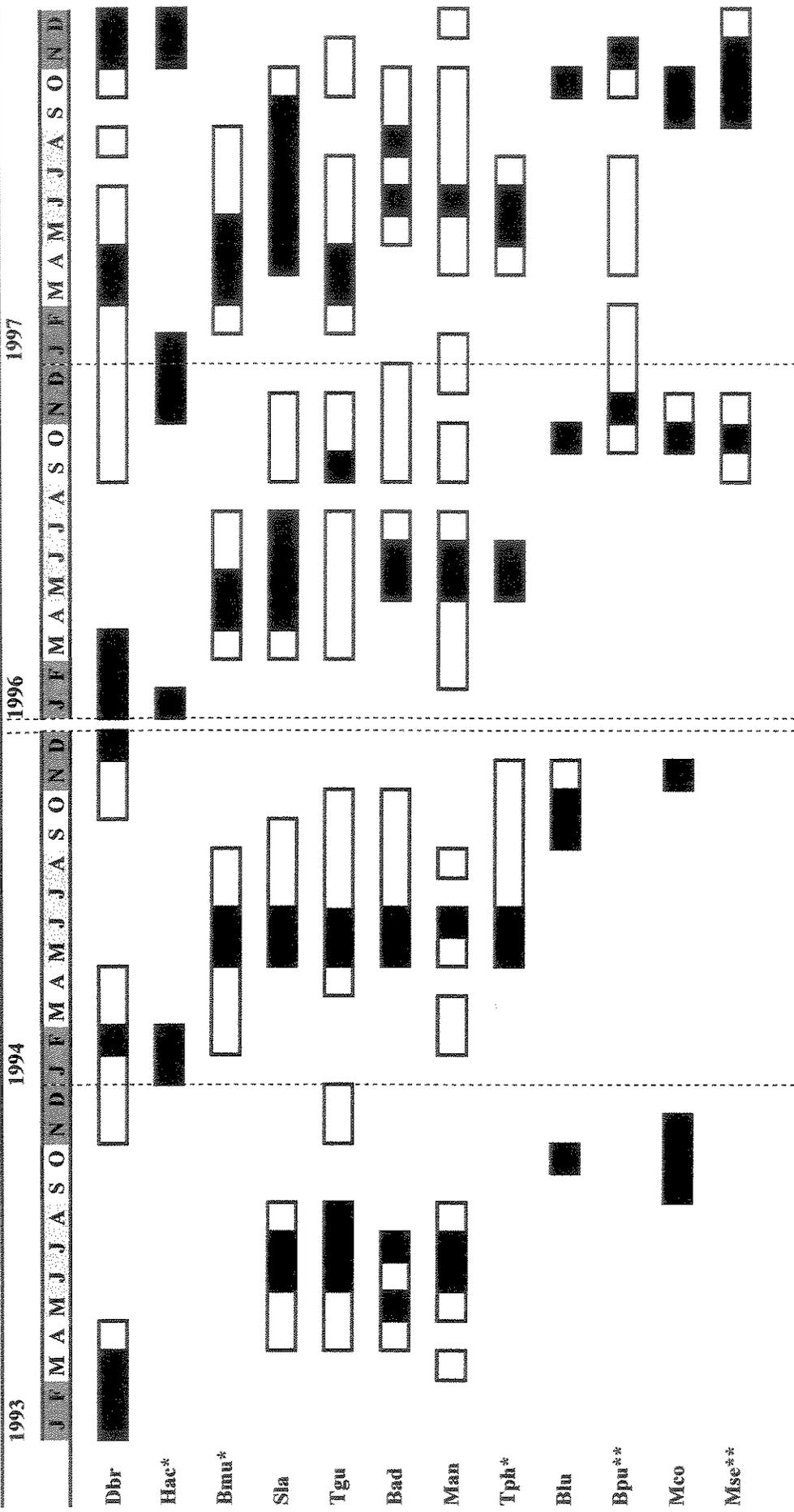
As seis espécies deste grupo possuem a frutificação e a dispersão dos diásporos correlacionadas inversamente com a temperatura e a pluviosidade (tabela 7). A frutificação de *B. adenopoda*, *S. lalandianum* e *T. phlomoides* também correlacionou-se negativamente com a umidade relativa, enquanto em *B. muricata* tal correlação foi observada para o vento (tabela 7). Não houve correlação da frutificação de *M. anisopetala* e *T. phlomoides* com a umidade relativa e com o vento (tabela 7). As seis espécies tiveram a dispersão de seus diásporos correlacionadas negativamente com a umidade relativa e em apenas duas (*B. adenopoda* e *S. lalandianum*) houve correlação (positiva) com o vento (tabela 7).

**Grupo 2** – nos quais os indivíduos têm a frutificação e a dispersão dos frutos concentradas fora da estação seca, na estação úmida e/ou transicional (figura 10). *B. lutea*, *B. pubipetala*, *D. bracteosa*, *H. aceroides*, *M. cordifolia* e *M. sepium* são as espécies que participam

deste grupo. O período de desenvolvimento dos frutos nestas espécies não ultrapassa dois meses e em todas (exceto *D. bracteosa*) o período de dispersão e floração/frutificação não ultrapassa dois e três meses, respectivamente.

A frutificação de *B. lutea*, *B. pubipetala*, *M. cordifolia* e *M. sepium* não correlacionou-se com a temperatura e a pluviosidade, ao contrário de *D. bracteosa* e *H. aceroides* cuja frutificação apresentou correlação positiva com estas variáveis meteorológicas (tabela 7). O vento correlacionou-se apenas com a frutificação de *B. lutea*, *M. cordifolia* e *M. sepium* (diretamente) e *D. bracteosa* (inversamente), não mostrando correlação com a frutificação de *B. pubipetala* e *H. aceroides* (tabela 7). A umidade relativa correlacionou-se com a frutificação de *D. bracteosa*, *H. aceroides* (positivamente) e *B. lutea* (negativamente), não havendo correlação para *B. pubipetala*, *M. cordifolia* e *M. sepium* (tabela 7).

Com relação à dispersão dos frutos, *H. aceroides* foi a única espécie a correlacionar-se com todas as variáveis meteorológicas: diretamente com temperatura, pluviosidade e umidade relativa e inversamente com o vento (tabela 7). Por outro lado, *B. pubipetala* não correlacionou-se com nenhuma destas variáveis. Em *M. cordifolia* e *M. sepium* a dispersão de seus diásporos está correlacionada apenas com o vento, de modo positivo. A dispersão de *B. lutea* correlacionou-se negativamente com a umidade relativa e positivamente com o vento, ocorrendo o inverso para *D. bracteosa* (tabela 7).



\* não observadas em 1993; \*\* não observadas em 1993 e 1994.

**Figura 10.** Período e seqüência de frutificação das doze espécies de Malpighiaceae estudadas na RSG. As áreas preenchidas representam o pico de frutificação, ou seja, quando 75% (ou mais) do número de indivíduos observados para a espécie, durante a frutificação num dado período, apresentavam frutos verdes e/ou maduros. As áreas em branco representam os períodos em que menos de 75% dos indivíduos amostrados encontravam-se em frutificação. Os meses sombreados em verde representam a estação úmida e em cinza a estação seca. Em agosto/96 não foram realizadas observações. Legenda: **Bad** = *B. adenopoda*, **Blu** = *B. lutea*, **Bmu** = *B. muricata*, **Bpu** = *B. pubipetala*, **Dbr** = *D. bracteosa*, **Hac** = *H. aceroides*, **Man** = *M. anisopetala*, **Mco** = *M. cordifolia*, **Mse** = *M. cordifolia*, **Tgu** = *T. guilleminiana*, **Tph** = *T. phlomisoides*.

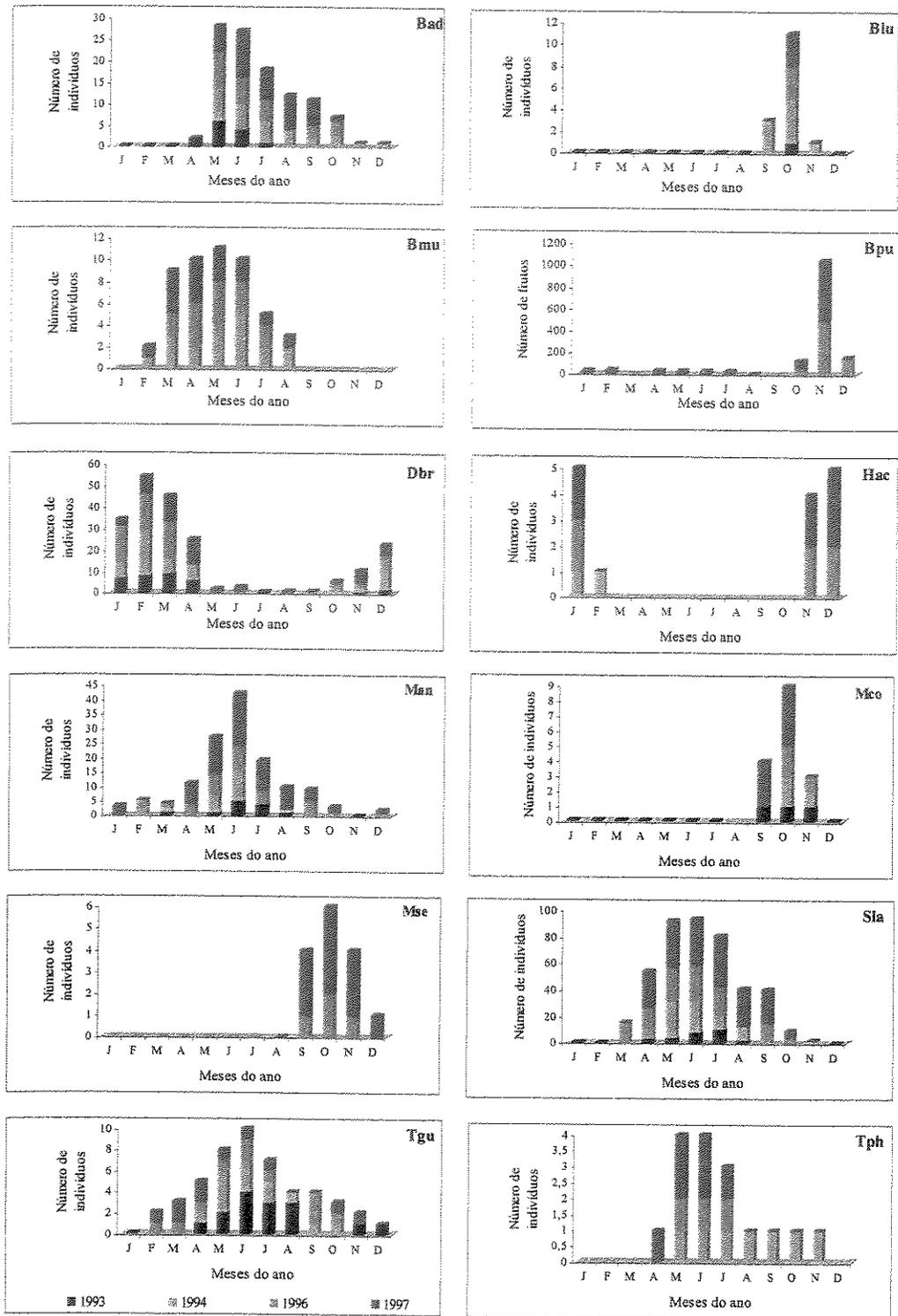


Figura 11. Fenogramas da frutificação de *B. adenopoda* (Bad), *B. lutea* (Blu), *B. muricata* (Bmu), *B. pubipetala* (Bpu), *D. bracteosa* (Dbr) e *H. aceroides* (Hac), *M. anisopetala* (Man), *M. cordifolia* (Mco), *M. sepium* (Mse), *S. lalandianum* (Sla), *T. guilleminiana* (Tgu) e *T. phlomoides* (Tph) na RSG.

**Tabela 7.** Coeficiente de correlação de Spearman (rs) entre variáveis meteorológicas e a frutificação e dispersão para as populações de Malpighiaceae estudadas na RSG. (n = número de meses amostrados;  $\alpha = 0,05$ )

ESPÉCIE (n)	Variável	FRUTIFICAÇÃO			DISPERSÃO		
		rs	Significância(*)		rs	Significância (*)	
<i>B. adenopoda</i> (47)	Temperatura	-0,76	p < 0,0005	*	-0,47	p < 0,0005	*
	Pluviosidade	-0,63	p < 0,005	*	-0,49	p < 0,0005	*
	Umidade	-0,34	p < 0,005	*	-0,48	p < 0,0005	*
	Vento	0,07	p > 0,25	n.s.	0,34	p < 0,025	*
<i>B. lutea</i> (47)	Temperatura	0,15	p > 0,1	n.s.	0,2	p > 0,05	n.s.
	Pluviosidade	-0,13	p > 0,1	n.s.	-0,05	p > 0,25	n.s.
	Umidade	-0,33	p < 0,025	*	-0,25	p < 0,05	*
	Vento	0,51	p < 0,0005	*	0,34	p < 0,025	*
<i>B. muricata</i> (35)	Temperatura	-0,59	p < 0,0005	*	-0,75	p < 0,0005	*
	Pluviosidade	-0,55	p < 0,0005	*	-0,58	p < 0,0005	*
	Umidade	-0,05	p > 0,25	n.s.	-0,36	p < 0,025	*
	Vento	-0,39	p < 0,025	*	-0,23	p > 0,05	n.s.
<i>B. pubipetala</i> (23)	Temperatura	0,13	p > 0,25	n.s.	0,1	p > 0,25	n.s.
	Pluviosidade	0,28	p > 0,05	n.s.	0,18	p > 0,1	n.s.
	Umidade	0,21	p > 0,1	n.s.	0,27	p > 0,1	n.s.
	Vento	0,01	p > 0,25	n.s.	-0,23	p > 0,1	n.s.
<i>D. bracteosa</i> (47)	Temperatura	0,71	p < 0,0005	*	0,19	p > 0,05	n.s.
	Pluviosidade	0,68	p < 0,0005	*	0,15	p > 0,1	n.s.
	Umidade	0,45	p < 0,001	*	0,34	p < 0,025	*
	Vento	-0,4	p < 0,0025	*	-0,37	p < 0,01	*
<i>H. aceroides</i> (35)	Temperatura	0,52	p < 0,001	*	0,4	p < 0,01	*
	Pluviosidade	0,66	p < 0,0005	*	0,53	p < 0,001	*
	Umidade	0,5	p < 0,0025	*	0,37	p < 0,025	*
	Vento	-0,23	p > 0,05	n.s.	-0,33	p < 0,05	*
<i>M. anisopetala</i> (47)	Temperatura	-0,58	p < 0,0005	*	-0,58	p < 0,0005	*
	Pluviosidade	-0,38	p < 0,005	*	-0,37	p < 0,001	*
	Umidade	-0,11	p > 0,1	n.s.	-0,32	p < 0,025	*
	Vento	-0,2	p > 0,05	n.s.	-0,06	p > 0,25	n.s.
<i>M. cordifolia</i> (47)	Temperatura	0,13	p > 0,1	n.s.	0,14	p > 0,1	n.s.
	Pluviosidade	-0,001	p > 0,25	n.s.	-0,01	p > 0,25	n.s.
	Umidade	-0,23	p > 0,05	n.s.	-0,16	p > 0,1	n.s.
	Vento	0,51	p < 0,0005	*	0,42	p < 0,0025	*
<i>M. sepium</i> (23)	Temperatura	0,21	p > 0,1	n.s.	0,34	p > 0,05	n.s.
	Pluviosidade	0,23	p > 0,1	n.s.	0,35	p > 0,05	n.s.
	Umidade	-0,31	p > 0,05	n.s.	0,08	p > 0,25	n.s.
	Vento	0,76	p < 0,0005	*	0,41	p < 0,05	*
<i>S. lalandianum</i> (47)	Temperatura	-0,77	p < 0,0005	*	-0,48	p < 0,0005	*
	Pluviosidade	-0,63	p < 0,0005	*	-0,52	p < 0,0005	*
	Umidade	-0,32	p < 0,025	*	-0,57	p < 0,0005	*
	Vento	-0,04	p > 0,25	n.s.	0,4	p < 0,005	*
<i>T. guilhemiana</i> (47)	Temperatura	-0,57	p < 0,0005	*	-0,61	p < 0,0005	*
	Pluviosidade	-0,58	p < 0,0005	*	-0,63	p < 0,0005	*
	Umidade	-0,23	p > 0,05	n.s.	-0,36	p < 0,01	*
	Vento	0,1	p > 0,25	n.s.	0,09	p > 0,25	n.s.
<i>T. phlomoides</i> (35)	Temperatura	-0,65	p < 0,0005	*	-0,34	p < 0,025	*
	Pluviosidade	-0,64	p < 0,0005	*	-0,48	p < 0,005	*
	Umidade	-0,36	p < 0,025	*	-0,44	p < 0,005	*
	Vento	-0,01	p > 0,25	n.s.	0,21	p > 0,1	n.s.

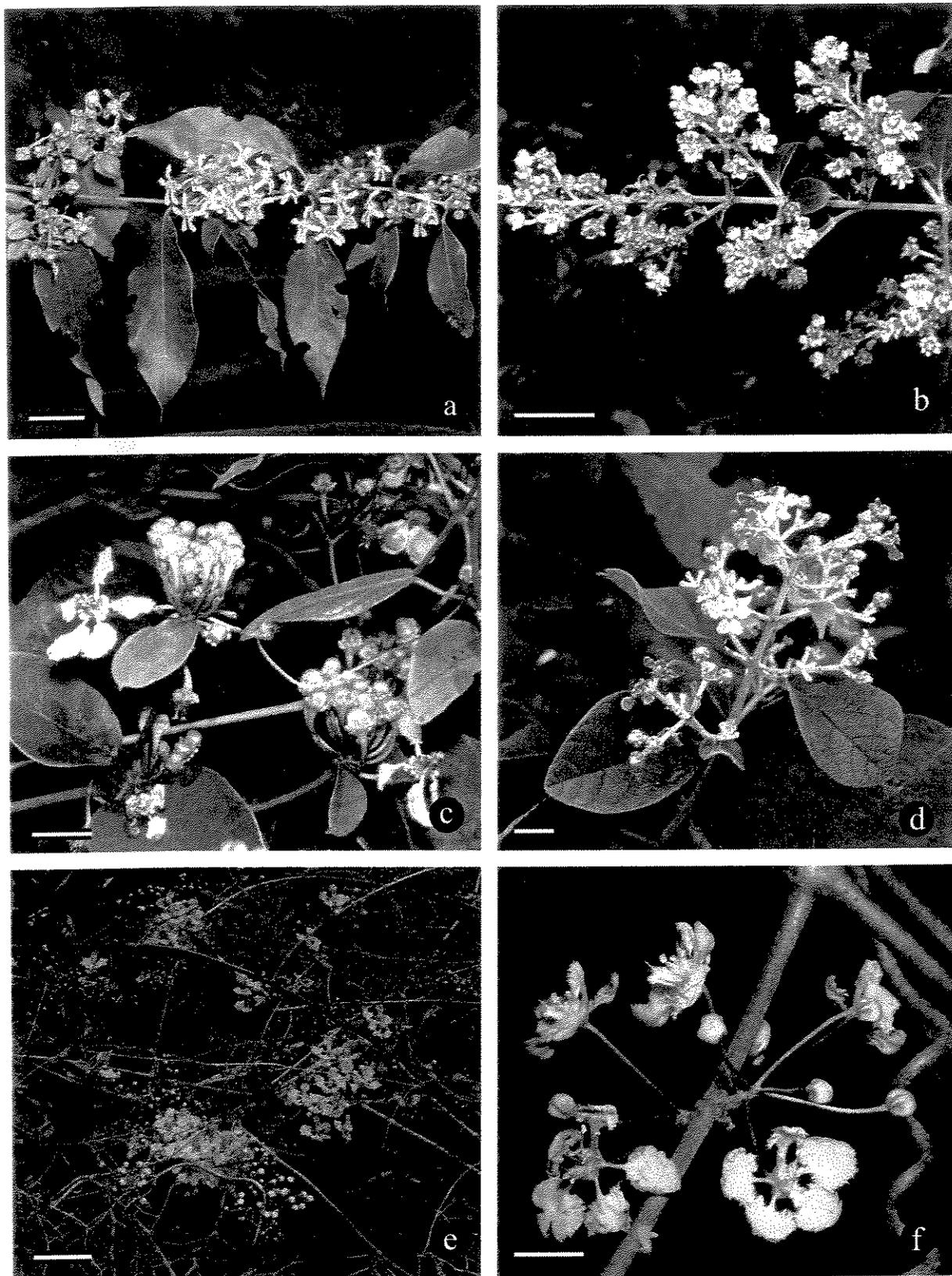
(\*) Significância: \* - significante; n.s - não significante.

### 4.3 – MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL

#### *AS INFLORESCÊNCIAS*

As inflorescências das espécies estudadas são frondosas (cf. TROLL 1950 *apud* WEBERLING 1992, figuras 12a-d), exceto em *B. lutea* na qual os ramos floríferos geralmente perdem suas folhas (figura 12e). Nestas espécies as flores estão reunidas em inflorescências terminais e/ou axilares (às vezes com mais de uma inflorescência por axila) e compostas, do tipo dicásio (*S. lalandianum*, figura 12c) ou racemo (as demais espécies), constituídos por unidades dicásiais de diversos tipos (tabela 8). Estas inflorescências estão, geralmente, expostas fora da folhagem (figura 12) e, em relação ao solo, ocorrem em diferentes alturas, desde poucos centímetros até 6-8m de altura. A exteriorização das flores fora da folhagem ocorre geralmente através do pedúnculo (em *S. lalandianum*) ou do eixo principal da inflorescência, cujo comprimento varia entre as espécies (tabela 8). O comprimento do eixo das unidades dicásias também variou entre as espécies, podendo ser extremamente curto como em *B. lutea* (< 1,0 cm, figura 12f) a bastante longo como, por exemplo, em *D. bracteosa*, *M. anisopetala* e *T. phlomoides* (figura 12, tabela 8).

Na maioria das espécies é alto o número de botões/inflorescência (tabela 8). *B. pubipetala* e *M. sepium* foram as espécies com menor número de botões/inflorescência, enquanto que *B. adenopoda*, *B. muricata* e *M. anisopetala* apresentam mais de 300 botões/inflorescências (tabela 8, figura 12b). Para todas as espécies a quantidade de flores abertas/dia/inflorescência variou de acordo com o desenvolvimento da inflorescência. No início do desenvolvimento poucas flores abrem (2-4); posteriormente, a quantidade aumenta podendo abrir 22 flores/inflorescência/dia (tabela 8). De modo geral as Malpighiaceae estudadas apresentam muitas inflorescências/indivíduo, que não foram quantificadas pela dificuldade de separá-las, entre os ramos. A quantidade de flores registradas que abrem diariamente, por planta, variou de acordo com a porção do indivíduo (mancha) em estudo na borda da mata. Entretanto, na maioria das espécies durante o pico de floração, foi comum a ocorrência de manchas com mais de 100 a 300 flores. Em algumas manchas com grandes dimensões das espécies *B. adenopoda*, *B. muricata*, *D. bracteosa* e *S. lalandianum* foram quantificadas entre 250-300 flores. Para *M. cordifolia*, *M. sepium* e *T. phlomoides* a quantidade máxima de flores observadas em um indivíduo foi cerca de 65, 50 e 35 flores, respectivamente.



**Figura 12.** Inflorescências frondosas de *D. bracteosa* (a), *M. anisopetala* (b), *S. lalandianum* (c) e *T. phlomoides* (d), expostas fora da folhagem. Em *B. lutea* os ramos floríferos ficam nus (e), expondo as unidades dicasiais (f) das inflorescências. (Escala: a, b, d = 2,0cm; e, f = 1,0cm; e = 5,0cm - fotos: Marlies e Ivan Sazima, exceto d).

Tabela 8. Tipos de inflorescências, comprimento do eixo principal da inflorescência e da unidade dicasial (UD) ( $\bar{x} \pm DP$ ), número de botões e de flores abertas/dia nas inflorescências, número e localização dos nectários extra-florais (NEFs) presentes nas folhas e brácteas das espécies de Malpighiaceae estudadas na RSG. (ninflorescências = 6-20; nNEFs = 5)

ESPÉCIES	TIPOS DE INFLORESCÊNCIAS	EIXO PRINCIPAL				Botões (n)	Flores abertas/dia (n)	NEFs	
		Comprimento (raque + pedúnculo) (cm)		Pecíolo nº/localização <sup>1</sup>	Limbo foliar nº/localização <sup>2</sup>				
		Inflorescência	UD						
<i>B. adenopoda</i>	Racemos de unidades dicasiais (RUD) compostas por umbelas	12,7±2,8	8,5±4,2	320	2-20	-	2-6/a		
<i>B. lutea</i>	RUD umbeliformes	-	0,6±0,2	120	2-10	2/a	-		
<i>B. muricata</i>	RUD compostas por umbelas	17, 7±4,6	10,0±3,9	330	2-22	1-3/a,c	-		
<i>B. pubipetala</i> *	RUD umbeliformes	8,4±2,8	5,9±4,0	48	2-8	-	0-20/b,c		
<i>D. bracteosa</i> *	RUD reduzidas	31,8±12,7	5,9±3,6	200	2-10	1-3/c	0-4/c		
<i>H. aceroides</i>	RUD compostas por umbelas	16,4±3,8	4,7±1,3	250	2-18	-	5-12/c		
<i>M. anisopetala</i>	RUD racemóides	26±2,42	7,06±2,29	400	2-20	-	6-9/c		
<i>M. cordifolia</i> *	RUD racemóides	33,8±13,9	5,9±1,4	230	2-16	2/b	3-8/d		
<i>M. septium</i> *	RUD umbeliformes	8±2,7	1,45±0,3	60	2-8	-	0-4/c <sup>3</sup> ,d		
<i>S. lalandianum</i> *	Dicásio de unidades dicasiais umbeliformes	8±2,2 **	-	120	2-10	2-4/a	?		
<i>T. guilleminiana</i>	RUD compostas por umbelas	24,7±5,04	4,3±1,3	230	2-20	1-3/a,b,c	0-10/b		
<i>T. phlomooides</i> *	RUD compostas por umbelas	18±0,5	2,3±0,9	230	2-8	2/a	6-21/c		

\* com NEFs no limbo foliar, não proeminentes. \*\* comprimento do pedúnculo da inflorescência

<sup>1</sup> a = no ápice, próximo à base do limbo foliar; b = na base, próximo ao nó do caule; c = distribuídos indistintamente por todo o pecíolo.

<sup>2</sup> a = sobre as nervuras secundárias de maior calibre; b = marginal; c = submarginal; d = junto e/ou próximo às nervuras de pequeno e médio calibre, distribuídos indistintamente pela face inferior.

<sup>3</sup> dois deles quase sempre no ápice do limbo foliar, marginais ou submarginais.

Em todas as espécies foram observados nectários-extraflorais (NEFs) no pecíolo e/ou limbo foliar das folhas e brácteas/bractéolas das inflorescências. *M. cordifolia* também apresentou NEFs na base do pedicelo floral. Os NEFs foram visitados por diversas espécies de formigas. Na maioria das espécies de Malpighiaceae estudadas os NEFs são sésseis, arredondados e proeminentes ou achatados, exceto em *B. adenopoda* cujos NEFs são pedunculados e em forma de taça. Para todas as espécies, os NEFs presentes nos pecíolos são proeminentes, o mesmo não acontecendo em relação ao limbo foliar (tabela 8). A quantidade e localização destes nectários nas brácteas e folhas variou entre as malpighiáceas estudadas (tabela 8).

## ***AS FLORES***

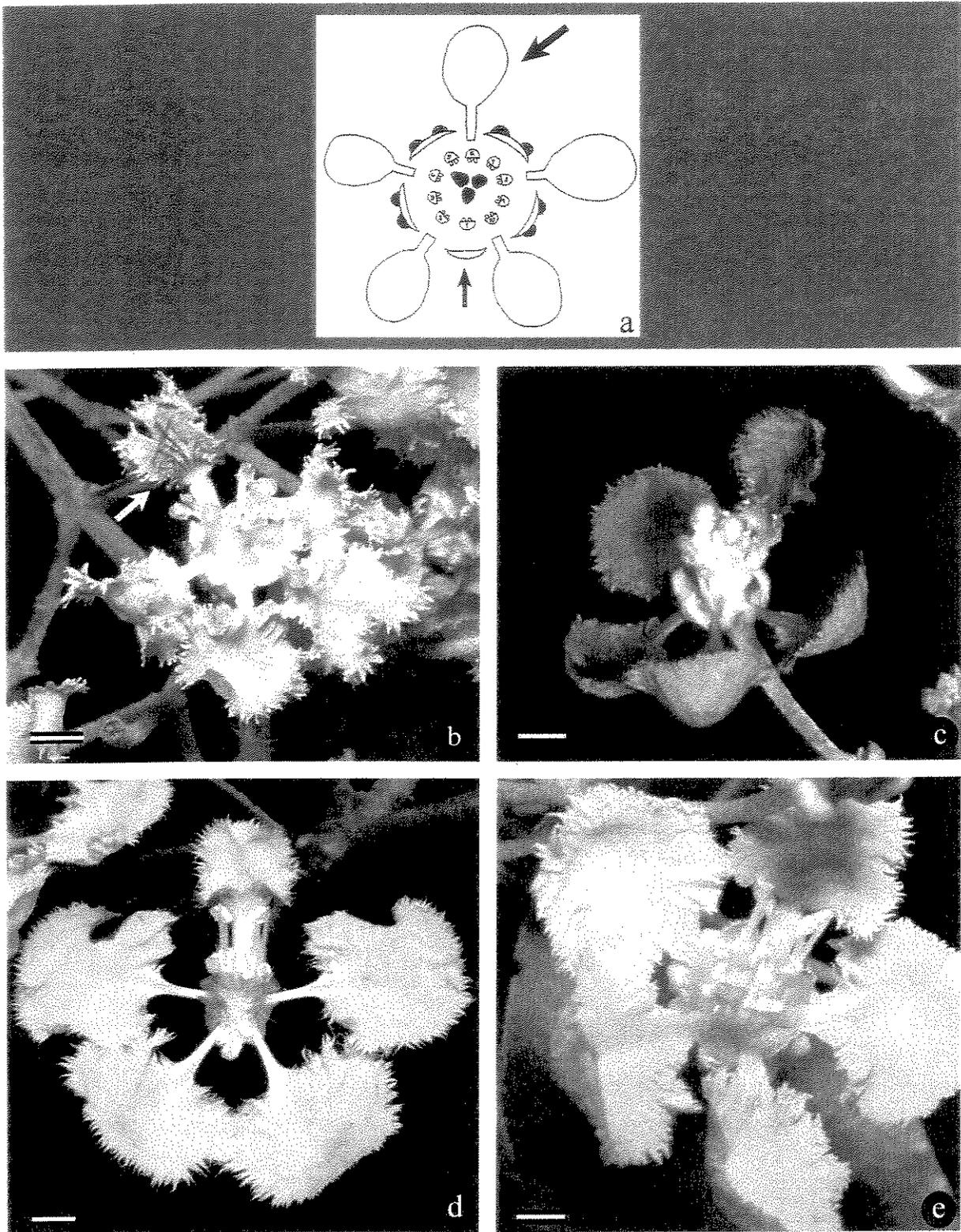
As Malpighiaceae estudadas apresentam uniformidade na estrutura floral, com disposição dos verticilos florais bastante semelhante (figuras 13 e 14, exceto *M. anisopetala* no arranjo das pétalas, figura 14b). Nestas espécies as flores são pediceladas, diclamídeas, pentâmeras, abertas e zigomorfas (figuras 13 e 14), podendo ser pequenas, medindo até 12mm de diâmetro, como *H. aceroides*, *M. anisopetala*, *T. guillemianiana*, a relativamente grandes, medindo 18-20mm de diâmetro, p. ex. *Banisteriopsis* spp. e *S. lalandianum* (tabela 9). As flores de algumas espécies são particularmente semelhantes nas dimensões e morfologia, como no caso das flores de *B. adenopoda* e *B. muricata* (figuras 13b-c), *B. lutea* e *B. pubipetala* (figura 13d-e), *H. aceroides* e *T. guillemianiana* (figuras 14d-f).

### **O pedicelo**

Os pedicelos são verdes em dez espécies e rosados em *B. muricata* e *M. cordifolia* e, geralmente, menores que 10mm de comprimento (exceto nas espécies de *Banisteriopsis*, tabela 9). Podem ser cobertos por tricomas escuros (*B. pubipetala*, *M. anisopetala*, *S. lalandianum*, *T. guilhemianiana*) ou brancos (as demais espécies). Em quase todas as espécies (exceto *Banisteriopsis* spp.) os pedicelos são articulados em diferentes alturas e apresentam bractéolas escamiformes (dez espécies) ou foliáceas (*D. bracteosa* e *M. anisopetala*).

### **O cálice**

As sépalas são livres ou raramente fundidas (*M. anisopetala*), de coloração verde ou creme (*B. muricata*). Quase todas as espécies apresentam sépalas cobertas por tricomas de mesma



**Figura 13.** (a) Esquema básico da flor de Malpighiaceae neotropical (modificado de GATES 1982 e ANDERSON 1997) mostrando a disposição dos verticilos florais. A pétala posterior (seta maior) ocupa posição superior em relação aos órgãos sexuais, sendo importante na polinização. Note que a sépala anterior (seta pequena) não apresenta elaióforos. Os estames (numerados de 1-10) ocupam o centro da flor, ao redor dos estiletes. Flores de *B. adenopoda* (b), *B. muricata* (c), *B. lutea* (d) e *B. pubipetala* (e). Em todas as flores compare a pétala posterior com as demais pétalas. Em *B. adenopoda* (b) note no limbo da pétala posterior as pequenas glândulas na margem (seta). (Escala = 2,5mm; fotos: Marlies e Ivan Sazima, exceto e).



**Figura 14.** Flores de *D. bracteosa* (a), *M. anisopetala* (b), *M. cordifolia* (c), *M. sepium* (d), *S. lalandianum* (e) e *T. guillemianiana* (f). Em todas as flores compare a pétala posterior com as demais pétalas.

**Tabela 9.** Forma dos elaióforos, média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão (DP) do diâmetro das flores, comprimento dos pedicelos e comprimento/largura dos elaióforos de doze espécies de Malpighiaceae da RSG ( $n=20$ ).

ESPÉCIES	COMPRIMENTO DO PEDICELO (mm)		DIÂMETRO DA FLOR (mm)		ELAIÓFORO	
	Transversal	Longitudinal	Forma	Comprimento (mm)	Largura (mm)	
<i>B. adenopoda</i>	13,4±1,3	17,3±1,3	elíptica, ovada	2,2±0,2	1,2±0,2	
<i>B. lutea</i>	26,3±1,9	20,6±1,9	-	-	-	
<i>B. muricata</i>	10,9±1,1	18,0±1,3	lanceolada	2,7±0,2	1,0±0,2	
<i>B. pubipetala</i>	23,3±2,5	21,7±1,9	ob(ovada), reniforme	2,8±0,2	1,6±0,1	
<i>D. bracteosa</i>	8,9±3,2	15,4±1,4	obovada	3,2±0,6	1,5±0,3	
<i>H. aceroides</i>	6,6±0,8	11,8±1,0	obovada, elíptica	1,7±0,6	0,9±0,2	
<i>M. anisopetala</i>	6,0±1,9	10,3±1,2	obovada, reniforme	3,0±0,3	1,4±0,1	
<i>M. cordifolia</i>	6,8±1,1	13,5±1,5	obovada, reniforme	2,8±0,2	1,3±0,2	
<i>M. sepium</i>	9,3±1,8	13,0±1,3	obovada, reniforme	2,7±0,5	1,4±0,2	
<i>S. lalandianum</i>	8,9±1,1	20,2±1,7	obovada, reniforme	2,3±0,3	1,3±0,2	
<i>T. guilhemiana</i>	6,5±0,9	13,0±1,0	lanceolada	2,3±0,3	1,0±0,1	
<i>T. phlomisoides</i>	-	15,4±0,8	obovada, claviforme	4,5±0,3	1,6±0,1	

coloração que a do pedicelo. O ápice da sépala curva ligeiramente (*B. adenopoda*) ou enrola (*M. anisopetala*, *T. guilleminiana* – figura 15a) sobre a superfície abaxial, mantendo-se mais ou menos ereto nas demais espécies. Em sete espécies (*D. bracteosa*, *H. aceroides*, *Mascagnia* spp., *S. lalandianum*, *T. phlomoides*) as sépalas encontram-se próximas do conjunto de estames, favorecendo a sua agregação.

