

**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *Passiflora suberosa* LINNAEUS**  
**(PASSIFLORACEAE)**

**Mônica Fagundes Acioli**

**Orientador: Prof. Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira**

**Porto Alegre, julho de 2003**

**ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *Passiflora suberosa* LINNAEUS  
(PASSIFLORACEAE)**

**Mônica Fagundes Acioli**

**Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia, no Instituto de  
Biociências da Universidade  
Federal do Rio Grande do Sul  
como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Mestre em  
Ecologia.**

**Orientador: Prof. Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira**

**Porto Alegre, julho de 2003.**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiro e especialmente ao professor Gilson Rudinei Pires Moreira pela dedicada e criteriosa orientação, pelo respeito e profissionalismo e pelo aprendizado adquirido ao longo do tempo em que trabalhamos juntos.

Aos colegas do Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos pelo agradável convívio. Em especial à colega e amiga Daniela Rodrigues pelo incentivo e auxílio profissional, à Elisete Gauer e Vidica Bianchi pela solidariedade cotidiana.

À professora Danúncia Urban e Gabriel Augusto Rodrigues de Mello da Universidade Federal do Paraná pela identificação dos insetos.

À Cristiano Feldens Schwertner pelas fotos. Ao amigo e colega Lucas Augusto Kaminski pela edição das imagens.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos pelo apoio sempre que necessário, em especial à Luiz Ernesto Costa Schmidt pela disponibilidade e competente auxílio em diversas etapas desse trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pela oportunidade concedida e apoio durante o Curso de Mestrado.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico, CNPq, pela bolsa de estudo concedida.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul entidade que me proporcionou chegar até aqui.

## RESUMO

*Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae), uma espécie de maracujá nativa no Rio Grande do Sul, é estudada em relação à biologia reprodutiva e ao processo de polinização. As avaliações são realizadas em populações cultivadas de *P. suberosa* presentes em áreas urbanas no Município de Porto Alegre, RS. Aspectos concernentes à biologia floral foram avaliados em uma população do Campus do Vale (UFRGS). A observação e coleta dos visitantes florais foi realizada em um jardim residencial, no bairro Passo da Areia. Avalia-se o sistema reprodutivo de *P. suberosa* em condições de campo através de três tratamentos: xenogamia, autogamia espontânea e autogamia manual. Um grupo de flores é marcado e deixado em condições naturais (controle) para se observar a formação de frutos. O padrão de produção e o volume de néctar produzido foram observados em flores isoladas e amostradas a cada duas horas das 8 as 18 horas. O efeito provocado pela remoção intermitente de néctar foi avaliado nas mesmas flores. A quantidade diária de néctar produzida foi avaliada utilizando-se um novo conjunto de flores à cada amostragem. Para verificar o padrão de disponibilização diária de pólen, amostrou-se flores isoladas a cada 30 minutos, das 7 às 14 horas. Similarmente, flores não isoladas foram avaliadas para determinar quanto tempo o pólen permanece disponível na presença dos visitantes florais. A receptividade do estigma foi testada *in vivo*, por meio de polinização manual em flores emasculadas, das 8 até as 18 horas. Os visitantes florais foram monitorados de dezembro de 2001 a novembro de 2002. Observações seguidas de coleta foram realizadas a cada quinze dias, no período entre as 8 e 14 horas. Nessas ocasiões, as flores abertas foram contadas e registrava-se a posição das tépalas, anteras e estigmas. Os visitantes florais foram observados em relação a hora da visita, contato com anteras e/ou estigmas, parte do corpo que contactava as estruturas reprodutivas, presença de pólen no corpo e taxa de

visita. Os grãos de pólen aderidos no dorso dos insetos foram montados em lâminas microscópicas e analisados em laboratório. Os resultados indicam que *P. suberosa* é autocompatível, entretanto a autofecundação espontânea não parece ser freqüente devido a posição das anteras e estigmas na flor. O pólen não é disponibilizado de forma gradual, devido ao fato das cinco anteras de uma mesma flor tornarem-se deiscentes em tempos diferentes, desde a abertura da flor até o final da manhã, período em que todo o pólen está disponível. O número de flores com estigmas receptivos na população variou durante o dia, sendo o período entre 10 e 15 horas aquele em que se observou o maior número de flores receptivas. As flores de *P. suberosa* já abriram com algum néctar disponível e continuaram produzindo. As 10 horas observou-se o volume máximo de néctar produzido durante o dia. As flores foram visitadas principalmente por *Polybia ignobilis*, *Pachodynerus guadulpensis*, *Polistes versicolor*, *Polistes cavapytiformis* (Vespidae), por *Augochloropsis* sp. e *Augochlorella ephyra* (Halictidae) e por *Apis mellifera* (Apidae). Ainda que todos os visitantes florais amostrados possam polinizar as flores, *Polybia ignobilis*, dado os seus atributos morfológicos, padrão comportamental de forrageio e a grande quantidade de pólen amostrada sobre a região dorsal do tórax, foi aquela que efetivamente contribuiu para a polinização da população de *P. suberosa* estudada.

Palavras-chave: *Passiflora suberosa*, biologia floral, ecologia da polinização, Hymenoptera.

## ABSTRACT

This study is concerned with the pollination biology of *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae), a passion vine native to Rio Grande Sul state. Experiments were carried out with cultivated plants located in the urban area of Porto Alegre county. Evaluations related to floral biology were performed on a passion vine garden existing at the Zoology Department, Campus do Vale, Federal University of Rio Grande do Sul. Insect pollinators were evaluated on a private *P. suberosa* plantation sited in the residence area of Passo D'Areia, a suburb of Porto Alegre city. The existence of two breeding system types was evaluated: obligate xenogamy and obligate autogamy. An extra group of plants were hand pollinated (control for obligate autogamy). For general comparison, another group of marked plants, left free from any treatment, was evaluated. Nectar production rates were quantified upon bagged flowers at every two hours from eight a. m. to six p.m, using new flowers each time. Nectar secretion periodicity was measured on additional flowers at the same interval, using the same flowers all time. Pollen grain number per flower was estimated on bagged plants every thirty minutes from seven a.m. to two p.m. Timing of pollen removal by insects was quantified at the same time interval on additional uncovered plants. By using cross-pollination, stigma receptivity was determined *in vivo* at every hour from eight a.m. to six p.m. Rate of flowering and pollinator activity on flowers was evaluated every fifteen days from December 2001 to November 2002. Focal observations were performed continuously from eight a.m. to two p.m., concomitantly to registration of flower structure movement rates (stigmas and anthers) and identification of pollinator behaviors related to these structures. Pollen removed by insects was identified and counted under a compound microscope, by mounting their notal pollen loads on slides. The data

demonstrated *P. suberosa* is self-compatible. They also suggested self-fertilization is not frequent due to differences between movement rates of stigmas and anthers. Since anthers of a given flower opened at different times, pollen was available for pollinators gradually throughout the morning. Stigma receptivity was greater from ten a.m. to three p.m. Nectar secretion started before anthesis. It increased progressively, being greatest about 10 a.m. Flowers were visited by *Pachodynerus guadulpensis*, *Polistes versicolor*, *Polistes cavaptiformis* (Vespidae), *Augochloropsis* sp., *Augochlorella ephyra* (Halictidae) and *Apis mellifera* (Apidae). Although all of them could pollinate the flowers, *P. ignobilis* showed specific morphological attributes associated with foraging behaviors and timing compatible to floral biology, as well significantly greater pollen loads. Thus, it was considered as the effective *P. suberosa* pollinator.

Key words: Passion vines, *Passiflora suberosa*, floral biology, pollination ecology, Hymenoptera

## SUMÁRIO

	páginas
1. INTRODUÇÃO.....	01
1.1 Reprodução e polinização em plantas.....	01
1.2 Sistema de estudo.....	04
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.2 Áreas de estudo.....	11
2.3 Procedimentos experimentais.....	13
2.2.1 Sistema reprodutivo.....	13
2.2.2 Produção de néctar.....	14
2.2.3 Disponibilidade do pólen.....	15
2.2.4 Receptividade do estigma.....	16
2.2.5 Visitantes florais.....	18
3. RESULTADOS.....	20
3.1 Sistema reprodutivo.....	20
3.2 Néctar.....	23
3.3 Disponibilidade do pólen.....	23
3.4 Receptividade do estigma.....	27
3.5 Visitantes florais.....	27
3.5.1 Variação temporal no ano.....	27
3.5.2 Variação temporal diária.....	31
3.5.3 Quantidade de pólen.....	35
3.5.4 Comportamento dos visitantes florais.....	35
4. DISCUSSÃO.....	44
4.1 Sistema reprodutivo.....	44
4.2 Disponibilização do pólen.....	48
4.3 Receptividade do estigma.....	51



4.4 Néctar.....	52
4.5 Visitantes florais.....	55
5. CONCLUSÕES.....	60
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62

## LISTA DE FIGURAS

	páginas
Figura 1. Ramo (A), flor (B) e frutos imaturos (C) de <i>P. suberosa</i> .....	08
Figura 2. Áreas de estudo.....	12
Figura 3. Grade milimetrada, disposta sobre lamínula, utilizada para avaliação quantitativa dos grãos de pólen.....	17
Figura 4. Semi-círculo adotado como referência para a determinação das posições das peças florais de <i>P. suberosa</i> .....	19
Figura 5. Variação temporal no volume (média $\pm$ erro padrão) de néctar nas flores de <i>P. suberosa</i> .....	24
Figura 6. Variação no volume (média $\pm$ erro padrão) de néctar presente em flores de <i>P. suberosa</i> .....	25
Figura 7. Variação no número (média $\pm$ erro padrão) de grãos de pólen amostrados em flores de <i>P. suberosa</i> .....	26
Figura 8. Variação diária na produção de frutos em flores de <i>P. suberosa</i> emasculadas e polinizadas manualmente.....	28
Figura 9. Variação no número de flores de <i>P. suberosa</i> (círculos cheios) e de visitantes florais (círculos vazios).....	29
Figura 10. Número de visitantes florais em função do número de flores de <i>P. suberosa</i> .....	30
Figura 11. Variação diária no número de visitantes florais das flores de <i>P. suberosa</i> entre dezembro de 2001 e novembro de 2002.....	36
Figura 12. Número (média $\pm$ erro padrão) de grãos de pólen amostrados sobre o noto dos insetos amostrados visitando as flores de <i>P. suberosa</i> .....	37
Figura 13. <i>Polybia ignobilis</i> .....	38
Figura 14. Flor de <i>P. suberosa</i> sendo visitada por <i>P. guadulpensis</i> .....	40

Figura 15. <i>Polistes cavapytiformis</i> predando larva de Lepidoptera sobre folha de <i>P. suberosa</i> .....	41
Figura 16. <i>Augochloropsis</i> sp. visitando flor de <i>P. suberosa</i> .....	43

## LISTA DE TABELAS

	páginas
Tabela 1. Relação das espécies de passifloráceas estudadas e caracterizadas quanto ao sistema reprodutivo.....	06
Tabela 2. Número de flores analisadas e frutos gerados de <i>P. suberosa</i> em cada sistema de reprodução.....	21
Tabela 3. Média do tamanho dos frutos, número de sementes geradas por fruto e tamanho das sementes de <i>P. suberosa</i> .....	22
Tabela 4. Himenópteros observados em flores de <i>P. suberosa</i> .....	32
Tabela 5. Variação em relação ao número de indivíduos das espécies observadas em flores de <i>P. suberosa</i> .....	33
Tabela 6. Variação diária no número de indivíduos das espécies observadas em flores de <i>P. suberosa</i> .....	34

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 Reprodução e polinização em plantas

As plantas diferem dos animais devido principalmente à sua condição sedentária, o que faz delas organismos incapazes de obter alimento, parceiros sexuais ou escapar de predadores e condições ambientais adversas pelo movimento. Assim, a forma como estabelecem relações com o ambiente físico e com outros organismos reflete as adaptações associadas a essa condição de mobilidade restrita (Janzen, 1972; Stiles, 1989; Freitas & Oliveira, 1996; Oliveira & Pie, 1998; Medeiros, 2002). A necessidade de intermediação de vetores bióticos ou abióticos na reprodução e as características associadas às interações que se estabelecem entre plantas e animais aumentando a possibilidade de um bem sucedido evento reprodutivo é um exemplo disso (Janzen, 1975; Abrahamson, 1989; Proctor *et al.*, 1996; Ollerton, 1999).

Em angiospermas, o processo de reprodução pode ser dividido em três fases: a polinização, que é a transferência dos grãos de pólen das anteras para a superfície estigmática; a germinação do grão de pólen sobre o estigma, que acarreta no crescimento do tubo polínico e por fim a fecundação, que pode resultar no surgimento do embrião. Assim, um bem sucedido evento de polinização não indica, necessariamente, sucesso na fecundação, embora as adaptações associadas à reprodução primem por isso (Faegri & Pijl, 1971; Raven *et al.*, 1999).

A polinização é o processo responsável pelo fluxo gênico nas populações de plantas (Waddington, 1983; Janzen, 1975), e muitas são as variações à ela associadas. Nesse processo, os grãos de pólen podem ser depositados sobre o estigma da própria flor ou de flores pertencentes a outro indivíduo, da mesma espécie ou não, bem como sobre o estigma de uma flor

presente na mesma planta. Aproximadamente 80% das angiospermas apresentam flores hermafroditas, o que faz delas seres potencialmente capazes de se reproduzir por auto-fecundação (Wyatt, 1983; Proctor *et al.*, 1996). Entretanto, em angiospermas é comum a presença de mecanismos que restringem ou previnem a auto-fecundação e que aumentam a probabilidade de fecundação cruzada que, do ponto de vista evolutivo, supostamente resulta numa progênie com maior valor adaptativo devido ao exocruzamento que gera variabilidade entre indivíduos (Darwin, 1877; Ingrouille, 1992; Ollerton, 1999).

A polinização biótica é um exemplo disso. Por ser dependente do comportamento do animal vetor que é, marcadamente, influenciado pelos atributos florais, tanto morfológicos quanto fisiológicos, a polinização mediada por animais é um processo direcional que confere à planta uma maior probabilidade de sucesso reprodutivo (Bertin, 1989). Muitos autores (e.g., Stebbins, 1970; Crepet, 1983; Feinsinger, 1983; Taylor & Taylor, 1993) atribuem o sucesso evolutivo das angiospermas, pelo menos em parte, à polinização cruzada mediada por animais, principalmente insetos. Embora, em alguns grupos, como por exemplo em gramíneas, a polinização pelo vento predomine, a maior parte requer polinização biótica, não sendo incomum plantas que são totalmente dependentes de animais para poderem se reproduzir (Ives, 1998).

Dentre as características florais que acarretam na necessidade de polinização cruzada está o tipo de sistema reprodutivo adotado pela planta, que nas angiospermas é bastante variado, não sendo raro a presença de mais de uma estratégia na mesma espécie de planta. Assim, estudos sobre mecanismos de polinização só podem ser interpretados com base no conhecimento do sistema reprodutivo da espécie estudada (Baker, 1983). Jain (1976) definiu, de maneira geral, cinco formas de reprodução em

angiospermas: cruzada (xenogamia) que é predominante; por auto-fecundação (autogamia e geitonogamia), por apomixia (reprodução vegetativa) e por apomixia facultativa (usualmente combinada com fecundação cruzada). Este autor cita a variação que pode ocorrer dentro de famílias de plantas, desde aquelas que adotam mais de uma forma para se reproduzir até algumas que são predominantemente autogâmicas ou xenogâmicas e, nesse caso, dependentes e adaptadas aos seus agentes polinizadores efetivos. Essa dependência é o resultado das pressões seletivas que se estabeleceram entre as plantas e seus polinizadores (Faegri & Pijl, 1971; Crepet, 1983; Barth, 1991; Proctor *et al.*, 1996).

Assim, sistemas de polinização podem servir como instrumento para estudar processos de coevolução, onde o grau de adequação morfológica, fisiológica e comportamental observada entre plantas e polinizadores pode ser avaliado. Nesse contexto, aspectos concernentes à morfologia do visitante floral e comportamento de forrageio, bem com aqueles relativos à fisiologia e morfologia da flor, servem como parâmetros para mensurar o grau de relação entre as espécies de plantas e seus visitantes florais indicando quais, dentre eles, contribuem efetivamente para a reprodução da planta (Janzen, 1968; Faegri & Pijl, 1971; Heinrich & Raven, 1972; Proctor *et al.*, 1996; Corrêa *et al.*, 2001).

Estudos de biologia da polinização têm também contribuído significativamente em pesquisas no nível de comunidades (Real, 1983). Maués (2000) argumenta que o conhecimento da biologia reprodutiva de espécies vegetais, principalmente florestais, e das interações inerentes à ela pode oferecer suporte para programas de manejo ambiental, pois através disso é possível avaliar a vulnerabilidade, sob determinadas condições, das espécies envolvidas no processo. Além disso, sua aplicação na agricultura, tem servido

como subsídio para aumentar a produção de frutos e sementes (Escobar, 1981, 1985; Real, 1983; Camillo, 1996; Silva *et al.*, 1997).

## 1.2 Sistema de estudo

A família Passifloraceae é nativa dos trópicos e subtropicais e é composta por 12 gêneros, dos quais quatro ocorrem no Brasil: *Dilkea*, *Tetrastylis*, *Mitostemma* e *Passiflora*. O gênero *Passiflora* é o maior deles, com aproximadamente quatrocentas espécies (Sacco, 1980) sendo, também, o mais estudado em relação a sistemas de polinização e biologia floral. Entretanto, tais estudos referem-se a poucas espécies de interesse econômico. Estudos de cunho ecológico são ainda restritos e recentes (e.g. García & Hoc, 2000; Varassin *et al.*, 2001; Kay, 2001).

*Passiflora edulis*, conhecida como maracujá azedo ou de suco, é um exemplo disso. Devido à sua importância econômica é uma das espécies mais estudadas e conhecidas em relação à biologia reprodutiva. Os frutos dessa espécie são amplamente cultivados para uso comercial. Além disso, *P. edulis* é explorada comercialmente devido as suas propriedades medicinais, bem difundidas no mercado farmacêutico (Semir & Brown, 1975; Chandra, 1976; Cobert & Wilmer, 1980; Sazima & Sazima, 1989; Camillo, 1996; Silva *et al.*, 1997).

As flores das passifloráceas são bastante diversas em relação ao tamanho, forma e padrão de coloração. Em termos estruturais, entretanto, não apresentam a mesma variação. A maioria das espécies da família apresenta flores hermafroditas, actinomorfas, geralmente com perianto completo. Possuem uma ou mais séries de filamentos que se constituem em expansões das pétalas, dispostas em círculo, formando a coroa, uma estrutura típica das flores da família. O androginóforo, também é típico, apresentando aspecto colunar, como um prolongamento do eixo floral que sustenta e eleva as



anteras e estigmas acima do nível do perianto (Semir & Brown, 1975; Sacco, 1980; Ferri *et al.*, 1981).

Apesar de possuírem flores hermafroditas, as espécies de passifloráceas estudadas são, em sua maioria, parcial ou totalmente auto-incompatíveis (Tabela 1) e, por isso dependentes da polinização cruzada mediada por animais, uma vez que os grãos de pólen são inaptos morfologicamente à polinização abiótica (Taylor & Taylor, 1993; Raven *et al.*, 1999; García *et al.*, 2002). Dentre as características florais que previnem ou restringem a auto-polinização em flores hermafroditas, está a posição das anteras em relação aos estigmas (Stephenson & Bertin, 1983). Na família Passifloraceae, os estigmas, geralmente em número de três, estão posicionados no ápice do androginóforo, posição superior às anteras, localizadas logo abaixo deles. Além disso, as flores da família apresentam movimento das estruturas florais, incluindo filetes e estiletes. Segundo Janzen (1968), essa característica funciona como um mecanismo que promove a fecundação cruzada, pois determina uma diferença temporal em relação à coleta e deposição do pólen em uma dada flor.