De modo geral, quatro sépalas (laterais) possuem na superfície abaxial um par de glândulas de óleo ou elaióforos, sendo a sépala anterior (inferior) eglandulosa (figuras 13a, 15b). Estas glândulas são ausentes em *B. lutea* (figura 15d) e ausentes ou atrofiadas em alguns indivíduos de *B. muricata* e *H. aceroides* (figuras 15c-d). A sépala eglandulosa de algumas plantas de *B. adenopoda* apresentou um ou dois elaióforos rudimentares, submarginais.

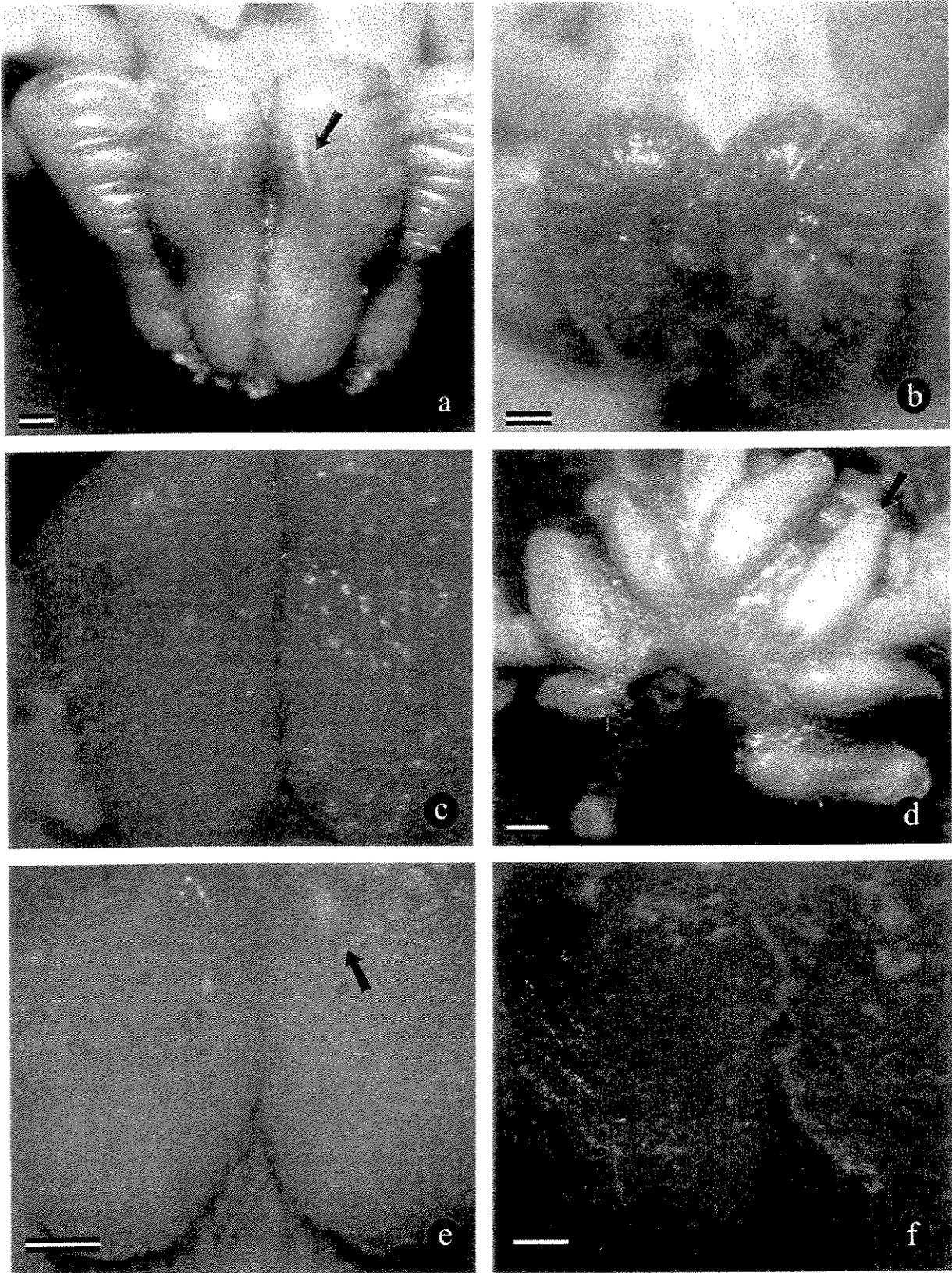
Os elaióforos podem ser rosados (*B. adenopoda*, *B. muricata*, *M. anisopetala* e *M. cordifolia*) ou amarelo-esverdeados (nas outras espécies, figuras 15 e 16) e diferem pouco em forma e/ou tamanho, entre as espécies estudadas (tabela 9). Destas, *H. aceroides* apresenta as menores glândulas e *B. pubipetala* e *T. phlomoides* as mais largas e compridas, respectivamente (tabela 9, figura 16). Os elaióforos partem da base da sépala e, em geral, ocupam mais da metade da área total da sépala (figuras 15 e 16). Em *H. aceroides*, *Mascagnia* spp. e *Tetrapterys* spp. o ápice do elaióforo projeta-se para frente e, além da sépala (figura 15a, 16a, d). Nos elaióforos o epitélio glandular pode ser liso (oito espécies, figuras 15a, f e 16a, d-e) ou estriado, radialmente (*B. adenopoda*, *B. muricata*, *D. bracteosa*, figura 16b) ou longitudinalmente (*S. lalandianum*) e recoberto por cutícula transparente (figura 16), que possui poro subapical (*D. bracteosa*, *M. cordifolia*, *M. sepium*, *S. lalandianum* e *Tetrapterys* sp., figura 16d) ou é inteira (demais espécies). Neste último caso a cutícula necessita ser rompida para que o óleo acumulado seja liberado (figura 16e-f). Nas espécies estudadas o óleo fica acumulado no centro e/ou próximo ao ápice projetado do elaióforo (figura 17d, 16a,e).

### A corola

Na corola as cinco pétalas são livres, unguiculadas, alternas às sépalas e, geralmente, apresentam o limbo reflexo, curvado para trás (figuras 13 e 14). Uma das pétalas ocupa posição superior (= pétala posterior), duas delas são laterais (= pétalas latero-posteriores) e duas são inferiores (= pétalas latero-anteriores) em relação ao eixo floral (figura 13a). Em *M. anisopetala* apenas a pétala posterior reflete entre as sépalas e as demais pétalas permanecem próximas entre si e apenas os seus ápices ficam reflexos (figura 14b). A pétala posterior é também denominada



**Figura 15.** Flor de *M. anisopetala* (a) mostrando o ápice das sépalas do cálice enrolado (seta) e elaióforos rosados. Flor de *B. adenopoda* (b) observada por trás, evidenciando os elaióforos com periferia rosada em quatro sépalas do cálice, exceto na sépala anterior (seta). Flores de *H. aceroides* com (c) e sem (d) glândulas de óleo no cálice. Flor de *B. lutea* (e) cujo cálice não apresenta elaióforos (seta). Elaióforos rosados de *M. cordifolia* (f) com óleo acumulado na porção superior da glândula (seta). (Escala = 1,0mm; fotos: Marlies e Ivan Sazima, exceto f).



**Figura 16.** Elaióforos nas flores de *T. phlomoides* (a), *D. bracteosa* (b), *S. lalandianum* (c), *T. guillemianiana* (d) e *B. pubipetala* (e-f). Observe em *T. phlomoides* o óleo acumulado sob a cutícula (seta), bem como o poro subapical no elaióforo de *T. guillemianiana* (seta). Em *B. pubipetala* compare o elaióforo com epitélio da cutícula intacto (e, seta) e após ser rompido (f) pelas abelhas da família Anthophoridae. (Escala = 5,0mm).

quinta pétala, por ser a mais interna no botão, e pode distinguir-se das demais não apenas pela posição, mas também pela forma e/ou tamanho do limbo e comprimento/espessura da unha (tabela 10, figuras 13 b-e, 14b). Metade das espécies apresentou a pétala posterior com forma do limbo diferente das pétalas laterais (= latero-posteriores e latero-anteriores, tabela 10). Na maioria das espécies o limbo da pétala posterior é mais curto que o das demais pétalas (especialmente em *B. adenopoda*, *B. lutea*, *B. pubipetala* e *T. phlomoides*); em três espécies (*B. muricata*, *D. bracteosa*, *H. aceroides*) é semelhante e em *M. anisopetala* é mais longo (tabela 10). As flores de *B. muricata*, *D. bracteosa*, *H. aceroides* e *M. anisopetala* apresentam a quinta pétala mais larga que as demais. Em *M. cordifolia* a largura do limbo da pétala posterior é similar ao das pétalas laterais, sendo mais estreito nas espécies restantes (tabela 10). Apesar de 2/3 das espécies estudadas apresentarem a pétala posterior com limbo mais curto em relação às outras pétalas, em nove espécies (exceto *B. adenopoda*, *B. lutea*, *T. guillemianiana*) o comprimento total da quinta pétala é maior que o das pétalas laterais. Isto porque em quase todas as espécies o comprimento da unha corresponde a quase 1/3 do comprimento total da pétala posterior.

Em todas as espécies a unha da pétala posterior é mais longa e espessa que a das pétalas laterais. Espécies de *Banisteriopsis* apresentam as maiores diferenças na espessura e comprimento da unha do vexilo em relação às outras quatro pétalas, enquanto *Tetrapteryx* spp. e *M. anisopetala*/*M. sepium* possuem as menores diferenças (tabela 10).

*B. adenopoda*, *B. muricata*, *M. anisopetala* e *M. cordifolia* possuem flores com pétalas rosadas, sendo amarelas nas demais espécies (figuras 13 e 14). Algumas plantas de *B. adenopoda* e *M. anisopetala* apresentam flores com pétalas creme, quase brancas. A pétala posterior de algumas espécies apresenta listras e/ou manchas cor de vinho (*B. adenopoda*, *B. muricata* e *M. anisopetala*) ou alaranjadas (somente em *B. lutea*, figura 13d), geralmente partindo da base do limbo, próximo da unha (figuras 13b,d e 14b). Em oito espécies (*B. adenopoda*, *B. lutea*, *B. muricata*, *H. aceroides*, *Mascagnia* spp., *S. lalandianum*) as unhas das pétalas possuem coloração, geralmente, mais clara (branco/esverdeada/creme) da observada no limbo (figuras 13 e 14).

Em *Banisteriopsis* spp. e *Mascagnia anisopetala* o bordo do limbo de todas as pétalas é fimbriado e em *B. adenopoda* e *B. muricata* há glândulas dispostas na porção médio-inferior da pétala posterior (figuras 13b-e, 14b). Nas demais espécies a margem da pétala posterior apresenta-se ondulada a fracamente fimbriada e, geralmente, inteira nas outras pétalas (figuras 14a, c-f).

**Tabela 10.** Forma e dimensões da pétala posterior, pétalas latero-posteriores (= laterais) e pétalas latero-anteriores (= inferiores) das doze espécies de Malpighiaceae estudadas na RSG; ). ( $\bar{x}$ +DP, em mm; n = 20)

ESPÉCIES	LIMBO						UNHA						
	FORMA		COMPRIMENTO		LARGURA		COMPRIMENTO		LARGURA		LARGURA		
	posterior	outras	posterior	lateral	inferior	posterior	lateral	inferior	posterior	lateral	inferior	posterior	outras
<i>B. adenopoda</i>	obovado	elíptico	5,3±0,4	7,1±0,3	7,8±0,3	5,2±1,2	6,2±0,6	7,2±0,5	3,2±0,4	1,4±0,3	1,5±0,3	1,2±0,1	0,7±0,1
<i>B. lutea</i>	obovado	obovado	6,0±0,5	8,7±0,7	9,6±1,0	6,4±0,8	9,9±0,8	10,6±1,1	3,9±0,6	2,8±0,5	2,8±0,5	1,4±0,2	0,7±0,1
<i>B. muricata</i>	obovado	obovado	7,5±1,9	7,5±0,2	7,4±0,4	6,5±0,9	5,6±0,4	6,4±0,6	2,8±0,3	0,9±0,3	1,3±0,3	1,2±0,1	0,6±0,1
<i>B. pubipetala</i>	ovado	ovado	6,5±0,3	8,1±0,2	10,4±0,9	7,8±0,5	8,9±0,8	9,4±0,6	3,9±0,4	2,2±0,6	2,0±0,4	1,5±0,1	0,9±0,1
<i>D. bracteosa</i>	obovado	obovado	6,0±0,3	6,0±0,3	6,0±0,3	3,5±0,3	3,2±0,3	3,0±0,6	2,1±0,4	1,2±0,5	1,4±0,5	1,1±0,3	0,8±0,3
<i>H. aceroides</i>	oblongo	elíptico	4,0±0,3	3,7±0,2	3,8±0,2	3,4±0,4	3,2±0,3	3,0±0,4	2,7±0,3	1,6±0,3	1,5±0,3	1,0±0,1	0,6±0,1
<i>M. anisopetala</i>	obovado	obovado	6,3±0,5	3,6±0,3	-	5,0±0,4	2,7±0,5	-	2,0±0,2	1,6±0,3	-	1,0±1,0	0,6±0,1
<i>M. cordifolia</i>	oblongo	obovado	4,9±0,4	5,0±0,5	5,3±0,4	3,6±0,3	3,6±0,3	3,5±0,4	2,0±0,5	1,5±0,2	1,4±0,3	0,9±0,1	0,6±0,1
<i>M. septium</i>	oblongo	elíptico	4,5±0,4	4,5±0,03	4,8±0,3	3,4±0,2	3,5±0,6	3,5±0,3	1,8±0,3	1,7±0,5	1,5±0,2	1,1±0,1	0,8±0,2
<i>S. lalandianum</i>	oblongo	obovado	6,9±0,4	7,5±0,6	8,3±0,6	5,1±0,6	6,1±0,5	6,9±0,6	3,1±0,4	1,5±0,2	2,0±0,4	1,2±0,8	0,7±0,1
<i>T. guilleminiana</i>	oblongo	oblongo	3,7±0,1	4,0±0,1	4,5±0,2	3,0±0,3	3,4±0,3	3,1±0,3	2,2±0,4	1,6±0,3	1,8±0,3	0,9±0,1	0,7±0,1
<i>T. phlomidoides</i>	oblongo	obovado	4,6±0,3	5,8±0,1	6,1±0,2	4,4±0,3	5,4±0,5	5,6±0,4	3,1±0,4	2,2±0,4	2,5±0,4	1,1±0,1	0,9±0,1

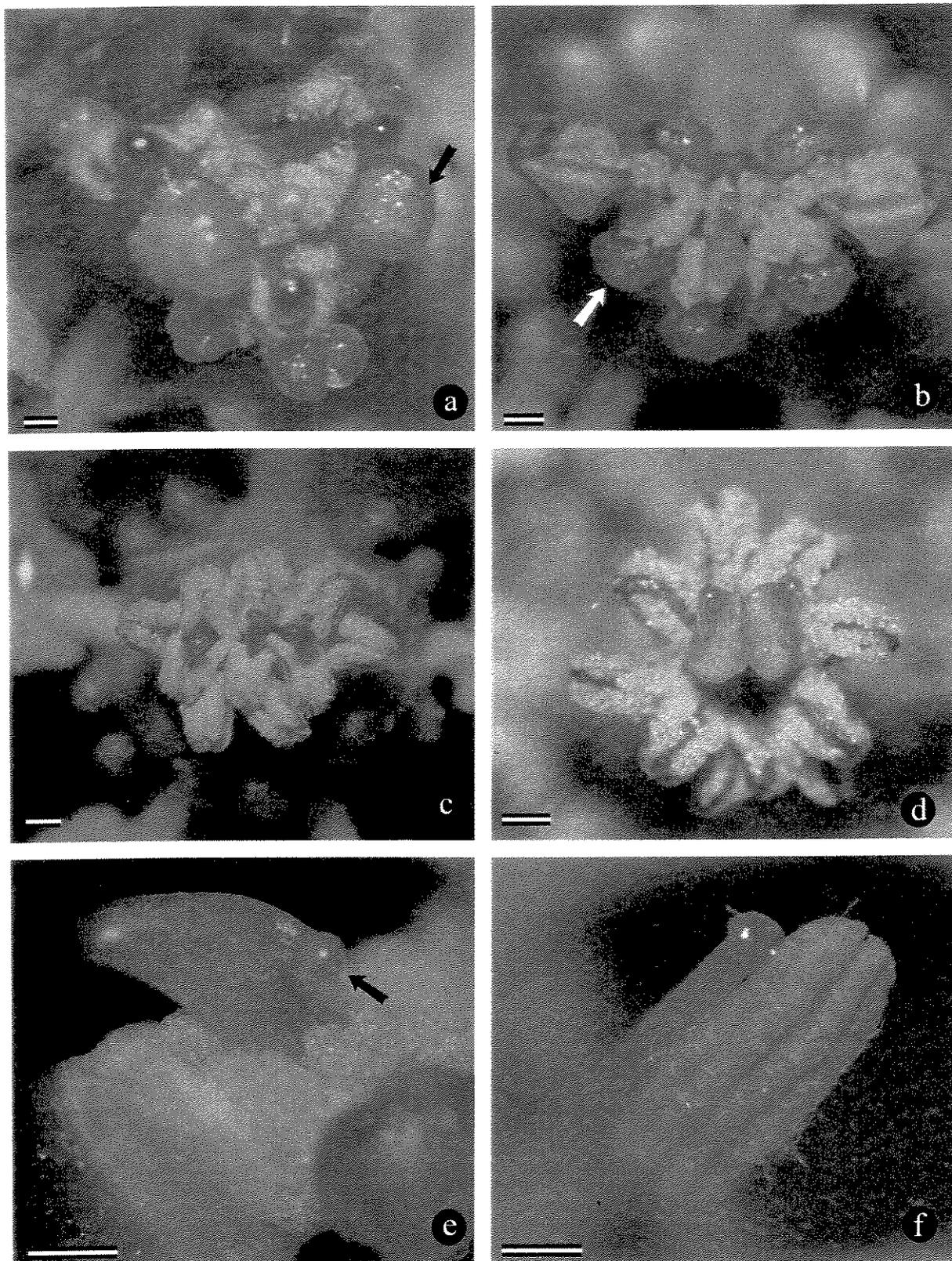
## O androceu

O androceu ocupa posição central na flor, ao redor dos estiletes (figuras 13, 14, 17a-d) e compreende dez estames, adelfos na base. Em *Banisteriopsis* spp., *H. aceroides* e *S. lalandianum* os estames são heterodínamos, sendo isodínamos nas demais espécies. Nas espécies heterodínamas ocorre também heteromorfismo nos estames, que podem diferir quanto a morfologia dos filetes, tecas e/ou conectivos das anteras.

Em oito espécies (*B. adenopoda*, *B. muricata*, *D. bracteosa*, *H. aceroides*, *Mascagnia* spp., *T. guillemianiana*) os filetes são brancos e nas demais possuem coloração esverdeada (*B. pubipetala*, *S. lalandianum*) ou creme (*B. lutea*, *T. phlomoides*). Na maioria das espécies não há pelos cobrindo os filetes, exceto em *D. bracteosa* e *T. guillemianiana*.

As anteras nas espécies estudadas são basifixas, versáteis, rimosas e liberam o pólen próximo aos estiletes, logo abaixo dos estigmas (figura 17e). Em *B. pubipetala*, as tecas das anteras não abrem (figura 17f), de modo que o pólen não é liberado. Em todas as espécies os conectivos das anteras são glandulosos, constituídos por numerosas pequenas glândulas de óleo. Os conectivos podem ser discretos, como em *D. bracteosa*, *M. anisopetala* e *Tetrapteryx* spp. (figuras 17 c-d, ou evidentes (inchados e salientes), como nas demais espécies (especialmente *B. adenopoda* e *S. lalandianum*, figuras 17a-b). Com exceção de *Banisteriopsis* spp. e *S. lalandianum*, as outras espécies apresentam anteras com conectivos mais ou menos semelhantes entre si. Em *B. adenopoda* e *S. lalandianum* alguns estames possuem conectivos bem desenvolvidos (figuras 18a-b) e em *B. muricata* dois estames possuem anteras com conectivos em forma de vírgula, cuja “cabeça” é bastante proeminente.

Os grãos de pólen das Malpighiaceae estudadas formam mássulas (figuras 17a-e) com coloração amarelo-ovo (em *M. cordifolia* e *M. sepium*) ou creme, quase branca, nas outras espécies. É freqüente a ocorrência de óleo envolvendo os grãos (exceto em *B. pubipetala*, cujos grãos possuem aspecto seco) e de drusas no interior das tecas das anteras. A viabilidade do pólen das doze espécies estudadas encontra-se na tabela 11, juntamente com a viabilidade dos grãos de pólen de dez anteras individualizadas de flores de *Banisteriopsis* spp. e *S. lalandianum*. Das espécies estudadas na RSG, *B. lutea* foi a que apresentou menor viabilidade (ca. 57%) e *H. aceroides* a maior (ca. 94%, tabela 11). No indivíduo de *B. pubipetala* estudado na RSG e cujas anteras são indeiscentes, ocorre pequena quantidade de pólen e que apresenta viabilidade muito baixa (ca. 22%). Entretanto, o pólen de flores com anteras deiscentes de plantas desta espécie ocorrente em cerrado de Campo Grande, MS, é altamente viável (ca. 94%, tabela 11). Não houve diferença



**Figura 17.** Disposição dos estames e estiletes nas flores de *B. adenopoda* (a), *S. lalandianum* (b), *D. bracteosa* (c) e *T. guilleminiana* (d). Observe os conectivos glandulosos (setas) nas anteras de *B. adenopoda* (a) e *S. lalandianum* (b). Detalhe de um estilete/estigma da flor de *S. lalandianum* (e), onde se observa que os grãos de pólen das anteras são liberados logo abaixo da região estigmática brilhante (seta). Em (f) detalhe de antera indeiscente e estigma de *B. pubipetala*. (Escala = 5,0mm).

**Tabela 11.** Viabilidade polínica, misturando os grãos de pólen de todas as anteras (para as doze espécies estudadas) e, individualmente, por antera (para *Banisteriopsis* spp. e *S. lalandianum*). A numeração das anteras tem correspondência com aquela observada nos estames do esquema da figura 13a. Resultados do teste ANOVA para *Banisteriopsis* spp. e *S. lalandianum* (gl = 9, n= 50 – B. *adenopoda* – ou 40 – as demais espécies).

**VIABILIDADE DO PÓLEN  
(%)**

ESPÉCIES	Pólen de todas as anteras	Por antera *										ANOVA	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	F	p
<i>B. adenopoda</i>	89	91	93	87	91	86	81	89	81	89	96	0,76	0,65
<i>B. lutea</i>	57	58	66	57	58	61	59	62	62	50	56	0,20	0,99
<i>B. muricata</i>	84	86	84	88	87	85	84	87	87	84	85	0,21	0,99
<i>B. pubipetala</i>	22/94**	23	30	22	21	18	22	20	21	20	22	0,59	0,80
<i>D. bracteosa</i>	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. aceroides</i>	94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. anisopetala</i>	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. cordifolia</i>	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. sepium</i>	73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. lalandianum</i>	91	93	95	94	94	90	97	89	94	98	94	0,51	0,86
<i>T. guilleminiana</i>	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. phlomooides</i>	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

\* somente para *Banisteriopsis* spp. e *S. lalandianum*

\*\* um indivíduo com flores cujas anteras são deiscientes, em população ocorrente num cerrado de Campo Grande, MS.

significativa na viabilidade dos grãos de pólen entre os estames das flores de *Banisteriopsis* spp. e *S. lalandianum* (tabela 11).

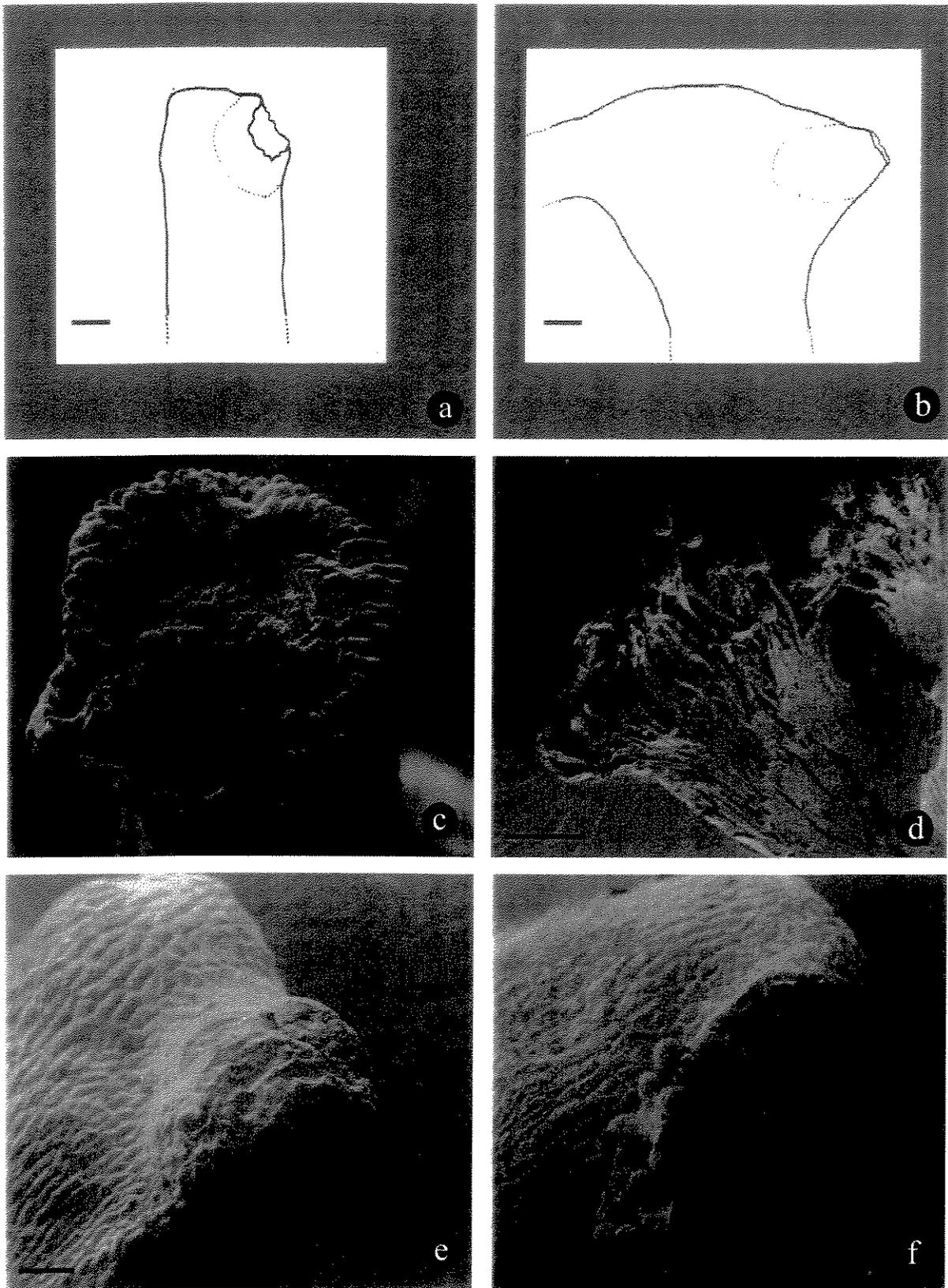
### O gineceu

Na maioria das espécies o gineceu possui ovário súpero, tricarpelar, trilocular (cada lóculo com um óvulo pêndulo e anátropo) e três estiletos livres e afastados entre si (figuras 17a-c). Em *D. bracteosa* o ovário é bicarpelar (em consequência do aborto de um carpelo, cf. BARROSO *et al.* 1991), com dois estiletos livres porém não afastados (figuras 17d). Em todas as espécies o ovário é esverdeado e pubescente, sendo recoberto por tricomas brancos (em onze espécies) ou escuros (em *S. lalandianum*).

Os estiletos são esverdeados ou brancos (*B. muricata*) e possuem expansões laterais nas espécies *D. bracteosa*, *Mascagnia* spp. e *S. lalandianum* (figuras 17b, d-e). Somente em *B. lutea* foram observados tricomas brancos sobre os estiletos, sendo glabros nas outras espécies. Os estiletos dispõem-se dos seguintes modos: (i) ocorrem separados, formando um triângulo, mais ou menos amplo (em nove espécies, figuras 17a-b), (ii) ocorrem ligeiramente separados e alinhados (em *H. aceroides* e *T. guilleminiana*, figura 17c) ou (iii) ocorrem juntos (em *D. bracteosa*, figura 17d). Em *Banisteriopsis* spp. o estilete oposto a sépala anterior/eglandulosa é ligeiramente maior que os demais, bem como a área estigmática.

Em *Banisteriopsis* spp. e *T. phlomoides* os estigmas são largos e apicais, com superfície estigmática plana (figuras 17a, 18c-d). Nas sete espécies restantes os estigmas são laterais e internos, possuindo cavidade ou câmara mais ou menos circular (figuras 18a-b). Nas espécies com estigmas internos e gineceu tricarpelar, os três estigmas orientam-se para o centro da flor (figuras 17b-c). Em *D. bracteosa* os dois estigmas estão orientados em direção às sépalas latero-posteriores (figura 17d).

Todas as espécies apresentam os estigmas recobertos por fina membrana (cutícula estigmática), que retem substância transparente e ligeiramente viscosa (figura 17). Esta cutícula estigmática em microscopia eletrônica de varredura (MEV) aparece como uma capa recobrindo e cercando toda a superfície estigmática das espécies com estigmas apicais, bem como a entrada da câmara ou cavidade estigmática, nas espécies com estigma interno (figuras 18c,e). Esta membrana precisa ser rompida para que o grão de pólen fique aderido ao estigma (figura 18c); caso contrário, os grãos apenas deslizam sobre a cutícula estigmática. O rompimento da cutícula pode ser provocado pelos visitantes florais, bem como por outros agentes externos como, por exemplo,



**Figura 18.** Esquemas dos estigmas internos de *M. cordifolia* (a) e *S. lalandianum* (b) mostrando o formato da cavidade estigmática, conforme linha pontilhada (escala = 0,1mm). Estigma apical de flor ensacada de *B. muricata* (c) com tubo polínico penetrando na porção rompida da cutícula (seta; escala = 50 $\mu$ m). Corte longitudinal do estigma de *B. adenopoda* (d; escala = 100 $\mu$ m). Estigmas de *M. cordifolia*: (e) flor não polinizada (ensacada), com cutícula intacta; (f) flor polinizada, com muitos grãos de pólen na cavidade estigmática (escalas = 50 $\mu$ m).

pelo atrito provocado por algumas partículas carregadas pelo vento. Em estigmas examinados sob MEV observa-se que a adesão e a germinação dos grãos de pólen ocorre apenas nas porções do estigma onde a cutícula se encontra rompida (figuras 18c). Após a ruptura da cutícula, a entrada da câmara pode ser larga, como em *D. bracteosa*, *Mascagnia* spp. e *T. guilleminiana* (figura 18a) a bastante estreita, como em *S. lalandianum* (figuras 18b). Em todas as espécies a superfície estigmática é revestida por células mais longas que largas (figura 18d). Estigmas de flores visitadas por abelhas *Centris*, *Epicharis* e/ou *Monoeca* (com marcas das mandíbulas deixadas na pétala posterior) observados em MEV apresentaram a superfície/cavidade estigmática totalmente descoberta e repleta de pólen (figura 18f). Por outro lado estigmas de flores não polinizadas ou autopolinizadas espontaneamente (ensacadas) apresentaram cutícula intacta ou rompida em alguns pontos, com pouco ou nenhum grão de pólen aderido (figuras 18c, e).

### ***A BIOLOGIA FLORAL***

As flores das espécies de Malpighiaceae são diurnas e duram cerca de um dia, exceto em *B. pubipetala* cujas flores duram dois dias. Na tarde anterior à abertura da flor, nos botões em pré-antese, os elaióforos iniciam a produção de óleo (exceto em *Tetrapteryx* spp.), os estigmas apresentam pequena quantidade de secreção e a membrana estigmática está opaca/esbranquiçada. Os estames e estiletos/estigmas estão bastante próximos entre si, agrupados no centro da flor. O poro da cutícula do elaióforo aparentemente encontra-se fechado.

Em dias quentes (acima 20°C) as flores abrem, geralmente, antes das 0600h, podendo atrasar 1-2 horas em dias mais frios. A abertura das flores caracteriza-se pelo lento afastamento e posicionamento das pétalas, estames e estiletos/estigmas. No momento da abertura da flor os estigmas estão geralmente túrgidos, cheios de secreção, e a membrana estigmática apresenta-se transparente (figura 17e); as anteras geralmente não estão abertas. Nos elaióforos há óleo acumulado e o poro da cutícula está aberto. A produção deste óleo persiste, geralmente, durante todo o período de vida da flor. Os filetes e estiletos são ligeiramente mais longos que no botão em pré-antese. As anteras refletem ligeiramente e abrem, liberando o pólen próximo aos estiletos, logo abaixo dos estigmas (figuras 17a-e). O processo de abertura da flor dura cerca de uma hora, demorando até duas horas nos dias mais frios. Durante a abertura as flores, em geral, apresentam odor perceptível (exceto em *B. lutea* e *T. phlomoides*) e, geralmente, adocicado, que persiste inclusive no dia seguinte, embora ligeiramente modificado, menos adocicado, mais rançoso ou fermentado.

Nas flores intensamente visitadas pelas abelhas, após 3-4 horas da antese, praticamente não há mais pólen nas anteras, os estigmas apresentam-se cobertos/cheios de pólen, a membrana estigmática e a cutícula dos elaióforos encontram-se rompidas. No final da tarde (ca. de 1700h), os estigmas permanecem úmidos e a produção de óleo continua. Nesta fase, na maioria das espécies (exceto *M. cordifolia*, *M. sepium*, *B. pubipetala*) as anteras/conectivos escurecem ou perdem a cor (*B. muricata*,) e/ou podem cair (*B. muricata*, *M. anisopetala*). Em *B. adenopoda* e *B. muricata*, as pétalas, antes cor de rosa, tornam-se amarelas e brancas, respectivamente; em *B. lutea* os filetes e a unha da pétala posterior, antes claros, tornam-se avermelhados.

No dia seguinte as pétalas das outras espécies também sofrem alterações na coloração: em *D. bracteosa* e *T. phlomoides*, de amarelas passam a alaranjadas (figuras 12a,d) e em *M. anisopetala*, de rosadas tornam-se amareladas; em *H. aceroides* os filetes, estiletes e unhas das pétalas tornam-se avermelhados; em *B. lutea* os tricomas que recobrem o gineceu escurecem. Nas espécies de *Mascagnia* as pétalas podem cair (em *M. anisopetala* somente a pétala posterior) e em *B. adenopoda* as pétalas persistem por mais de cinco dias. O pedicelo de *S. lalandianum* curva para baixo. Os elaióforos podem ou não apresentar óleo, de acordo com a taxa de visitação do dia anterior. Os estigmas também podem possuir secreção, mas geralmente apresentam-se muito danificados e, por vezes, escurecidos. Em *D. bracteosa*, no quarto dia após a abertura das flores, as sépalas crescem bastante, as pétalas restantes caem e o ovário apresenta o dobro do tamanho inicial.

Em *B. pubipetala* cujas flores duram dois dias, no final do segundo dias as anteras tornam-se escuras e, no início do terceiro dia, as pétalas estão menos vistosas e caem com facilidade ao serem tocadas; os estigmas geralmente estão escuros. Entretanto, na população de *B. pubipetala* de Campo Grande, MS, cujos indivíduos apresentam anteras deiscentes e pólen com alta viabilidade (tabela 11) as flores são protândricas (os estigmas tornam-se receptivos a partir das 1000h), duram três dias e, no botão em pré-antese, não há produção de óleo nos elaióforos, que começa a ser produzido durante a abertura da flor, por volta das 0600h. Além disso, a partir do segundo dia as flores são funcionalmente femininas pois não há mais pólen nas anteras.

#### 4.4 – FRUTOS E SEMENTES

Os frutos das Malpigiaceae estudadas são secos, indeiscentes e esquizocárpicos, do tipo núcula (em *D. bracteosa*, cf. BARROSO *et al.* 1999) ou samarídeo (nas demais espécies). Os samarídeos podem ter alas dorsais (*Banisteriopsis* spp., *H. aceroides* e *S. lalandianum*) ou laterais (*Mascagnia* spp. e *Tetrapteryx* spp.). Em *D. bracteosa* as sépalas crescem e persistem no fruto. As sementes são exalbuminosas, com embriões que possuem grandes cotilédones.

## 4.5 – SISTEMA DE REPRODUÇÃO

### *Experimentos de polinização*

Os resultados dos experimentos realizados para testar o sistema de reprodução das populações das onze espécies de Malpighiaceae (exceto *H. aceroides*) ocorrentes na RSG, encontram-se na Tabela 12.

Dentre as espécies para as quais foi testada a ocorrência de agamospermia, *B. pubipetala* foi a única espécie agamospérmica (tabela 12). Nesta espécie os frutos/sementes resultantes do experimento de autopolinização espontânea são também agamospérmicos, uma vez que as anteras das flores não abrem.

Autopolinização espontânea ocorreu em três espécies, *B. adenopoda*, *M. anisopetala* e *T. guilheminiiana* (tabela 12). Seis espécies, *B. adenopoda*, *B. lutea*, *B. muricata*, *M. anisopetala* e *T. guilheminianda* e *T. phlomoides*, formaram frutos a partir de flores submetidas a autopolinização manual (tabela 12). *B. adenopoda*, *T. guilheminiiana* e *T. phlomoides* podem ser consideradas autocompatíveis na RSG, *T. guilheminiiana* pela alta taxa de formação de frutos via autopolinização espontânea em 1996 e as outras duas espécies por apresentarem, em 1994, taxa de frutificação maior que 10%. Para *B. lutea*, *B. muricata* e *M. anisopetala*, em decorrência da baixa taxa de frutificação (tabela 12) sugerimos a ocorrência de baixo grau de autocompatibilidade. Por outro lado, *D. bracteosa*, *M. cordifolia* e *S. lalandianum* podem ser consideradas autoincompatíveis, pois as flores destas espécies não produziram frutos após autopolinizações manuais (tabela 12). Em *M. sepium* a quantidade de flores utilizadas nas autopolinizações manuais foi baixa (tabela 12), mas parece ser uma espécie autoincompatível se considerarmos também os resultados de autopolinização espontânea (tabela 12).

Os experimentos de polinização cruzada foram os que obtiveram maior taxa de frutificação, exceto para *B. adenopoda* em 1994 (tabela 12), cujas flores foram emasculadas antes das polinizações.

A maioria das espécies apresentou baixa taxa de frutificação em condições naturais, exceto *B. pubipetala* em 1998, que é agamospérmica (tabela 12). Como resultado do exame de trinta e nove estigmas/estiletos de flores desta espécie em condições naturais apenas dois estigmas apresentaram um grão de pólen cada, que não germinaram.

Tabela 12. Resultados dos experimentos de polinização realizados em onze espécies de Malpighiaceae na RSG, em Campinas, SP. Nas espécies cujos que formam samarídeos (exceto *D. bracteosa*) o número de flores (Fl) utilizadas nos tratamentos foi multiplicado por três, ou seja, pelo número de carpelos (Cp) do gineceu. Legenda: AG: agamospermia; AE: autopolinização espontânea; AM: autopolinização manual; PC: polinização cruzada; CN: condições naturais (controle); Cp: carpelo; Fl: flor; Fr: fruto; SeV: semente viável. O percentual de sucesso (taxas de frutificação e sementes viáveis) foi calculado em relação ao número de carpelos.

ESPÉCIES	ANOS	TRATAMENTOS																			
		AG				AE				AM				PC				CN			
		Nº	Fr/SeV	Successo (%)	Nº	Fr/SeV	Successo (%)	Nº	Fr/SeV	Successo (%)	Nº	Fr/SeV	Successo (%)	Nº	Fr/SeV	Successo (%)	Nº	Fr/SeV	Successo (%)		
		Cp(Fl)																			
<i>B. adenopoda</i>	1994 *	63(21)	0/0	0/0	75(25)	3/0	4/0	38/11	111(37)	42/12	38/11	90(30)	16/1	18/1	150(50)	12/0	1/0				
	1997	-	-	-	84(28)	1/0	1/0	0/0	60(20)	0/0	0/0	60(20)	9/0	15/0	75(25)	8/0	11/0				
<i>B. lutea</i>	1998	-	-	-	87(29)	0/0	0/0	5/3	36(12)	2/1	5/3	-	-	-	54(18)	1/0	2/0				
<i>B. muricata</i>	1998	-	-	-	66(22)	0/0	0/0	2/1	117(39)	2/1	2/1	42(14)	16/12	45/29	108(36)	3/2	3/2				
<i>B. pubipetala</i>	1997	75(25)	28/26	37/35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	69(23)	5/4	7/6				
	1998	45(15)	23/18	51/40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75(25)	2/19	28/12				
<i>D. bracteosa</i>	1996	-	-	-	21(21)	0/0	0/0	0/0	24(24)	0/0	0/0	25(25)	0/0	0/0	17(17)	0/0	0/0				
	1998	-	-	-	21(21)	0/0	0/0	0/0	21(24)	0/0	0/0	13(13)	2/1	15/8	24(24)	0/0	0/0				
<i>M. amisopetala</i>	1996	-	-	-	-	-	-	-	126(42)	0/0	0/0	57(19)	0/0	0/0	63(21)	0/0	0/0				
	1997	-	-	-	42(14)	0/0	0/0	2/2	60(20)	1/1	2/2	51(17)	5/1	10/2	60(20)	1/0	2/0				
	1998	-	-	-	75(25)	2/1	3/1	1/0	75(25)	1/0	1/0	75(25)	1/1	1/1	75(25)	7/3	9/4				
<i>M. cordifolia</i>	1997	-	-	-	-	-	-	-	36(12)	0/0	0/0	42(14)	18/0	43/0	57(19)	0/0	0/0				
<i>M. septium</i>	1998	-	-	-	36(12)	0/0	0/0	0/0	9(3)	0/0	0/0	-	-	-	51(17)	6/2	12/4				
<i>S. lalandianum</i>	1997	-	-	-	-	-	-	-	54(18)	0/0	0/0	48(16)	5/0	10/0	78(26)	3/0	4/0				
	1998	-	-	-	45(15)	0/0	0/0	0/0	63(21)	0/0	0/0	57(19)	3/1	5/2	84(28)	5/1	6/1				
<i>T. guilleminiana</i>	1996	60(20)	0/0	0/0	42(14)	9/0	21/0	-	-	-	-	-	-	-	60(20)	4/0	7/0				
	1998	30(10)	0/0	0/0	27(9)	0/0	0/0	5/0	57(19)	3/0	5/0	-	-	-	60(20)	0/0	0/0				
<i>T. phlomidoides</i>	1994 *	-	-	-	60(20)	0/0	0/0	13/5	132(44)	17/7	13/5	-	-	-	102(34)	6/0	6/0				

\* frutos colocados para germinar

De modo geral houve baixa quantidade de sementes viáveis em todos os experimentos (exceto para *B. pubipetala*, tabela 12). Os frutos apresentaram alta taxa de sementes inviáveis, enquadradas aqui em duas categorias: **categoria 1** – a semente apresenta-se seca, murcha/enrugada, totalmente escura e/ou esfarelado, fungada ou não, por vezes oca, apenas com a testa, não apresentando condições de ser submetida ao teste de viabilidade com tetrazólio; **categoria 2** - semente ligeiramente murcha e/ou pequena, com embrião branco e na qual o tetrazólio não indicou atividade metabólica. A maioria das sementes inviáveis obtidas em condições naturais pertencem à primeira categoria (tabela 13). Em todas as espécies foi comum a presença de larvas de dípteros, lepidópteros e tisanópteros nos ovários de botões e/ou flores, especialmente em *S. lalandianum*, cujos frutos também se apresentavam perfurados.

**Tabela 13.** Frutos e sementes viáveis de espécies de Malpighiaceae formados em condições naturais na RSG (cf. tabela 12), bem como o estado das sementes inviáveis.

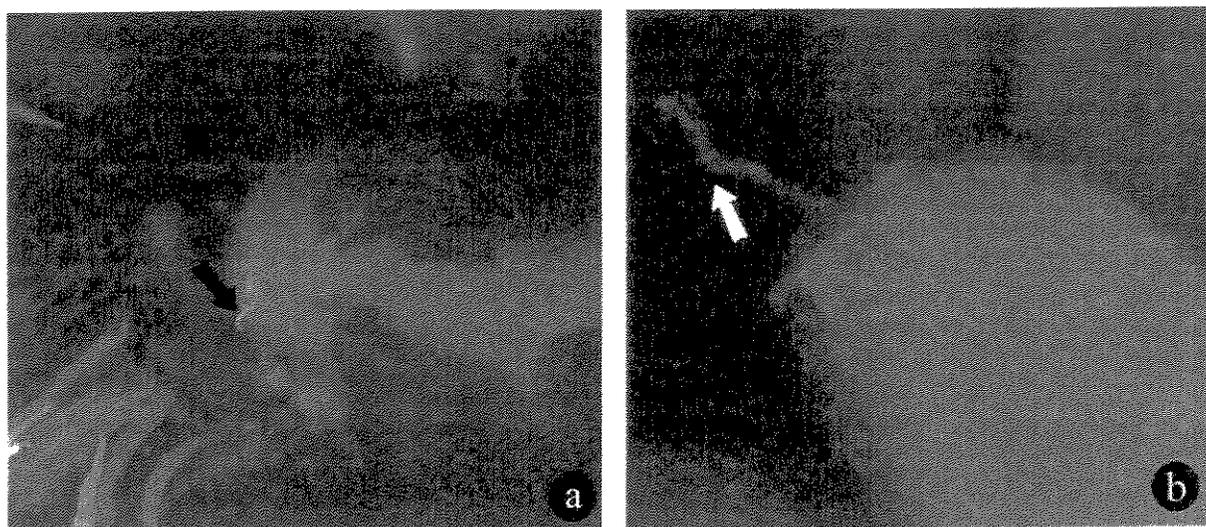
ESPÉCIES	FRUTOS (N)	SEMENTES		
		Viáveis (N)	Inviáveis (N)	
			Categoria 1	Categoria 2
<i>B. adenopoda</i>	12 *	0	-	-
	8	0	8	0
<i>B. lutea</i>	1	0	1	0
<i>B. muricata</i>	3	2	1	0
<i>B. pubipetala</i>	26	13	11	2
<i>M. anisopetala</i>	8	3	5	0
<i>M. sepium</i>	6	2	4	0
<i>S. lalandianum</i>	8	1	7	0
<i>T. guillheminiiana</i>	4	0	4	0
<i>T. phlomoides</i>	6 *	0	-	-

\* frutos não germinaram e não foram examinados para observação das condições das sementes.

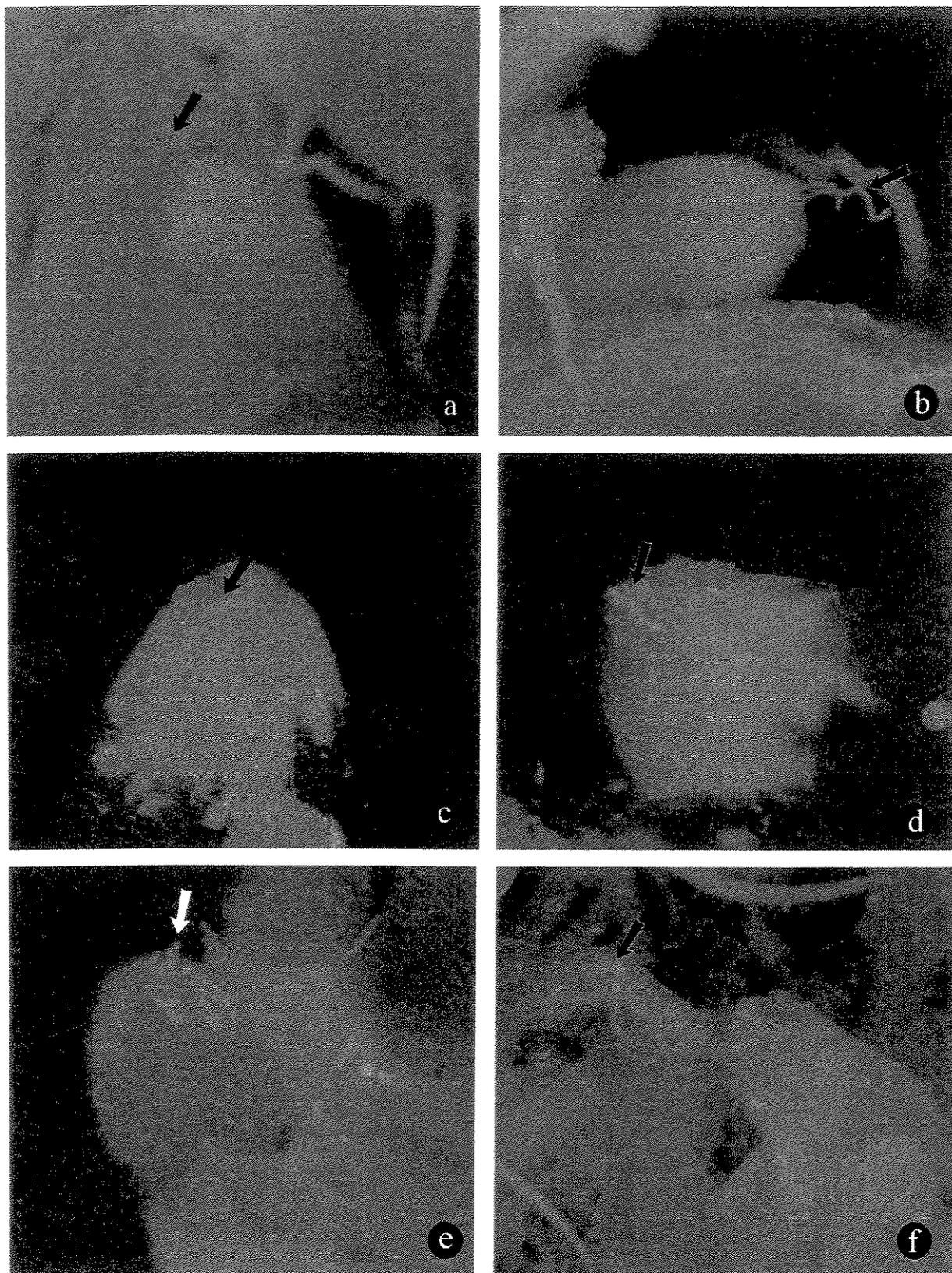
Portanto, das nove espécies que desenvolveram frutos em condições naturais, apenas cinco apresentaram sementes viáveis (tabela 13).

### *Crescimento de tubo polínico*

As observações sobre a germinação dos grãos de pólen e crescimento do tubo polínico sob microscopia de fluorescência foram realizadas nos gineceus das flores de nove espécies: *B. muricata*, *B. pubipetala*, *D. bracteosa*, *Mascagnia* spp., *S. lalandianum* e *Tetrapteryx* spp. (tabela 2). Apenas os grãos de pólen de *B. pubipetala* não germinaram. Nas demais espécies os grãos de pólen germinaram e formaram tubos polínicos que atingiram o ovário e penetraram no óvulo, tanto em flores submetidas à autopolinização manual, quanto nas submetidas à polinização cruzada (figuras 19 e 20). Em *M. anisopetala* os tubos polínicos de flores autopolinizadas manualmente atingiram o ovário e penetraram a micrópila do óvulo após 16 horas (figura 20a). Aparentemente não houve diferença na quantidade e na velocidade de crescimento dos tubos polínicos entre flores autopolinizadas manualmente e nas submetidas à polinização cruzada.



**Figura 19.** Tubos polínicos penetrando na micrópila dos óvulos (setas) de *B. muricata* após setenta e duas horas da realização da autopolinização (a) e da polinização cruzada (b). (Aumentos: a = 125x; b = 312,5x).



**Figura 20.** Tubos polínicos (setas) em óvulos de flores autopolinizadas de *M. anisopetala* após dezesseis (a) e setenta e duas horas (b). Óvulos de *M. cordifolia* com tubos polínicos (setas) no interior 48 horas após a autopolinização (c) e a polinização cruzada (d). Em *M. sepium* (e) e *D. bracteosa* (f) observam-se numerosos tubos polínicos na micrópila de óvulos (setas) autopolinizados após 24 e 48 horas, respectivamente. (Aumento = 125x).

## 4.6 – VISITANTES FLORAIS

### *As abelhas e as malpigiúceas*

Vinte e sete espécies de abelhas, das famílias Anthophoridae e Apidae, foram observadas visitando as flores das Malpighiaceae (tabela 14). Além das espécies, a Tabela 14 contém também o comprimento do corpo das abelhas, o número total de visitas registradas às flores das Malpighiaceae ao longo deste estudo, bem como o recurso coletado pelas abelhas durante as visitas. As abelhas da família Anthophoridae são as mais frequentes, totalizando 97,4% das visitas registradas, e pertencem aos gêneros *Centris* (10 spp.), *Epicharis* (5 spp.), *Monoeca* (3 spp.), *Paratetrapedia* (4 spp.) e *Tetrapedia* (1 sp.) (tabela 14). Apesar de *Centris* contar com maior riqueza de espécies, as espécies de *Epicharis* visitaram com maior frequência as flores das Malpighiaceae (40% - tabela 14, figura 21). Espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* são morfologicamente semelhantes entre si, não sendo possível distingui-las quando são observadas durante as visitas. Neste caso estas espécies foram incluídas no grupo aqui denominado de (*Para*)*Tetrapedia*. Método semelhante foi adotado para espécies de *Centris* com corpo de coloração metálica e com dimensões inferiores a 18mm (*C. aenea* a *C. trigonoides* na tabela 14; figuras 23a-b), que também são difíceis de reconhecer quando observadas durante as visitas, sendo agrupadas em *Centris* spp. (tabela 14).

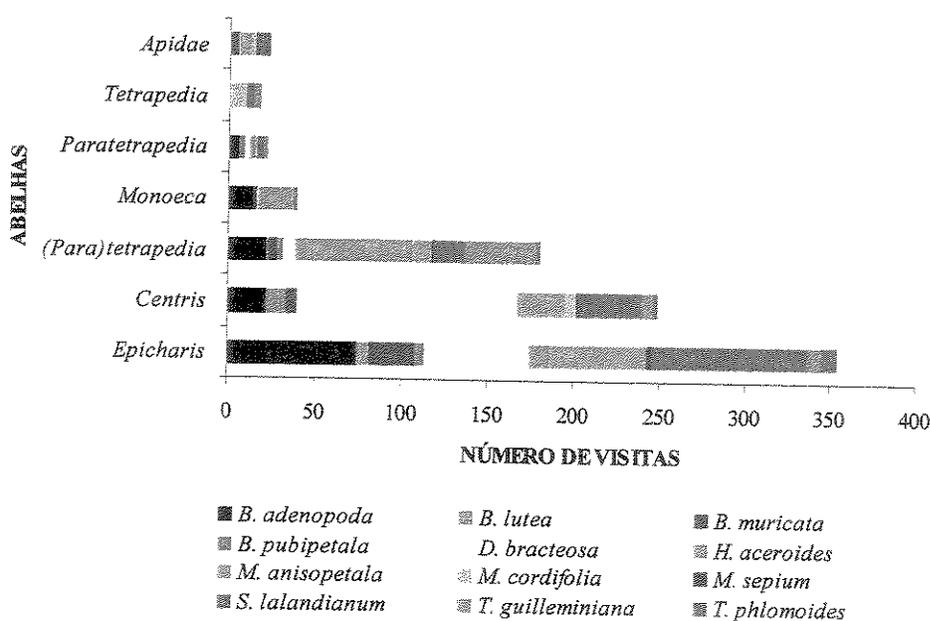


Figura 21. Frequência de visita das abelhas dos gêneros de Anthophoridae e de Apidae às flores das Malpighiaceae da RSG ao longo deste estudo.

Tabela 14. Abelhas visitantes às flores de todas as Malpighiaceae estudadas na RSG, o comprimento total aproximado do corpo (CTA; média ( $\bar{x}$ )  $\pm$  desvio padrão (DP)), o número total de visitas registradas durante o período de estudo, o recurso coletado pelas abelhas nas flores, bem como as espécies cujas flores foram visitadas. **Legenda:** Bad = *B. adanopoda*, Blu = *B. lutea*, Bmu = *B. muricata*, Bpu = *B. pubipetala*, Dbr = *D. bracteosa*, Hac = *H. aceroideis*, Man = *M. anisopetala*, Mco = *M. cordifolia*, Mse = *M. septium*, Sla = *S. lalandianum*, Tgu = *T. guilleminiana*, Tph = *T. phlomidis*.

FAMÍLIA Espécie (n)	ABELHAS		FREQUÊNCIA DE VISITA		RECURSO COLETADO*	ESPÉCIE VISITADA
	CTA ( $\bar{x}$ ±DP - mm)		Nº (%)			
<b>ANTHOPHORIDAE</b>						
<i>Centris (Xanthemisia) bicolor</i> Lepelletier (3)	19,25±1,20		29(3,3)		O	Blu, Dbr, Man, Sla, Tph
<i>Centris (Melanocentris) collaris</i> Lepelletier (4)	28,33±1,52		62(7,0)		O	Bad, Bmu, Dbr, Man, Sla, Tgu, Tph
<i>Centris (Melanocentris) discolor</i> Smith (1)	27,44		15(1,7)		O	Bad, Dbr, Man
<i>Centris (Melanocentris) moesaryi</i> Friese (5)	23,78±1,32		50(5,7)		O	Bad, Bmu, Dbr, Man, Mco, Sla, Tgu
<i>Centris (Centris) aenea</i> Lepelletier (3)	16,79±1,23		11(1,3)		O	Dbr
<i>Centris (Paremisia) fuscata</i> Lepelletier (2)r	17,38±1,43		04(0,5)		O	Bad, Tgu
<i>Centris (Heterocentris) labrosa</i> Friese (1)	16,37		09(1,0)		O	Dbr
<i>Centris (Centris) nitens</i> Lepelletier (4)	14,96±1,63		13(1,5)		O	Dbr, Mco
<i>Centris (Hemisiella) tarsata</i> Smith (1)	14,06		11(1,2)		O/P	Blu, Dbr, Mse
<i>Centris (Hemisiella) trigonoides</i> Lepelletier ** (1)	11,09		03(0,3)		O	Dbr, Sla
<i>Centris</i> spp.	-		41(4,6)		O	Bad, Blu, Bmu, Dbr, Hac, Man, Mco, Sla, Tph
<i>Epicharis (Epicharis) affinis</i> Friese (5)	21,61±1,33		80(9,1)		O/P	Bad, Bmu, Dbr, Hac, Man, Sla, Tgu, Tph
<i>Epicharis (Triepicharis) analis</i> Lepelletier (3)	22,78±2,18		09(1,0)		O	Bmu, Dbr
<i>Epicharis (Epicharis) flava</i> Friese (10)	24,80±1,27		160(18,1)		O/P	todas, exceto Mco
<i>Epicharis (Triepicharis) schrottkyi</i> Friese (6)	21,71±2,07		93(10,5)		O/P	Bad, Bmu, Dbr, Mco, Sla
<i>Epicharis (Epicharitides) obscura</i> Friese (1)	15,3		12(1,3)		O	Bad, Bmu, Sla
<i>Monoeca</i> sp. 1 (1)	11,0		10(1,1)		O/P	Bad, Bmu, Dbr
<i>Monoeca</i> sp. 2 (3)	10,79±0,93		09(1,0)		O	Bad, Man, Sla
<i>Monoeca</i> sp. 3 (1)	9,63		19(2,2)		O	Hac
<i>Paratrapedia (P.) velutina</i> Friese (2)	9,27±0,33		02(0,2)		O/P	Sla, Tgu
<i>Paratrapedia (Lophopedia) sp. 1</i> (5)	8,27±0,42		04(0,5)		O/P	Bad, Dbr, Sla
<i>Paratrapedia (L.) sp. 2</i> (10)	8,45±0,69		14(1,6)		O/P	Bad, Bmu, Bpu, Dbr, Hac, Mco, Sla
<i>Paratrapedia (L.) sp. 3</i> (1)	8,55		03(0,3)		O/P	Bad
<i>Tetrapedia (T.) diversipes</i> Klug (9)	9,57±0,72		19(2,2)		O/P	Bad, Hac, Mco, Sla, Tgu
(Para)Tetrapedia	-		178(20,2)		O/P	todas, exceto Mco
<b>APIDAE</b>						
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus (1)	11,5		05(0,6)		P	Man
<i>Nanotrigona testaceicornis</i> Lepelletier (1)	4,68		01(0,1)		P?	Bad
<i>Plebeia doryana</i> Friese (4)	4,54±0,46		16(1,8)		P	Bmu, Dbr, Hac, Mco, Mse, Sla
<i>Trigona spinipes</i> Fabricius ** (2)	7,32		01(0,1)		P	Mco

**TOTAL GERAL**

883

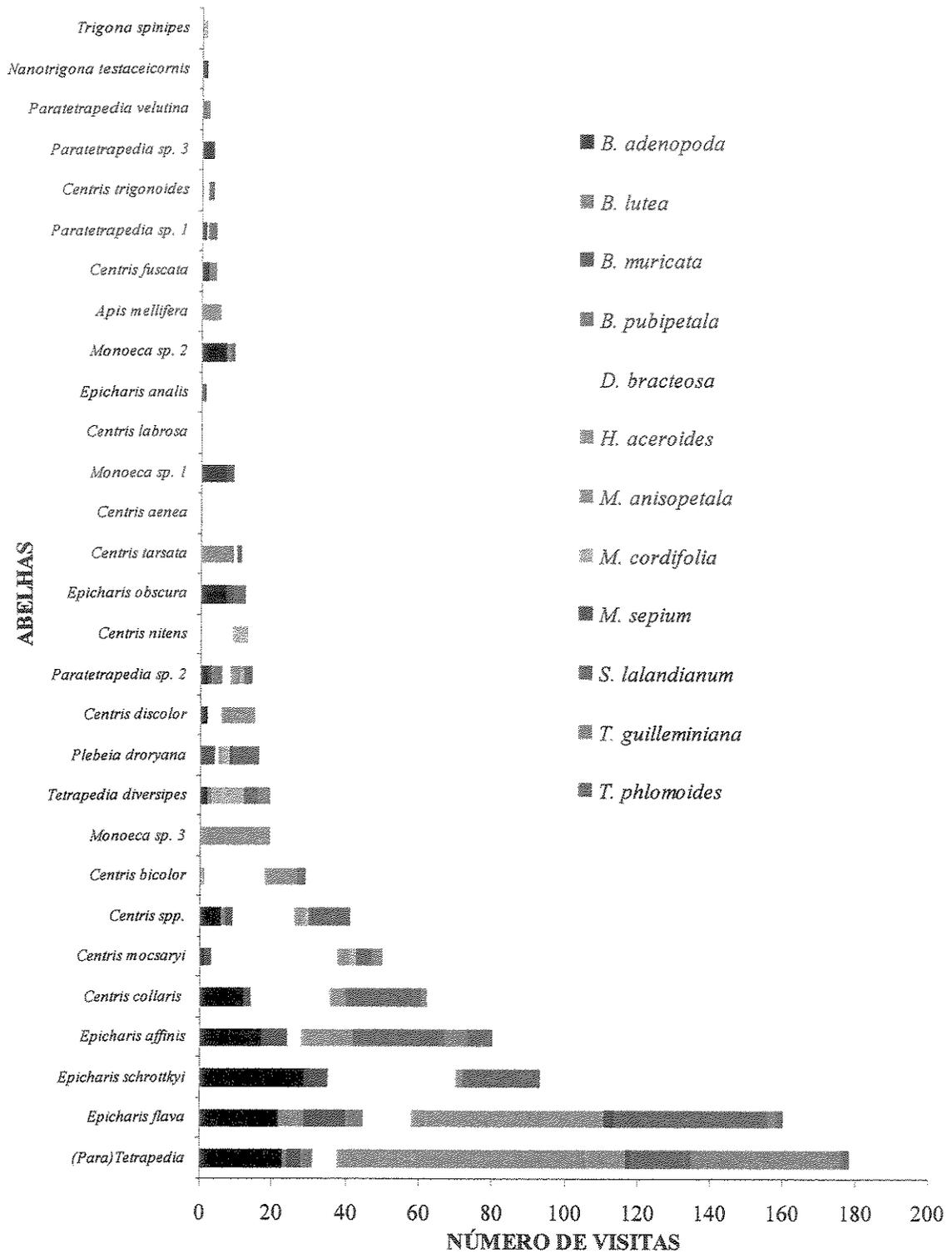
\* O = óleo, P = pólen; \*\* observadas/coletadas apenas em 1993.

Os representantes de *Centris*, *Epicharis* e os membros do grupo (*Para*)*Tetrapedia* visitaram as flores de praticamente todas as Malpighiaceae estudadas (figura 21). Dentre as espécies coletadas/identificadas, *Epicharis flava* fez maior número de visitas, seguida por *E. schrottkyi*, *E. affinis*, *Centris collaris* e *C. mocsaryi* (tabela 14, figura 22). O grupo (*Para*)*Tetrapedia* apresentou maior frequência de visitas, as quais se concentraram principalmente nas flores de *Heteropterys aceroides* e *Tetrapteryx guillemianiana* (tabela 14, figuras 21 e 22).

Quanto ao número de espécies de Malpighiaceae visitadas, *E. flava* (figura 23f) e as abelhas do grupo (*Para*)*Tetrapedia* visitaram as flores de onze, das doze espécies estudadas (exceto *Mascagnia cordifolia*, tabela 14), seguidas pelo grupo *Centris* spp. (9 spp.) e das espécies *E. affinis* (8 spp.), *C. mocsaryi* e *Paratetrapedia* sp. 2 (7 spp.) e *C. collaris* (6 spp.). Em contrapartida, sete espécies de abelhas foram observadas visitando flores de apenas uma espécie de Malpighiaceae. Assim, *Monoeca* sp. 3 foi observada apenas em *Heteropterys aceroides*; *Centris aenea* e *C. labrosa* em *Dicella bracteosa*; *Paratetrapedia* sp. 3 e *Nanotrigona testaceicornis* em *Banisteriopsis adenopoda*; *Apis mellifera* em *Mascagnia anisopetala* e *Trigona spinipes* em *Mascagnia cordifolia* (tabela 14, figura 22).

#### ***As visitas das abelhas às flores e a polinização das malpighiáceas***

As abelhas dos gêneros *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca* foram responsáveis por 72,4% das visitas registradas às flores das Malpighiaceae (tabela 14) e coletaram principalmente óleo (97,6% das observações). Ao coletar óleo estas espécies pousam sobre os órgãos sexuais da flor, prendem-se à pétala posterior com auxílio das mandíbulas e abraçam a flor, ocasião em que a porção ventral do tórax e/ou abdômen contata as anteras e os estigmas (figura 23a-c). Em seguida, para coletar o óleo, raspam os elaióforos com os pentes basitarsais dos dois primeiros pares de pernas (figura 23a-c); ao mesmo tempo o ventre torácico e/ou abdominal das abelhas é friccionado contra as anteras e os estigmas. Após 1,5-4,0 segundos as abelhas saem da flor e, em voo estacionário nas proximidades da flor visitada, transferem para as densas escovas das pernas posteriores o óleo coletado. Em seguida, visitam outras flores, geralmente próximas, onde realizam comportamento similar. Após coletar em várias flores (5 até 25) podem fazer a limpeza do corpo do seguinte modo: pousam sobre uma folha ou ramo (*Monoeca* e *Centris*  $\leq 18$ mm) ou prendem-se, com auxílio das mandíbulas, a uma folha (na margem ou face abaxial) ou ramo herbáceo, permanecendo dependuradas enquanto efetuam a limpeza (apenas *Epicharis* e *Centris*, figura 23e-f). Durante a limpeza passam as pernas anteriores e medianas pelo ventre torácico e abdominal,



**Figura 22.** Frequência de visita das espécies de Anthophoridae e Apidae às flores das Malpighiaceae estudadas na RSG, durante os anos de estudo.



**Figura 23.** *Centris nitens* (a) e *Centris* sp. (b) coletando óleo em flores de *D. bracteosa*. *Epicharis schrottkyi* coletando óleo (c) em flor de *S. lalandianum* (pernas traseiras recolhidas, seta) e pólen (d) em flor eglandular de *B. muricata* (pernas traseiras esticadas para trás, seta). Duas espécies de *Epicharis*, *E. schrottkyi* (e) e *E. flava* (f), dependuradas em uma folha, realizando a limpeza do corpo após visitarem flores de *S. lalandianum* (Escala = 5,0mm; fotos: Marlies e Ivan Sazima).

em movimentos circulares e em sentido horário, recolhendo o óleo e os grãos de pólen aí aderidos, formando uma “massa” que é transferida para as escopas das pernas posteriores (figura 23f). Algumas vezes, durante a limpeza, as espécies de *Epicharis* e *Centris* ( $\geq 20\text{mm}$ ) vibram o corpo repetidamente e um pouco desta massa pode cair. Por vezes a abelha pode mudar de folha ou ramo durante a limpeza. Este processo de limpeza pode demorar até 3 minutos.

Algumas espécies de *Epicharis* (*E. affinis* em *B. muricata* e *S. lalandianum*; *E. flava* em *S. lalandianum*; *E. schrottkyi* em *B. adenopoda*, *B. muricata* e *S. lalandianum*) e *Monoeca* sp. 1 em *B. adenopoda* (tabela 14) foram observadas, esporadicamente, coletando pólen pela manhã. Em *B. muricata* as abelhas *E. affinis* e *E. schrottkyi* (figura 23d) foram observadas coletando pólen apenas nas plantas cujas flores não tem elaióforos, sendo baixa a taxa de visitação nestas plantas. De modo geral, ao coletarem pólen, após pousarem sobre a flor e prenderem-se à pétala posterior, as abelhas vibram o corpo, emitindo zumbido audível e com duração de 1-1,5 segundos (polinização por vibração, cf. BUCHMANN 1983). Durante o zumbido as abelhas geralmente apresentam o terceiro par de pernas distendido e elevado (figura 23d) e os dois primeiros pares de pernas permanecem estáticos e apoiados nas glândulas de óleo. Em geral após vibrar as abelhas abandonam a flor e, em vôo pairado, recolhem o pólen que aderiu ao corpo, com o auxílio das pernas anteriores e medianas, depositando-o nas escopas. A seguir visitam outras flores nas quais podem coletar pólen vibração ou, às vezes, óleo; podem ainda, realizar a limpeza do corpo conforme comportamento descrito acima ou abandonar o local. Os padrões comportamentais de coleta de óleo e/ou pólen praticamente não diferiram entre as espécies de *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca*. Em uma seqüência de visitas estas abelhas geralmente visitavam a maioria das flores na porção da planta em observação, permanecendo, em média, 4,5 minutos, e não retornavam a uma flor visitada anteriormente. De modo geral os intervalos entre as visitas à planta em observação foram bastante irregulares, variando de alguns minutos a aproximadamente uma hora e quarenta minutos.