As flores da família Passifloraceae são principalmente polinizadas por insetos, especialmente abelhas (Tabela 1). A polinização de espécies de interesse econômico, por exemplo *P. edulis*, por abelhas mamangavas do gênero *Xylocopa*, é bem conhecida (Janzen, 1968; Cobert & Willmer, 1980; Sazima & Sazima, 1989; Camillo, 1996). Espécies polinizadas por beija-flores constituem o segundo maior registro dentro do grupo (Janzen, 1968; Escobar, 1985; Koschnitzke & Sazima, 1997; Varassin *et al.*, 2001). A polinização mediada por morcegos ocorre em *Passiflora mucronata*, *Passiflora galbana*, *Passiflora penduliflora* e em *Tetrastylis ovalis* (Sazima & Sazima, 1978, 1987; Buzato & Franco, 1992; Varassin *et al.*, 2001; Kay, 2001). Os casos estudados indicam que as flores em questão apresentam atributos

**Tabela 1.** Relação das espécies de passifloráceas estudadas e caracterizadas quanto ao sistema reprodutivo. **AI**, autoincompatível; **AC**, autocompatível; **1**, Buzato & Franco (1992); **2**, Camillo (1996); **3**, Chandra (1976); **4**, Corbet & Wilmer (1980); **5**, Escobar (1981); **6**, Escobar (1985); **7**, García & Hoc (1997); **8**, García & Hoc (1998a); **9**, García & Hoc (1998b); **10**, García & Hoc (1998c); **11**, García & Hoc (1998d); **12**, García & Hoc (1999); **13**, García & Hoc (2000); **14**, Janzen (1968); **15**, Kay (2001); **16**, Koschnitzke & Sazima (1997); **17**, May & Spears (1988); **18**, Sazima & Sazima (1978); **19**, Sazima & Sazima (1987); **20**, Sazima & Sazima (1989); **21**, Silva *et al.*(1997); **22**, Varassin *et al.* (2001); **23**, Varassin & Silva (1999). Asteriscos indicam que tal aspecto não foi avaliado no estudo.

espécie	sistema reprodutivo	principal polinizador	fonte
<i>P. alata</i>	AI	abelha	14, 22, 23
<i>P. amethystina</i>	AI	abelha	16
<i>P. caerulea</i>	AC	abelha	7
<i>P. capsularis</i>	AC	abelha e mariposa	10,16
<i>P. chrysophylla</i>	AC	abelha	11
<i>P. edulis</i>	AI	abelha	2, 3, 4, 20, 21
<i>P. foetida</i>	AC	abelha	8
<i>P. galbana</i>	AI	morcego	22
<i>P. incarnata</i>	AI	abelha	17
<i>P. manicata</i>	AC	beija-flor	6
<i>P. miersii</i>	AI	abelha	16
<i>P. misera</i>	AI	abelha	12
<i>P. mooreana</i>	AC	abelha	9
<i>P. molissima</i>	AI	abelha	5
<i>P. mucronata</i>	AI	morcego	18, 19, 22
<i>P. penduliflora</i>	AI	morcego	15
<i>P. speciosa</i>	AI	beija-flor	22
<i>P. suberosa</i>	AC	vespa	16
<i>P. urnaefolia</i>	*	abelha	13
<i>T. ovalis</i>	*	morcego	1

morfológicos e funcionais adaptados aos vetores de pólen que efetivamente contribuem para um bem sucedido evento de reprodução da planta, indicando a presença de um sistema de co-adaptação.

*Passiflora suberosa* Linnaeus é uma das espécies de maracujá nativa no Rio Grande do Sul. Pertence ao subgênero *Plectostemma*, é polimórfica e encontra-se amplamente distribuída na região Neotropical (Killip, 1938; Sacco, 1980). No Rio Grande do Sul ocorre na Serra do Sudeste, Depressão Central e Planície Costeira, desenvolvendo-se principalmente em bordas de matas e florestas alteradas (Sacco, 1980). Essa espécie tem sido estudada em relação à interação inseto-planta, principalmente, com relação à herbívoría (e.g. Mugrabi-Oliveira, 1996a; Mugrabi-Oliveira & Moreira, 1996b; Rodrigues & Moreira, 1999; Kerpel & Moreira, submetido; Gauer *et al.*, submetido; Guimarães, 2002; Rodrigues, 2002). Entretanto, estudos sobre as relações entre *P. suberosa* e insetos, concernentes à polinização são incipientes (Koschnitzke & Sazima, 1997; Acioli, 1999).

*P. suberosa* floresce praticamente o ano todo, sendo o mês de abril a fase em que apresenta o maior número de flores, e julho, a menor quantidade (Rodrigues, 1999). Apresenta flores perfeitas, axilares, solitárias ou aos pares, desprovida de pétalas com três brácteas e cinco tépalas oval – lanceoladas (Figura 1). A corona é constituída de duas séries de filamentos filiformes. O androginóforo é formado por cinco estames com anteras de abertura rimosa. O gineceu apresenta três estigmas e ovário subgloboso (Sacco, 1980). Diferente das demais espécies de maracujá do RS, esta tem flores pequenas (medem, aproximadamente, 2 cm de diâmetro), desprovidas de odor e com coloração inconspícua, predominando um tom amarelo-esverdeado.

Acioli (1999) estudou de forma preliminar aspectos referentes à biologia floral e polinização de *P. suberosa*, tais como identificação e descrição da morfologia externa do grão de pólen e da semente, em



**Figura 1.** Ramo (A), flor (B) e frutos imaturos (C) de *P. suberosa*. Barras = 6, 3 e 7mm, respectivamente.

microscopia eletrônica de varredura, variação em relação ao tamanho dos frutos e conseqüências no sucesso reprodutivo, caracterização do sistema reprodutivo em condições experimentais e do movimento de peças florais, sendo dada ênfase aos dois últimos aspectos.

Nesse estudo constatou-se que a espécie tem antese diurna e que as flores abrem entre 5:30 e 6 horas e em torno das 18 horas fecham. Durante este período, as peças florais (tépalas, anteras e estigmas) movimentam-se em direção à base da flor em tempos diferentes. No início da antese as flores estão com filetes e estiletos distendidos, dispostos verticalmente em relação ao androginóforo, fazendo com que anteras e estigmas estejam posicionados no ápice da flor. À medida que as tépalas separam-se, por ocasião da abertura floral, os filetes movimentam-se em direção à base da flor assumindo posição perpendicular em relação ao androginóforo. Nessa posição, é possível os insetos contatarem as anteras com o dorso enquanto visitam as flores para se alimentar de néctar. Os estiletos e, conseqüentemente os estigmas, apresentam igual movimento, porém alcançam a mesma posição somente mais tarde. Filetes e estiletos, devido ao movimento de aproximadamente 180° no decorrer do dia, alcançam a base do androginóforo. Entretanto, os filetes chegam e permanecem nessa posição ao passo que os estiletos retornam à posição inicial antes da flor fechar. Devido a isso, no final do dia os estigmas retornam a posição inicial e as anteras estão em posição paralela, porém invertidas, em relação ao androginóforo, contatando a base desse e cercadas pela corona. O padrão de movimento das estruturas reprodutivas de *P. suberosa* assemelha-se ao que García e Hoc (1998 a, b) descreveram para *Passiflora foetida* e *Passiflora mooreana* e que, como anteriormente mencionado, determinam um período de protandria em relação à coleta e deposição do pólen, fato que predispõe à fecundação cruzada.

Entretanto, *P. suberosa* é autocompatível (Koschnitzke & Sazima, 1997; Acioli, 1999) e, em condições experimentais, produz frutos com sementes viáveis por autogamia, geitonogamia e xenogamia (Acioli, 1999). Não se sabe se, em condições naturais, a espécie utiliza uma ou outra estratégia reprodutiva.

Uma diversificada entomofauna visita as flores de *P. suberosa*, sendo abelhas e vespas, não identificadas, os insetos mais comumente encontrados (Acioli, 1999). Koschnitzke & Sazima (1997) descreveram vespas como sendo os principais polinizadores da espécie. No entanto, citam que as visitas desses insetos às flores, à procura de néctar, são rápidas e pouco freqüentes, o que conferiria à espécie baixo sucesso reprodutivo. Entretanto, *P. suberosa* frutifica o ano todo e, apesar de autocompatível, é esperado que, em condições naturais, prevaleça a xenogamia, considerando-se os benefícios que este tipo de reprodução confere à planta, o que determina a necessidade de polinizadores externos.

Assim, o presente estudo tem como principal objetivo conhecer os mecanismos envolvidos na interação inseto-planta que determinam a efetividade da polinização cruzada em *P. suberosa*. Para tanto, aspectos da biologia floral concernentes ao padrão de produção de néctar, disponibilização do pólen e receptividade do estigma foram avaliados. Além disso os dados já conhecidos, referentes ao sistema reprodutivo foram complementados com avaliações em condições naturais. Os dados referentes à biologia floral foram analisados em relação aos atributos morfológicos e comportamentais dos insetos que visitam as flores, que foram identificados e avaliados em relação ao seu potencial como polinizadores da espécie em questão.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Áreas de Estudo

Todas as etapas do presente trabalho foram realizadas em populações cultivadas de *P. suberosa*, presentes em áreas urbanas no Município de Porto Alegre (30°05'S 51°10'W), Estado do Rio Grande do Sul. O estudo da biologia floral foi realizado em local diferente daquele onde foi realizada a observação e coleta dos visitantes florais, com o objetivo de evitar a interferência de fatores que pudessem intervir no padrão comportamental de visita dos insetos às flores presentes na população de plantas que foi utilizada para observação.

Assim, os experimentos referentes à biologia floral, foram realizados em uma população de *P. suberosa* presente ao redor das dependências do Departamento de Zoologia no Campus do Vale da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), localizado no bairro Agronomia, região periférica de Porto Alegre e com menor grau de urbanização (Figura 2A). O Campus do Vale compreende uma área de 600 hectares, dos quais 120 são destinados à urbanização. Característica relevante desta área, em termos ambientais, é a proximidade com o Morro Santana, que faz parte da UFRGS e representa uma importante área natural dos Municípios de Porto Alegre e Viamão, devido ao fato de apresentar menor grau de alteração antrópica e a presença de remanescentes de campos e florestas naturais e onde há populações naturais de *P. suberosa* (Brack, 1985; Mohr, 1995).

A observação e coleta dos insetos visitantes às flores de *P. suberosa* (procedimento amostral 2.2.5) foi realizada em um jardim residencial no bairro Passo da Areia. Essa área mais central da região metropolitana e com alto grau de urbanização (Figura 2B, C) foi escolhida para a realização dessa etapa do trabalho devido ao fato de as plantas ali presentes constituírem uma



**Figura 2.** Áreas de estudo. **A)** Campus do Vale da UFRGS: parte da população de *P. suberosa* estudada (seta cheia) e vista parcial do Morro Santana ao fundo (seta vazia); **B)** residência no bairro Passo da Areia com seta indicando a população de *P. suberosa* amostrada que cresce apoiada sobre muro; **C)** vista lateral do muro correspondente.



população já bem estabelecida e desenvolvida, acarretando em uma alta e concentrada oferta de recurso para os insetos que visitam as flores em busca de alimento. Observações preliminares indicaram a presença de uma variada entomofauna visitando as flores no local. Esta população desenvolve-se apoiada em um muro de dez metros de comprimento e um metro de altura.