Quatro espécies de *Centris* (*C. bicolor*, *C. collaris*, *C. mocsaryi*, *C. discolor*), as espécies de *Epicharis* e os membros do grupo *Centris* spp. visitaram as flores das malpigiáceas ao longo de praticamente todo o dia, principalmente no final da manhã e início da tarde (figuras 24A-B). *Monoeca* spp. foram observadas durante a manhã e, esporadicamente à tarde (apenas *Monoeca* sp.1, figura 24C).

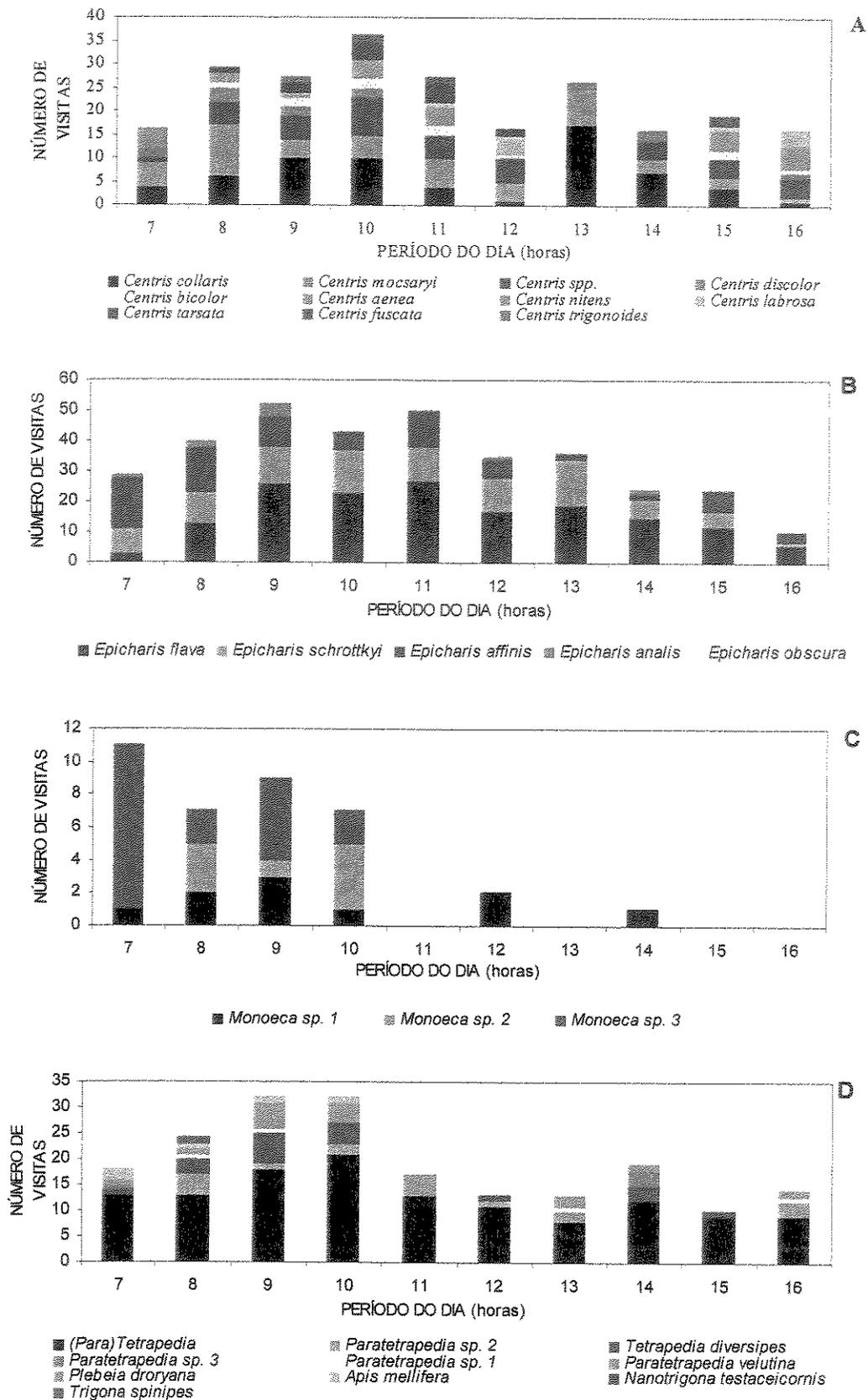
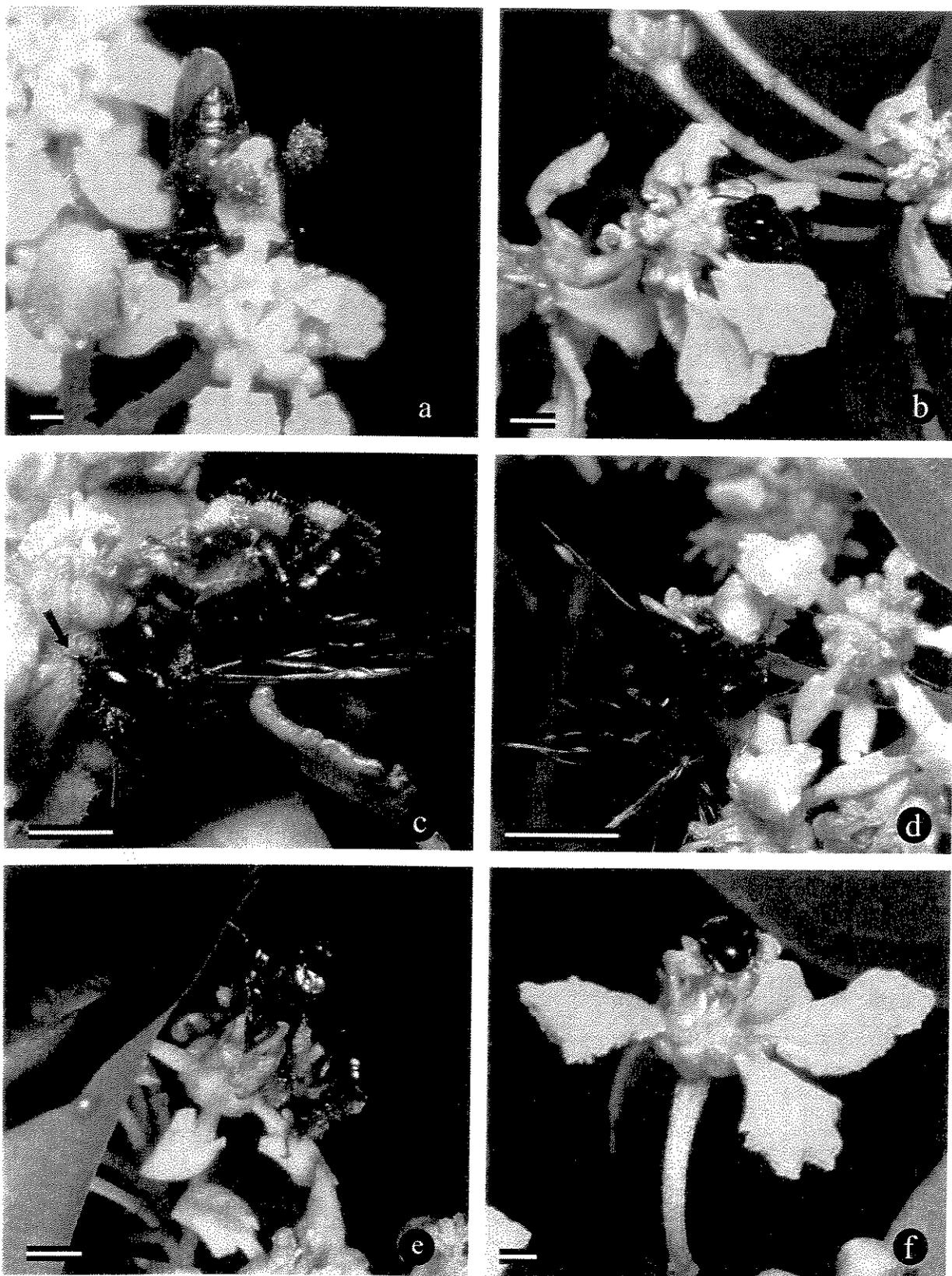


Figura 24. Visitas das abelhas *Centris* (A), *Epicharis* (B), *Monoeca* (C), *Paratetrapedia*, *Tetrapedia* e Apidae (D), ao longo de dez horas do dia.

As abelhas geralmente visitaram flores de primeiro dia e, a partir das 1300h, foi comum a coleta de óleo em botões em pré-antese, de algumas espécies (*D. bracteosa*, *M. anisopetala*, *M. sepium*, *S. lalandianum*). Flores de segundo dia de *B. pubipetala* e, eventualmente, de *Mascagnia* spp. e *T. phlomoides* também foram visitadas para coleta de óleo. Nas flores de *B. lutea* espécies de *Centris* e *E. flava* tentaram coletar óleo e *E. flava* e aparentemente *C. tarsata* coletaram pólen.

As abelhas dos gêneros *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* coletaram óleo e pólen nas flores (tabela 14). As espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* foram observadas com maior frequência coletando óleo (81,7% das observações, figuras 25a-d) que pólen nas flores das Malpighiaceae e apresentaram comportamento similar ao coletarem estes recursos florais. A coleta de óleo pode ser feita no botão ou na flor. Ao coletar óleo estas abelhas pousam diretamente sobre uma sépala, pétala ou órgãos sexuais e, nos dois últimos casos, caminham até a sépala próxima, dirigem-se aos elaióforos e prendem-se ao pedicelo floral com as mandíbulas (figura 25c), de modo que geralmente ficam de ponta cabeça (ou às vezes não) e com o corpo quase em posição perpendicular à flor (figuras 25a-d). Em seguida, iniciam a raspagem das glândulas com os pentes basitarsais do primeiro par de pernas (figura 25c), coletando e transferindo o óleo para as escopas das pernas posteriores sem sair da flor ou do botão. Durante a coleta de óleo estas abelhas tocam os órgãos sexuais da flor apenas quando pousam sobre os órgãos, recebendo pólen no ventre e pernas, o que acontece frequentemente ao visitarem as flores de *H. aceroides* e *T. guillemianiana*, que possuem diâmetro pequeno. Em *H. aceroides* estas abelhas, enquanto raspam o óleo, podem tocar anteras ou estigmas com o ventre abdominal e pernas posteriores (figura 25d). Para mudarem de glândula/sépala estas abelhas circundam externamente a flor, em sentido horário ou anti-horário. Após coletarem óleo em diversos elaióforos da flor, demorando tempo variável (geralmente pouco mais que um minuto), podem dirigir-se caminhando para outra flor da mesma inflorescência ou voar até flores de outra inflorescência, onde continuam a coletar óleo.

Ao coletar pólen as espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* pousam sobre os órgãos sexuais da flor e introduzem a cabeça entre ou defronte os estames e/ou estiletos (figura 25e). Em seguida, prendem-se a um filete ou estilete (logo abaixo do estigma) com auxílio das mandíbulas e, com as pernas anteriores coletam os grãos de pólen das anteras, transferindo-os para as pernas posteriores com auxílio das pernas medianas. Durante a coleta de pólen estas abelhas podem contatar os estigmas (figura 25e) e, geralmente ao pousarem sobre a flor, recebem pólen nas pernas e porção ventral do corpo. Ao término da coleta de pólen numa flor, caminham até outra



**Figura 25.** Abelhas do grupo *(Para)Tetrapedia* coletando óleo em flores de *T. guillemianiana* (a, c), *S. lalandianum* (b) e *H. aceroides* (d), bem como pólen em *H. aceroides* (e). Em (c) note a mandíbula da abelha presa ao pedicelo floral (seta). *Plebeia droryana* coletando pólen sobre estames das flores de *S. lalandianum* (f). (Escala = 2,5mm; fotos: Marlies e Ivan Sazima).

flor próxima ou voam para outra inflorescência. Estas abelhas coletam pólen, principalmente, durante a manhã e aparentemente não mudam de planta ao longo do dia, intercalando coletas de óleo com coletas de pólen. De modo geral é comum observar mais de um indivíduo destas espécies sobrevoando os ramos das inflorescências das Malpighiaceae. Uma seqüência de visitas em determinada planta pode demorar 30-40 minutos.

As Apidae coletaram apenas pólen nas flores de Malpighiaceae (tabela 14). *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* coletam pólen de modo semelhante ao observado para *Paratetrapedia* e *Tetrapedia*. *A. mellifera* foi observada coletando pólen apenas em *M. anisopetala* enquanto *T. spinipes* foi observada apenas uma vez em 1993 nas flores de *M. cordifolia*. Os indivíduos de *Plebeia droryana* para coletarem pólen pousam diretamente sobre os estames (figura 25f) ou numa pétala e, neste caso, caminham até os estames. Em seguida, com a cabeça direcionada para o centro da flor coletam os grãos de pólen com o primeiro e segundo(?) pares de pernas, transferindo-os inicialmente para a porção ventral do tórax e, posteriormente, para as corbículas das pernas posteriores. Durante a coleta estas abelhas podem receber pólen nas pernas e/ou porção ventral-anterior do corpo, bem como contatar os estigmas com esta região do corpo. Na maioria das espécies de Malpighiaceae em que *P. droryana* foi observada coletando pólen (*B. muricata*, *D. bracteosa*, *M. cordifolia* e *M. sepium*; exceto, *H. aceroides* S. *lalandianum* – figura 25f) geralmente ocorrem muitos indivíduos visitando as flores, os quais permanecem nas plantas durante praticamente todo o dia (figura 24D). Sobre o comportamento de visita de *Nanotrigona testaceicornis* às flores de *B. adenopoda* não foram realizadas observações.

Os membros do grupo (*Para*)*Tetrapedia* e as espécies *Trigona diversipes* e *Plebeia droryana* visitaram as flores ao longo do dia, especialmente entre 0900-1000h (figura 24D). As espécies de *Paratetrapedia* foram observadas visitando esporadicamente ao longo do dia e *Apis mellifera* até às 1000h (figura 245D).

Na tabela 15 é mostrada a freqüência de visita das abelhas às flores de cada uma das espécies de Malpighiaceae estudadas na RSG. Além das espécies listadas na tabela 15, as flores de *B. lutea* também foram visitadas pelas abelhas *Centris similis* (3 visitas), *C. varia* (1 visita) e *Auglochlopsis* sp. (2 visitas) (Dados de Marlies e Ivan Sazima, tabela 18).

As espécies de *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca* durante a coleta de óleo e/ou pólen sempre contataram simultaneamente anteras e estigmas, permanecendo poucos segundos na flor. O comportamento apresentado por estas espécies parece ser o mais adequado para a polinização das flores das Malpighiaceae (adequação para polinização = A, na tabela 16).

Tabela 15. Frequência de visita das abelhas visitantes às flores de cada espécie de Malpighiaceae estudada na RSG, durante o período de estudo. Legenda: Bad = *B. adenopoda*, Blu = *B. lutea*, Bmu = *B. muricata*, Bpu = *B. pubipetala*, Dbr = *D. bracteosa*, Hac = *H. aceroides*, Man = *M. anisopetala*, Mco = *M. cordifolia*, Msc = *M. septium*, Sla = *S. lalandianum*, Tgu = *T. guilleminiana*, Tph = *T. phlomisoides*.

ABELHAS		FREQUÊNCIA DE VISITA POR ESPÉCIE VEGETAL											
FAMÍLIA		Bad	Blu*	Bmu	Bpu	Dbr	Hac	Man	Mco	Msc	Sla	Tgu	Tph
Espécie		n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)	n°(%)
<b>ANTHOPHORIDAE</b>													
<i>Centris bicolor</i>	-	-	01(5,3)	-	-	17(8,5)	-	09(9,1)	-	-	01(0,6)	-	01(7,7)
<i>Centris collaris</i>	12(8,3)	-	02(4,5)	-	-	22(11,1)	-	04(4,0)	-	-	2(13,0)	01(1,7)	-
<i>Centris discolor</i>	02(1,4)	-	-	-	-	04(2,0)	-	09(9,1)	-	-	-	-	-
<i>Centris mocsaryi</i>	01(0,7)	-	02(4,5)	-	-	35(17,6)	-	03(3,0)	02(10,0)	-	04(2,4)	03(5,1)	-
<i>Centris aenea</i>	-	-	-	-	-	11(5,6)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centris fuscata</i>	2(2,4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	02(3,4)	-
<i>Centris labrosa</i>	-	-	-	-	-	09(4,5)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centris nitens</i>	-	-	-	-	-	09(4,5)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centris tarsata</i>	-	-	-	-	-	01(0,5)	-	-	04(20,0)	-	-	-	-
<i>Centris trigonoides</i>	-	09(47,3)	-	-	-	02(1,0)	-	-	-	01(16,7)	-	-	-
<i>Centris spp.</i>	06(4,1)	01(5,3)	02(4,5)	-	-	17(8,5)	02(1,9)	01(1,0)	01(5,0)	-	01(0,6)	-	-
<i>Epicharis affinis</i>	17(12,0)	-	07(16,0)	-	-	04(2,0)	09(8,4)	05(5,1)	-	-	10(6,2)	-	01(7,7)
<i>Epicharis analis</i>	-	-	01(2,3)	-	-	08(4,0)	-	-	-	-	25(15,4)	06(10,1)	07(53,8)
<i>Epicharis flava</i>	22(15,3)	07(36,8)	11(25,0)	05(45,4)	-	13(6,6)	04(3,7)	49(49,5)	-	03(50,0)	42(26,0)	02(3,4)	02(15,4)
<i>Epicharis schrottkyi</i>	29(20,0)	-	06(13,7)	-	-	35(17,6)	-	02(2,0)	-	-	21(13,0)	-	-
<i>Epicharis obscura</i>	07(4,9)	-	02(4,5)	-	-	-	-	-	-	-	03(1,9)	-	-
<i>Monoeca sp. 1</i>	07(4,9)	-	02(4,5)	-	-	01(0,5)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monoeca sp. 2</i>	07(4,9)	-	-	-	-	-	-	01(1,0)	-	-	01(0,6)	-	-
<i>Monoeca sp. 3</i>	-	-	-	-	-	-	19(17,8)	-	-	-	-	-	-
<i>Paratetrapedia velutina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratetrapedia sp. 1</i>	01(0,7)	-	-	-	-	01(0,5)	-	-	-	-	01(0,6)	01(1,7)	-
<i>Paratetrapedia sp. 2</i>	02(1,4)	-	-	-	-	02(1,0)	-	-	-	-	02(1,2)	-	-
<i>Paratetrapedia sp. 3</i>	03(2,0)	-	01(2,3)	03(27,3)	-	-	03(2,8)	-	01(5,0)	-	02(1,2)	-	-
<i>Tetrapedia diversipes</i>	02(1,4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>(Para)Tetrapedia</i>	23(16,0)	1(5,3)	04(9,1)	03(27,3)	-	07(3,5)	68(63,6)	11(11,1)	09(45,0)	-	04(2,5)	03(5,1)	02(15,4)
<b>APIDAE</b>													
<i>Apis mellifera</i>	-	-	-	-	-	-	-	05(5,1)	-	-	-	-	-
<i>Nanotrigona testaceicornis</i>	01(0,7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plebeia dhoryana</i>	-	-	04(9,1)	-	-	01(0,5)	01(0,9)	-	02(10,0)	01(16,7)	07(4,3)	-	-
<i>Trigona spinipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	01(5,0)	-	-	-	-
<b>TOTAL</b>	<b>144</b>	<b>19</b>	<b>44</b>	<b>11</b>	<b>199</b>	<b>107</b>	<b>99</b>	<b>20</b>	<b>06</b>	<b>162</b>	<b>59</b>	<b>13</b>	

\* dados coletados por Marlies e Ivan Szazima em setembro/1985.

As espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia*, os membros do grupo (*Para*)*Tetrapedia*, bem como *Apis mellifera* e *Plebeia droryana*, contataram ocasionalmente anteras e/ou estigmas nas visitas às flores para coleta de pólen (adequação B) e, raramente nas visitas para coleta de óleo (só as Anthophoridae, adequação C). O comportamento destas abelhas parece ser pouco eficiente para a polinização das flores das Malpigiaceae, pois polinizam ocasionalmente as flores nas coletas de pólen (adequação B) e, geralmente, pilham as flores (adequação C) nas coletas de óleo (exceto em *H. aceroides*, tabela 16).

Na Tabela 16 é mostrada que função desempenha cada espécie de abelha - polinizador principal, polinizador secundário, polinizador eventual e pilhador - na polinização das flores das Malpigiaceae estudadas, com base na adequação de polinização e na frequência de visitas. Aqui o polinizador principal (PP) apresenta eficiência A e maior frequência de visitas nas flores da espécie vegetal considerada; o polinizador secundário (PS) eficiência A e frequência de visita menor que a registrada para o PP e  $\geq 10\%$ ; o polinizador eventual (PE) eficiência A com frequência menor 10% ou eficiência B com frequência  $\geq 5\%$ ; o pilhador (PL) eficiência C ou eficiência B com frequência menor 5%.

Três espécies de *Epicharis* – *E. flava*, *E. affinis* e *E. schrottkyi* – foram os principais polinizadores de oito espécies de Malpigiaceae: *B. muricata*, *B. pubipetala*, *M. anisopetala* e *S. lalandianum* (*E. flava*); *B. adenopoda* e *D. bracteosa* (*E. schrottkyi*); *T. guilleminiana* e *T. phlomoides* (*E. affinis*, tabela 16). Estas espécies de *Epicharis* também polinizaram secundariamente as flores de *B. adenopoda* (*Epicharis flava*, *E. affinis*), *B. muricata*, *S. lalandianum* (*Epicharis affinis*, *E. schrottkyi*), *B. lutea*, *M. sepium*, *T. phlomoides* (apenas *Epicharis flava*). *D. bracteosa* foi também polinizada primariamente por *Centris mocsaryi*, que foi polinizador secundário de *M. cordifolia*. *Centris nitens* foi o principal polinizador de *B. lutea* e de *M. cordifolia*, enquanto o polinizador principal de *H. aceroides* foi *Monoeca* sp. 3 (tabela 16). As demais espécies de *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca* polinizaram ocasionalmente as flores das Malpigiaceae estudadas, de acordo com os critérios aqui adotados, exceto *C. collaris*, polinizador secundário de *D. bracteosa* e *S. lalandianum* (tabela 16).

Ao contrário das abelhas citadas acima, *Paratetrapedia* spp., *Tetrapedia diversipes* e os membros de (*Para*)*Tetrapedia* pilharam óleo nas flores de dez espécies: *B. adenopoda*, *B. muricata*, *B. pubipetala*, *D. bracteosa*, *H. aceroides*, *M. anisopetala*, *M. sepium*, *S. lalandianum* e *Tetrapteryx* spp. (tabela 16). Entretanto, os membros do grupo (*Para*)*Tetrapedia* podiam agir

Tabela 16. Função (F) e adequação (ad) das abelhas na polinização das flores das Malpighiaceae na RSG. Legenda: Bad = *B. adenopoda*, Blu = *B. lutea*, Bmu = *B. muricata*, Bpu = *B. bipetala*, Dbr = *D. bracteosa*, Hac = *H. aceroideis*, Man = *M. anisopetala*, Mco = *M. cordifolia*, Mse = *M. sepium*, Sla = *S. lalandianum*, Tgu = *T. guilleminiana*, Tph = *T. phlomoides*; PP = polinizador principal, PS = polinizador secundário, PE = polinizador eventual, PLo = pilhador de óleo, PLp = pilhador de pólen. Adequação = A, B, C (ver significado no texto).

ABELHAS FAMÍLIA Espécie	FUNÇÃO (F) E ADEQUAÇÃO NA POLINIZAÇÃO (ad)												
	Bad F(ad)	Blu* F(ad)	Bmu F(ad)	Bpu F(ad)	Dbr F(ad)	Hac F(ad)	Man F(ad)	Mco F(ad)	Mse F(ad)	Sla F(ad)	Tgu F(ad)	Tph F(ad)	
<b>ANTHOPHORIDAE</b>													
<i>Centris bicolor</i>	-	-	PE(A)	-	PE(A)	-	PE(A)	-	-	-	-	PE(A)	PE(A)
<i>Centris collaris</i>	PE(A)	-	PE(A)	-	PS(A)	-	PE(A)	-	-	PS(A)	-	PE(A)	-
<i>Centris discolor</i>	PE(A)	-	-	-	PE(A)	-	PE(A)	-	-	-	-	-	-
<i>Centris mossaryi</i>	PE(A)	-	PE(A)	-	PP(A)	-	PE(A)	PS(A)	-	PE(A)	-	PE(A)	-
<i>Centris aenea</i>	-	-	-	-	PE(A)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centris fuscata</i>	PE(A)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PE(A)	-	-
<i>Centris labrosa</i>	-	-	-	-	PE(A)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centris nitens</i>	-	-	-	-	PE(A)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centris tarsata</i>	-	PP(A)	-	-	-	-	-	PP(A)	-	PE(A)	-	-	-
<i>Centris trigonoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centris spp.</i>	PE(A)	PE(A)	PE(A)	-	PE(A)	PE(A)	PE(A)	PE(A)	-	PE(A)	-	PE(A)	PE(A)
<i>Epicharis affinis</i>	PS(A)	-	PS(A)	-	PE(A)	PE(A)	PE(A)	-	-	PS(A)	-	PP(A)	PP(A)
<i>Epicharis andalis</i>	-	-	PE(A)	-	PE(A)	-	PE(A)	-	-	-	-	-	-
<i>Epicharis flava</i>	PS(A)	PS(A)	PP(A)	PP(A)	PE(A)	PE(A)	PP(A)	PS(A)	PS(A)	PP(A)	PE(A)	PS(A)	PS(A)
<i>Epicharis schroetkyi</i>	PP(A)	-	PS(A)	-	PP(A)	-	PE(A)	-	-	PS(A)	-	-	-
<i>Epicharis obscura</i>	PE(A)	-	PE(A)	-	PE(A)	-	-	-	-	PE(A)	-	-	-
<i>Monoeca sp. 1</i>	PE(A)	-	PE(A)	-	PE(A)	-	-	-	-	PE(A)	-	-	-
<i>Monoeca sp. 2</i>	PE(A)	-	-	-	-	-	PE(A)	-	-	-	-	-	-
<i>Monoeca sp. 3</i>	-	-	-	-	-	PP(A)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratrapedia velutina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratrapedia sp. 1</i>	PLo(C)	-	-	-	PLo(C)	-	-	-	-	PLo(C)	PLo(C)	-	-
<i>Paratrapedia sp. 2</i>	PLo(C)	-	-	PLo(C)	PLo(C)	-	-	-	-	PLo(C)	-	-	-
<i>Paratrapedia sp. 3</i>	PLo(C)	-	-	-	PLo(C)	PLo(B/C)	-	PE(B)	-	PLo(B/C)	-	-	-
<i>Tetrapedia diversipes</i>	PLo(C)	-	-	-	-	PLo(B/C)	-	PE(B)	-	-	-	-	-
<i>(Para)Tetrapedia</i>	PLo(C)/PE(B)	PE(B)	PLo(C)	PLo(C)	PLo(C)	PE(B)/PLo(C)	PLo(C)	PLo(C)	PLo(C)	PLo(B/C)	PE(B)	PE(B)/PLo(C)	PLo(C)
<b>AFIDAE</b>													
<i>Apis mellifera</i>	-	-	-	-	-	-	PE(B)	-	-	-	-	-	-
<i>Nanotrigona testaceicornis</i>	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plebeia droryana</i>	-	-	PE(B)	-	PE(B)	PLp(B)	-	PE(B)	PE(B)	PLp(B)	-	-	-
<i>Trigona spinipes</i>	-	-	-	-	-	-	PE(B)	-	-	-	-	-	-

como polinizadores algumas vezes em flores de *B. adenopoda* durante a coleta de pólen e, geralmente, polinizavam as flores de *H. aceroides* e *T. guilleminiana* na coleta de óleo e/ou pólen, apesar do comportamento de visita pouco adequado à polinização. Em *B. lutea* e *M. cordifolia* estas abelhas foram consideradas polinizadores ocasionais.

As espécies de Apidae foram aqui consideradas como polinizadores ocasionais por coletarem pólen, exceto *P. droryana* em *H. aceroides* e *S. lalandianum*, considerado pilhador deste recurso floral pela baixa frequência de visitas (menor 5%, tabela 16).

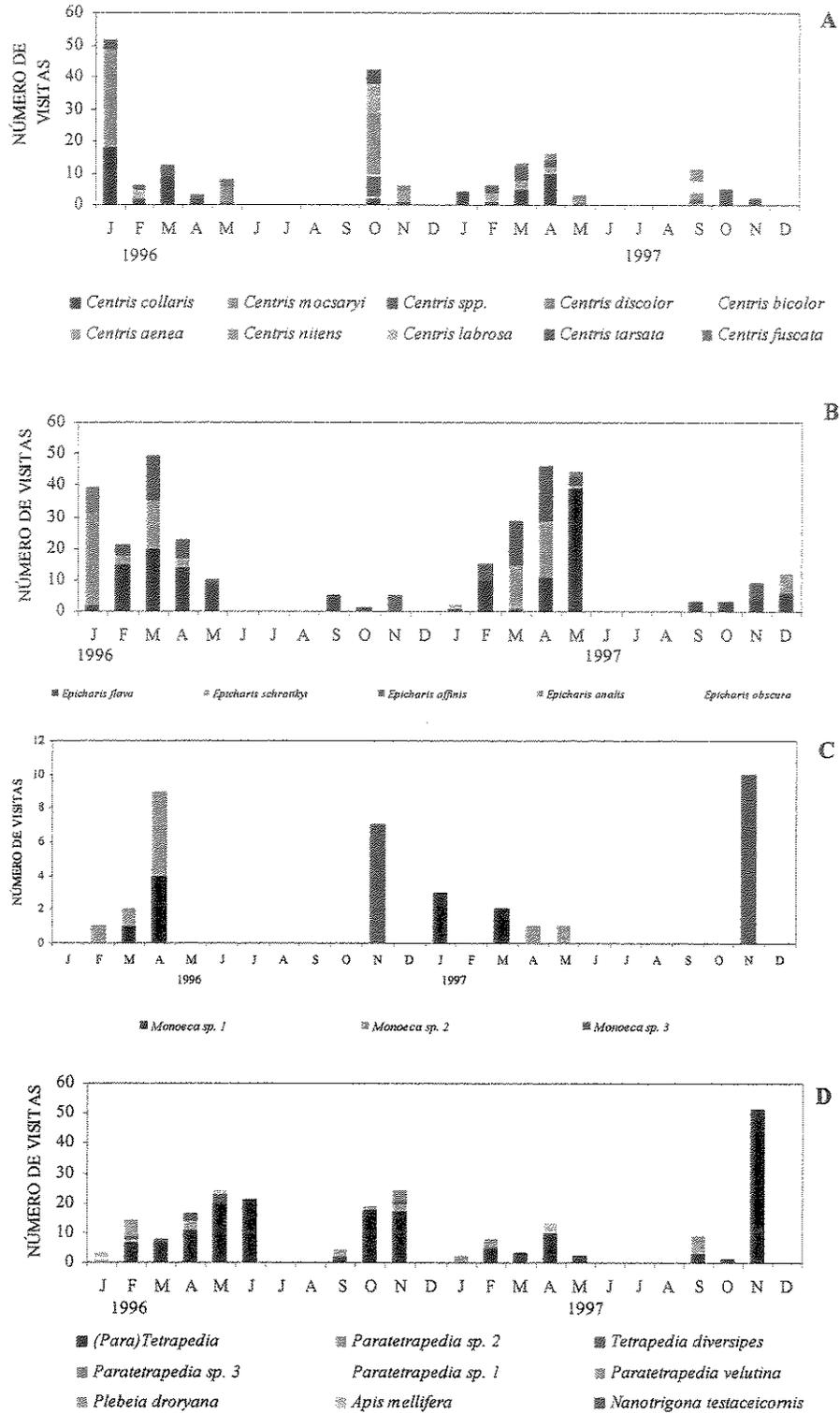
### *Ocorrência de abelhas nos anos 90 (96/97)*

Vinte e cinco espécies de abelhas foram coletadas nas flores das Malpigiaceae ao longo de 1996 e/ou 1997 (nove meses para cada ano, tabela 17). Em 1996 foram registradas/coletadas vinte e quatro espécies, com exceção de *Paratetrapedia velutina* coletada apenas em fevereiro/1997. Em 1997 não foram coletadas quatro espécies de *Centris* (*C. aenea*, *C. fuscata*, *C. labrosa*, *C. tarsata*), duas espécies de *Paratetrapedia* (*Paratetrapedia* sp. 1, *Paratetrapedia* sp. 3), *Tetrapedia diversipes* e *Nanotrigona testaceicornis* (tabela 17). Durante os dois anos, o número de espécies de abelhas registradas mensalmente nas flores variou de 1 a 12, média de 7,4 espécies/mês ( $\pm 3,45$ ).

Representantes dos gêneros *Centris*, *Epicharis* e os membros do grupo (*Para*)*Tetrapedia* foram registrados durante praticamente todos os meses do ano, mas principalmente no verão, durante a estação chuvosa (figura 26). As espécies de *Centris* com comprimento  $\geq 20$ mm foram observadas em dez (*C. collaris*), oito (*C. mocsaryi*) e seis meses (*C. discolor*), dos dezoito meses de observação, enquanto de *Epicharis*, as espécies *E. flava*, *E. affinis* e *E. schrottkyi* ocorreram em dezesseis, dez e nove meses, respectivamente (tabela 17, figuras 26A-B). As demais espécies de *Centris* ( $\leq 18$ mm) e *Epicharis* foram registradas em um ou dois meses no ano, com máximo de três registros durante o período de observações, embora membros do grupo *Centris* spp. tenham sido avistados durante praticamente todos os meses de observação. As espécies de *Centris* menores de 20mm foram registradas/coletadas principalmente em no início da primavera (por exemplo, em outubro/96 e setembro/97 - figura 26A), exceção feita a *C. bicolor* em 1997 e *C. fuscata* (tabela 17, figura 26A).

Tabela 17. Ocorrência e número de espécies de abelhas registradas mensalmente nas Malpighiaceae durante 1996 e 1997, bem como o número de visitas às flores. Não foram realizadas observações em julho, agosto e dezembro de 1996 e junho a agosto de 1997. Os meses sombreados em verde representam a estação úmida e em cinza a estação seca.