## **2.2. Procedimentos Experimentais**

Todas as etapas seguiram protocolos adaptados de Dafni (1992).

### **2.2.1. Sistema reprodutivo**

Para avaliar o sistema reprodutivo de *P. suberosa* em condições de campo, foram estabelecidos três tratamentos: xenogamia, autogamia espontânea e autogamia manual. Para tanto, botões florais em pré-antese foram isolados individualmente utilizando-se sacos de papel manteiga, para impedir o contato das flores com os insetos visitantes. No dia seguinte, as flores abertas foram distribuídas aleatoriamente nos três tratamentos acima citados.

Para o tratamento de xenogamia as flores foram emasculadas (retirada das anteras), marcadas com etiquetas e deixadas em condições naturais para serem polinizadas. Para avaliar a reprodução por autogamia espontânea, as flores previamente isoladas, foram mantidas cobertas sem haver manipulação. Um tratamento adicional de autogamia manual, servindo como controle para o tratamento de autogamia espontânea, foi realizado com flores emasculadas que foram, posteriormente polinizadas manualmente com seu próprio pólen. Um grupo de flores foi marcado com etiquetas de papel e monitorado para se observar a formação de frutos em condições naturais (controle).

No experimento avaliou-se o número e tamanho dos frutos produzidos, número de sementes por fruto e tamanho das sementes. Para

tanto, todas as flores utilizadas foram mantidas cobertas até a coleta dos frutos, afim de se evitar perdas destes. Assim, as flores utilizadas no controle e tratamento de xenogamia, que precisaram ficar descobertas durante seu período funcional, foram isoladas no dia posterior.

O experimento foi realizado no período entre 21 de fevereiro e 25 de março de 2002. As flores isoladas foram monitoradas diariamente e submetidas aos tratamentos, em dias consecutivos, conforme abriam. No total, foram utilizadas 80 flores, sendo 20 para cada tratamento.

### **2.2.2. Produção de néctar**

O padrão de produção de néctar e o volume total produzido e acumulado foram observados em flores procedentes de botões isolados no dia anterior, conforme item 2.2.1. Para tanto, foram feitas coletas de néctar a cada duas horas, das 8 às 18 horas (hora em que as flores fecham).

Para coletar o néctar utilizaram-se quadrados de papel Wattman nº 1, de 1,5 cm x 1,5 cm que foram dobrados duas vezes, formando um quadrado de dimensão compatível com a flor de *P. suberosa*. Um dos vértices era, então, com o auxílio de uma pinça, colocado em contato com a câmara nectarífera da flor. O néctar foi retirado das flores por absorção e depositava-se no papel na forma de um círculo, cujo diâmetro corresponde a uma quantidade em µl conforme tabela contida em Dafni (1992).

Para observar o efeito provocado pela remoção intermitente de néctar, o mesmo foi coletado de um conjunto de flores (n=15) que foi amostrado em intervalos de duas horas. Após cada extração, as flores foram novamente cobertas (isoladas), para evitar o contato das mesmas com os visitantes florais que estivessem presentes na ocasião.

A quantidade de néctar produzida e acumulada ao longo do dia foi avaliada utilizando-se o mesmo método, porém a cada amostragem foi

utilizado um novo conjunto de flores (não manuseado anteriormente). Para esse teste foram utilizadas 53 flores, sendo, em média, nove flores amostradas a cada coleta.

Foi conduzido um estudo adicional, onde flores procedentes de botões isolados no dia anterior foram amostradas a cada 15 minutos no intervalo entre às 6 e 10 horas (intervalo não amostrado nos testes anteriores) com o objetivo de observar se a produção de néctar acontece antes, simultaneamente ou depois da antese. Para tanto, a cada situação de amostragem um conjunto de flores novas (n=5), não manuseadas anteriormente, foi utilizado. No total foram amostradas 75 flores. Para fins de análise, os dados foram agrupados a cada meia hora.

Os experimentos foram realizado nos dias 22, 23 e 28 de novembro de 2002, respectivamente, sendo um a cada dia.

### **2.2.3. Disponibilidade do pólen**

Para verificar a forma como as anteras disponibilizam os grãos de pólen ao longo do dia, botões florais foram isolados individualmente. No dia seguinte, o pólen das flores abertas foi retirado em intervalos de 30 minutos, das 7 às 14 horas, com o auxílio de um pincel. Após, foi depositado em uma gota de glicerina corada com fucsina sobre uma lâmina que era então coberta com lamínula. Cada uma das flores foi amostrada apenas uma vez e para cada uma delas foi utilizada uma lâmina, onde foi depositado o total de pólen retirado das 5 anteras.

O experimento foi realizado no período de 11 a 15 de janeiro de 2003. Foram utilizadas no total 150 flores (10 flores a cada meia hora), sendo 37, 27, 21, 34 e 31 flores usadas em dias consecutivos.

Um experimento adicional foi estabelecido para ver quanto tempo o pólen fica disponível na presença dos visitantes florais. Para tanto, flores

marcadas com etiquetas de papel foram amostradas a cada meia hora, das 7 às 14 horas, sendo cada flor amostrada apenas uma vez. Esse estudo foi conduzido em 21 de janeiro de 2003 e, no total, foram tratadas 75 flores, sendo em média, nove flores amostradas em intervalos de meia hora. Para fins de análise os dados foram agrupados a cada hora.

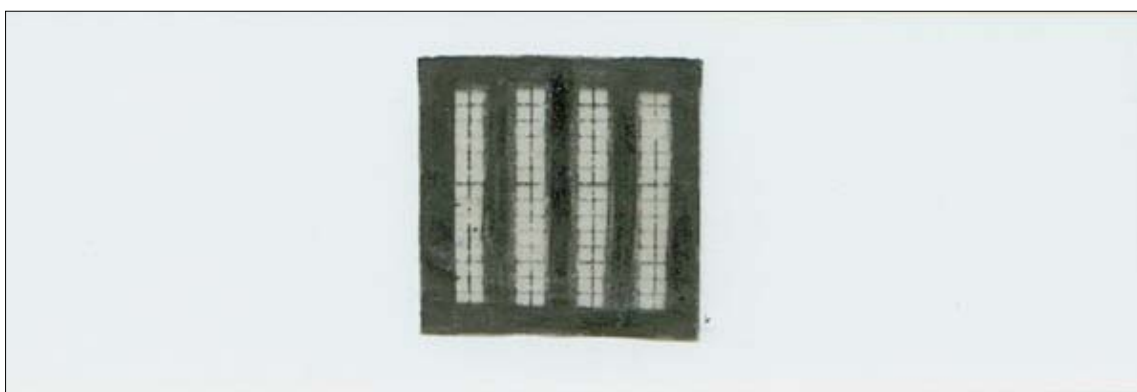
A contagem dos grãos de pólen nos dois experimentos foi feita por meio de uma amostragem do total de pólen presente sob a lamínula. Para tanto, utilizou-se uma grade confeccionada através de uma fotocópia, em papel manteiga, de uma folha de papel milimetrado. Daí, foi recortado um quadrado de tamanho igual ao da lamínula (1,5 x 1,5 cm) sendo, parte da área desse colorida com caneta nanquim (Figura 3). Essa grade era colocada sobre a lamínula e todo o pólen presente na área não colorida (35%) foi contado com o auxílio de uma lupa Euromex<sup>®</sup>, modelo SQFD (aumento de 25x) e de um contador manual.

#### **2.2.4. Receptividade do estigma**

Para avaliar a receptividade do estigma, botões florais foram isolados individualmente utilizando-se sacos de papel manteiga. No dia seguinte, as flores recém abertas foram emasculadas e a cada uma hora, desde às 8 até as 18 horas, um conjunto de flores foi polinizado manualmente com pólen de flores diferentes da mesma espécie (polinização cruzada).

O experimento foi realizado no período de 25 a 27 de setembro de 2002. No total foram utilizadas 96 flores, sendo, em média, nove flores amostradas a cada hora. Foram usadas 30, 35 e 31 flores no primeiro, segundo e terceiro dias, respectivamente.

O experimento foi avaliado em relação ao sucesso de frutificação (número de frutos produzidos). Para tal, todas as flores tratadas foram mantidas isoladas (cobertas) até a coleta dos frutos maduros (cor violácea).



**Figura 3.** Grade milimetrada, disposta sobre lamínula, utilizada para avaliação quantitativa dos grãos de pólen.

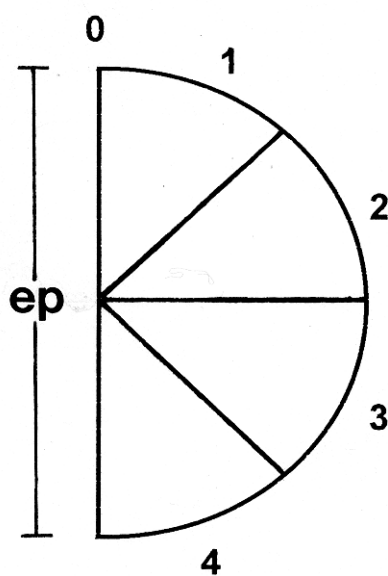
### 2.2.5 Visitantes florais

Os insetos visitantes das flores de *P. suberosa* foram monitorados de dezembro de 2001 a novembro de 2002. As observações seguidas de coleta foram realizadas a cada quinze dias, no período entre as 8 e 14 horas, horário de maior atividade dos visitantes florais.

Nessas ocasiões, as flores abertas foram contadas. Observou-se e registrou-se parâmetros concernentes ao comportamento dos insetos que visitaram as flores, além da posição de tépalas, anteras e estigmas na hora em que a flor era visitada. Em relação ao comportamento dos visitantes florais, foi observado a hora da visita, o contato ou não dos visitantes florais com anteras e/ou estigmas, a parte do corpo que contactava as estruturas reprodutivas, a presença ou não de pólen no corpo e se o inseto visitava mais de uma flor. As diferentes posições de peças florais durante o período de observação foram definidas segundo Acioli (1999) (Figura 4).

Foram coletados aqueles insetos que visitaram pelo menos três flores consecutivamente. Os insetos foram coletados diretamente das flores, sempre na terceira flor visitada. As coletas foram feitas utilizando-se frascos mortíferos de 6 cm de diâmetro por 7 cm de altura contendo, ao fundo, uma camada de gesso de 2 cm de altura onde era colocado acetato de etila sendo, então, coberta com papel filtro. A cada situação de amostragem ou sempre que necessário, o papel foi substituído com a finalidade de evitar a contaminação dos insetos coletados pelo pólen residual que pudesse estar presente nos frascos mortíferos.

Foram amostrados apenas os grãos de pólen aderidos na parte dorsal do tórax dos insetos. Para tanto, todos os exemplares coletados tiveram o noto encostado em uma gota de glicerina corada com fucsina, depositada sobre lâmina e coberta posteriormente com lamínula. Em laboratório, efetuou-se a análise polínica por meio dessas lâminas montadas em campo. A identificação



**Figura 4.** Semi-círculo adotado como referência para a determinação das posições das peças florais de *P. suberosa*, transcrito de Acioli (1999). **0**, flor fechada; **1 – 4**, posições durante a movimentação. **Ep**, eixo principal.

dos grãos de pólen de *P. suberosa*, para fins de contagem, baseou-se na descrição morfológica conforme descrito em Acioli (1999) e análise efetuada previamente em microscopia óptica (Neves *et al.*, ULBRA/Canoas dados não publicados). A análise quantitativa seguiu o mesmo método utilizado para contagem de pólen descrita no item 2.2.3, sendo que aqui utilizou-se, ao invés da lupa, um microscópio Spencer<sup>®</sup> com aumento de 30x.

Os insetos coletados foram montados em alfinetes e conservados a seco em coleção depositada no Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos da UFRGS, para serem posteriormente identificados.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Sistema reprodutivo

Houve a formação de frutos em todos os tratamentos. A produção de frutos observada no tratamento de autogamia manual não diferiu daquela observada no controle e foi maior do que a observada nos tratamentos de xenogamia e autogamia espontânea. Os dois últimos tratamentos não diferiram entre si em relação à produção de frutos (Tabela 2)

Os três tratamentos, bem como o controle, não produziram frutos significativamente diferentes em relação ao tamanho e número de sementes. A diferença em relação ao tamanho das sementes geradas em cada um dos tratamentos também não foi significativa (Tabela 3).

#### 3.2 Néctar

O volume médio de néctar produzido por flor no experimento em que se utilizou flores não manuseadas foi de  $3,2\mu\text{l} \pm 0,18$ . O volume médio máximo observado ao longo do dia foi de  $6,77\mu\text{l} \pm 0,42$  e a menor quantidade



**Tabela 2.** Número de flores analisadas e frutos gerados (em valores absolutos e relativos) de *P. suberosa* em cada sistema de reprodução adotado como tratamento e no controle. Percentuais seguidos de mesmas letras não diferem significativamente (teste Qui-quadrado,  $\alpha = 0,05$ ).

tratamento	flores (n)	frutos	
		(n)	(%)
autogamia			
espontânea	20	2	10 <sup>a</sup>
manual	20	12	60 <sup>b</sup>
xenogamia	20	7	35 <sup>a</sup>
controle	20	15	75 <sup>b</sup>

**Tabela 3.** Média ( $\pm$  erro padrão) do tamanho dos frutos, número de sementes geradas por fruto e tamanho das sementes de *P. suberosa* em relação a cada sistema de reprodução adotado como tratamento e no controle (ANOVA,  $\alpha=0,05$ ). Tratamento referente a autogamia espontânea não foi incluído nos testes estatísticos devido ao baixo número de frutos obtidos.

tratamento	frutos	sementes	
	tamanho (mm)	(n)	tamanho (mm)
autogamia			
espontânea	7,9 $\pm$ 1,50	10,5 $\pm$ 4,50	3,3 $\pm$ 0,07
manual	8,6 $\pm$ 0,35	17,2 $\pm$ 1,13	3,2 $\pm$ 0,06
xenogamia	8,4 $\pm$ 0,66	16,8 $\pm$ 2,89	3,4 $\pm$ 0,03
controle	8,3 $\pm$ 0,45	16,3 $\pm$ 2,06	3,4 $\pm$ 0,03

foi de  $0,9\mu\text{l} \pm 0,09$ . As flores produziram, em média,  $1 \mu\text{l}$  de néctar a cada duas horas

Observou-se que as flores de *P. suberosa* utilizadas apenas uma vez produzem néctar de forma crescente em volume até próximo às 10 horas (Figura 5). Posteriormente, com a subdivisão do tempo amostral comprovou-se que as flores já abrem com algum néctar disponível e que o incremento observado ocorre de forma progressiva entre as 6 horas e 30 minutos e aproximadamente 10 horas (Figura 6)

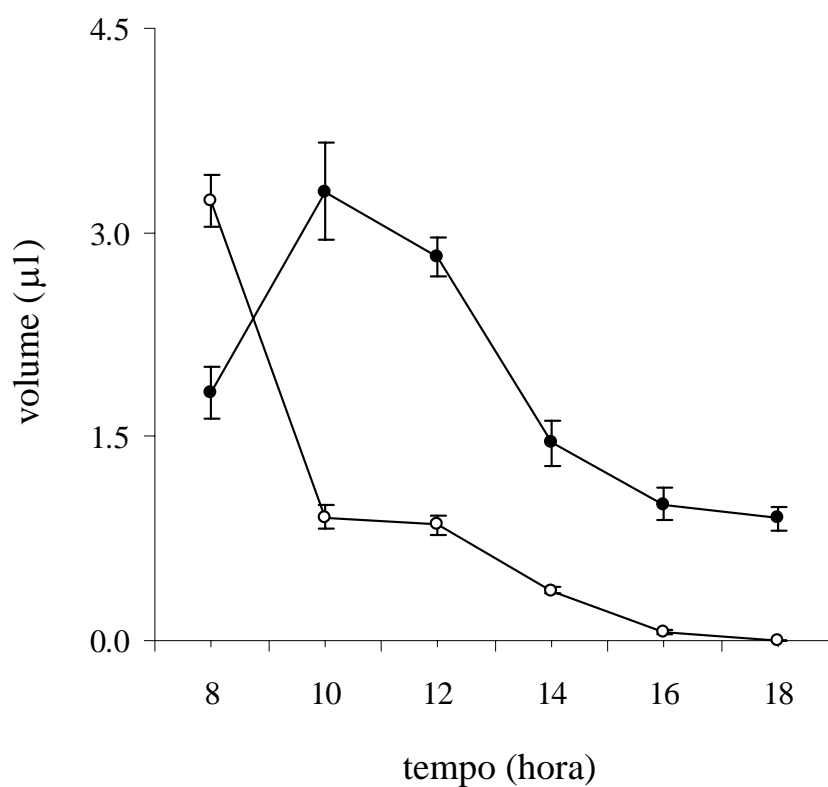
A produção é contínua durante o dia, de forma que o néctar que foi retirado a cada duas em flores amostradas repetidas vezes, voltou a ser produzido. A quantidade de néctar diminuiu gradativamente até as 18 horas, hora em que a flor fechou e que não havia mais néctar disponível (Figura 5).

### 3.3 Disponibilidade de pólen

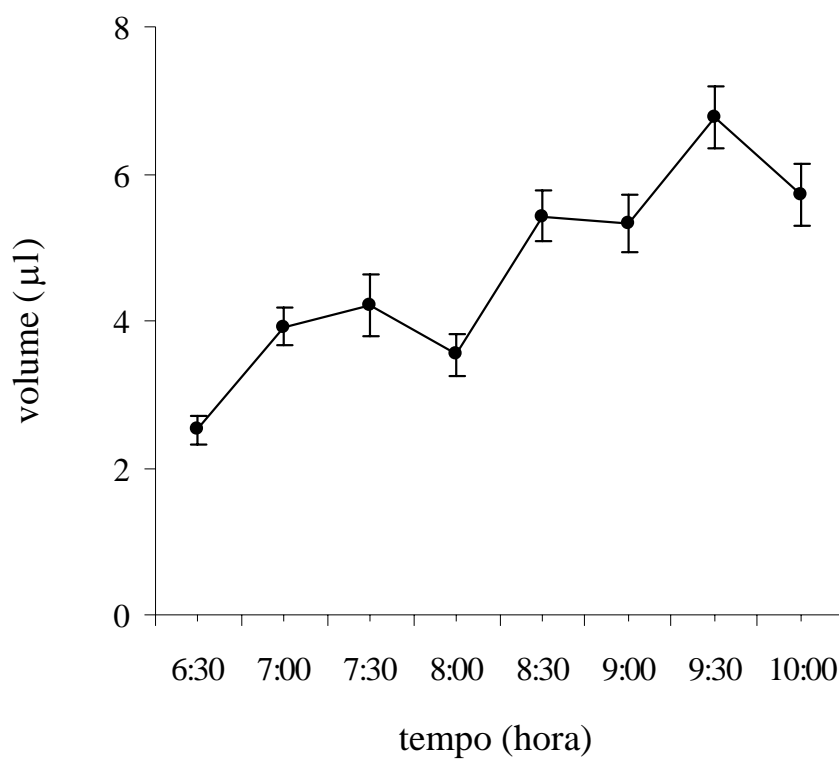
As flores de *P. suberosa* liberam em média  $698,18 \pm 46,27$  grãos de pólen.

Observou-se que as cinco anteras de uma mesma flor não disponibilizaram o pólen de forma simultânea. Quando as flores de *P. suberosa* abriram não havia pólen disponível. A medida em que as anteras foram abrindo, observou-se um aumento na quantidade de grãos de pólen, das 7 até às 12 horas, culminando com a abertura total das anteras. No período entre 12 e 14 horas ocorreu um decréscimo na quantidade de grãos de pólen amostrados nas flores isoladas (Figura 7).