Espécie de abelha (n° indivíduos coletados)	1996												1997												TOTAL																
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D																	
<b>ANTHOPHORIDAE</b>																																									
<i>Centris collaris</i> (4)	18	2	9	2									2	1										4	1	5	10													54	
<i>Centris mocsaryi</i> (5)	31	3											1	4												3	3	2	1											48	
<i>Centris</i> spp.	2	1	3	1	1								6												2	2	4	2	1	5	2									30	
<i>Centris discolor</i> (1)					5								1	1											1	2	1	2	2											14	
<i>Centris bicolor</i> (3)													11												3	3	5		4												13
<i>Centris aenea</i> (3)													8												3				3												11
<i>Centris nitens</i> (4)													9												3				3												11
<i>Centris labrosa</i> (1)													4																												9
<i>Centris tarsata</i> (1)													2																												4
<i>Centris fuscata</i> (2)																																									2
<i>Epicharis flava</i> (9)	2	15	20	14	9								5	1											1	10	1	11	3	3	3	4	6	6	6	6	6	6	6	144	
<i>Epicharis schroettkyi</i> (6)	29	3	15	3									3												1	14	18	1													90
<i>Epicharis affinis</i> (5)	3	14	6	1									1	5	14	17	3								5	14	17	3	5											73	
<i>Epicharis analis</i> (4)	8																											1												9	
<i>Epicharis obscura</i> (1)					1																					6	2														9
<i>Monoeca</i> sp. 3 (1)																																									17
<i>Monoeca</i> sp. 1 (1)					1	4																			3	2															10
<i>Monoeca</i> sp. 2 (3)					1	1	5																			1	1	1													9
(Para)Tetrapedia	7	7	11	20	21?								2	18											5	3	10	2	3	1	43?									153	
<i>Paratetrapedia</i> sp. 2 (10)	1	1		3																					2																14
<i>Paratetrapedia</i> sp. 3 (1)																																									3
<i>Paratetrapedia</i> sp. 1 (5)	1																																								2
<i>Paratetrapedia velutina</i> (1)																																									1
<i>Tetrapedia diversipes</i> (9)	1	1	1	1	3								1	1	1	3									1				3												7
<b>APIDAE</b>																																									
<i>Plebeia droryana</i> (4)																																									12
<i>Apis mellifera</i> (1)	1												2	1											2				2												5
<i>Nanotrigona testaceicornis</i> (1)																																									1
<b>TOTAL DE VISITAS</b>	93	42	72	52	42	21	-	-	9	62	25	-	11	29	56	83	50	-	-	23	9	64	12	755	11	29	56	83	50	-	-	23	9	64	12	755	-				
<b>n° espécies abelhas/mês</b>	9	11	10	12	8	1?	-	-	3	11	8	-	5	8	11	12	7	-	-	9	3	5	2	-	5	8	11	12	7	-	-	9	3	5	2	-	-				



**Figura 26.** Ocorrência das abelhas *Centris* (A), *Epicharis* (B), *Monoeca* (C), *Paratetrapedia*, *Tetrapedia* e Apidae (D) às flores das Malpighiaceae da RSG durante nove meses de 1996 e 1997. Não foram realizadas observações em agosto e dezembro/1996 e em junho-agosto/1997.

As espécies de *Monoeca* ocorreram esporadicamente durante a estação úmida e/ou transicional (*Monoeca* sp. 1, *Monoeca* sp.2) ou no início da estação seca (só *Monoeca* sp.2 – tabela 17, figura 26C). Registros esporádicos também foram feitos para as espécies de *Paratetrapedia*, para *T. diversipes*, *Apis mellifera* e *P. droryana* (tabela 17, figura 26D).

### *Ocorrência das abelhas nos anos 80*

Durante as observações realizadas em 1985, 1986 e 1987 Marlies e Ivan Sazima (com. pess.) registraram vinte e sete espécies de abelhas nas flores de *B. adenopoda*, *B. lutea*, *B. muricata*, *D. bracteosa*, *H. aceroides*, *M. anisopetala*, *M. cordifolia*, *S. lalandianum* e *T. guilleminiana* (tabela 18), também investigadas no presente estudo. A maioria das abelhas é da família Anthophoridae (22 spp.) e pertencem aos gêneros *Centris* (10 spp.), *Epicharis* (6 spp.), *Paratetrapedia* (5 spp.) e *Tetrapedia* (1 sp.).

Dentre as espécies registradas/coletadas por Marlies e Ivan Sazima, não foram coletadas/registradas no atual estudo: quatro espécies de *Centris* (*C. scopipes*, *C. analis*, *C. similis*, *C. varia*), duas espécies de *Epicharis* (*E. dejeani*, *Epicharis* sp.), todas as espécies de *Paratetrapedia*, *Tetrapedia rugulosa*, *Augochloropsis* sp., *Oxaea flavescens* e *Tetragonisca angustula* (tabela 18). No entanto, algumas espécies observadas/coletadas no presente estudo não foram registradas anteriormente, como quatro espécies de *Centris* (*C. discolor*, *C. mocsaryi*, *C. aenea*, *C. labrosa*), *Epicharis analis*, *Monoeca* spp., *Paratetrapedia* spp., *Tetrapedia diversipes*, *Nanotrigona testaceicornis* e *Trigona spinipes* (tabelas 15, 17, 18).

Dentre as espécies registradas na década de 80, *E. schrottkyi* foi a que visitou com mais frequência as flores das malpigiáceas, seguida do grupo (*Para*)*Tetrapedia* e das espécies *E. flava*, *C. collaris*, *Centris* spp. e *C. analis*. (figura 27, tabela 18).

Com relação a polinização das Malpigiaceae, as principais abelhas polinizadoras durante aquele período de observações foram *Epicharis schrottkyi* (*B. adenopoda*, *B. muricata*, *S. lalandianum*), *E. flava* (*B. adenopoda*), *Centris collaris* (*M. anisopetala*), *C. bicolor* (*M. cordifolia*), *C. nitens* (*D. bracteosa*) e *C. tarsata* (*D. bracteosa*, tabela 18). Nas flores de *H. aceroides* e *T. guilleminiana* foram registradas apenas visitas de espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia rugulosa*, respectivamente, bem como de abelhas do grupo (*Para*)*Tetrapedia*, as mais frequentes (figura 27, tabela 18).

**Tabela 18.** Frequência de visita e função (F) das abelhas visitantes na polinização das flores de nove espécies de Malpighiaceae na RSG, de acordo com coleta de dados de Marlies e Ivan Szirma, durante 1985 e parte de 1987. Legenda: Bad = *B. adenopoda*, Blu = *B. lutea*, Bmu = *B. muricata*, Dbr = *D. bracteosa*, Hac = *H. aceroides*, Man = *M. anisopetala*, Mco = *M. cordifolia*, Sla = *S. lalandianum*, Tgu = *T. guilleminiana*, PP = polinizador principal, PS = polinizador secundário, PE = polinizador eventual, PL = pilhador.

ABELHAS		FREQUÊNCIA DE VISITA e FUNÇÃO NA POLINIZAÇÃO POR ESPÉCIE VEGETAL										TOTAL	
FAMÍLIA	Espécie	Bad	Blu	Bmu	Dbr	Hac	Man	Mco	Sla	Tgu	VISTAS	Nº (%)	
		nº (%) - F	nº (%) - F	nº (%) - F	nº (%) - F	nº (%) - F	nº (%) - F	nº (%) - F	nº (%) - F	nº (%) - F		Nº (%)	
<b>ANTHOPHORIDAE</b>													
	<i>Centris bicolor</i>	-	1 (4,5) - PE	5 (6,0) - PE	2 (11,7) - PS	-	-	1 (50,0) - PP	2 (1,4) - PE	-	11 (3,0)		
	<i>Centris collaris</i>	2 (14,0) - PS	-	3 (4,0) - PE	-	-	7 (27) - PP	-	17 (12,0) - PS	-	29 (7,8)		
	<i>Centris scopipes</i>	-	-	-	-	-	1 (4,0) - PE	-	2 (1,4) - PE	-	3 (0,8)		
	<i>Centris analis</i>	-	-	8 (10,0) - PS	-	-	1 (4,0) - PE	-	12 (8,4) - PE	-	21 (5,6)		
	<i>Centris fuscata</i>	-	-	-	1 (5,9) - PE	-	-	-	-	-	1 (0,3)		
	<i>Centris nitens</i>	-	-	-	4 (23,6) - PP	-	-	-	-	-	4 (1,1)		
	<i>Centris similis</i>	-	3 (14,0) - PS	-	-	-	1 (4,0) - PE	-	10 (7,0) - PE	-	14 (3,8)		
	<i>Centris tarsata</i>	-	7 (32,0) - PP	-	-	-	-	-	4 (2,7) - PE	-	11 (3,0)		
	<i>Centris trigonoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	1 (0,7) - PE	-	1 (0,3)		
	<i>Centris varia</i>	-	1 (4,5) - PE	-	2 (11,7) - PS	-	-	-	11 (8,4) - PE	-	14 (3,8)		
	<i>Centris spp.</i>	-	1 (4,5) - PE	3 (4,0) - PE	1 (5,9) - PE	-	3 (11,0) - PS	1 (50,0) - PP	13 (9,0) - PE	-	22 (5,9)		
	<i>Epicharis affinis</i>	-	-	-	1 (5,9) - PE	-	1 (4,0) - PE	-	10 (7,0) - PE	-	12 (3,2)		
	<i>Epicharis dejeani</i>	-	-	-	-	-	-	-	1 (0,7) - PE	-	2 (0,5)		
	<i>Epicharis flava</i>	5 (36) - PP	6 (27,0) - PS	6 (8,0) - PE	-	-	-	-	15 (10,6) - PS	-	37 (10,0)		
	<i>Epicharis schrottkyi</i>	5 (36) - PP	-	33 (42,0) - PP	-	-	3 (11,0) - PS	-	22 (15,5) - PP	-	66 (17,9)		
	<i>Epicharis obscura</i>	1 (7) - PE	-	9 (11,0) - PS	-	-	5 (19,0) - PP	-	8 (5,6) - PE	-	18 (4,9)		
	<i>Epicharis sp.</i>	-	-	3 (4,0) - PE	-	-	1 (4,0) - PE	-	3 (2,1) - PE	-	7 (1,9)		
	<i>Paratetrapedia maculata</i>	-	-	1 (1,0) - PL	-	-	-	-	-	-	4 (1,1)		
	<i>Paratetrapedia pygmaea</i>	-	-	1 (1,0) - PL	-	-	1 (1,5) - PL	-	1 (0,7) - PL	-	3 (0,8)		
	<i>P. aff. gigantea</i>	-	-	-	-	-	-	-	4 (2,7) - PL	-	4 (1,1)		
	<i>P. aff. tarsalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 (0,5)		
	<i>Paratetrapedia sp.</i>	-	1 (4,5) - PL	2 (3,0) - PL?	1 (5,9) - ?	-	-	-	-	-	12 (3,2)		
	<i>Tetrapedia rugulosa</i>	1 (7) - ?	-	1 (1,0) - PL	-	-	1 (4,0) - PL	-	4 (2,7) - PL	3	10 (2,7)		
	( <i>Para</i> ) <i>Tetrapedia</i>	-	-	4 (5,0) - ?	1 (5,9) - ?	>50(77,0) - PE	-	-	1 (0,7) - PL	inúmeros >20	56 (15,0)		
<b>NÃO ANTHOPHORIDAE</b>													
	<i>Apis mellifera</i>	-	-	-	1 (5,9) - ?	-	-	-	-	-	1 (0,3)		
	<i>Augochloropsis sp.</i>	-	2 (?)	-	-	-	-	-	-	-	2 (0,5)		
	<i>Oxaea flavescens</i>	-	-	-	-	-	1 (4,0) - ?	-	-	-	1 (0,3)		
	<i>Plebeia droryana</i>	várias	-	-	-	-	-	-	1 (0,7) - PL	-	1 (0,3)		
	<i>Tetragonisca angustula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (0,3)		
<b>TOTAL</b>		<b>14</b>	<b>24</b>	<b>79</b>	<b>17</b>	<b>&gt;65</b>	<b>26</b>	<b>2</b>	<b>142</b>	<b>&gt;3</b>	<b>370</b>		

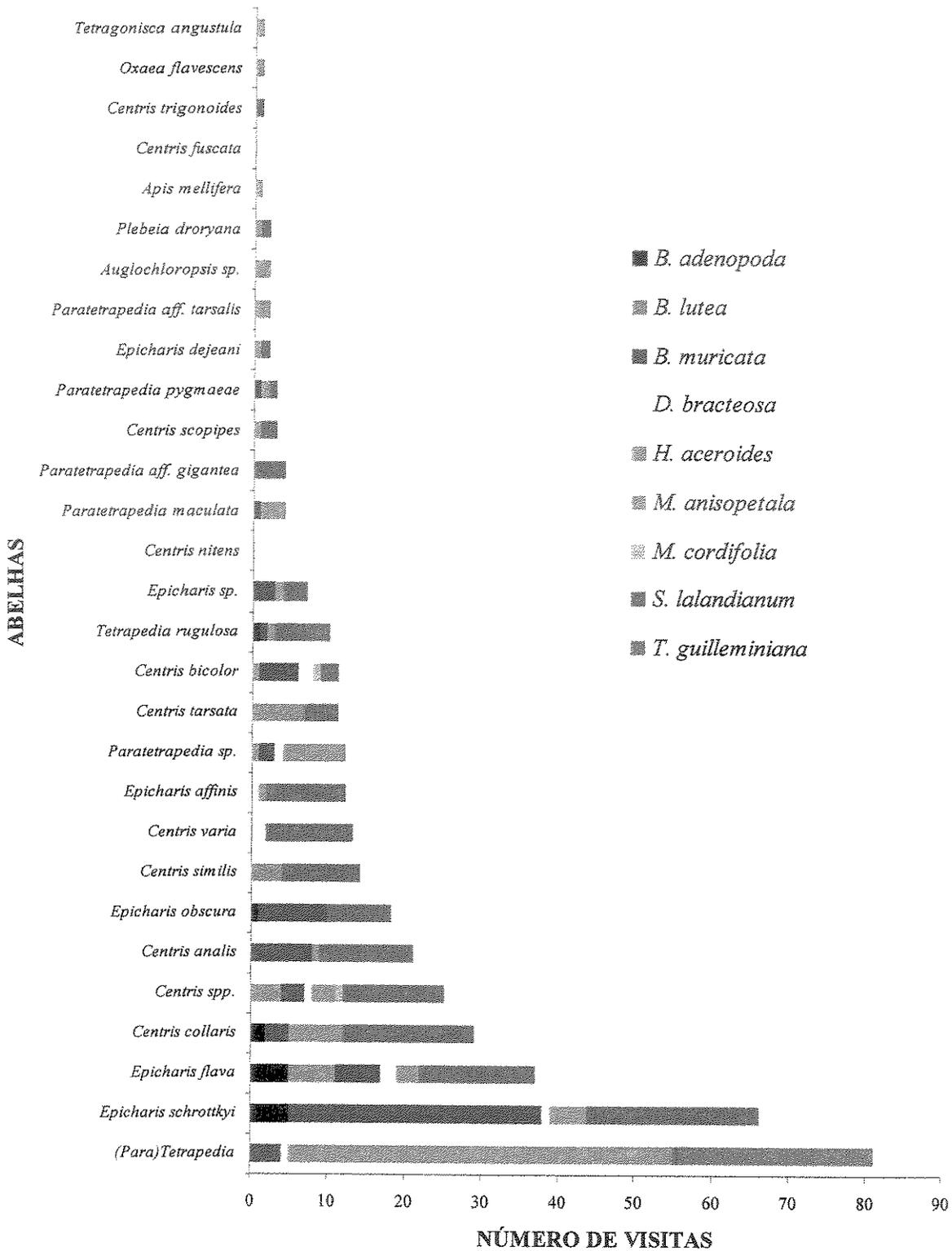
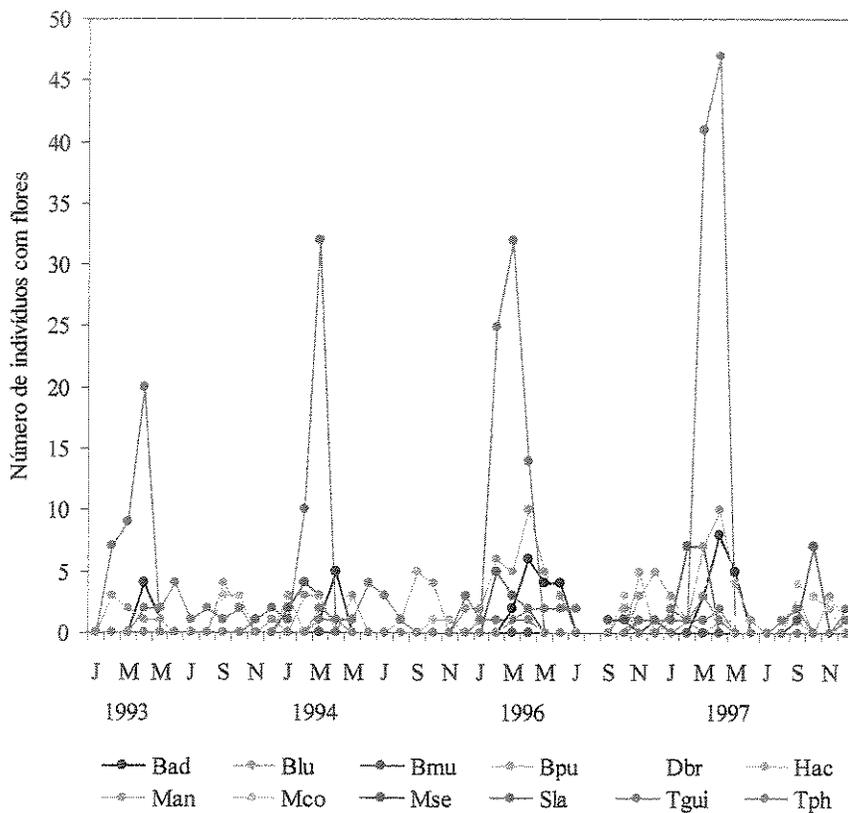


Figura 27. Visitas de abelhas registradas às flores de nove espécies de Malpighiaceae por Marlies e Ivan Sazima, durante os anos de 1985 a 1987.

### *Fenologia da guilda formada pelas Malpighiaceae estudadas na RSG*

As doze espécies de Malpighiaceae da RSG formam uma guilda de plantas polinizadas, de modo semelhante, por abelhas fêmeas dos gêneros *Centris*, *Epicharis* e/ou *Monoeca*. Na figura 28 pode ser observado que há espécies de Malpighiaceae florescendo ao longo de praticamente todo o ano, numa sequência mais ou menos constante. *D. bracteosa* e *S. lalandianum* são as espécies com maior número de indivíduos em floração (figura 28). Algumas espécies florescem por período de tempo longo, como é o caso de *D. bracteosa*, *M. anisopetala* e *T. guilleminiana*; outras apresentam período de floração restrito como, por exemplo, *B. lutea*, *H. aceroides* e *M. cordifolia* (figuras 8 e 9).



**Figura 28.** Número de indivíduos em floração das espécies de Malpighiaceae estudadas na RSG durante 4 anos. Em agosto/96 não foram realizadas observações. Legenda: Bad = *B. adenopoda*, Blu = *B. lutea*, Bmu = *B. muricata*, Bpu = *B. pubipetala*, Dbr = *D. bracteosa*, Hac = *H. aceroides*, Man = *M. anisopetala*, Mco = *M. cordifolia*, Mse = *M. sepium*, Sla = *S. lalandianum*, Tgu = *T. guilleminiana*, Tph = *T. phlomoides*.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1 – HÁBITO E DISTRIBUIÇÃO DAS PLANTAS

O hábito de liana das espécies estudadas na RSG é comum entre as Malpighiaceae (VOGEL 1990), embora segundo ANDERSON (1979, 1990) e BARROSO *et al.* (1991) nesta família ocorram diversos tipos de hábitos. O predomínio do hábito lianescente entre as Malpighiaceae foi registrado para diversos ambientes de áreas abertas, como mostram vários levantamentos florísticos realizados em matas semidecíduas (BERNACCI & LEITÃO FILHO 1996, STRANGHETTI 1996, REZENDE 1997), matas ciliares (ROMANIUC NETO & GODOI 1994) e na mata atlântica (KIM 1996) do estado de São Paulo.

Em número de espécies as Malpighiaceae da RSG correspondem a segunda família de lianas, sendo superadas apenas por Bignoniaceae (cf. MORELLATO & LEITÃO FILHO 1995). Este padrão é semelhante ao observado em outras matas semidecíduas de São Paulo, nas quais as malpighiáceas lianescentes podem ocupar o segundo (REZENDE 1997), terceiro (BERNACCI & LEITÃO FILHO 1996) e quarto lugar (STRANGHETTI 1996) em riqueza de espécies, enquanto que na mata atlântica as Malpighiaceae ocupam o oitavo lugar (KIM 1996). Segundo GENTRY (1991a, 1991b) nas comunidades neotropicais, Malpighiaceae corresponde a uma das mais importantes famílias de lianas, estando entre as dez mais representativas no continente americano.

Quanto à distribuição das Malpighiaceae na RSG ocorrer predominantemente ao longo das bordas está relacionada ao fato das espécies serem lianas. Áreas em regeneração, como clareiras naturais e antrópicas, bem como bordas ou margens de trilhas, florestas e cursos d'água, são particularmente ricas em lianas, as quais demandam luz e crescem abundantemente sobre a vegetação destes ambientes (PUTZ 1984, HEGARTY 1990, HEGARTY & CABALLÉ 1991).

Quanto ao número de indivíduos ou manchas ao longo das bordas, os gêneros *Stigmaphyllon* e *Dicella*, com apenas uma espécie na Reserva (MORELLATO & LEITÃO FILHO 1996), foram os que apresentaram maior distribuição, sendo *S. lalandianum* mais freqüente, seguida de *D. bracteosa*. Ao longo deste estudo o número de indivíduos/manchas de *S. lalandianum* aumentou, enquanto para *D. bracteosa* diminuiu. A expansão da população de *S. lalandianum* na RSG pode ser resultado do aumento do número de indivíduos via sementes e/ou via reprodução vegetativa. Em área queimada da RSG o estabelecimento de *S. lalandianum* se fez por rebrota de gemas caulinares, estando entre as lianas que apresentaram maior área de cobertura 16 meses após a ocorrência do fogo (CASTELLANI & STUBBLEBINE 1993). Duas espécies,

*Banisteriopsis pubipetala* e *Tetrapteryx phlomoides*, foram pouco comuns, com um e dois indivíduos, respectivamente.

## 5.2 - FENOLOGIA REPRODUTIVA

### Floração: comunidade, guilda e população

Em nível comunitário o grupo de Malpighiaceae estudado apresenta padrão de floração contínuo (cf. NEWSTROM *et al.* 1994) pois ao longo de praticamente todo o ano há espécies e indivíduos com flores, com nenhuma ou com breves interrupções na floração. Padrão de florescimento semelhante é verificado quando consideramos as Malpighiaceae como guilda. Neste caso, o padrão é contínuo do tipo escalonado (“staggered”) definido por NEWSTROM *et al.* (1994) como sendo aquele que compreende floração contínua ao longo do ano, com pico bimodal e no qual a seqüência de espécies que florescem mantém-se mais ou menos inalterada. Padrões semelhantes ocorrem em comunidades ou guildas de Malpighiaceae de áreas de cerrado de São Paulo (GOTTSBERGER 1986) e Minas Gerais (BARBOSA 1997). A floração contínua e sequencial das malpiguiáceas é importante para a manutenção e sobrevivência das abelhas polinizadoras, que dependem do óleo floral destas espécies para completar seu ciclo de vida (BUCHMANN 1987, VINSON *et al.* 1997, ver item considerações gerais).

Os dois picos de floração das malpiguiáceas observados na comunidade e na guilda da RSG ocorrem nas estações transicionais, fora do período mais seco (este estudo, MORELLATO & LEITÃO FILHO 1996). Floração com picos de florescimento coincidentes com aqueles observados na RSG e queda do número de espécies floridas na época seca também foi registrada por GOTTSBERGER (1986) ao estudar doze espécies de Malpighiaceae em cerrado. Picos de floração concentrados na estação mais úmida e quente também foram observados por KIM (1996) e BARBOSA (1997) em comunidades de Malpighiaceae de mata atlântica e cerrado, respectivamente.

Os períodos de maior florescimento das malpiguiáceas da RSG aparentemente coincidem com o ciclo de vida das abelhas Anthophoridae na área de estudo (ver item visitantes florais). GOTTSBERGER (1986) menciona que o padrão de florescimento das malpiguiáceas evidencia a forte relação ecológica com as abelhas coletoras de óleo e sugere que a fenologia de floração das comunidades de Malpighiaceae possa estar relacionada com a fenologia das abelhas. Diversos estudos têm demonstrado correlação sazonal entre o período de floração de espécies

vegetais e suas populações de polinizadores (MOSQUIN 1971, WASER 1979). De acordo com RATHCKE & LACEY (1985) os períodos de floração de muitas espécies podem ser selecionados pela disponibilidade sazonal de polinizadores, o que forneceria condições mais favoráveis à transferência de pólen pois, segundo NEWSTROM *et al.* (1994), as alterações na amplitude da floração, p. ex. número de espécies e indivíduos com flores, afetam a quantidade e o nível de atividade dos polinizadores. Entretanto, RATHCKE & LACEY (1985) também mencionam que a ocorrência sazonal do polinizador pode ser efeito, e não causa, da floração das espécies envolvidas e finalizam que são necessários estudos experimentais que esclareçam melhor o papel dos polinizadores como forças seletivas na evolução dos padrões de floração das espécies vegetais.

No nível populacional, a floração da maioria das espécies estudadas é do tipo anual e apenas em *Dicella bracteosa* e *Mascagnia anisopetala*, é do tipo sub-anual (cf. NEWSTROM *et al.* 1994). Estas duas espécies, juntamente com *Tetrapteryx guilleminiana*, floresceram geralmente durante mais de cinco meses, enquanto que as demais espécies floresceram durante 2-5 meses. Situação semelhante é verificada para outras comunidades de Malpighiaceae estudadas (e.g. FRANKIE *et al.* 1983, GOTTSBERGER 1986, BARROS 1992, BARBOSA 1997, GAGLIANONE 2000).

Todas as espécies, exceto *T. guilleminiana*, apresentaram picos de florescimento fora da estação seca, com certa sobreposição interespecífica de floração nos períodos mais úmidos. Sobreposição no período de floração entre espécies simpátricas de Malpighiaceae e com poucas espécies florescendo na época seca também ocorreu em outras comunidades estudadas (GOTTSBERGER 1986, BARROS 1992, BARBOSA 1997). A sobreposição na floração das malpighiáceas pode ser importante para a manutenção das populações de polinizadores na área. Neste sentido, a sincronia de floração entre as espécies poderia, num dado momento, aumentar a oferta deste recurso para os polinizadores, favorecendo a sua sobrevivência, além de manter estáveis os serviços de polinização das espécies envolvidas. Segundo BRODY (1997), em nível comunitário as espécies podem competir por polinizadores dentro da mesma área ou podem facilitar a polinização umas das outras (“facilitação”). “Facilitação” ocorre quando as primeiras espécies a florescerem possuem polinizadores que visitam também as espécies que florescem posteriormente (“mutualismo sequencial” cf. WASER & REAL *apud* BRODY 1997) ou quando as espécies florescem sincronicamente, atraindo proporcionalmente maior número de polinizadores do que poderiam atrair caso florescessem sozinhas. Nas malpighiáceas estudadas os resultados obtidos fornecem indícios da possibilidade de ocorrência de facilitação/mutualismo

sequencial uma vez que a maioria das espécies estudadas compartilha os principais polinizadores. Por outro lado, na guilda estudada foi verificada também certa divergência no pico de floração entre as espécies, o que pode reduzir o fluxo interespecífico de pólen. Segundo RATHCKE & LACEY (1985) assincronia ou divergência no período de floração entre espécies geralmente ocorrem para evitar transferência interespecífica de pólen e hibridização.

Do mesmo modo que ocorreu para as populações das espécies de Malpighiaceae estudadas, variações na duração do período de florescimento por ocasião do início da floração das espécies (aumento, diminuição; deslocamento/atraso,) também foi registrado em vários estudos com membros desta família (FRANKIE *et al.* 1983, GOTTSBERGER 1986, BARROS 1992, BARBOSA 1997). Estas variações podem ser resultado da atuação de fatores abióticos na formação e desenvolvimento de botões e flores das espécies estudadas. LARCHER (2000) menciona que o início e a duração das distintas fases de desenvolvimento de uma planta podem variar de ano para ano, dependendo das condições climáticas. Segundo LARCHER (2000) os fatores ambientais, em conjunto com a regulação de mecanismos endógenos, influenciam a frequência de floração, bem como o início da frutificação e o amadurecimento das sementes.

A correlação positiva da floração da comunidade estudada com a pluviosidade, temperatura e umidade do ar e negativa com a velocidade do vento deve-se ao fato de que a maior quantidade de espécies e indivíduos com flores ocorreram nos períodos mais quentes e úmidos e com ventos fracos. Na RSG, a floração nos períodos com ventos fracos pode ser vantajosa para a polinização das malpighiáceas, pois muitas vezes o vento dificultou as visitas das abelhas às flores (obs. pess.). RATHCKE & LACEY (1985) mencionam que nas florestas tropicais sazonais, o florescimento é frequentemente induzido pela queda de chuvas. MORELLATO & LEITÃO FILHO (1996) sugerem que os padrões fenológicos de lianas podem ser dependentes da composição de espécies que formam a comunidade e afirmam que os padrões de floração de lianas nas florestas tropicais estão fortemente correlacionados com a sazonalidade climática. Entretanto, estes autores mencionam ser necessária uma análise experimental dos fatores abióticos que estimulam o florescimento para confirmar o papel das influências climáticas.

Em nível populacional as variáveis meteorológicas observadas aparentemente atuaram de modo diferente nas espécies de Malpighiaceae estudadas. Esta situação pode ser vantajosa, uma vez que estes fatores abióticos podem estar regulando o período de floração das espécies, impedindo que todas floresçam ao mesmo tempo. Desta forma, a sobreposição de floração pode ser atenuada e o fluxo interespecífico de pólen reduzido, diminuindo a possibilidade de

hibridização. Segundo BRODY (1997) a importância dos fatores abióticos em “modelar” os padrões de floração das espécies não pode ser ignorada, ocupando importante papel na determinação da estrutura das comunidades vegetais.

A pluviosidade foi a variável que se correlacionou positivamente com maior número de espécies (7 spp.), correlacionando-se negativamente apenas com *T. guilleminiana*, única espécie que apresentou pico de floração na estação seca. A chuva pode ter funcionado como gatilho na floração de *Banisteriopsis lutea*, *B. pubipetala*, *Mascagnia cordifolia* e *M. sepium* de modo semelhante ao verificado por OPLER *et al.* (1976) em diversas espécies de floresta semidecídua, incluindo *Bunchosia* sp. e *Hiraea obovata* (HBK) Ndzu., malpigiáceas que floresceram logo após o período de estiagem. OPLER *et al.* (1976) mencionam que este fenômeno provavelmente é amplo e ocorre em outros ecossistemas tropicais. BOCHERT (1983) tem demonstrado que a floração de algumas espécies tropicais ocorre em resposta à diminuição do estresse hídrico o qual pode ser estimulado pela perda de folhas ou pela queda de chuvas.

A temperatura, a umidade relativa do ar e/ou a velocidade do vento correlacionaram-se positivamente ou negativamente com metade das espécies. Segundo RATHCKE & LACEY (1985) nas espécies vegetais em geral somente três fatores ambientais têm sido identificados como responsáveis pelo início do florescimento: umidade, temperatura e fotoperíodo. Estas autoras mencionam que os diversos fatores ambientais podem atuar para determinar o início da floração de uma espécie e que, em algumas espécies, os botões florais são produzidos somente após uma seqüência de gatilhos ambientais, que ocorrem separadamente, em meses anteriores a floração. Entretanto, OPLER *et al.* (1976) advertem que mudanças na pluviosidade, temperatura e fotoperíodo podem funcionar como gatilhos da floração, mas não como determinantes estritos.

As variáveis meteorológicas analisadas não se correlacionaram da mesma maneira com a floração de três espécies, *B. adenopoda*, *B. pubipetala* e *T. phlomoides*. Com relação às duas últimas espécies este resultado pode ser explicado pela baixo número de indivíduos utilizados nas análises (um e dois, respectivamente). Para *B. adenopoda* a não correlação pode ter ocorrido pelo fato desta espécie florescer fora da estação úmida, no período de transição para a estação seca, período caracterizado por variações nos elementos climáticos analisados. Segundo OPLER *et al.* (1991) são empíricas a maioria das hipóteses elaboradas sobre a influência dos fatores abióticos nos eventos fenológicos e baseadas em correlações aparentes entre padrões fenológicos observados e alguns fatores abióticos registrados e conhecidos para cada área de estudo e mencionam a necessidade de estudos ecofisiológicos mais profundos.

### Frutificação: comunidade e população

Durante todo o ano ocorreram espécies da família Malpighiaceae frutificando e dispersando seus diásporos na RSG, de modo que a comunidade estudada apresenta padrão contínuo de frutificação (cf. NEWSTROM *et al.* 1994). A ocorrência de pico de frutificação e dispersão das malpigiúceas concentrado na época mais seca é semelhante ao observado por MORELLATO & LEITÃO FILHO (1996) para a comunidade de lianas da RSG e evidenciado pela correlação negativa destas fenofases com a pluviosidade, temperatura e umidade relativa do ar. O auge da frutificação e da dispersão no período mais seco é vantajoso para a comunidade estudada pois a maioria de seus membros tem os frutos dispersos pelo vento. Dispersão anemocórica é freqüente nas malpigiúceas lianescentes (ANDERSON 1977), bem como nas lianas neotropicais, que apresentam maior proporção de espécies dispersas pelo vento em relação às árvores e arbustos (CROAT 1975, GENTRY 1991b). Segundo MORELLATO & LEITÃO FILHO (1996) a baixa precipitação, a alta taxa de queda de folhas e o aumento na velocidade dos ventos durante a estação seca favorecem a dispersão pelo vento na RSG. Situação semelhante ocorre nas florestas tropicais sazonais onde a maioria das espécies anemocóricas liberam seus diásporos na estação seca, quando os ventos são mais fortes e quando muitas espécies perdem as folhas (RATHCKE & LACEY 1985).

Entretanto, apesar da maioria das espécies estudadas serem anemocóricas, o auge da dispersão da comunidade ocorreu antes do período de ventos mais fortes, não havendo correlação desta fenofase com a velocidade do vento. Este fato sugere que a frutificação e a dispersão dos frutos nesta comunidade possam estar ajustadas não apenas aos períodos mais secos, favoráveis à dispersão, mas também a outros fatores como, por exemplo, a época mais adequada à germinação das sementes e ao estabelecimento das plântulas. Com efeito, na comunidade estudada o pico de dispersão ocorre no final da estação seca, próximo ao início das chuvas. A dispersão próxima à estação das chuvas é importante pois reduz o período que as sementes ficam expostas a predadores ou a falsos inícios de estação chuvosa, diminuindo a mortalidade causada pela seca, oriunda da germinação prematura (GARWOOD 1983). IBARRA-MARÍNQUEZ *et al.* (1991) mencionam que a distribuição temporal dos propágulos anemocóricos das lianas de uma floresta quente e úmida do México deve estar associada ao padrão de intensidade dos ventos, bem como a época propícia para o estabelecimento das plântulas.