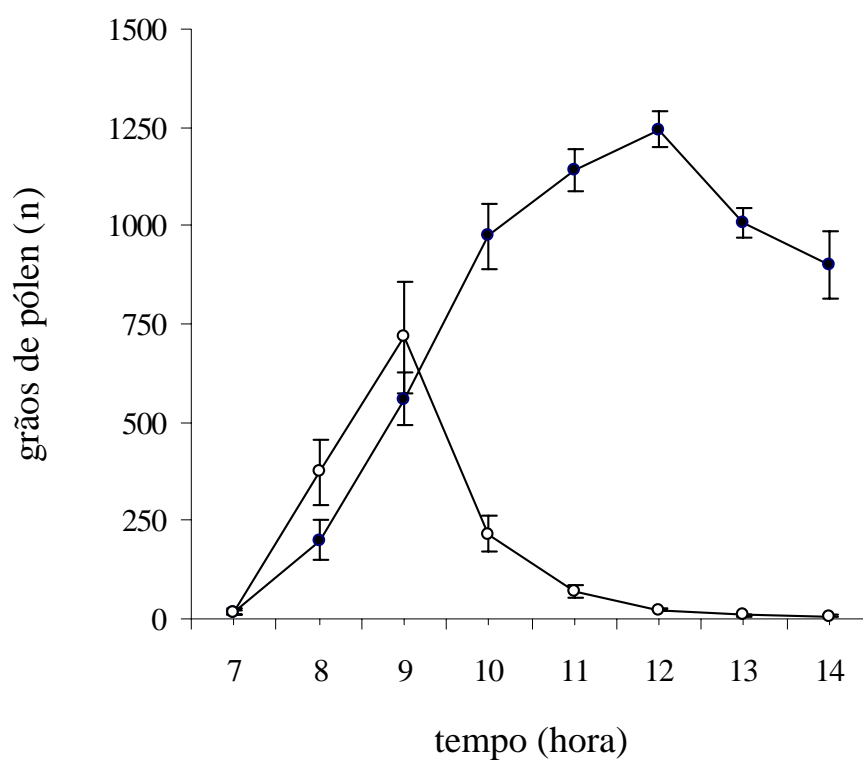
Na presença dos visitantes florais observou-se um aumento na quantidade de grãos de pólen até as 9 horas, seguido por um brusco decréscimo até as 10 horas, horário em que apenas parte das anteras na população está com pólen disponível. Desse horário, ocorreu uma diminuição



**Figura 5.** Variação temporal no volume (média  $\pm$  erro padrão) de néctar nas flores de *P. suberosa* amostradas apenas uma vez (círculos cheios) e submetidas à extrações sucessivas (círculos vazios).



**Figura 6.** Variação no volume (média  $\pm$  erro padrão) de néctar presente em flores de *P. suberosa*.



**Figura 7.** Variação no número (média  $\pm$  erro padrão) de grãos de pólen amostrados em flores de *P. suberosa* isoladas (círculos cheios) e em flores expostas à visitação (círculos vazios).

gradativa até as 14 horas, quando a quantidade de pólen amostrada foi desprezível (Figura 7).

### **3.4 Receptividade do estigma**

Houve produção de frutos nas flores polinizadas das 8 às 18 horas, indicando que nesse período há flores com estigmas receptivos. A quantidade de frutos produzidos variou durante o dia. Houve um aumento gradativo no número de frutos produzidos das 8 até as 10 horas. No período entre 10 e 15 horas observou-se uma variação na quantidade de frutos produzidos, sendo que nesse intervalo obteve-se 53% dos frutos produzidos, valor maior que aquele observado entre as 8 e 10h (22,2%) e também no período entre 15-18h, onde se obteve 23,8% dos frutos produzidos e quando se observou uma tendência de decréscimo em relação a esse parâmetro (Figura 8).

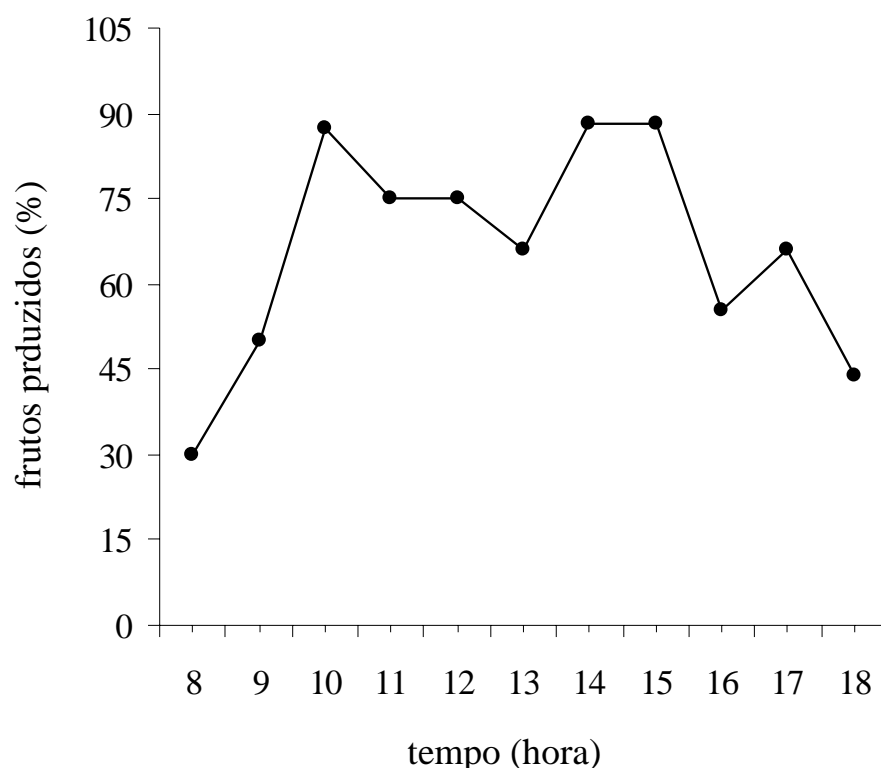
### **3.5 Visitantes florais**

O número de flores variou durante o ano, havendo a ocorrência de três picos florais: dezembro/janeiro, abril/maio e setembro/outubro (Figura 9).. Observou-se uma correlação positiva significativa entre a quantidade de flores de *P. suberosa* e o número de visitantes florais presentes em cada ocasião de amostragem (Figura 10).

As flores de *P. suberosa* foram visitadas por uma reduzida entomofauna pertencente à ordem Hymenoptera. Foram observados e coletados 250 exemplares em um ano, sendo esse grupo composto por sete espécies das quais quatro são vespas e três são abelhas (Tabela 4).

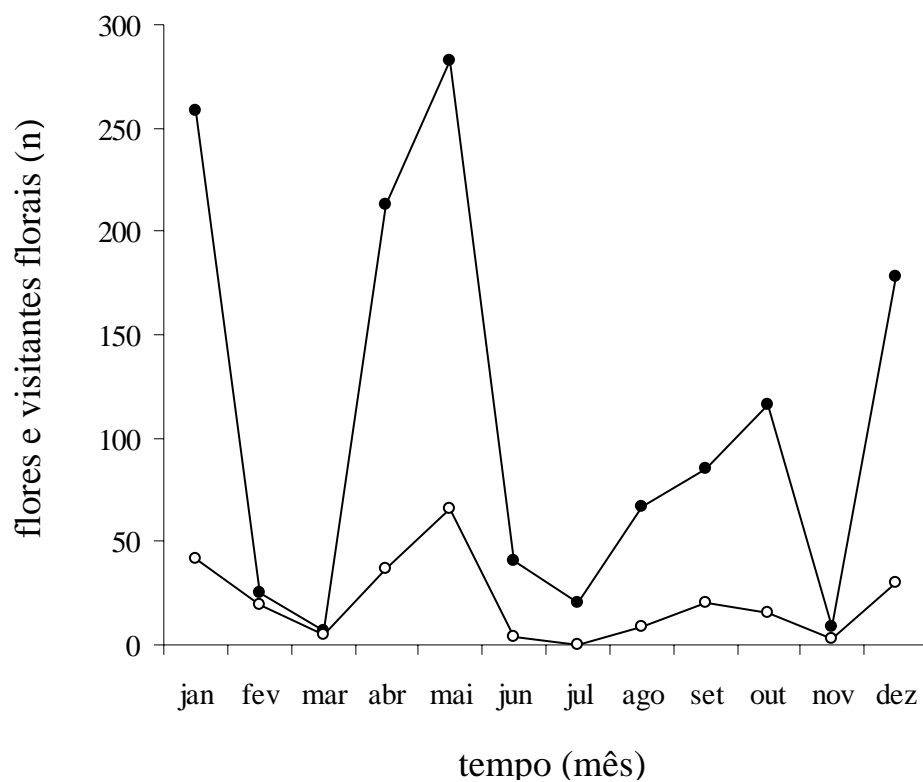
#### **3.5.1 Variação temporal no ano**

Os visitantes florais estavam presentes em todas as situações de amostragem durante o ano, exceto em julho, quando não se observou insetos

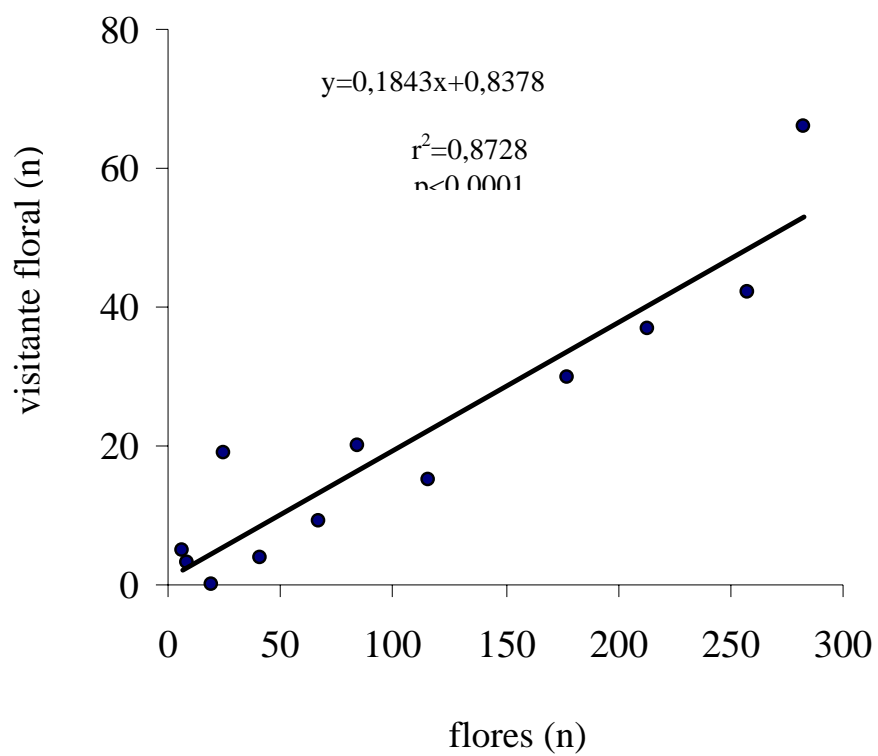


**Figura 8.** Variação diária na produção de frutos em flores de *P. suberosa* emasculadas e polinizadas manualmente.





**Figura 9.** Variação no número de flores de *P. suberosa* (círculos cheios) e de visitantes florais (círculos vazios) observados mensalmente entre dezembro de 2001 e novembro de 2002.