Em nível populacional, um grupo das espécies estudadas apresenta padrão de frutificação tipo estendido (com mais de 5 meses de duração, cf. NEWSTROM *et al.* 1994) em

decorrência do desenvolvimento lento dos frutos (exceto *D. bracteosa*) enquanto outro grupo possui padrão de frutificação intermediário (2-5 meses), no qual o desenvolvimento dos frutos foi relativamente rápido. Como resultado temos que ambos os grupos retardam ou apressam o desenvolvimento dos frutos, a fim de conseguir dispersar os diásporos na estação seca ou na época de transição para a estação chuvosa, períodos favoráveis à dispersão e/ou, principalmente, com as condições adequadas para a germinação das sementes e estabelecimento das plântulas. Exemplos semelhantes são verificados para espécies co-genéricas de *Kielmeyera* e *Vochysia*, cujo tempo de desenvolvimento dos frutos varia de poucos meses até um ano, estando adequado ao melhor período de germinação e estabelecimento das plântulas (OLIVEIRA & SILVA 1993, OLIVEIRA 1998). O início das chuvas corresponde a excelente momento para a germinação das sementes pois maximiza o comprimento da estação de crescimento, além de fornecer tempo adequado para o desenvolvimento de um sistema radicular suficientemente vigoroso, que assegure a sobrevivência da planta durante a primeira estação menos favorável (GARWOOD 1983). RATHCKE & LACEY (1985) mencionam que a dispersão dos frutos no período seco minimiza o tempo que as sementes permanecem no solo, enquanto esperam para germinar no início da estação chuvosa. Em floresta sazonal do Panamá, GARWOOD (1983) verificou que as plântulas das espécies lianescentes anemocóricas emergiram no início da estação chuvosa.

As espécies estudadas que dispersam seus frutos na estação seca (p.ex., *B. adenopoda*, *B. muricata*, *M. anisopetala*, *S. lalandianum*, *T. guilleminiana*, *T. phlomoides*) provavelmente apresentam sementes dormentes, a fim de “esperarem” o início das chuvas. Na RSG, SANCHES (1997) observou que sementes de espécies de lianas dispersas na estação seca (dentre elas *Mascagnia anisopetala*) permaneceram quiescentes até que condições favoráveis, como o aumento da umidade no começo da estação chuvosa, permitissem a sua germinação. Para *M. anisopetala*, SANCHES (1997) verificou que as sementes apresentaram baixo teor de umidade e demoraram cerca de 34 dias para germinar, provavelmente apresentando dormência. Por outro lado, as espécies que dispersam seus frutos na estação de transição (*B. lutea*, *M. cordifolia*, *M. sepium*) ou na estação úmida (*B. pubipetala*, *D. bracteosa*, *H. aceroides*) provavelmente adotam outra estratégia, ou seja, germinação rápida das sementes, provavelmente não apresentando dormência, a fim de aproveitar o período de chuvas para a germinação, maximizando o tempo disponível para o desenvolvimento e crescimento das plântulas (ver GARWOOD 1983).

A correlação negativa da frutificação e/ou dispersão com a pluviosidade, temperatura e umidade relativa ocorreu preferencialmente nas espécies com frutificação estendida e com

dispersão dos diásporos na estação seca. Nas espécies com tipo intermediário de frutificação e dispersão no período de transição para a estação úmida, a velocidade do vento foi a principal variável climática correlacionada com a frutificação e/ou dispersão destas espécies, pois neste período são registrados os ventos mais fortes na área de estudo. *D. bracteosa* e *H. aceroides* foram exceções pois frutificaram e dispersaram seus frutos na estação úmida, de modo que para estas espécies, frutificação e dispersão correlacionaram-se positivamente com pluviosidade, temperatura e umidade relativa do ar. Para *D. bracteosa* a correlação positiva com a pluviosidade é bastante favorável pois SANCHES (1997) verificou que os frutos barocóricos desta espécie são dispersos no período em que há melhores condições de germinação de suas sementes, ou seja, quando há aumento da pluviosidade na RSG (dezembro-fevereiro).

### 5.3 – MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL

#### As inflorescências

A maioria das espécies estudadas apresenta inflorescências racemosas o que, segundo BARROSO *et al.* (1991), é comum nos membros brasileiros da família, sendo que inflorescências cimosas ocorrem menos freqüentemente. Em onze espécies, os eixos ou os pedúnculos florais longos são caráter importante para expor as inflorescências fora da folhagem, tornando provavelmente as flores mais visíveis e acessíveis aos polinizadores. Em *B. lutea*, ao contrário, as unidades dicasiais das inflorescências possuem eixos bastante curtos; mesmo assim as inflorescências são bem evidentes e acessíveis aos polinizadores uma vez que os ramos floríferos não possuem folhas durante a floração da planta.

O fato das espécies estudadas apresentarem as flores agrupadas em densas inflorescências pode aumentar a atratividade das plantas (cf. RICHARDS 1986), especialmente nas espécies com flores pequenas, como *H. aceroides*, *M. anisopetala* e *T. guilleminiana* (cf. ANDERSON 1979).

A ocorrência de nectários-extraflorais (NEFs) no pecíolo e/ou superfície abaxial do limbo das folhas, brácteas e bractéolas das malpigiáceas estudadas é freqüente na maioria das espécies da família (ANDERSON 1990, VOGEL 1990, BARROSO *et al.* 1991). Visitas de formigas aos NEFs também são comumente registradas para diversos membros da família (ANDERSON 1990, VOGEL 1990). VOGEL (1990) menciona visitas de vespas aos NEFs e

comenta que, juntamente com as formigas, as vespas poderiam fornecer certa proteção contra insetos herbívoros. Entretanto, para a maioria das espécies estudadas a possível proteção das formigas não parece chegar aos botões, nos quais foi comum a presença de larvas de diferentes grupos de insetos, e aos frutos, que apresentaram alta taxa de destruição e predação das sementes. Assim, a função dos NEFs e a natureza da relação com as formigas nas espécies de Malpighiaceae estudadas pode estar relacionada a proteção contra herbivoria dos órgãos vegetativos aéreos da planta, conforme observado para diversas espécies vegetais (ver BENTLEY 1977).

### *A morfologia das flores e a biologia floral*

As flores das espécies estudadas apresentam estrutura floral característica das espécies neotropicais de Malpighiaceae, as quais estão relacionadas a uma nova síndrome floral denominada flores de óleo, descrita por VOGEL (1969, 1974 *apud* SIMPSON & NEFF 1981, BUCHMANN 1987) e cujo principal atributo constitui o fornecimento de óleo para os polinizadores. Dentre os atributos florais que assemelham as espécies estudadas aos demais membros neotropicais da família temos (cf. ANDERSON 1979, BARROSO *et al.* 1991): (1) cálice pentâmero, com glândulas de óleo (elaióforos) na superfície abaxial (exceto para *B. lutea* e alguns indivíduos de *H. aceroides* e *B. muricata*, ver discussão adiante); (2) corola com cinco pétalas livres, unguiculadas, alternas às sépalas e organizadas de modo similar; (3) flores zigomorfas; (4) dez estames (iso- ou heteromórficos) circundando dois ou três estiletos, com estigmas apicais ou laterais e internos. A estrutura floral das malpiguiáceas está bem adequada a morfologia e ao comportamento dos polinizadores (ver discussão abaixo) e, segundo ANDERSON (1979, 1990), a uniformidade na organização floral entre os membros neotropicais da família está relacionada ao especializado sistema de recompensa floral e a baixa diversidade de polinizadores das Malpighiaceae no Novo Mundo.

A zigomorfia das flores das malpiguiáceas estudadas é aparentemente conferida pelo arranjo das pétalas, bem como pela disposição simétrica de estames e estiletos. Entretanto, na maioria das malpiguiáceas neotropicais a orientação bilateral não é congênita, mas secundariamente adquirida como resultado da torção do eixo do botão floral em 36° (EICHLER 1878 *apud* VOGEL 1990). Esta torção coloca a pétala posterior em posição vertical e ereta em relação a superfície do solo, de modo que a abelha, após o pouso, pode se posicionar adequadamente na flor favorecendo a polinização durante a coleta de óleo (VOGEL 1990). De qualquer forma, funcionalmente, as flores da maioria das malpiguiáceas neotropicais apresenta

simetria bilateral, que pode ser sutil (p. ex., em *D. bracteosa*, neste estudo; *Byrsonima* spp. e algumas espécies de *Bunchosia*, cf. VOGEL 1990) a bastante evidente (p. ex., *M. ansiopetala* e *B. lutea*, neste estudo). Zigomorfia é um atributo freqüente em flores polinizadas por abelhas (PROCTOR *et al.* 1996). DAFNI & GIURFA (1998) mencionam que flores zigomorfas são primariamente verticais numa orientação frontal e, portanto, menos variáveis quanto aos planos de orientação em relação às flores actinomorfas, de tal forma que a orientação espacial das flores zigomorfas parece forçar as abelhas a se aproximarem da flor de um único modo.

Nas espécies estudadas ocorrem oito elaióforos, um par em cada sépala, sendo a sépala anterior eglandulosa, semelhante ao que ocorre em muitos gêneros da família (VOGEL 1990). Entretanto, em alguns membros neotropicais de Malpighiaceae como, por exemplo em *Byrsonima* spp. e diversas espécies de *Bunchosia* (VOGEL 1990), todas as sépalas possuem um par de elaióforos, de modo que estas flores possuem dez glândulas de óleo, sendo esta condição considerada mais primitiva entre as malpigiúceas do Novo Mundo (ANDERSON 1990, VOGEL 1990). Evolutivamente, a supressão dos elaióforos na sépala anterior parece estar relacionada à limitação na coleta de óleo pelos polinizadores, cujas pernas “coletoras”, as anteriores e medianas, não conseguem acessar a sépala inferior durante a coleta de óleo (ANDERSON 1990, VOGEL 1990).

No entanto, entre as Malpighiaceae neotropicais a ocorrência de indivíduos cujas flores são eglandulosas (sem elaióforos) é observada em diferentes níveis taxonômicos, como em indivíduos dentro de populações, populações dentro de espécies (*e.g.*, *Byrsonima* spp., *Heteropterys* spp.) ou espécies dentro de gêneros (*e.g.*, *Banisteriopsis*, *Byrsonima*, *Galphimia*, *Pterandra* – cf. ANDERSON 1990), sendo o pólen a única recompensa floral. ANDERSON (1990) presume que as espécies neotropicais eglandulosas são polinizadas por abelhas que buscam pólen. Na área de estudo, flores eglandulosas ocorrem sempre em *B. lutea*, bem como em algumas plantas de *B. muricata* e *H. aceroides*, nas quais foram observadas algumas visitas de anthophorídeos para coleta de pólen. Na RSG, SAZIMA & SAZIMA (1989) mostraram que flores eglandulosas de *B. muricata* e *H. aceroides* garantem sua polinização utilizando automimetismo para induzir nas abelhas polinizadoras o comportamento de coleta de óleo. Em *B. muricata*, SAZIMA & SAZIMA (1989) observaram que alguns polinizadores, após o engano, passam a coletar pólen, transformando uma visita de engano em visita de recompensa e discutem que este comportamento parece estar mantendo a polinização dos indivíduos eglandulosos de *B. muricata* na Reserva. SAZIMA & SAZIMA (1989) sugerem que *B. lutea* poderia utilizar estratégia

semelhante e agir como forma mimética de outras espécies glandulosas de Malpighiaceae da área, embora não tivessem encontrado um modelo mimético adequado. Durante o atual estudo foi encontrada *B. pubipetala* na RSG, espécie com glândulas e cujas flores possuem dimensões e morfologia bastante semelhantes às de *B. lutea*, além de ambas apresentarem períodos de floração coincidentes. Com base nestes dados sugiro que *B. pubipetala* possa ser o modelo mimético para *B. lutea*, garantindo sua polinização de modo semelhante ao proposto por SAZIMA & SAZIMA (1989) para morfos eglandulares de *B. muricata* e *H. aceroides*.

Outro par de espécies aparentemente mimético foi observado entre *B. adenopoda* e *B. muricata*. Entretanto, estas espécies apresentam glândulas de óleo, de modo que a provável relação mimética se baseia na semelhança das flores e do recurso floral oferecido e não no engano por alimento (“food deception”). O mimetismo floral entre este par de espécies pode ser do tipo mutualismo floral, também denominado mutualismo de advertência (cf. PROCTOR & YEO 1972) ou mimetismo Müllleriano (VANE-WRIGHT 1976 *apud* POWEL & JONES 1983), cujos membros envolvidos devem possuir semelhança na morfologia e na recompensa floral, na fenologia de floração, na quantidade de plantas e na proximidade entre plantas, bem como no grupo de polinizadores (cf. LITTLE 1983). Desta forma, os dados deste estudo sugerem que uma relação de mutualismo floral possa estar ocorrendo entre *B. adenopoda* e *B. muricata*.

O tamanho das glândulas de óleo nas espécies estudadas não parece estar relacionado com a quantidade de óleo produzido, pois os elaióforos de *H. aceroides*, estreitos e curtos, (figura 16c) produzem mais óleo (obs. visual) que os elaióforos largos de *B. pubipetala* (figura 17e). Entretanto, a presença de estrias nos elaióforos de algumas espécies, indica a ocorrência de reentrâncias e saliências no epitélio glandular (VOGEL 1974 *apud* COCUCCHI *et al.* 1996) e, portanto, a área de secreção nestes elaióforos é provavelmente maior que a dos sem estas estrias.

Nas espécies estudadas o epitélio glandular é recoberto por uma cutícula que retém o óleo produzido no espaço sub-cuticular, sendo esta estrutura comum na maioria das espécies tropicais de Malpighiaceae (SUBRAMANIAN *et al.* 1990, COCUCCHI *et al.* 1996). A presença de poro na cutícula do elaióforo ocorre em metade das espécies estudadas e, provavelmente, facilita a coleta de óleo pelas abelhas, pois quando não há poro na cutícula as abelhas terão acesso ao óleo somente após sua ruptura. Por outro lado, a presença de poro na cutícula pode ser desfavorável pois permite que abelhas pilhadoras e não especializadas na coleta de lipídios florais (p.ex., *Trigona* spp., STEINER 1985b, BUCHMANN 1987, RÊGO & ALBUQUERQUE 1989) tenham acesso ao óleo. COCUCCHI *et al.* (1996) citam poros na cutícula de elaióforos de *Stigmaphyllon* e

*Malpighia*, bem como ausência de poros nas glândulas de *Dinemandra*. Nas espécies cujos elaióforos tem poros, incluindo metade das espécies estudadas, a ruptura da cutícula pode ocorrer devido à pressão exercida pela abelha sobre a cutícula, que geralmente se rompe a partir do poro (cf. COCUCCI *et al.* 1996).

As cores amarela ou rosa das pétalas (às vezes brancas), associadas ao odor doce e agradável emitido pelas flores da maioria das espécies estudadas são reconhecidamente atributos relacionados à atração de abelhas (FAEGRI & PIJL 1979, KEVAN & BAKER 1983) uma vez que as abelhas são sensíveis a estímulos olfativos e visuais (KEVAN 1983). A coloração amarela predomina entre as espécies estudadas, semelhante ao observado em outras comunidades de Malpighiaceae do Brasil (BARROS 1992, BARBOSA 1997, GAGLIANONE 2000) e Costa Rica (FRANKIE *et al.* 1983). VOGEL (1990) menciona predominância da cor amarela nas flores das malpigiáceas neotropicais, enquanto ANDERSON (1979) relata a ocorrência de flores amarelas, rosas ou brancas, sendo a coloração azulada rara e encontrada em poucas espécies de *Mascagnia*. Flores amarelas e brancas geralmente são muito reflexivas e visitadas por grande variedade de insetos, incluindo as abelhas (KEVAN 1983, ENDRESS 1994), que são bastante sensíveis ao amarelo (ENDRESS 1994). O odor fraco percebido nas flores das Malpighiaceae estudadas é atributo encontrado na maioria das flores visitadas por abelhas (PROCTOR *et al.* 1996), o qual muitas vezes não é percebido pelo olfato humano (ENDRESS 1994). Isto poderia explicar o fato dos dados do presente estudo não concordarem com os observados por RÊGO & ALBUQUERQUE (1989) e BARBOSA (1997), que não perceberam odor nas flores de diversas espécies de Malpighiaceae. Segundo BARBOSA (1997) o tamanho pequeno de algumas flores pode ter interferido na detecção do odor floral, bem como o método adotado pode não ter sido suficientemente eficiente para a percepção do odor.

Em algumas das espécies estudadas, a atração visual das flores pode ser reforçada pelos elaióforos, cuja coloração acompanha a das pétalas e/ou estames. A forma, tamanho e/ou coloração dos elaióforos tornam estas estruturas bastante evidentes na maioria das espécies, especialmente naquelas com flores de menor diâmetro (p. ex. *H. aceroides*, *M. anisopetala*) e/ou com pétalas muito reflexas (p. ex., *M. cordifolia*, *M. sepium*, *S. lalandianum*). Segundo VOGEL (1990) os elaióforos de *M. anisopetala* e de algumas espécies de *Byrsonima* podem servir como atrativos para os polinizadores, devido ao tamanho e aspecto brilhante das glândulas. Esta idéia é apoiada pelo fato de que, neste estudo, os botões em pré-antese de algumas espécies foram

visitados por abelhas coletoras de óleo, conforme observado também em *Byrsonima crassifolia* (VINSON *et al.* 1997).

Os conectivos glandulosos das anteras, quando conspícuos e proeminentes, podem também atuar como estímulo visual para os polinizadores das espécies estudadas. A função das glândulas de óleo existentes nestes conectivos não foi esclarecida até o momento, apesar de VOGEL (1990) levantar a possibilidade dos visitantes florais poderem coletar a secreção destas glândulas durante suas visitas, embora não haja registro deste tipo de comportamento nas flores. Nas espécies estudadas o óleo das glândulas dos conectivos talvez possa funcionar como substância adesiva, auxiliando a manutenção do pólen na superfície ventral do polinizador, conforme sugerido por GATES (1982) para *Banisteriopsis* spp., e como observado por STEINER (1985b) em *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae), na qual tricomas glandulares presentes no interior da corola secretam óleo, que é depositado sobre as anteras e transferido para o tórax das abelhas visitantes, facilitando a adesão do pólen ao corpo destes insetos.

Nas malpiguiáceas deste estudo, bem como nas demais espécies do Novo Mundo (ANDERSON 1979, 1990, VOGEL 1990) a disposição e o arranjo das pétalas na flor, a dialipetalia e a ocorrência de unhas nas pétalas são importantes características, pois determinam um certo espaço entre cada pétala (exceto em *M. anisopetala*), que é utilizado pelas abelhas polinizadoras para encaixar as pernas e acessar os elaióforos para coletar o óleo (cf. GOTTSBERGER 1986, VOGEL 1990). Em *M. anisopetala* o acesso aos elaióforos para os polinizadores durante as visitas é garantido de outra forma, ou seja, pela proximidade das pétalas laterais.

A diferenciação no tamanho, forma e/ou coloração da pétala posterior em relação às demais pétalas, especialmente com relação à espessura da unha, é verificada em todas as espécies estudadas e compartilhada por grande número de espécies da família (ANDERSON 1979, 1990, SIMPSON 1989, VOGEL 1990, COCUCCHI *et al.* 1996). Nas espécies da RSG a maior diferenciação da pétala posterior em relação às outras pétalas foi observada em *M. anisopetala* e *T. phlomoides* e a menor em *D. bracteosa* e *B. muricata*. Esta diferenciação confere dupla função a esta pétala. Uma delas é como guia de orientação, conforme HAUMAN-MERCK (1913) descreve para *Stigmaphyllon littorale* A.Juss. Isto porque a pétala posterior contrasta morfológicamente com as demais pétalas e ocupa posição de destaque na flor e, assim pode indicar ao polinizador como posicionar-se adequadamente na flor. Muitos autores (*e.g.*, ANDERSON 1979, 1990, VOGEL 1990) atribuem a esta pétala a denominação de “pétala-estandarte” (“flag petal”) ou

“pétala-faixa” (“ banner/petal”) numa menção clara à sua função como elemento de destaque na flor. As listas ou manchas coloridas presentes na pétala posterior de algumas das espécies estudadas (*B. adenopoda*, *B. lutea*, *B. muricata*, *M. anisopetala*) podem atuar como guia de recurso, semelhante ao observado nas espécies nectaríferas. Guias de recurso (nectário) ocorrem em diferentes formas florais, sendo mais conspícuos e elaborados em flores polinizadas por abelhas (ENDRESS 1994), e funcionam para orientar o visitante para encontrar o recurso floral oferecido (KEVAN 1983). Outra função da pétala posterior é a de suporte para o polinizador, uma vez que a unha espessa e reforçada desta pétala fornece segurança para a abelha se agarrar com suas mandíbulas durante a coleta de óleo (cf. HAUMAN-MERCK 1913, ANDERSON 1979, GOTTSBERGER 1986).

Em onze espécies (exceto *B. pubipetala*) as flores são hermafroditas, condição mais comum entre as malpigiáceas neotropicais (ANDERSON 1990), e apresentam hercogamia pois as anteras estão situadas abaixo dos estigmas. Esta característica, associada à morfologia estigmática (ver abaixo), previne e/ou reduz a autopolinização espontânea nestas espécies e pode favorecer a polinização cruzada pois os polinizadores contactam primeiro os estigmas. A hercogamia nestas espécies é do tipo homomórfica de “aproximação” (“approach”), na qual as flores são bissexuais e semelhantes entre si, sendo os estigmas contatados antes das anteras quando a flor é abordada pelo polinizador (cf. ENDRESS 1994).

Nas espécies hermafroditas, a deiscência longitudinal e ampla das tecas facilita a liberação do pólen, que é exposto todo de uma só vez, favorecendo o contato do pólen com o ventre do polinizador. O pólen destas espécies se encontra sob a forma de mássulas, provavelmente, devido ao óleo que envolve os grãos e os mantém unidos. Este óleo pode fazer parte do “pollenkitt” e auxiliar na adesão dos grãos de pólen entre si, bem como ao corpo do polinizador (ver DODSON 1989). De acordo com DODSON (1989) o “pollenkitt” recobre o pólen das angiospermas, sendo especialmente abundante em espécies polinizadas por animais e, segundo PERCIVAL (1965), tem a função de prevenir o umedecimento dos grãos em diversas espécies entomófilas.

*Banisteriopsis pubipetala* diferiu das demais espécies estudadas na RSG pois suas flores são funcionalmente femininas (pseudohermafroditas), uma vez que suas anteras, apesar de possuírem pólen, não abrem, sendo a primeira vez que esta característica é registrada para o gênero. Entretanto, a população desta espécie em MS produz flores hermafroditas (AMARAL & SIGRIST 1999). Portanto, *B. pubipetala* é aparentemente uma espécie ginodióica. Situação

semelhante foi observada por ANDERSON (1982) em cinco espécies de *Peixotoa*. Ginodioicismo associado a pseudohermafroditismo é pouco comum em Malpighiaceae, sendo registrado também em *Spachea membranacea* (STEINER 1985a), *S. elegans* e *S. tricarpa* (ANDERSON 1981, a partir de material de herbário) e, mais recentemente, para *Lophanthera lactescens* (obs. pess.). Entretanto, em *S. membranacea* e *L. lactescens* as plantas com flores hermafroditas e femininas ocorrem na mesma população, condição que não foi assinalada em *B. pubipetala*.

A viabilidade do pólen das espécies com flores hermafroditas foi bastante variável entre as espécies estudadas e apresentou valores geralmente acima de 50%. Variabilidade na viabilidade polínica intra- e interespecífica também foi observada em uma comunidade de Melastomataceae por GOLDENBERG & SHEPHERD (1998) que atribuem tal variação a fatores ambientais e a possível infestação das flores por insetos. Nas flores funcionalmente femininas de *B. pubipetala* a viabilidade polínica foi bastante baixa, especialmente quando comparada a população desta espécie em MS, o que pode estar relacionada ao fato desta espécie ser agamospérmica (apomítica), semelhante ao observado em *Peixotoa* spp. (ANDERSON 1982). GOLDENBERG & SHEPHERD (1998) associam a esterilidade polínica observada em algumas espécies de Melastomataceae à ocorrência de agamospermia (apomixia) nas espécies. Segundo GOLDENBERG & SHEPHERD (1998) nas espécies agamospérmicas a baixa viabilidade do pólen pode ser causada por irregularidades na meiose.

A disposição dos estames e estiletos no centro da flor, além de influir na zigomorfia floral, favorece a polinização pois possibilita aos polinizadores contato simultâneo com as anteras e os estigmas durante a coleta de óleo. Em algumas espécies estudadas ocorre certa variação na organização dos estames no centro da flor (ver figuras 18a-d), o que pode promover deposição diferencial do pólen no centro e/ou na periferia da porção ventral do polinizador e, assim, influir no fluxo interespecífico de pólen. Nas espécies com estigmas laterais e internos, os estigmas estão orientados em direção à pétal posterior e às sépalas adjacentes, posição favorável para que os grãos de pólen sejam depositados dentro da cavidade estigmática enquanto as abelhas polinizadoras raspam os elaióforos durante as visitas. Esta relação foi constatada nos estigmas internos de algumas das espécies estudadas que, após as visitas destas abelhas, continham grande quantidade de grãos de pólen.

A cutícula estigmática, que recobre os estigmas de todas as espécies, impede a adesão, hidratação e germinação dos grãos de pólen no estigma, a não ser que seja rompida, conforme observado também por PINHEIRO *et al.* (1996) e VIEIRA (1996) para algumas espécies de

Malpighiaceae e por DULBERGER *et al.* (1994) e FRANCO (1995) em alguns membros de Caesalpinaceae e Fabaceae, respectivamente. No presente estudo, a cutícula estigmática parece limitar a autopolinização, uma vez que estigmas de flores não polinizadas (submetidas a autopolinização espontânea) apresentam cutícula intacta ou rompida em alguns pontos, com pouco ou nenhum pólen aderido. Nas espécies estudadas o comportamento das abelhas polinizadoras de atritar o corpo sobre os estigmas enquanto coletam óleo parece ser importante pois favorece a ruptura da cutícula e aumenta a superfície estigmática para a adesão e germinação do pólen (cf. HAUMAN-MERCK 1913, PINHEIRO *et al.* 1996, VIEIRA 1996).

Flores diurnas e com abertura antes ou logo após o amanhecer são características que coincidem com o período de atividade da maioria das abelhas (FAEGRI & PIJL 1979, PROCTOR & YEO 1972), sendo bastante freqüente entre as malpiguiáceas (FRANKIE *et al.* 1983, STEINER 1985a, BARROS 1992, BARBOSA 1997). Na maioria das espécies estudadas as flores duram um dia (exceto *B. pubipetala*) e, no final da tarde ou no dia seguinte, apresentam mudanças de coloração e/ou queda de alguns elementos florais, como pétalas e estames. *B. adenopoda* é uma exceção pois as pétalas persistem por mais de cinco dias. De acordo com VOGEL (1983) as alterações das cores das corolas sinalizam o fim da antese aos visitantes florais e, apesar destas flores não serem mais visitadas, sua permanência na planta contribui, durante algum tempo, na atratividade da inflorescência e da planta como um todo. As flores de *S. lalandianum*, no dia seguinte à antese, curvam-se para baixo, deixando um espaço que é preenchido pelas flores novas, uma vez que as unidades dicasiais umbeliformes são bastante densas. Nas espécies estudadas parece ocorrer o padrão de alteração floral do tipo senescência simples (cf. GORI 1983) no qual as mudanças florais ocorrem sincronicamente em todas as flores, após o final da “vida” da flor. Para as malpiguiáceas neotropicais, ANDERSON (1979) menciona mudança de cores na corola à medida que a flor envelhece. Mudanças de cor durante ou no final da vida da flor é um fenômeno bastante conhecido em diversas famílias, como por exemplo Boraginaceae, Convolvulaceae, Fabaceae, Onagraceae, Polemoniaceae e Verbenaceae, dentre outras (KEVAN 1983). Neste estudo, na maioria das vezes, os polinizadores conseguem reconhecer as mudanças ocorridas na flor, não visitando as flores velhas. GORI (1983) considera que este comportamento do polinizador resulta, por um lado, no aumento da eficiência forrageira ao deixar de visitar flores sem recompensa e, por outro, garante a polinização das flores novas, pelo aumento no número de visitas, pois segundo ANDERSON (1979) as flores velhas não desviam a atenção do polinizador.

A biologia floral de *B. pubipetala* difere não apenas em relação às demais espécies estudadas, mas também em relação à população desta espécie em MS, cujas flores duram três dias e são protândricas, pois os estigmas tornam-se receptivos após às 1000h (AMARAL & SIGRIST 1999). Além disso, na população de MS os indivíduos desta espécie podem apresentar, ao longo do dia, flores funcionalmente masculinas (até às 1000h), flores hermafroditas (1000-1600h) e/ou flores funcionalmente femininas, após a remoção total do pólen das anteras pelos visitantes florais (AMARAL & SIGRIST 1999). A variação na biologia floral desta espécie mostra que diferentes populações de uma espécie podem ser flexíveis quanto ao tempo de vida da flor, bem como à ocasião em que ocorrem os eventos florais e suas modificações. O período de duração das flores é uma característica que varia sob a influência de diversos aspectos como, por exemplo, tipo de hábitat, clima, estação do ano, posição taxonômica (entre e dentro de famílias), classe de polinizadores e sistema de reprodução (PRIMACK 1985, STRATTON 1989). A longevidade das flores tem sido interpretada como decorrente de três fatores: (1) genético, com base nos níveis de alogamia; (2) fisiológico, baseado na necessidade de reduzir a perda por transpiração e os custos metabólicos; (3) abundância de polinizadores (PRIMACK 1985). Segundo PRIMACK (1985) estes fatores representam uma explicação plausível e provavelmente verdadeira na determinação da longevidade floral.

#### 5.4 – FRUTOS E SEMENTES

A ocorrência de frutos alados na maioria das espécies estudadas está de acordo com o que ANDERSON (1977) menciona para espécies lianescentes de Malpighiaceae, cujos frutos são geralmente, mas não sempre, alados. Assim, a anemocoria é regra na comunidade estudada, excetuando *D. bracteosa* que possui frutos grandes e pesados, impróprios para a dispersão pelo vento. Em *D. bracteosa* a dispersão é barocórica (PASCHOAL & GALETTI 1995, SANCHES 1997). Entretanto, na RSG o esquilo *Sciurus ingrami* foi observado escondendo os frutos de *D. bracteosa* em covas rasas, atuando como potencial dispersor desta espécie (PASCHOAL & GALETTI 1995).

## 5.5 – SISTEMA DE REPRODUÇÃO

### Experimentos de polinização

Dentre as espécies estudadas, somente *B. pubipetala* é agamospérmica pois as flores funcionalmente femininas desta espécie produziram frutos/sementes sem que haja fecundação e, neste caso, também sem o estímulo da polinização. Desta forma, nesta espécie não ocorre pseudogamia, na qual a polinização é necessária como estímulo para iniciar o desenvolvimento do embrião (GRANT 1981). Entretanto, agamospermia não ocorreu na população de *B. pubipetala* em MS, pois flores emasculadas e ensacadas não formaram frutos (obs. pess.). Apesar da agamospermia não envolver reprodução sexuada, esta forma de apomixia pode ser vantajosa para *B. pubipetala*, pois permite a formação de diásporos alados, aumentando as oportunidades desta espécie para ocupar novos ambientes, se comparada à reprodução vegetativa. Agamospermia é um fenômeno pouco comum em Malpighiaceae, sendo mencionada para *Hiptage madablota*, para a qual foi observada agamospermia do tipo embrionia adventícia, em que o embrião se desenvolve a partir de células do nucelo ou do tegumento do óvulo, sem a formação de saco embrionário (GRANT 1981). ANDERSON (1982) relata agamospermia (= apomixia) em cinco espécies de *Peixotoa*, nas quais as anteras não abrem e os grãos de pólen apresentam alta taxa de inviabilidade. Alta taxa de frutificação por agamospermia como observada para *B. pubipetala*, também ocorre em espécies de *Peixotoa* mencionadas por ANDERSON (1982).

Autopolinização espontânea foi pouco freqüente entre as espécies estudadas e vários mecanismos intraflorais parecem estar agindo nesta prevenção, como por exemplo, a posição dos estigmas situados acima das anteras e/ou orientados para o centro da flor, no caso das espécies com estigmas laterais, e a presença de cutícula estigmática impedindo a adesão do grão de pólen ao estigma, bem como a abertura das anteras e a liberação do pólen após a antese da flor. Como neste estudo, RUIZ & ARROYO (1978) verificaram ausência de autopolinização espontânea em flores de *B. muricata*. Entretanto, estes mecanismos não são infalíveis na prevenção da autopolinização espontânea entre as espécies estudadas pois três delas, *B. adenopoda*, *M. anisopetala* e *T. guilleminiana*, que são autocompatíveis, formaram alguns frutos provenientes deste tratamento. Autopolinização espontânea foi verificada em sete espécies simpátricas de *Byrsonima* (BARROS 1992), assim como em diversas espécies de Malpighiaceae de campo sujo (BARBOSA 1997). Segundo BARROS (1992), em *Byrsonima* spp. a autopolinização ocorre no

botão em pré-antese, quando os grãos de pólen são liberados e contaminam os estigmas, que nesta ocasião estão curvados em direção às anteras.

Autocompatibilidade (SC) é observada em seis espécies, três delas (*B. lutea*, *B. muricata*, *M. anisopetala*) apresentando baixa taxa de frutificação em flores autopolinizadas manualmente. *B. muricata* na RSG pode ser considerada parcialmente autoincompatível (cf. LLOYD & SCHOEN 1992), tendo em vista a baixa frutificação observada nas autopolinizações manuais em relação às polinizações cruzadas. Entretanto, BAWA (1974) e RUIZ & ARROYO (1978) consideraram *B. muricata* autocompatível, baseando-se nos estudos realizados na Costa Rica e na Venezuela, respectivamente. Para *M. anisopetala*, se considerarmos somente as taxas de frutificação das autopolinizações manuais e polinizações cruzadas obtidas em 1997, esta espécie também pode ser considerada parcialmente autoincompatível. Segundo LLOYD & SCHOEN (1992) nas espécies parcialmente autoincompatíveis os tubos polínicos oriundos de autopolinizações mostram performance ruim, mesmo na ausência de competição com o pólen proveniente de polinização cruzada. Entretanto, este comportamento dos tubos polínicos não foi observado em nenhuma das espécies estudadas (ver discussão mais adiante). Em comunidades de Malpighiaceae estudadas por BARROS (1992) e BARBOSA (1997) a maioria das espécies apresentou certo grau de compatibilidade. A ocorrência de SC parece ser comum nesta família, sendo registrada para espécies de *Byrsonima* (BAWA 1974, BARROS 1992, BARBOSA 1997), *Banisteriopsis*, *Galphimia*, *Heteropterys* (BARBOSA 1997), *Malpighia* (BAWA 1974) e *Peixotoa* (BARBOSA 1997). Autocompatibilidade também é observada em diversas espécies de *Camarea*, *Gaudichaudia*, *Janusia* e, provavelmente, em *Aspicarpa* que, além disso, apresentam cleistogamia (ANDERSON 1980).

Somente *D. bracteosa*, *M. cordifolia* e *S. lalandianum* (e talvez também *M. sepium*) podem ser consideradas autoincompatíveis, apresentando autoincompatibilidade (SI) do tipo ação tardia, descrita por SEAVEY & BAWA (1986) e na qual o sítio de rejeição do tubo polínico ocorre dentro do ovário. SEAVEY & BAWA (1986) dividem os sistemas de SI de ação tardia em quatro categorias (duas pré-zigóticas e duas pós-zigóticas), sendo que as espécies estudadas parecem não se encaixar na categoria pré-zigótica/inibição ovariana, na qual o tubo polínico incompatível não atinge o óvulo. Em espécies de Malpighiaceae, SI é mencionada para *Spachea membranacea* (STEINER 1985a), *Camarea affinis* e *Heteropterys* sp. (BARBOSA 1997) para as quais não foi estabelecida a categoria de autoincompatibilidade.

De modo geral, a frutificação em condições naturais foi baixa, mesmo entre as espécies autocompatíveis, que poderiam estar aproveitando também as autopolinizações e as polinizações cruzadas intraplanta (geitonogâmicas), embora seja considerado que espécies autocompatíveis produzam grande quantidade de frutos (BAWA 1974). A frutificação em condições naturais também foi, geralmente, menor que a observada nas polinizações cruzadas manuais, de modo que na RSG é baixa a eficácia reprodutiva das espécies. No entanto, mesmo ao serem submetidas a polinizações cruzadas as espécies desenvolveram poucos frutos se compararmos com os estudos sobre o sistema de reprodução de espécies de Malpighiaceae desenvolvidos por BAWA (1974), RUIZ & ARROYO (1978), BARROS (1992) e BARBOSA (1997), nos quais as taxas de frutificação em condições naturais, bem como as das polinizações cruzadas interplantas (xenogâmicas) foram altas.

A ocorrência de larvas de diversos insetos nos ovários das flores, comprometendo a integridade das estruturas que originarão frutos/sementes e o tempo relativamente extenso de desenvolvimento dos frutos, tornando-os vulneráveis ao ataque de diversos organismos durante este longo período são fatores que podem estar comprometendo a formação de frutos das espécies estudadas. Segundo STEPHENSON (1981) danos provocados ao pericarpo de frutos jovens ou a predação das sementes podem promover abortos de frutos, que conseqüentemente diminuem a produção de frutos na planta.

O serviço de polinização ineficiente por parte dos vetores de pólen (as abelhas e o autor deste trabalho), que não estariam depositando pólen suficiente e/ou corretamente nos estigmas também podem ser responsáveis pela baixa taxa de frutificação observada nas espécies. Isto pode ser verdadeiro em relação às polinizações manuais, sendo pouco provável quanto às abelhas, pois todas as flores utilizadas nos experimentos de condições naturais apresentaram a pétala posterior marcada pelas mandíbulas dos polinizadores, sinal seguro de visitas efetuadas. Entretanto, nem sempre as visitas destas abelhas podem trazer pólen adequado como, por exemplo, no caso das espécies SI, cujo pólen depositado sobre os estigmas pode ser proveniente da mesma planta (promovendo geitonogamia) ou de plantas "aparentadas". No presente estudo os experimentos sobre o sistema de reprodução foram realizados em plantas no pico de floração e com grande número de flores, nas quais os polinizadores tendem a permanecer por mais tempo (cf. PYKE 1984). Este comportamento aumenta as chances dos polinizadores efetuarem autopolinização ou polinizações cruzadas intraplanta, pouco ou não efetivas para pelo menos metade das espécies estudadas. Segundo COLLEVATTI *et al.* (1997) no pico de floração os

indivíduos são mais conspícuos e mais visitados, porém a taxa de polinização cruzada interplantas é menor devido ao maior grau de permanência dos polinizadores numa determinada planta. Diversos autores (AUGSPURGER 1980, STEPHENSON 1982, VAUGHTON 1990) mencionam que no início e no final do período de floração as taxas de alopolinização são maiores, devido à alta frequência de movimentos interplantas dos polinizadores.

Na área de estudo, a baixa eficácia reprodutiva observada também pode ser decorrente do isolamento reprodutivo das populações das espécies estudadas, resultado da fragmentação da Reserva. Este fato pode ter ocasionado, ao longo do tempo, aumento na taxa de cruzamento entre indivíduos aparentados e favorecido a ocorrência de depressão endogâmica nestas populações (cf. FUTUYMA 1993). Tal consideração é razoável uma vez que a RSG corresponde a uma área florestal relativamente pequena e isolada. FRANCO (1995) faz reflexão semelhante para a ausência de frutificação em *Dioclea rufens* (Fabaceae), espécie lianescente e ocorrente na borda da RSG. AMARAL (1992) discute que a ausência de frutos em *Lundia obliqua* (Bignoniaceae) na área de estudo deve-se principalmente ao fato desta reserva compreender um fragmento florestal com longa história de perturbação.

A baixa taxa de sementes viáveis nos frutos da maioria das espécies estudadas é, provavelmente, resultado da elevada taxa de predação das sementes. Segundo SANCHES (1997) é alta a taxa de predação de sementes em *D. bracteosa* e *M. anisopetala* na RSG, sendo que as sementes de *M. anisopetala* apresentam baixa taxa de germinação devido a alta contaminação por fungos. PASCHOAL & GALETTI (1995) também mencionam frutos de *D. bracteosa* atacados por fungos nesta área de estudo.

### *Tubos polínicos*

Dentre as espécies estudadas para as quais se observou crescimento de tubos polínicos nos gineceus, apenas em *B. pubipetala* os grãos de pólen não germinaram sobre o estigma, devido provavelmente à baixa viabilidade polínica das flores desta espécie na RSG. Nas demais espécies o tempo de crescimento e penetração dos tubos polínicos nos óvulos não diferiu entre as flores autopolinizadas e aquelas submetidas à polinização cruzada, mesmo nas espécies autoincompatíveis. Este tipo de comportamento dos tubos polínicos parece não ser raro entre espécies SI, tendo sido observado em diversas famílias de angiospermas, como Bignoniaceae (*Tabebuia* spp. - GIBBS & BIANCHI 1993), Bombacaceae (*Chorisia* spp. - GIBBS & BIANCHI 1993, *Eriotheca gracilipes* - OLIVEIRA *et al.* 1992), Leguminosae (*Caesalpinia* spp. - LEWIS

& GIBBS 1999; *Hymenaea stigonocarpa* – GIBBS *et al.* 1999) e Velloziaceae (*Vellozia squamata* - OLIVEIRA *et al.* 1991), nas quais os tubos polínicos “auto” e “cruzados” penetraram nos óvulos após tempo equivalente.

## 5.6 – VISITANTES FLORAIS

### As abelhas nas flores das malpigiáceas

Os principais visitantes das flores das malpigiáceas estudadas são abelhas Anthophoridae dos gêneros *Centris*, *Epicharis* (Centridini), *Monoeca*, *Paratetrapedia* (Tapinotaspedini) e *Tetrapedia* (Tetrapedini), especialistas na coleta de lipídios florais e cujas estruturas coletoras estão primariamente associadas a flores com elaióforos (cf. NEFF & SIMPSON 1981), como as das Malpighiaceae. A predominância destas abelhas, especialmente Centridini, como visitantes florais de Malpighiaceae no Novo Mundo é verificada para a maioria das espécies neotropicais desta família (ANDERSON 1979, GOTTSBERGER 1986, BUCHMANN 1987, PEDRO 1992, BARBOSA 1997). Segundo VOGEL (1990) a presença destes grupos de abelhas Anthophoridae, endêmicos dos neotrópicos, foi decisiva para o grande sucesso das malpigiáceas americanas (945 spp.) quando comparado com os membros do Velho Mundo (124 spp.).

A ocorrência de *Centris* como gênero mais rico em espécies é registrada também em alguns estudos envolvendo visitas de abelhas às flores de Malpighiaceae do Novo Mundo (p.ex., RÊGO & ALBUQUERQUE 1989, BARBOSA 1997), embora em outros estudos a quantidade de espécies deste gênero tenha sido equivalente (GOTTSBERGER 1986) ou inferior a *Epicharis* (SAZIMA & SAZIMA 1989, BARROS 1992, PEDRO 1992) e a *Paratetrapedia* (PEDRO 1992). Neste estudo, *Epicharis* destaca-se por apresentar a maior frequência de visitas às flores das malpigiáceas, principalmente devido à alta taxa de visitação de *E. flava*, *E. schrottkyi* e *E. affinis*, que foram os polinizadores principais e/ou secundários da maioria das espécies. *Tetrapedia* e *Monoeca* apresentaram menor riqueza de espécies em relação a *Centris*, *Epicharis* e/ou *Paratetrapedia* também em outros estudos envolvendo malpigiáceas (e.g., GOTTSBERGER 1986, SAZIMA & SAZIMA 1989, PEDRO 1992, BARBOSA 1997), sendo que em alguns desses estudos espécies de *Monoeca* não são registradas (SAZIMA & SAZIMA 1989, BARBOSA 1997, RÊGO & ALBUQUERQUE 1989). Entretanto deve-se considerar que o número de espécies de

*Centris*, *Tetrapedia* e *Paratetrapedia* nas flores das Malpighiaceae estudadas pode ser maior em decorrência dos grupos *Centris* spp. e (*Para*)*Tetrapedia*, cujos representantes não foram coletados mas que apresentaram taxa de visitação relativamente alta nas flores.

Óleo é o principal recurso floral procurado pelas abelhas da família Anthophoridae nas flores das malpigiúceas estudadas, principalmente pelos membros de *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca*. As abelhas fêmeas destes gêneros, bem como de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* possuem no primeiro (*Monoeca*, *Paratetrapedia*, *Tetrapedia*) ou nos dois primeiros pares de pernas (*Centris*, *Epicharis*), pentes constituídos por cerdas modificadas (“elaiopatas” ou “elaiopernas”), que são utilizados para raspar e/ou coletar o óleo dos elaióforos (NEFF & SIMPSON 1981, BUCHMANN 1987). Dentre os membros da família Anthophoridae, Centridini constitui o maior e mais especializado grupo de abelhas coletor de óleo, sendo este óleo utilizado na provisão e revestimento das células dos ninhos destas abelhas (BUCHMANN 1987, VINSON *et al.* 1997, CAMPOS 2000). As espécies de *Monoeca* apresentam estruturas de coleta de complexibilidade intermediária entre as das Centridini e as dos representantes de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* (cf. NEFF & SIMPSON 1981). Segundo VOGEL (1983) o óleo é misturado com o pólen de uma ou várias espécies, formando uma “pasta” alimentar para as larvas destas abelhas e representa um recurso aproximadamente oito vezes mais rico em calorías que o néctar. Este tipo de recompensa floral, bastante especializada, aparentemente impediu a radiação adaptativa das malpigiúceas neotropicais para outros grupos de polinizadores (ANDERSON 1979, 1990, VOGEL 1990).

As espécies de *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca* são os principais polinizadores das malpigiúceas estudadas pois apresentam comportamento intrafloral apropriado para garantir a polinização das flores. Nas suas visitas, estas abelhas posicionam-se sobre a flor de modo a contatarem estigmas e anteras com a porção ventral do tórax e/ou abdômen (esternotribia). O contato com os elementos reprodutivos ocorre tanto nas visitas para coleta de óleo quanto nas de pólen. Estas abelhas coletaram principalmente óleo (96,7% das observações), o que está de acordo com os dados de GAGLIANONE (2000), que verificou diversas espécies de *Epicharis* visitando flores de espécies de *Banisteriopsis*, *Heteropterys* e *Stigmaphyllon* para coletar, primariamente, óleo. Representantes de *Epicharis* e, especialmente *Centris*, são freqüentemente caracterizados como polinizadores das Malpighiaceae neotropicais, tanto em estudos de uma só espécie (*e.g.*, STEINER 1985a, AMARAL & SIGRIST 1999), como com pares de espécies (SAZIMA & SAZIMA 1989, SIMPSON, 1989) ou em comunidades formadas por vários membros desta família (FRANKIE *et al.* 1983, GOTTSBERGER 1986, BARROS 1992, BARBOSA 1997,

GAGLIANONE 2000). Segundo VOGEL (1990) as abelhas da tribo Centridini são os principais polinizadores das Malpighiaceae do Novo Mundo e parecem ter co-evoluído com este grupo de plantas, sendo duvidoso o papel das Tapinotaspedini e Tetrapedini na evolução das malpigiáceas americanas. NEFF & SIMPSON (1981) mencionam a ausência de observações de espécies de *Monoeca* visitando flores de Malpighiaceae, mas sugerem que as estruturas coletoras destas abelhas estão fortemente associadas com os elaióforos das Malpighiaceae. Entretanto, apesar de atualmente existirem registros de visitas de *Monoeca* spp. a flores de Malpighiaceae (GOTTSBERGER 1986, PEDRO 1992, AMARAL & SIGRIST 1999), poucos estudos mencionam a semelhança no comportamento intrafloral entre as espécies de *Monoeca* e de Centridini (GOTTSBERGER 1986, AMARAL & SIGRIST 1999) e sua eficiência na polinização destas plantas. Esta semelhança comportamental pode estar relacionada à equivalência da posição dos pentes coletores entre os dois grupos, ou seja, os pentes se encontram na superfície interna dos basitarsos anterior e médio (NEFF & SIMPSON 1981). Uma vez que as elaiospatas precisam estar em posição favorável e adequada para a coleta de óleo (ver esquema para os Centridini em NEFF & SIMPSON 1981), esta posição das estruturas coletoras parece “obrigar” maior contato da abelha com a flor, que assume postura apropriada à polinização.

As flores das malpigiáceas estudadas apresentam diversas características de espécies de lianas polinizadas por abelhas de médio-grande porte ( $\geq 12\text{mm}$ ), incluindo *Centris* spp., definidas por FRANKIE *et al.* (1983) em florestas da Costa Rica, dentre elas: antese diurna, simetria bilateral, coloração relativamente vistosa, longevidade de um dia e tamanho relativamente grande. Exceção pode ser feita ao pequeno tamanho das flores de algumas das malpigiáceas estudadas, mas que não foi impedimento para que as abelhas de grande porte (20-25mm de comprimento, p.ex., *Epicharis* spp. e diversas *Centris*) polinizassem as flores destas espécies (p. ex., *H. aceroides*, *M. anisopetala* e *T. guilleminiana*) enquanto coletavam óleo. Nas visitas às flores pequenas, as abelhas grandes geralmente apoiavam as pernas traseiras e a porção final do abdômen em botões e flores próximas da flor visitada. Desta forma, a dimensão da flor parece não ser restrição para os principais e mais adequados polinizadores das malpigiáceas estudadas, que na RSG correspondem exatamente a abelhas de grande porte. Contribui favoravelmente para isto o fato das espécies com flores pequenas possuírem unidades dicasiais mais ou menos densas, bem como a ocorrência de pedicelo aparentemente flexível, que permite que a flor seja deslocada para baixo quando estas abelhas, que são mais pesadas, pousam sobre a flor. FAEGRI & PIJL (1980) mencionam que a flexibilidade do pedicelo em flores de Fabaceae permitem que as flores destas

plantas sejam deslocadas para baixo, quando as abelhas visitantes pousam. Com relação às espécies de *Monoeca*, abelhas com menor porte (9,6-12mm de comprimento) que as Centridini, a dimensão floral pode ter limitado as visitas de *Monoeca* sp. 3 (9,63mm) a flores com diâmetros maiores, pois esta espécie foi observada apenas em flores de *H. aceroides* (ca. 12mm). Entretanto, o diâmetro floral não impediu que *Monoeca* sp. 1 (11mm) e *Monoeca* sp. 2 (ca. 12mm), visitassem e polinizassem, de modo semelhante, flores com maior (p.ex., *B. adenopoda*, *B. muricata*, *S. lalandianum*) e com menor (p.ex. *D. bracteosa*, *M. anisopetala*) diâmetro. Nas espécies estudadas a dimensão floral parece impedir que abelhas dos gêneros *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* contatem os órgãos sexuais de flores com maior diâmetro quando coletam óleo (ver discussão mais adiante).

Três espécies de *Epicharis* (*E. affinis*, *E. flava*, *E. schrottkyi*) e *Monoeca* sp.1 apresentaram comportamento intrafloral vibratório para coletar o pólen nas flores de algumas espécies estudadas (*B. adenopoda*, *B. muricata*, *S. lalandianum*). Segundo GAGLIANONE (2000) espécies de *Epicharis*, dentre elas *E. affinis*, *E. analis*, *E. flava* e *E. schrottkyi*, sempre utilizam vibração para coletar pólen em flores de *Byrsonima*, pois neste gênero os grãos de pólen são pequenos, secos e pulverulentos, o que não acontece em flores de algumas espécies de *Banisteriopsis*, *Heteropterys*, *Peixotoa* e *Stigmaphyllon*, pois os grãos de pólen destas espécies são relativamente grandes e úmidos e não favorecem a coleta por vibração. *Centris* e *Epicharis* são mencionadas por BUCHMANN (1983, 1985) como espécies vibradoras, mas não cita *Monoeca*, embora admita que provavelmente existam outros grupos de abelhas capazes de coletar pólen por vibração. Neste estudo, as espécies de *Epicharis* e de *Monoeca* sp. 1 ao coletarem pólen deste modo realizam polinização por vibração (cf. BUCHMANN 1983, 1985), na qual a vibração produzida pelo corpo da abelha é transmitida ao androceu de modo que os grãos de pólen se desprendem das anteras, aderindo às densas cerdas do ventre torácico e/ou abdominal da abelha (cf. BUCHMANN 1985, obs. pess.). De acordo com BUCHMANN (1985) parte deste pólen é depositado na região intercoxal do tórax da abelha, que corresponde a um local seguro para a deposição de pólen pois a abelha não consegue retirá-lo durante a limpeza do corpo. GAGLIANONE (2000) relata que numa análise do pólen do corpo de *Epicharis flava* coletada em flores de *Banisteriopsis adenopoda*, 33 a 70% dos grãos de pólen desta planta permanecem acumulados em regiões do corpo da abelha (trocanteres I e região anterior dos fêmures I) das quais o pólen não pode ser totalmente removido durante a limpeza e que contatam os estigmas destas flores durante as visitas subseqüentes.

Polinização por vibração ocorre principalmente em flores com anteras poricidas, embora existam numerosos registros deste tipo de polinização em espécies não poricidas de diversas famílias de Angiospermas (p.ex., BUCHMANN 1985, VOGEL 1978, OLIVEIRA & SAZIMA 1990, PEDRO 1992, PROENÇA 1992, PROENÇA & GIBBS 1994), incluindo as malpigiáceas neotropicais (RÊGO & ALBUQUERQUE 1989, SAZIMA & SAZIMA 1989, BARROS 1992, GAGLIANONE 2000). A coleta do pólen por vibração pode ser vantajosa para a polinização das malpigiáceas pois geralmente é bastante rápida (1-1,5seg.), de modo que as abelhas realizam grande quantidade de visitas, dentro de um determinado período de tempo. Por outro lado, este modo de coleta acelera a taxa de remoção do pólen das anteras, além de, após a vibração, a abelha geralmente realizar a limpeza do corpo, sendo que boa parte do pólen coletado é armazenado em suas densas escopas e, portanto, torna-se indisponível para a polinização. Segundo WESTERKAMP (1998) quando o pólen é coletado ativamente pelas abelhas, parte dele fica indisponível para a polinização, mesmo que em seguida flores co-específicas sejam visitadas. Assim, visitas para coleta de óleo parecem ser mais vantajosas para a polinização das malpigiáceas estudadas que as visitas para coleta ativa de pólen, pois no primeiro caso a limpeza do corpo é feita após estas abelhas visitarem diversas flores. Além disso, em visitas para coleta de óleo, o pólen é removido gradualmente da flor e em pequenas quantidades, por aderência ao corpo da abelha, aumentando as chances de mais pólen ser utilizado na polinização. Isto porque maior quantidade de pólen estará disponível por período de tempo mais longo na flor e/ou no corpo da abelha, antes de ser armazenado nas escopas. Entretanto, espécies com flores eglandulosas (*B. lutea*, *B. muricata*, *H. aceroides*) além de atuarem como flores de engano dentro da categoria “flores de óleo” (cf. SAZIMA & SAZIMA 1989), têm a polinização mantida pela possibilidade da coleta de pólen pois algumas espécies de abelhas (p. ex., *E. affinis*, *E. flava*, *E. schrottkyi*) utilizam-nas como “flores de pólen”.

A ocorrência de coleta de pólen principalmente no período da manhã deve-se, provavelmente, ao fato de neste período ocorrer maior quantidade de pólen nas flores das espécies estudadas. O pólen, diferente do óleo, não é produzido continuamente e, nestas malpigiáceas, está totalmente exposto, podendo ser facilmente retirado por qualquer visitante, passivamente ou ativamente, por escovação, vibração ou catação (cf. VOGEL 1978). Em duas espécies de *Byrsonima*, GAGLIANONE (2000) registra que fêmeas de *Epicharis* coletaram exclusivamente pólen até às 1000h, embora em outros períodos da manhã e em outras espécies tenham misturado, durante o forrageio, coleta de pólen com coleta de óleo, como também relatado por SAZIMA &

SAZIMA (1989) em *B. muricata*. Segundo BUCHMANN (1983) as abelhas vibradoras geralmente coletam pólen pela manhã, quando este recurso ocorre em maior abundância nas anteras das flores.

Maior atividade pela manhã por parte dos principais polinizadores das malpiguiáceas estudadas provavelmente está relacionada com a maior quantidade de recurso disponível nas flores recém abertas neste período do dia, além das “sobras” do óleo nos elaióforos das flores de segundo dia. Em flores de *B. adenopoda* e *S. lalandianum* GAGLIANONE (2000) registrou visitas de abelhas *Epicharis* entre 0600-1300h e, esporadicamente, após este horário. Em *Byrsonima crassifolia* ALBUQUERQUE & RÊGO (1989) observaram que as abelhas da família Anthophoridae visitaram as flores preferencialmente de manhã, sendo as espécies de *Centris* mais ativas entre 0800-1000h, apresentando pouquíssima atividade no período da tarde. Pico de visitação semelhante foi observado por AMARAL & SIGRIST (1999) para *Centris* spp. em flores de *Banisteriopsis pubipetala*.

Neste estudo, a queda do número de visitas no período vespertino em relação ao matutino pode ser atribuída à diminuição da oferta de óleo nas flores, provavelmente devido ao grande número de visitantes e/ou visitas realizadas pela manhã, bem como talvez pela queda de produção de óleo nos elaióforos. De fato, por volta das 1300h é comum observar alguns polinizadores coletando óleo nos botões em pré-antese de algumas espécies, o que pode evidenciar a redução deste recurso nas flores. FRANKIE & HABER (1983) observaram que anthophorídeos de grande porte ( $\geq 12$ mm de comprimento, cf. PEDRO 1992) respondem rapidamente a alterações na secreção de recurso (no caso, néctar), ou seja, quando a secreção de néctar aumenta, o número de abelhas nas flores também aumenta.

A maioria das espécies estudadas apresenta muitas flores por dia o que torna a planta atrativa e os visitantes têm a tendência de visitar muitas flores por planta, promovendo polinizações que levam à geitonogamia. A geitonogamia é geneticamente equivalente à autogamia (ENDRESS 1994) e este comportamento das abelhas é pouco interessante especialmente para espécies obrigatoriamente xenógamas, como provavelmente é o caso de *D. bracteosa*, *S. lalandianum* e *M. cordifolia*. Assim, variação no nível de recurso oferecido pelas flores das malpiguiáceas pode ser interessante, uma vez que pode promover maior movimento interplantas, aumentando as chances de ocorrência de polinização cruzada.

A estratégia de forrageamento das espécies de *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca* nas malpiguiáceas estudadas parece ser do tipo “linha de captura” (“trap-lining”). Neste padrão de

forrageamento as abelhas forrageam, aparentemente, por longas distâncias e visitam repetidamente as mesmas plantas ao longo de uma rota de alimentação JANZEN (1971). Portanto, este comportamento pode estar favorecendo a polinização cruzada das espécies estudadas, especialmente aquelas que apresentam populações relativamente pequenas na área de estudo, ou seja, com menos de dez indivíduos. “Trap-lining” é o mais eficiente método de transferência de pólen à longa distância (ENDRESS 1994), principalmente entre plantas com baixa densidade populacional (JANZEN 1971). Estratégia semelhante foi adotada por fêmeas *Centris* spp. ao visitarem flores de *Qualea cordata* (FISCHER & GORDO 1993). De acordo com ROUBIK (1989) abelhas *Centris* de médio-grande porte ( $\geq 12$ mm comprimento, cf. FRANKIE *et al.* 1983) são capazes de forragear até 7km de distância. Na área de estudo diversas espécies de *Epicharis* e *Centris* que polinizam as malpigiáceas estudadas, utilizam estratégia “trap-lining” quando buscam néctar e/ou pólen em flores de espécies lianescetes de Bignoniaceae (AMARAL 1992) e Fabaceae (FRANCO 1995). Segundo ROUBIK (1989) o comportamento “trap-lining” pode ocorrer entre espécies que visitam flores de lianas ocorrentes em borda de floresta e que apresentam flores em diferentes alturas, como é o caso das malpigiáceas da RSG.

A predominância de visitas de abelhas *Epicharis* em relação a *Centris* nas malpigiáceas estudadas também foi observada na área de estudo nos anos 80 por Marlies e Ivan Sazima (com. pess.), apesar da maior riqueza de espécies de *Centris*. Maior frequência de *Epicharis* em relação a *Centris* em flores de diversas malpigiáceas de cerrado de Cajuru, SP, foi registrada por PEDRO (1992) e em dezessete espécies de Malpighiaceae ocorrentes na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, por Maria Cristina Gaglianone (com. pess.). Espécies de *Epicharis* demonstram menor versatilidade nos seus hábitos de coleta de óleo que as de *Centris*, que são capazes de retirar o óleo tanto em elaióforos epiteliais quanto tricômicos (NEFF & SIMPSON 1981, ver também VOGEL & MACHADO 1991). Neste sentido, as espécies de *Epicharis* podem apresentar maior dependência das Malpighiaceae como fonte de óleo que as de *Centris*, justificando de certa forma a maior frequência de visitas das espécies de *Epicharis* às flores das malpigiáceas estudadas.

Apesar do alto número de espécies de *Centris* observadas nas flores das espécies estudadas, poucas espécies deste gênero foram os polinizadores principais (*C. mocsaryi*, *C. nitens*) e/ou secundários (*C. collaris*, *C. mocsaryi*) das Malpighiaceae estudadas na RSG, sendo a maioria dos seus representantes polinizadores eventuais destas plantas. Em contrapartida, a maioria das espécies de *Epicharis* foi o polinizador principal e/ou secundário de dez, das doze espécies de

Malpighiaceae estudadas. De fato, *E. flava*, *E. schrottkyi* e *E. affinis* foram as espécies com maior taxa de visitação nas flores das Malpighiaceae estudadas, seguidas por *C. collaris* e *C. mocsaryi*. Estas espécies de *Epicharis* e ainda *E. analis* são as polinizadoras de *B. adenopoda* e *S. lalandianum* em área de cerrado de Luiz Antônio, SP (GAGLIANONE 2000). Várias das espécies de *Centris* e *Epicharis* encontradas nas malpigiúceas na RSG também foram polinizadoras principais e/ou secundárias de espécies de Bignoniaceae (AMARAL 1992) e Fabaceae da RSG (FRANCO 1995), onde buscaram néctar. A utilização de vários tipos de flores indica que estas abelhas são politrópicas (cf. ENDRESS 1994), o que parece ser favorável para as malpigiúceas, uma vez que nas regiões tropicais a fauna de abelhas é moderada em relação a rica flora melitófila (MICHENER 1979).

De acordo com SAZIMA & SAZIMA (1989), *E. schrottkyi* é uma das abelhas da família Anthophoridae mais comuns na RSG e talvez esta característica possa ser atribuída também aos demais polinizadores principais das Malpighiaceae da área (exceto *Monoeca* sp.1), que foram observados por mais de quatro meses, especialmente *E. flava* que ocorreu praticamente o ano todo. *E. flava*, *E. schrottkyi* e *C. collaris* também foram freqüentes nas malpigiúceas da RSG nos anos 80 (Marlies e Ivan Sazima, com. pess.). Espécies de *Epicharis*, incluindo *E. affinis*, *E. flava* e *E. schrottkyi*, foram importantes polinizadores de diversas espécies de Malpighiaceae, dentre elas *Banisteriopsis adenopoda* e *Stigmaphyllon lalandianum*, em cerrado de José Antônio, SP (GAGLIANONE 2000).

Uma espécie de *Monoeca* (*M.* sp.3) foi o polinizador principal de *H. aceroides* principalmente devido ao comportamento de visita às flores, apesar da baixa freqüência de visitas. Espécies de *Monoeca* são geralmente difíceis de serem encontradas e coletadas na natureza, pouco se conhecendo a respeito de sua taxonomia e biologia (Fernando César Vieira Zanella, Isabel Alves dos Santos, Maria Cristina Gaglianone, com. pess.). Na RSG as espécies de *Monoeca* restringiram-se a determinada época do ano, o que parece ser comum neste gênero (Fernando César Vieira Zanella, Maria Cristina Gaglianone, com. pess.).

A maioria das espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* visitou as flores das malpigiúceas estudadas para coletar óleo e, menos freqüentemente, pólen. Ao coletar óleo nas flores estas abelhas são pilhadores pois coletam o óleo abordando a flor pela região das glândulas, não contatando anteras e estigmas, exceto em flores menores como as de *H. aceroides* e *T. guilleminiana*, onde, eventualmente, contatam os órgãos sexuais da flor com a porção ventral do abdômen e as pernas posteriores. Em decorrência disto e, principalmente, pela freqüência de

visitação, algumas espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* são consideradas aqui como polinizadoras eventuais de *H. aceroides* e *T. guilleminiana*. Segundo VOGEL (1990) espécies destes gêneros coletam ilegitimamente o óleo em flores das malpiguiáceas americanas, mas sugere que estes grupos podem ser polinizadores dos gêneros de Malpighiaceae com flores pequenas. BARBOSA (1997) também considerou espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* como pilhadoras de flores de diversas malpiguiáceas em campo sujo de Uberlândia, MG. O comportamento inadequado à polinização apresentado pelas abelhas *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* quando coletam óleo nas malpiguiáceas também é mencionado em outros estudos (SAZIMA & SAZIMA 1989, RÊGO & ALBUQUERQUE 1989, PEDRO 1992) e pode ser em decorrência da posição das estruturas coletoras destas abelhas, isto é, na superfície externa do basitarso anterior, portanto do lado de “fora” da perna (o inverso das Centridini e das *Monoeca*), o que pode dificultar a coleta de óleo, se adotarem a postura de visita das Centridini e das espécies de *Monoeca* em flores de malpiguiáceas.

Nas espécies de Malpighiaceae estudadas as abelhas dos gêneros *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* também são consideradas como polinizadores eventuais quando coletam pólen. Espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* têm sido diversas vezes mencionadas como polinizadoras das malpiguiáceas americanas (e.g., GOTTSBERGER 1986, ALBUQUERQUE & MENDONÇA 1996), sendo esta conclusão provavelmente baseada no comportamento de coleta de pólen destas abelhas, quando eventualmente contatam os órgãos sexuais da flor. RÊGO & ALBUQUERQUE (1989) também consideram uma espécie de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia diversipes* polinizadores de *Byrsonima crassifolia* quando coletam pólen nas flores de modo semelhante ao observado neste estudo e também mencionam algumas coletas por vibração por parte destas abelhas.

A ocorrência de visitas de espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* nas flores ao longo do dia pode estar relacionada, dentre outros fatores, ao fato destas abelhas permanecerem durante longo período visitando as flores numa mesma planta, ocorrendo pouco movimento interplantas. Este comportamento não é vantajoso para a reprodução das malpiguiáceas, se considerarmos que promove predominantemente autopolinização e polinização cruzada geitonogâmica. Apesar da alta taxa de visitação, estas abelhas não são consideradas bons vetores de pólen das malpiguiáceas da RSG, mesmo entre as espécies autocompatíveis, uma vez que na maioria das vezes estas abelhas coletam óleo, sem contatar estigmas e anteras. Talvez para *T. guilleminiana*, que é autocompatível, estas abelhas possam ser importantes, uma vez que esta espécie pode ser polinizada também durante as visitas para coleta de óleo. Entretanto, as espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia*

podem ser importantes na polinização das malpigiáceas estudadas nos períodos do ano em que há queda ou ausência dos principais polinizadores, como por exemplo pode ter ocorrido em junho/96. FRANKIE *et al.* (1983) comentam que em uma área quando as espécies de grande porte são escassas, os visitantes de menor porte, quando abundantes, podem servir como polinizadores.

As abelhas da família Apidae foram visitantes esporádicos e oportunistas das flores de algumas das malpigiáceas estudadas, coletando apenas pólen nas flores, embora STEINER (1985a), BUCHMANN (1987), RÊGO & ALBUQUERQUE (1989) e PEDRO (1992) mencionem algumas espécies de *Trigona* como coletoras de óleo em flores de Malpighiaceae, apesar destas abelhas não apresentarem estruturas especializadas para a coleta de lipídios florais. Estas abelhas perfuram os elaióforos com as mandíbulas e coletam o óleo com as pernas anteriores (RÊGO & ALBUQUERQUE 1989, PEDRO 1992). O óleo talvez seja utilizado como provisão larval e/ou construção do ninho (cf. STEINER 1985a) ou, como sugere RÊGO & ALBUQUERQUE (1989), para garantir a aderência do pólen na superfície ventral do tórax, região pouco pilosa, a fim de transportar maior quantidade de pólen para o ninho.

Neste estudo, *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* foram, de modo geral, polinizadores eventuais das espécies de Malpighiaceae devido ao comportamento intrafloral e à frequência de visitas, semelhante ao discutido acima para *Paratetrapedia* e *Tetrapedia*, quando coletam pólen. Apesar do pequeno porte, *Plebeia droryana* foi considerada também polinizador eventual de algumas espécies, mas pilhador de pólen em outras devido à baixa frequência de visitas. *A. mellifera* e *T. spinipes* visitaram as flores apenas pela manhã, quando há mais pólen nas anteras, enquanto *Plebeia droryana* foi observada durante todo o dia forrageando numa mesma planta.

Além de espécies de Apidae, outros grupos de Hymenoptera podem ser observados nas flores das Malpighiaceae neotropicais, como por exemplo, Colletidae, Halictidae, Megachilidae, Pompilidae, Scoliidae, Vespidae (BARROS 1992, PEDRO 1992), embora nem todos sejam polinizadores desta plantas. ANDERSON (1979) menciona que os visitantes florais das Malpighiaceae neotropicais são predominantemente himenópteros pertencentes a poucas famílias. Apesar de não especialistas na coleta de óleo, estes himenópteros aproveitam o pólen (e às vezes o óleo), facilmente acessíveis nas flores destas malpigiáceas.

Os polinizadores pouco eficientes ou os pilhadores podem alterar a quantidade de recurso nas flores das malpigiáceas estudadas e assim aumentar a imprevisibilidade dos recursos florais, o que poderia promover nos polinizadores principais (abelhas de médio-grande porte) maior movimento interplantas e, portanto polinização cruzada xenogâmica. Considerações

semelhantes também são feitas por OLIVEIRA & SAZIMA (1990) para espécies de *Kielmeyera* (Guttiferae).

### Ocorrência dos visitantes florais

#### Nos anos 90

A maior riqueza de visitantes florais, especialmente da família Anthophoridae em 1996 com relação a 1997 pode estar relacionada a diversos fatores, dentre eles, o maior tempo de amostragem em 1996, a utilização de diferentes áreas amostrais nos dois anos, bem como as espécies de *Centris*, *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* não terem sido coletadas em 97 pois poderiam constar dos grupos *Centris* spp. e (*Para*)*Tetrapedia*. Com efeito, apenas algumas espécies destes três gêneros de Anthophoridae (além de *Nanotrigona testaceicornis* – Apidae) não ocorreram em 1996.

Os representantes de *Centris*, *Epicharis*, *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* foram observados nas flores das malpigiúceas estudadas na maioria dos meses amostrados, embora estes himenópteros tenham ocorrido principalmente no período mais quente e úmido conforme verificado também em outros estudos (GOTTSBERGER 1986, PEDRO 1992, GAGLIANONE 2000). CARVALHO & BEGO (1995) observaram no cerrado de Uberlândia, MG, que os indivíduos da família Anthophoridae apresentaram maior atividade de janeiro a abril (verão-outono/período mais úmido), concordando com os dados obtidos por BARBOSA (1997) em campo sujo na mesma localidade. PEDRO (1992) observou no cerrado de Cajuru, SP, que abelhas destes gêneros reduziram suas atividades durante o período de inverno e discute que temperaturas baixas parecem interferir na atividade destas abelhas (especialmente Centridini), como indica a ausência de forrageio durante o inverno, o mesmo não ocorrendo durante altos índices de precipitação e umidade relativa. Segundo GAGLIANONE (2000) a atividade de espécies de *Epicharis* em flores de Malpigiaceae ocorre o ano todo, mas especialmente na estação úmida.