**Figura 10.** Número de visitantes florais em função do número de flores de *P. suberosa*, sendo  $n=1302, 250$  para flores e insetos, respectivamente.

**Tabela 4.** Himenópteros observados em flores de *P. suberosa* durante os meses de dezembro de 2001 e novembro de 2002 em uma área urbana de Porto Alegre, RS.

família	espécie
Vespidae	<i>Polybia ignobilis</i> (Haliday, 1836)
	<i>Pachodynerus guadulpensis</i> (Saussure, 1853)
	<i>Polistes versicolor</i> (Oliver, 1791)
	<i>Polistes cavapytiformis</i> Richards, 1978
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp.
	<i>Augochlorella ephyra</i> (Schrottky, 1910)
Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758

visitando as flores. Houve variação na quantidade e frequência dos visitantes florais durante o ano (Tabela 5).

*Polybia ignobilis* foi a espécie mais bem representada durante o ano, constituindo mais de 60% do total de visitantes florais amostrados e estando presente em onze dos doze meses de observação (Tabela 5). *Augochloropsis* sp. foi a segunda espécie mais abundante e freqüente, seguida por *Apis mellifera*, *Augochlorella ephyra* e *Pachodynerus gadulpensis*, respectivamente. *Polistes versicolor* e *Polistes cavapytiformis* foram observadas visitando as flores de *P. suberosa* somente nos meses de dezembro e janeiro e, em menor quantidade, tendo sido amostrados oito e três indivíduos de cada uma dessas espécies, respectivamente.

### 3.5.2 Variação temporal diária

Os insetos visitaram as flores de *P. suberosa* das 8 as 14 horas. Houve variação na distribuição e quantidade de cada uma das espécies nesse período, durante o ano (Tabela 6).

Em relação à distribuição temporal diária, *P. ignobilis* foi, junto com *A. mellifera*, a espécie mais uniformemente distribuída, havendo registro de indivíduos dessas duas espécies durante todo o período amostrado. *P. cavapytiformis*, foi a espécie que apresentou distribuição mais restrita havendo registro da mesma apenas no período entre 11 e 13 horas. *Augochloropsis* sp., *A. ephyra*, *P. gadulpensis* e *P. versicolor*, apresentaram variação intermediária entre *P. ignobilis* e *P. cavapytiformis* em relação a esse parâmetro. Os indivíduos de *P. versicolor*, semelhante ao observado para *P. cavapytiformis*, visitaram as flores sempre no período entre o final da manhã e início da tarde, sendo 10 horas 30 minutos o primeiro horário de registro de visitação para indivíduos dessa espécie (Tabela 6).

**Tabela 5.** Variação em relação ao número de indivíduos das espécies observadas em flores de *P. suberosa* no período de dezembro de 2001 a novembro de 2002. **V1**, *Polybia ignobilis*; **V2**, *Polistes versicolor*; **V3**, *Pachodynerus guadulpensis*; **V4**, *Polistes cavapytiformis*; **A1**, *Apis mellifera*; **A2**, *Augochloropsis* sp.; **A3**, *Augochlorella ephyra*.

mês	V1	V2	V3	V4	A1	A2	A3	total
jan	20	6	0	1	10	3	2	42
fev	2	0	1	0	0	6	10	19
mar	1	0	0	0	0	2	2	5
abr	34	0	0	0	2	0	1	37
mai	47	0	9	0	6	4	0	66
jun	1	0	1	0	2	0	0	4
jul	0	0	0	0	0	0	0	0
ago	4	0	0	0	0	5	0	9
set	17	0	0	0	0	3	0	20
out	14	0	0	0	0	1	0	15
nov	1	0	0	0	1	1	0	3
dez	19	2	2	2	0	4	1	30
total (%)	160 (64)	8 (3,2)	13 (5,2)	3 (1,2)	21 (8,4)	29 (11,6)	16 (6,4)	250

**Tabela 6.** Variação diária no número de indivíduos das espécies observadas em flores de *P. suberosa* de dezembro de 2001 a novembro de 2002.

espécie	hora					
	8 - 9	9 - 10	10 - 11	11 - 12	12 - 13	13 - 14
<i>Polybia ignobilis</i>	25	52	30	18	20	15
<i>Polistes versicolor</i>	0	0	3	3	1	1
<i>Pachodynerus gadulpensis</i>	0	1	4	6	2	0
<i>Polistes cavapytiformis</i>	0	0	0	2	1	0
<i>Apis mellifera</i>	4	8	5	2	1	1
<i>Augochloropsis</i> sp.	0	6	4	11	7	1
<i>Augochlorella ephyra</i>	1	5	7	2	1	0

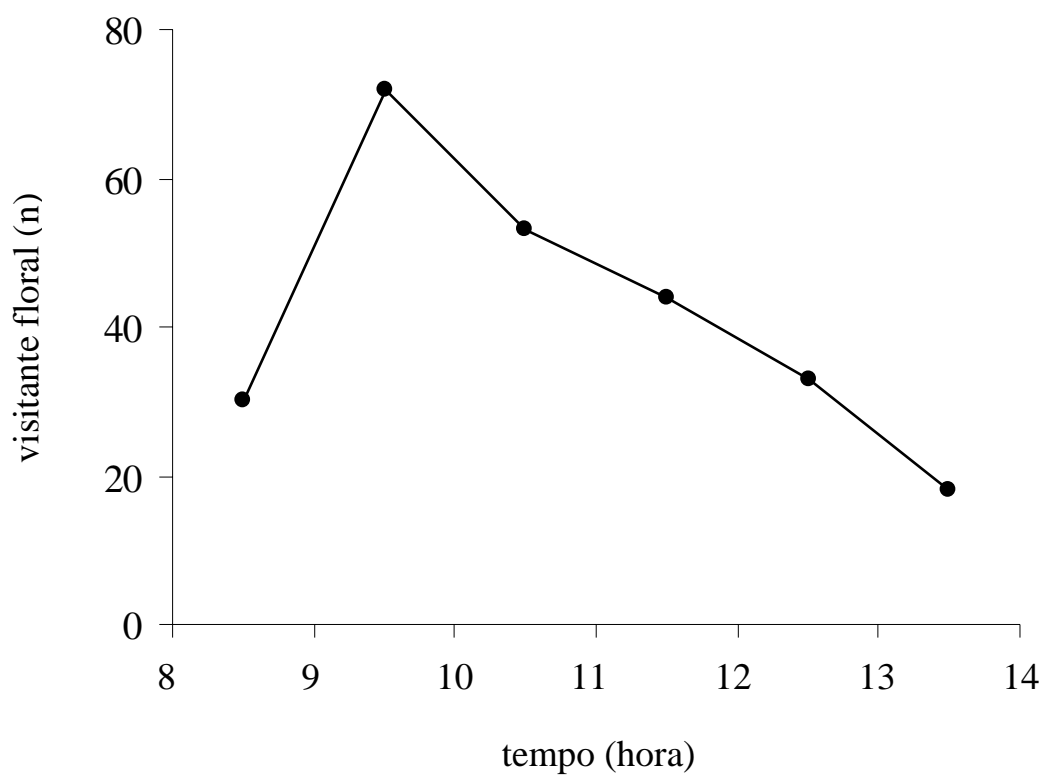
Observou-se um acréscimo no número de insetos visitando as flores das 8 horas até o período entre 9 e 10 horas, quando registrou-se o maior número de indivíduos visitando as flores na população. Desse período, até as 14 horas, o número de visitantes florais diminuiu gradativamente (Figura 11).

### 3.5.3 Quantidade de pólen

Em função da grande variação no número de indivíduos amostrados em relação a cada uma das espécies, sendo esse valor pequeno principalmente para *P. cavapytiformis*, os dados referentes à quantidade de grãos de pólen amostrados sobre a região dorsal do tórax dos insetos não foram avaliados estatisticamente. A quantidade de grãos de pólen de *P. suberosa* amostrados sobre a região dorsal do tórax de *P. ignobilis* foi, em média, quase o dobro daquela observada nas demais espécies, as quais aproximam-se entre si, em relação a esse parâmetro (Figura 12).

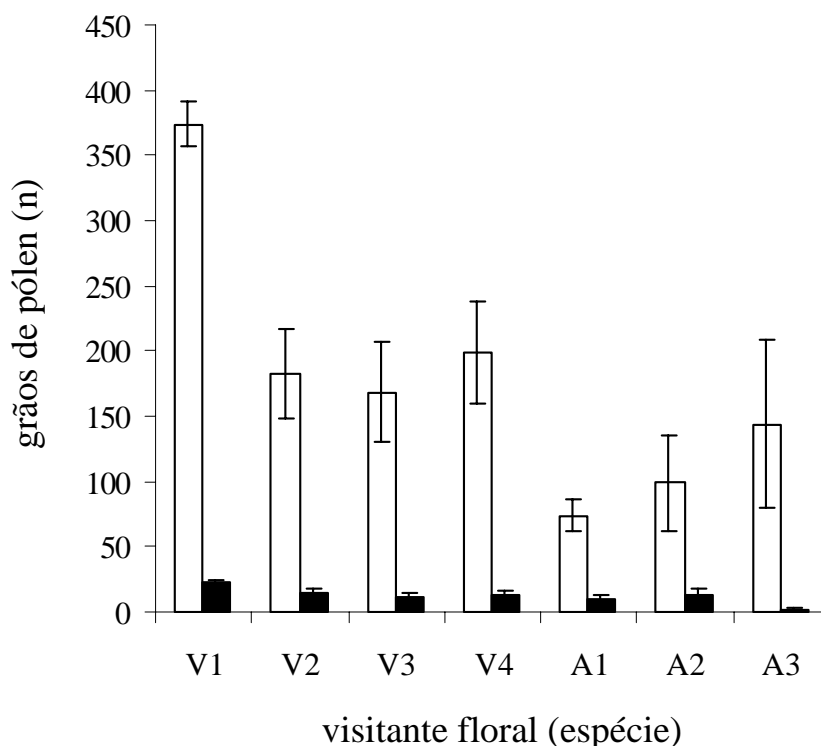
### 3.5.4 Comportamento dos visitantes florais

Os indivíduos de *P. ignobilis* (Figura 13) visitaram as flores de *P. suberosa* principalmente à procura de néctar. Nessas ocasiões sobrevoavam o conjunto de plantas e aproximavam-se, em vôo, de algumas flores antes de pousar na flor escolhida. Aterrizavam, então, sobre uma das tépalas, caminhavam em direção ao centro da flor inserindo o aparelho bucal na câmara nectarífera. Alimentavam-se circulando o androginóforo e durante esse procedimento contatavam anteras e estigmas quando esses estavam em posição três. Visitavam várias flores de forma seqüencial e afastavam-se do conjunto de plantas, retornando posteriormente. Era possível distinguir os animais que estavam chegando pela primeira vez ao conjunto de plantas daqueles que já haviam feito alguma visita, porque esses apresentavam pólen



**Figura 11.** Variação diária no número de visitantes florais das flores de *P. suberosa* entre dezembro de 2001 e novembro de 2002.