Na RSG, o maior número de visitas e de espécies da família Anthophoridae registradas nas flores das malpigiúceas ocorreu entre (fevereiro)março-abril, com outro pico menor em (setembro)outubro-novembro. Este dois picos correspondem, basicamente, aos picos de floração da comunidade e guilda de Malpigiaceae estudada e pode ser resultado da maior quantidade de espécies e/ou indivíduos de Malpigiaceae em florescimento na área de estudo, especialmente de *D. bracteosa* e *S. lalandianum*. PEDRO (1992) discute que a maior abundância de espécies de

Centridini na primavera, em Cajuru, SP, parece ter sido influenciada pela floração intensa de *Byrsonima intermedia* e *B. crassa*. *Byrsonima intermedia* também foi responsável pelo elevado número de espécies de *Epicharis* em atividade durante outubro e dezembro no cerrado de Luiz Antônio, SP, onde ocorreu outro pico de atividade de *Epicharis* spp. em março-abril, quando há maior riqueza de espécies de Malpighiaceae em floração (GAGLIANONE 2000). Por outro lado, os picos de atividade destas abelhas nas malpigiáceas da RSG podem também estar relacionados ao ciclo de vida destas abelhas, que são solitárias e sazonais e, no estado de São Paulo, parecem apresentar pelo menos duas gerações por ano, uma na primavera, geralmente a partir de outubro, com máxima atividade em novembro-dezembro, e outra em fevereiro, às vezes estendendo-se até maio (Isabel Alves dos Santos, com. pess.).

Neste estudo parece ter havido certa correlação entre o período de atividade das abelhas polinizadoras durante o ano e a taxa de visitação nas flores, pois as espécies com maior período de atividade (p.ex., *E. flava*, *E. affinis*, *E. schrottkyi*, *C. collaris*, *C. mocsary*, *C. nitens*) foram geralmente as mais freqüentes às flores das malpigiáceas estudadas. *Epicharis flava* foi a espécie que apresentou maior atividade ao longo do ano na RSG. Segundo GAGLIANONE (2000), o longo período de atividade desta abelha pode estar relacionado ao fato desta espécie apresentar várias gerações durante o ano. De modo geral, as espécies de *Epicharis* observadas visitando as Malpighiaceae estudadas (exceto *E. obscura*) apresentam período de atividade acima de três meses (cf. PEDRO 1992, GAGLIANONE 2000), bem como as espécies de *Centris* de grande porte ( $\geq 20$ mm de comprimento). Na RSG, as espécies de *Centris* com menor porte ( $\leq 18$ mm de comprimento) foram muito importantes na polinização das malpigiáceas durante os meses de setembro-outubro quando a maioria das espécies de *Epicharis* (exceto *E. flava*) encontram-se aparentemente inativas ou ausentes. Em outros estudos espécies de *Centris* com menor porte também ocorrem preferencialmente durante este período (p. ex., PEDRO 1992, ALBUQUERQUE & MENDONÇA 1996), embora PEDRO (1992) tenha observado atividade de *Centris nitens* por mais de seis meses (agosto-fevereiro) em Cajuru, SP. Espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* a princípio parecem ocorrer na RSG durante todo o ano se considerarmos o grupo (*Para*)*Tetrapedia*. De acordo com PEDRO (1992) algumas espécies destes gêneros apresentam atividade na mesma época que as abelhas Centridini ou durante todo o ano, tendo atividade reduzida ou estando ausentes no inverno.

Nos anos 80 e 90

Algumas diferenças foram observadas quanto a riqueza de abelhas visitantes às flores das malpiguiáceas na RSG (especialmente da família Anthophoridae) entre o presente estudo e o realizado ca. de dez anos atrás (Marlies e Ivan Sazima, com. pess.). As diferenças ou variações estão relacionadas, basicamente, a ausência ou substituição de algumas espécies de visitantes florais, ao número de visitas registradas no total e por espécie, bem como a alterações ou trocas dos principais polinizadores de algumas espécies. Entretanto, estas variações podem ser resultado dos distintos métodos de amostragem utilizados em cada período. Desta forma, (1) as espécies de *Centris*, *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* não coletadas na década de 80 podem estar presentes nos grupos *Centris* spp. e (*Para*)*Tetrapedia* dos anos 90, respectivamente, e vice-versa; (2) a maior quantidade de visitas observada nos anos 90 é decorrente, provavelmente, do maior tempo de observação despendido neste período em relação à década anterior; (3) a mudança nos polinizadores principais e/ou secundários de algumas espécies pode ser devido ao tempo de observação despendido por espécie nos dois períodos, bem como a época do ano em que foram realizadas as observações dos visitantes florais nestas espécies. Além disso, nos anos 80 os visitantes florais foram observados em menor número de espécies de Malpighiaceae (9 spp.) que nos anos 90 (12 spp.).

Assim, após uma década, a riqueza de espécies e o padrão de ocorrência das abelhas visitantes, principalmente as da família Anthophoridae, bem como os grupos e espécies mais freqüentes às flores das malpiguiáceas foram relativamente semelhantes. Estes dados sugerem que a RSG, apesar de ser um fragmento florestal, parece estar fornecendo condições adequadas à sobrevivência das abelhas Anthophoridae na área e, conseqüentemente, à manutenção dos serviços de polinização para as Malpighiaceae da Reserva.

Na Reserva, a importância das espécies de Malpighiaceae na manutenção e sobrevivência destas abelhas Anthophoridae é indiscutível, pois constituem a principal ou a única fonte de óleo para estas abelhas. Dentre as espécies estudadas destacam-se *Dicella bracteosa*, *Stigmaphyllon lalandianum* e, em menor grau, *Mascagnia anisopetala*, pelo elevado número de indivíduos e/ou pelo extenso período de floração. Assim como na RSG, o óleo é o recurso chave para a sobrevivência de espécies de *Centris* de uma floresta de Costa Rica, sendo as espécies de Malpighiaceae, especialmente *Byrsonima crassifolia* e, menos freqüentemente, *Stigmaphyllon* sp., as principais fontes deste recurso na área (FRANKIE *et al.* 1989). Segundo FRANKIE *et al.* (1989) as áreas desta floresta com poucos indivíduos de *B. crassifolia* apresentam baixo nível

populacional de abelhas *Centris*; além disso diversas populações de espécies de *Centris* e *Epicharis* encontram-se em declínio ou em extinção em porções desta floresta submetidas ao fogo e a atividades agrícolas, que ocasionam redução na oferta de recursos florais (néctar, pólen e óleo) e dos sítios de nidificação e territorialidade para estas abelhas. JANZEN (1989) salienta que a perda de poucos hectares de hábitat para nidificação em um grupo de abelhas solitárias pode resultar na ausência de polinização das plantas em muitos quilômetros quadrados, numa menção clara sobre o papel destas abelhas como polinizadores de numerosas espécies vegetais.

Na RSG, o florescimento simultâneo de espécies que fornecem óleo, néctar e pólen como recurso para as abelhas Anthophoridae torna possível que populações deste grupo de abelhas sejam mantidas nesta formação florestal (FRANCO 1995). De acordo com VOGEL & WESTERKAMP (1991) espécies de *Centris* são mantidas numa determinada área somente se houver florescimento concomitante de espécies produtoras de néctar, pólen e óleo. Este mesmo argumento pode ser utilizado para os outros grupos de visitantes florais, bem como para a manutenção da reprodução sexuada das Malpighiaceae que dependem destes anthophorídeos para garantir sua polinização (ANDERSON 1979, VOGEL 1990). Na RSG diversas espécies de *Centris* e *Epicharis* visitam e polinizam espécies lianescentes de Bignoniaceae (AMARAL 1992) e Fabaceae (FRANCO 1995), bem como espécies arbóreas e arbustivas (MORELLATO 1991).

Desta forma, os efeitos negativos oriundos do processo de fragmentação e antropização a que está sendo submetida a RSG, parece não afetar tão seriamente o principal grupo de polinizadores das malpigiúceas da área, em comparação com as populações de Malpighiaceae estudadas, cujo processo de fragmentação parece estar afetando reprodução sexuada das espécies, conforme evidenciado pela baixa eficácia reprodutiva observada neste estudo. Isto porque, após dez anos, estes anthophorídeos ainda parecem encontrar condições favoráveis para sua sobrevivência e sua manutenção na área de estudo. Estas condições podem estar relacionadas ao fato de não terem ocorrido alterações drásticas nos arredores da mata entre os dois períodos de estudos, além da Reserva ser um fragmento relativamente grande (ca. 250 ha), podendo ainda manter fontes satisfatórias de pólen, néctar e óleo para as espécies de *Centris*, *Epicharis*, *Monoeca*, *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* (Anthophoridae), bem como fornecer locais e materiais adequados para a nidificação destas abelhas.

Os dados demonstram que os esforços do Poder Público e Privado no sentido de manter e preservar esta Reserva urbana na última década não tem sido em vão, pelo menos no que diz respeito às Malpighiaceae e seus polinizadores. A RSG tem se tornado uma das áreas mais

conhecidas no país em termos de estudos biológicos e, portanto, constitui-se em valioso instrumento para atividades conservacionistas e de manejo florestal (LEITÃO FILHO 1995, MORELLATO & LEITÃO FILHO 1995). NOGUEIRA-NETO (2000) salienta a importância dos fragmentos florestais sob diversos aspectos, como ecológico, paisagístico, social e diversificador e menciona que os numerosos fragmentos florestais existentes no estado de São Paulo representam imenso potencial ecológico e científico, que necessitam de acompanhamento e supervisão por parte do Poder Público, em âmbito municipal, estadual e federal.

## 5.7 – CONCLUSÕES

1. As espécies de Malpighiaceae estudadas são lianas que crescem sobre a vegetação ao longo das bordas da Reserva, bem como em clareiras e margem de trilhas que cortam a mata, correspondendo ao hábito predominante na família.
2. A comunidade e a guilda de Malpighiaceae estudadas apresentam padrão de florescimento contínuo e seqüencial ao longo do ano, ocorrendo dois picos de floração, ambos fora da estação seca e que podem estar relacionados com o pico de atividade das abelhas Anthophoridae na RSG. A maioria das espécies floresce uma vez por ano, por 2-5 meses, ocorrendo sobreposição de floração interespecífica nos períodos mais úmidos.
3. O auge da frutificação e da dispersão dos diásporos das Malpighiaceae ocorre no final da estação seca e início da transição para o período chuvoso, ocasião mais adequada para a dispersão dos frutos anemocóricos da maioria das espécies estudadas, bem como mais favorável para a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas; o desenvolvimento dos frutos parece se ajustar a este período.
4. As flores das malpighiáceas estudadas apresentam organização dos verticilos florais e atributos semelhantes aos já conhecidos para os representantes neotropicais desta família. A maioria das espécies estudadas oferece óleo, exceto *Banisteriopsis lutea*, produzido em glândulas epiteliais do cálice, como principal recurso para seus polinizadores.

5. Seis espécies são autocompatíveis, quatro exibem aparentemente autoincompatibilidade de ação tardia e uma espécie, *Banisteriopsis pubipetala*, é agamospérmica. Na RSG *B. pubipetala* apresenta flores funcionalmente femininas (pseudohermafroditismo) diferindo das demais espécies estudadas, que possuem flores hermafroditas, bem como de uma população desta espécie no MS. Em termos gerais, as flores hermafroditas das malpigiáceas apresentam mecanismos que impedem ou dificultam a autopolinização espontânea, dentre eles, a hercogamia e a presença de cutícula estigmática que impede a adesão do pólen ao estigma.
6. O tempo de crescimento e penetração dos tubos polínicos nos óvulos não diferiu entre flores autopolinizadas e aquelas submetidas a polinização cruzada, mesmo nas espécies autoincompatíveis.
7. A baixa eficácia reprodutiva observada neste estudo indica que as espécies estudadas estão com problemas na reprodução sexuada, decorrente em parte da fragmentação da RSG, que promoveu o isolamento reprodutivo das populações destas, conduzindo-as provavelmente à depressão endogâmica. A baixa produção de frutos nos experimentos de polinização pode também ser decorrente da presença de larvas de diversos insetos nos ovários das flores, do período relativamente extenso de desenvolvimento dos frutos de algumas espécies, bem como do serviço de polinização parcialmente ineficiente por parte dos vetores de pólen.
8. A baixa taxa de sementes viáveis nos frutos obtidos nos experimentos de polinização foi decorrente, provavelmente, da alta taxa de predação das sementes.
9. Diversas espécies de *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca* são os principais polinizadores das Malpighiaceae estudadas, utilizando a flor de modo apropriado durante a coleta de óleo e/ou pólen. Apesar de *Centris* apresentar maior riqueza de espécies, as espécies de *Epicharis* são os polinizadores principais e/ou secundários da maioria das malpigiáceas estudadas, destacando-se *E. flava*, *E. schrottkyi* e *E. affinis*.

10. Espécies de *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* (Anthophoridae) são pilhadoras quando coletam óleo nas flores, exceto em *Heteropterys aceroides* e *Tetrapterys guilleminiana*, espécies com flores de menor diâmetro. Ao coletar pólen, comportamento menos freqüente, estas abelhas podem ser polinizadores eventuais. Algumas espécies de Apidae são visitantes esporádicos, oportunistas e buscam pólen nas flores, quando podem funcionar como polinizadores eventuais.
11. De modo geral, não há diferenças evidentes nas estratégias de floração, na morfologia das flores e no comportamento dos polinizadores das espécies de Malpighiaceae estudadas em relação aos demais membros neotropicais da família.
12. Após uma década, a riqueza de espécies e o padrão de ocorrência dos visitantes florais, principalmente da família Anthophoridae, são relativamente semelhantes, bem como os principais polinizadores, apesar dos diferentes métodos de amostragem. Estes dados sugerem que ao menos para os principais polinizadores, a RSG, mesmo sendo um fragmento florestal, mantém condições adequadas à sobrevivência e manutenção destas abelhas, como fontes satisfatórias de pólen, néctar e óleo, bem como, provavelmente, locais e materiais adequados a nidificação destas abelhas.
13. Neste contexto, as Malpighiaceae constituem grupo chave dentro da RSG, por ser o principal grupo de plantas que oferece óleo para as abelhas da família Anthophoridae. Três espécies, *Dicella bracteosa*, *Stigmaphyllon lalandianum* e *Mascagnia anisopetala*, destacam-se pelo elevado número de indivíduos e/ou extenso período de floração.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, P.M.C. & MENDONÇA, J.A.C. 1996. Anthophoridae (Hymenoptera; Apoidea) e flora associada em uma formação de cerrado no município de Barreirinhas, Maranhão, Brasil. *Acta Amazonica*, **26**: 45-54.
- ALBUQUERQUE, P.M.C. & RÊGO, M.M.C. 1989. Fenologia das abelhas visitantes de murici (*Byrsonima crassifolia*, Malpighiaceae). *Bol. Mus. para. "Emílio Goeldi", Sér. Zool.*, **5(2)**: 163-178.
- AMARAL, J.R.E. & SIGRIST, M.R. 1999. *Banisteriopsis pubipetala* Jussieu: fenologia e polinização por abelhas Anthophoridae. In (resumos): IV Caeb – Congresso aberto aos estudantes de biologia, Campinas. p. 53.
- AMARAL, M.E.C. 1992. Ecologia floral de dez espécies da tribo Bignonieae (Bignoniaceae), em uma floresta semidecídua, no município de Campinas, São Paulo. Tese de Doutorado (Ecologia), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 189p.
- ANDERSON, C. 1982. A monograph of the genus *Peixotoa* (Malpighiaceae). *Contr. Univ. Mich. Herb.*, **15**: 1-92.
- ANDERSON, C. 1997. Monograph of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Syst. Bot.*, **51**: 1-313.
- ANDERSON, W.R. 1977. Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra*, **7**: 5-18.
- ANDERSON, W.R. 1979. Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica*, **11(3)**: 219-223.
- ANDERSON, W.R. 1980. Cryptic self-fertilization in Malpighiaceae. *Science*, **207**: 892-893.
- ANDERSON, W.R. 1981. Malpighiaceae. The botany of Guayana Highland. Part XI. *Mem. New York Bot. Gard.*, **32**: 21-305.
- ANDERSON, W.R. 1990. The origin of the Malpighiaceae - the evidence from morphology. *Mem. New York Bot. Gard.*, **64**: 219-224.
- ARAÚJO, A.R.B., 1994. Morfologia de frutos, sementes e plântulas, tipo e aspectos da germinação de algumas espécies de Malpighiaceae. Tese de Mestrado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 100p.
- AUGSPURGER, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution*, **34**: 475-488.

- BARBOSA, A.A.A. 1997. **Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo, Uberlândia/MG**. Dissertação de Doutorado (Ecologia), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 189p.
- BARROS, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revta. brasil. Biol.*, 52(2): 343-353.
- BARROSO, G.M., PEIXOTO, A.L., ICHASO, C.L.F., COSTA, C.G., GUIMARÃES, E.F. & LIMA, H.C. de 1991. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. vol. 2, 2ª impr., Imprensa Univ. UFV, Viçosa. 377p.
- BARROSO, G.M., MORIM, M.P., PEIXOTO A.L. & ICHASO, C.L.F. 1999. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Ed. UFV, Viçosa. 443p.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding system of tree species of lowland tropical community. *Evolution*, 28: 85-92.
- BENTLEY, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 407-427.
- BERNACCI, L.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1996. Flora fanerogâmica da floresta da Fazenda São Vicente, Campinas, SP. *Revta. Brasil. Bot.*, 19(2): 149-164.
- BOCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15: 81-89.
- BRODY, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78: 1624-1631.
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in Angiosperm. *In*: C.E. Jones & R.J. Little (eds): **Handbook of pollination biology**. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York. p. 73-113.
- BUCHMANN, S.L. 1985. Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *J. Kansas. Entomol. Soc.*, 58: 517-525.
- BUCHMANN, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and theirs bees. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 343-369.
- CAMPOS, L.A. de O. 2000. Uso de ninhos armadilhas no estudo da biologia de vespas e abelhas que nidificam em orifícios pré-existentes e seus associados. **Anais do IV Encontro sobre Abelhas (Ribeirão Preto)**: 118-120.
- CARVALHO, A.M.C. & BEGO, L.R. 1995. Seasonality of dominant species of bees in the Panga Ecological Reserve, cerrado, Uberlândia, MG. *An. Soc. Entomol. Brasil*, 24: 329-337.
- CASTELLANI, T.T. & STUBBLEBINE, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. *Revta. brasil. Bot.* 16(2): 181-203.

- COCUCCI, A.A., HOLGADO, A.M. & ANTON, A.M. 1996. Estudio morfológico y anatómico de los eleóforos pedicelados de *Dinemandra ericoides*, malpigiácea endémica del desierto de Atacama, Chile. *Darwiniana*, **34(1-4)**: 183-192.
- COLLEVATTI, R.G., LOPES, F.S. & AMARAL, M.E. 1997. Reproductive success in the tropical weed *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae): spatial and temporal variation in seed set. *Rev. Biol. Trop.*, **45**: 1395-1399.
- CROAT, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica*, **7**: 270-277.
- DAFNI, A. 1992. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford University Press, New York. 250p.
- DAFNI, A. & GIURFA, M. 1998. Nectar guides and insects pattern recognition – a reconsideration. *Anais do 3º Encontro sobre Abelhas (Ribeirão Preto)*: 55-66.
- DODSON, H.E.M. 1989. Pollenkitt in plant reproduction. *In*: J.H. Bock & J.B. Linhart (eds.) **The evolutionary ecology of plants**. Westview Press, Boulder. p. 227-246.
- DULBERGER, R., SMITH, M.B. & BAWA, K.S. 1994. The stigmatic orifice in *Cassia*, *Senna*, and *Chamaecrista* (Caesalpinaceae): morphological variation, function during pollination, and possible adaptive significance. *Amer. J. Bot.*, **81**: 1390-1396.
- ENDRESS, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge Univ. Press. 511p.
- FAEGRI, K. & van der PIJL, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford. 244p.
- FIGUEIREDO, R.A. 1997. **Fenologia e ecologia da polinização de espécies de Piperaceae em mata semidecídua do sudeste brasileiro**. Tese de Doutorado (Ecologia), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 145p.
- FISCHER, E.A. & GORDO, M. 1993. *Qualea cordata*, pollination by the territorial bee *Centris tarsata* in the “campos rupestres”, Brazil. *Ciência e Cultura*, **45**: 144-147.
- FORNI-MARTINS, E.R., PINTO-MAGLIO, C.A.F. & CRUZ, N.D.D. 1995. Chromosome numbers in Brazilian cerrado plants. *Revta. brasil. Gen.*, **18(2)**: 281-288.
- FRANCO, A.L.M. 1995. **Ecologia da polinização e biologia reprodutiva de sete espécies de Phasoleae (Fabaceae)**. Tese de Doutorado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 123p.
- FRANKIE, G.W. & HABER, W.A. 1983. Why bees move among mass-flowering neotropical trees. *In*: C.E. Jones & R.J. Little (eds.): **Handbook of pollination biology**. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York. p. 360-372.

- FRANKIE, G.W., HABER, W.A., OPLER, P.A. & BAWA, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. *In*: C.E. Jones & R.J. Little (eds.): **Handbook of pollination biology**. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York. p. 411-447.
- FRANKIE, G.W., VINSON, S.B. & WILLIAMS, H. 1989. Ecological and evolutionary sorting of 12 sympatric species of *Centris* bees in Costa Rican dry forest. *In*: J.H. Bock & J.B. Linhart (eds.): **The evolutionary ecology of plants**. Westview Press, Boulder. p. 536-549.
- FUTUYMA, D.J. 1993. **Biologia evolutiva**. 2ª ed., 2ª impr., Sociedade Brasileira de Genética/CNPQ. 631p.
- GAGLIANONE, M.C. 2000. Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de cerrado. **Anais do IV Encontro sobre Abelhas (Ribeirão Preto)**: 246-252.
- GARWOOD, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecol. Monographs**, 53: 159-181.
- GATES, B. 1982. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). **Flora Neotropica, Monographs**30: 1-237.
- GENTRY, A.H. 1991a. Distribution and evolution of climbing plants. *In*: F. E. Putz & H.A. Mooney (eds.): **The biology of vines**. Cambridge Univ. Press, Cambridge. p. 3-45.
- GENTRY, A.H. 1991b. Breeding and dispersal systems of lianas. *In*: F. E. Putz & H.A. Mooney (eds.): **The biology of vines**. Cambridge Univ. Press, Cambridge. p. 393-423.
- GIBBS, P.E. & BIANCHI, M. 1993. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. **Bot. Acta**, 106: 64-71.
- GIBBS, P.E., OLIVEIRA, P.E. & BIANCHI, M.B. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stignocarpa* (Leguminosae – Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the brazilian cerrados. **Int. J. Plant Sci.** 160: 72-78.
- GOLDENBERG, R. & SHEPHERD, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "cerrado" vegetation. **Pl. Syst. Evol.**, 211: 13-29.
- GORI, D.F. 1983. Post-pollination phenomena and adaptative floral changes. *In*: C.E. Jones & R.J. Little (eds): **Handbook of pollination biology**. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York. p. 31-49.
- GOTTSBERGER, G. 1986. Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. **Pl. Syst. Evol.**, 152: 29-45.
- GOTTSBERTGER, G., CAMARGO, J.M.F. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. A bee-pollinated tropical community: the beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. **Bot. Jahrb. Syst.**, 109: 469-500.

- GRANT, V. 1981. **Plant speciation**. Columbia University Press, New York.
- GROMBONE-GUARATINI, M.T. 1999. **Dinâmica de uma floresta semidecidual: o banco, a chuva de sementes e o estrato de regeneração**. Tese de Doutorado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 150p.
- HAUMAN-MERCK, L. 1913. Observations sur la pollination d'une Malpighiacée du genre *Stigmaphyllon*. **Rec. Inst. Bot. Univ. Bruxelles**, 9: 21-27.
- HEGARTY, E.E. 1990. Leaf life-span and leafing phenology of lianes and associated trees during a rainforest succession. **Journal of Ecology**, 78: 300-312.
- HEGARTY, E.E. & CABALLÉ, G. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. *In*: F. E. Putz & H.A. Mooney (eds.): **The biology of vines**. Cambridge Univ. Press, Cambridge. p. 313-335.
- IBARRA-MARÍNQUEZ, G., SANCHEZ-GARFIAS, B. & GONZÁLEZ-GARCIA, L. 1991. Fenologia de lianas y arboles anemócoros en una selva calido-húmeda de Mexico. **Biotropica**, 23(3): 242-254.
- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, 171: 203-205.
- JANZEN, D.H. 1989. Affirmative action for insects in tropical National Parks. *In*: J.H. Bock & J.B. Linhart (eds.) **The evolutionary ecology of plants**. Westview Press, Boulder. p. 579-588.
- JOHANSEN D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York. 523p.
- KEVAN, P.G. 1983. Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. *In*: C.E. Jones & R.J. Little: **Handbook of pollination biology**. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York. p. 3-30.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. 1983. Insects as flowers visitors and pollinators. **Ann. Rev. Entomol.**, 28: 407-453.
- KIM, A.C. 1996. **Lianas da Mata Atlântica do estado de São Paulo**. Tese de Mestrado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 211p.
- KNUTH, P. 1905. **Handbuch der Blütenbiologie**. Engelmann, Leipzig.
- LARCHER, W. 2000. **Ecofisiologia vegetal**. RIMA Artes e Textos, São Carlos. 531p.
- LEHNER, P.E. 1979. **Handbook of ethological methods**. Garland STP Press, New York. 403p.
- LEITÃO FILHO, H. F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. *In*: P.C. Morellato & H.F. Leitão Filho (orgs.): **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana. Reserva de Santa Genebra**. Editora da UNICAMP. p. 19-36.

- LEWIS, G. & GIBBS, P. 1999. Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the caatinga of north-eastern Brazil. *Pl. Syst. Evol.*, **217**: 43-53.
- LITTLE, R.J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. *In*: C.E. Jones & R.J. Little (eds.): **Handbook of pollination biology**. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York. p. 294-309.
- LLOYD, D.G. & SCHOEN, D.J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.*, **153**: 358-369.
- LOBREAU-CALLEN, D. 1989. Les Malpighiaceae et leurs pollinisateurs. Coadaptation ou coévolution. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), Sect. B, IV*, **11**: 79-94.
- MARCOS FILHO, J., ACERO, S.M. & SILVA, W.R. 1987. **Avaliação da qualidade das sementes**. Felaq. 230p.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technol.*, **34**: 125.
- MICHENER, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **66**: 277-347.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua do sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado (Ecologia), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 176p.
- MORELLATO, P.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1995. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana. Reserva de Santa Genebra**. Editora da UNICAMP. 136p.
- MORELLATO, P.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica*, **28(2)**: 180-191.
- MOSQUIN, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos*, **22**: 398-402.
- NEFF, J.L. & SIMPSON, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *J. Kansas Ent. Soc.*, **54(1)**: 95-123.
- NEWTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, **26 (2)**: 141-159.
- NOGUEIRA-NETO, P. 2000. Uma conversa sobre fragmentos florestais, pequenas populações e abelhas indígenas. *Anais do IV Encontro sobre Abelhas (Ribeirão Preto)*: 27-34.
- OLIVEIRA, P.E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva de espécies de cerrado. *In*: S.M. Sano & S.P. de Almeida (eds.): **Cerrado: ambiente e flora**. EMBRAPA, Planaltina, DF. P. 169-192.

- OLIVEIRA, P.E.A.M. & SAZIMA, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian vegetation. *Pl. Syst. Evol.*, **172**: 35-49.
- OLIVEIRA, P.E. & SILVA, J.C.S. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *J. Trop. Ecol.*, **9**: 67-79.
- OLIVEIRA, P.E., GIBBS, P.E. & BIANCHI, M. 1991. Pollination and breeding system of *Vellozia squamata* (Liliales: Velloziaceae): a species of the Brazilian cerrados. *Bot. Acta*, **104**: 392-398.
- OLIVEIRA, P.E., GIBBS, P.E., BARBOSA, A.A. & TALAVERA, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. *Pl. Syst. Evol.*, **179**: 207-219.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.*, **3**: 231-236.
- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. & 1991. Seasonality of climbers: a review and example from Costa Rican dry forest. In: F. E. Putz & H.A. Mooney (eds.): **The biology of vines**. Cambridge Univ. Press, Cambridge. p. 377-391.
- PASCHOAL, M. & GALETTI, M. 1995. Seasonal food use by the neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in southeastern Brazil. *Biotropica*, **27**(2): 268-273.
- PASSOS, L. C. 1995. **Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de Croton (Euphorbiaceae) em mata semidecídua**. Tese de Mestrado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 84p.
- PEDRO, S.R. de M. 1992. **Sobre as abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em um ecossistema de cerrado (Cajuru, NE do estado de São Paulo): composição, fenologia e visita às flores**. Tese de Mestrado (Entomologia), Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 200p.
- PERCIVAL, M. 1965. **Floral biology**. Pergamon Press, London.
- PINHEIRO, M.C.B., LIMA, H.A, CORREIA, M.C.R & ORMOND, W.T. 1996. **Malpighiaceae: interação pólen/estigma**. In (resumos): XLVII Congr. Nac. Bot., p.414.
- POWEL, E.A. & JONES, C.E. 1983. Floral mutualism in *Lupinus benthamii* (Fabaceae) and *Delphinium parryi* (Ranunculaceae). In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.): **Handbook of pollination biology**. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York. p. 310-329.
- PRIMACK, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16**: 15-37.
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1972. **The pollination of flowers**. Taplinger Publ. Company, New York.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. **The natural history of pollination**. Harper Collins, London. 479p.

- PROENÇA, C.E.B. 1992. Buzz pollination – older and more widespread than we think? *J. Trop. Ecol.*, **8**: 115-120.
- PROENÇA, C.E.B. & GIBBS, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytol.*, **126**: 343-354.
- PUTZ, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, **65**(6): 1713-1724.
- PUTZ, F.F. & MOONEY, H.A. 1991. *The biology of vines*. Cambridge Univ. Press., Cambridge. 524p.
- PYKE, G. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 523-575.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16**: 179-214.
- RÊGO, M.A.G. & ALBUQUERQUE, P.M.C. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, Sér. Zool.*, **5**(2): 179-193.
- REZENDE, A.A. 1997. **Levantamento florístico das espécies de lianas da Estação Ecológica do Noroeste Paulista – São José do Rio Preto/Mirassol, SP, chave de identificação e diagnoses**. Tese de Mestrado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 99p.
- RICHARDS, A.J. 1986. **Plant breeding systems**. George Allen & Unwin Ltd., London. 529p.
- ROMANIUC NETO, S. & GODOI, J.V. 1994. **Estudos fitossociológicos das lianas em um trecho de mata ciliar em Moji-Guaçu, SP, Brasil**. *In* (resumos): II Congresso de Ecologia do Brasil, p. 235.
- ROUBIK, D.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press. 514p.
- RUIZ, T.Z. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, **10**(3): 221-230.
- SANCHES, M.C. 1997. **Espécies de lianas da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas-SP.: longevidade das sementes e crescimento inicial**. Tese de Mestrado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 81p.
- SANTOS, R.S.B. 1963. Klimatodiagramm – Weltatlas de H. Walter e H. Lieth. *Rev. Bras. Geogr.*, **25**: 119-129.
- SAZIMA, M. 1986. **Fenologia de Malpighiaceae e ocorrência de Anthophoridae em mata mesófila, Campinas, São Paulo**. *In* (resumos): VI Congr. Soc. Bot. S. Paulo, p.89.

- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Bot. Acta*, **102**: 106-111.
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *Bot. Review*, **52**: 195-219.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Revta. brasil. Biol.*, **48(4)**: 651-663.
- SILVA, A.G. da 1997. **Fragrâncias e néctar florais na determinação de padrões horários de visitação às flores de cinco espécies vegetais.** Tese de Doutorado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 142p.
- SIMPSON, B.B. 1989. Pollination biology and taxonomy of *Dinemandra* and *Dinemagonum* (Malpighiaceae). *Syst. Bot.*, **14(3)**: 408-426.
- SIMPSON, B.B & NEFF, J.L. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **68**: 301-302.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1997. **Biometry.** 3ª ed., W.H. Freeman & Company, New York. 887p.
- STEINER, K.E. 1985a. Functional dioicism in the Malpighiaceae: *Spachea membranaceae* Cuatr. *Amer. J. Bot.*, **72(10)**: 1537-1543.
- STEINER, K.E. 1985b. The role of nectar and oil in the pollination of *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae) by *Epicharis* bees (Anthophoridae) in Panama. *Biotropica*, **17**: 217-229.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **12**: 253-279.
- STEPHENSON, A.G. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? *Evolution*, **36**: 762-767.
- STRANGHETTI, V. 1996. **Levantamento florístico das espécies vasculares de uma floresta estacional do norte do estado de São Paulo, Estação Ecológica de Paulo de Faria.** Tese de Doutorado (Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 163p.
- STRATTON, D.A. 1989. Longevity of individual flowers in a Costa Rican cloud forest: ecological correlates and phylogenetic constraints. *Biotropica*, **21**: 308-318.
- SUBRAIMANIAN, R.B., ARUMUGASAMY, K. & INAMDAR, J.A. 1990. Studies in the secretory gland of *Hiptage sericea* (Malpighiaceae). *Nord. J. Bot.*, **10**: 57-62.
- TAYLOR, D.W. & CREPET, W. 1987. Fossil floral evidence of Malpighiaceae and an early plant-pollinator relationship. *Amer. J. Bot.*, **74(2)**: 274-286.

- VAUGHTON, G. 1990. Seasonal variation in honeyeater foraging behaviour, inflorescence abundance and fruit set in *Banksia spinulosa* (Proteaceae). *Aust. J. Ecol.*, **15**: 109-116.
- VIEIRA, A.C. de M. 1996. **Morfologia dos estigmas de *Peixotoa hispidula* Juss. (Malpighiaceae).** In (resumos): XLVII Congr. Nac. Bot. p.414
- VINSON, S.B., WILLIAMS, H.J., FRANKIE, G.W. & SHRUM, G. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica*, **29**(1): 76-83.
- VOGEL, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: A.J. Richards (ed.): **The pollination of flowers by insects.** (Linnean Society Symp. Series, n° 6). P. 89-96.
- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds): **Physiological Plant Ecology III.** Springer Verlag, Berlin. p. 559-623.
- VOGEL, S. 1988. Ölblumensymbiosen - Parallelismus und andere Aspekte ihrer Entwicklung in Raum und Zeit. *Z. Zool. Syst. Evol.*, **26**: 341-362.
- VOGEL, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem. New York Bot. Gard.*, **55**: 341-362.
- VOGEL, S. & MACHADO, I.S. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Pl. Syst. Evol.*, **178**: 153-178.
- VOGEL, S. & WESTERKAMP, C. 1991. Pollination: na integrating factor of biocenoses. In: A. Seitz & V. Loeschcke (eds): **Species conservation: a population-biological approach.** Birkhäuser Verlag, Basel. p. 159-170.
- WASER, N.M. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in Ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia*, **39**: 107-121.
- WEBERLING, F. 1992. **Morphology of flowers and inflorescences.** Cambridge University Press, Cambridge. 405p.
- WESTERKAMP, C. 1998. Bee flowers with adaptations against bees: the keel blossoms. *Anais do 3º Encontro sobre Abelhas (Ribeirão Preto)*: 92-100.
- YUNUS, D. 1990(1991). Studies in the pollen morphology of Malpighiaceae. *Phytomorphology*, **40**(1-2): 21-26.
- ZAR, J.H. 1996. **Biostatistical analysis.** 3 ed. Prentice Hall., Inc., New Jersey.

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL  
SEÇÃO CIRCULANTE