**Figura 12.** Número (média  $\pm$  erro padrão) de grãos de pólen de *P. suberosa* (barras vazias) e de outras espécies (barras cheias) amostrados sobre o noto dos insetos visitando as flores. **V1**, *Polybia ignobilis*; **V2**, *Polistes versicolor*; **V3**, *Pachodynerus guadulpensis*; **V4**, *Polistes cavapytiiformis*; **A1**, *Apis mellifera*; **A2**, *Augochloropsis* sp.; **A3**, *Augochlorella ephyra*.



**Figura 13.** *Polybia ignobilis*, **A)** com pólen aderido ao corpo, visitando flor de *P. suberosa*; **B)** detalhe do contato com anteras (seta cheia), enquanto se alimenta de néctar na câmara nectarífera (asterisco) e, **C)** com anteras e estigmas (seta vazia). Barras = 3mm.

sobre o dorso. Em 10/09/2002 um indivíduo dessa espécie (*P. ignobilis*) foi observado predando uma larva de lepidóptero.

*P. guadulpensis* (Figura 14) visitou as flores de *P. suberosa* principalmente à procura de néctar, apresentando padrão comportamental, ao se alimentar, parecido com *P. ignobilis*. No entanto, ficava menos tempo em cada flor visitada e nem sempre pousava nas tépalas, sendo, com freqüência, observados indivíduos que caminhavam pela flor contatando diretamente anteras e estigmas. Como consequência, apresentavam grãos de pólen aderidos tanto à parte dorsal como ventral do corpo. Apesar do contato direto com anteras, não houve registro de indivíduos dessa espécie alimentando-se de pólen.

Os indivíduos de *P. versicolor* e *P. cavapytiformis* visitaram as flores de *P. suberosa* à procura de néctar. Nessas ocasiões, além de chegarem no final da manhã, visitaram poucas flores, permanecendo pouco tempo em cada flor visitada. Devido ao grande tamanho dos indivíduos dessas duas espécies, tanto em relação à flor de *P. suberosa* quanto em relação às demais espécies amostradas, as flores por eles visitadas que na ocasião ainda tinham pólen, ficavam com as anteras praticamente vazias. Apesar de serem observados como visitantes florais apenas nos meses de dezembro e janeiro, indivíduos dessas duas espécies foram observados em diversas ocasiões ao longo do ano utilizando a parte vegetativa de *P. suberosa*. Nessas ocasiões voaram aproximando-se, principalmente, da região apical das plantas, à procura de presas que capturavam (Figura 15) e, segurando-as com as mandíbulas carregavam-nas, afastando-se das plantas.

Os indivíduos de *Augochloropsis* sp. e *A. ephyra*, ao visitarem a população de plantas observada apresentaram vôo rápido, visitando várias flores e permanecendo pouco tempo em cada uma. Antes de parar em uma dada flor, faziam vôo inspecionando outras flores (vôo de reconhecimento).



**Figura 14.** Flor de *P. suberosa* sendo visitada por *Pachodynerus guadulpensis*; **A)** vespa com pólen aderido ao corpo, pousada sobre tépala enquanto se alimenta de néctar; **B)** detalhe da vespa se alimentando de néctar na câmara nectarífera (asterisco) em flor com estigmas (seta vazia) em posição um; **C)** visita à flor com anteras (seta cheia) em posição três e estigmas (seta vazia) em posição dois. Barras = 3mm.

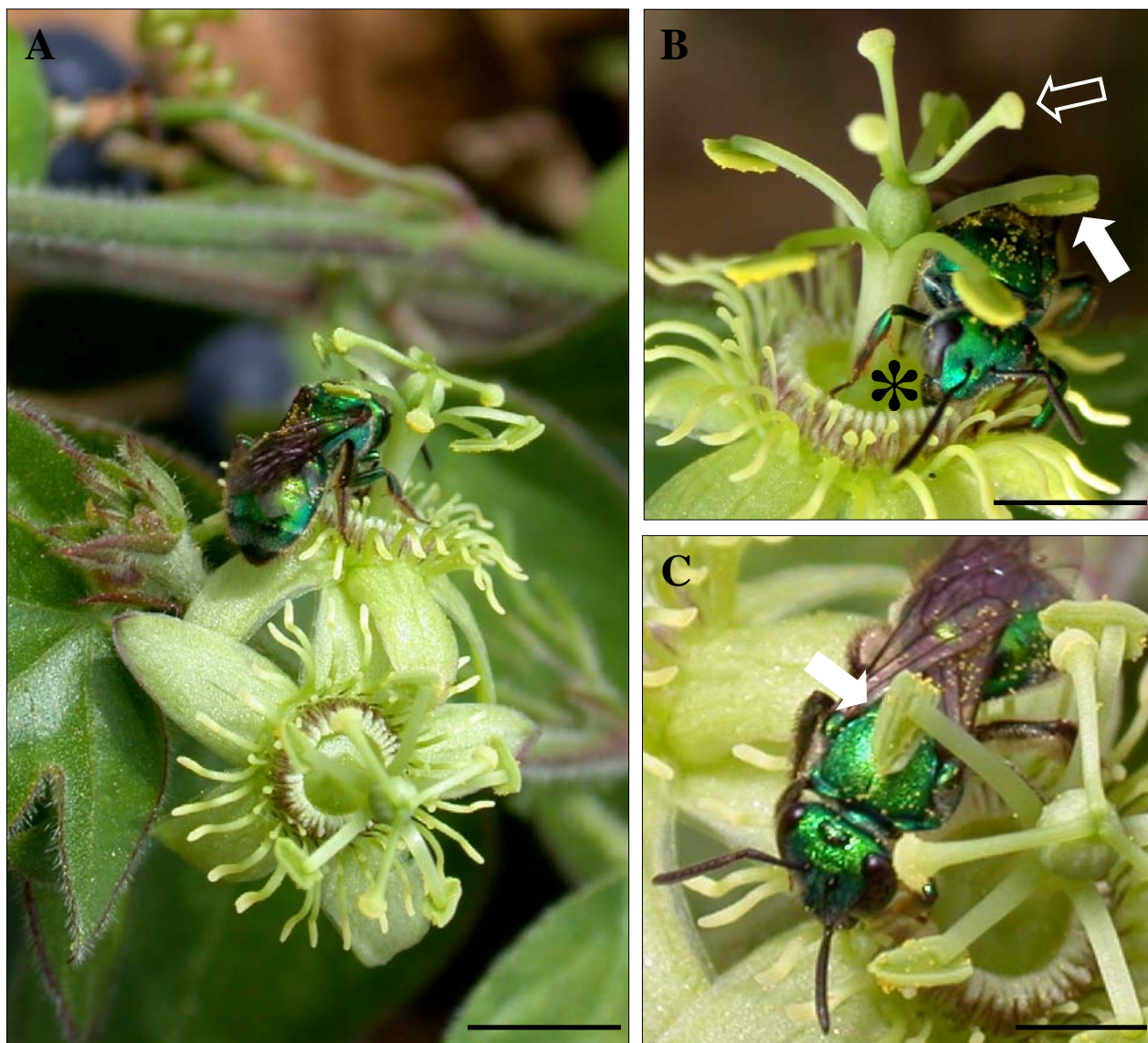


**Figura 15.** *Polistes cavapytiformis* predando larva de Lepidoptera sobre folha de *P. suberosa*. Barra = 6mm

Os indivíduos de *Augochloropsis* sp. (Figura 16) foram observados visitando as flores tanto à procura de pólen como de néctar e, por isso, o contato com anteras e estigmas se deu tanto de forma direta, com a parte ventral do corpo, quando coletaram pólen, como indireta, enquanto se alimentaram de néctar. Nesta última situação, as anteras e estigmas estando em posição três encostavam no dorso do animal. Com frequência, ao se deslocarem de uma flor para outra paravam em folhas e “limpavam-se” do pólen aderido na cabeça e tórax com o auxílio do primeiro par de pernas. Foi observada uma quantidade considerável de pólen nas escopas dos exemplares amostrados (Figura 16).

Os indivíduos de *A. ephyra*, embora tenham sido observados alimentando-se de néctar, visitaram as flores principalmente à procura de pólen pousando, geralmente, direto nas anteras (contato direto). Devido a isso, além do pólen presente na parte dorsal do tórax (pólen amostrado), havia pólen aderido na parte ventral do corpo do animal. Ao se movimentarem de uma antera para outra, numa mesma flor, eventualmente contactavam os estigmas. Ao se deslocarem entre as flores, paravam nas folhas onde, com o auxílio do primeiro par de pernas, recolhiam o pólen aderido ao corpo e o transferiam para as escopas (pólen não amostrado). Devido à pequena dimensão desses insetos, mesmo quando anteras e estigmas estavam em posição três ou quatro, o contato indireto com as estruturas reprodutivas foi pouco frequente.

Os indivíduos de *A. mellifera* chegavam ao conjunto de plantas, faziam um vôo de reconhecimento e visitavam as flores à procura de néctar e/ou pólen. Devido a isso, o contato com anteras e estigmas ocorreu de forma direta e indireta. Ao se alimentarem de néctar, os indivíduos escolhiam uma flor, pousavam sobre uma das tépalas e caminhavam em direção ao centro da flor inserindo o aparelho bucal na câmara nectarífera. Enquanto se



**Figura 16.** A) *Augochloropsis* sp. visitando flor de *P. suberosa*; B) se alimentando de néctar na câmara nectarífera (asterisco) em flor com anteras (seta cheia) em posição três e estigmas (seta vazia) em posição um; C) detalhe do contato com antera (seta cheia) da flor. Barras = 3mm.

alimentavam, movimentaram-se circulando o androginóforo e assim, contatavam anteras e estigmas quando estes estavam, pelo menos, em posição três. O pólen ficava aderido sobre o dorso e cabeça. Quando visitaram as flores para coletar pólen, pousavam diretamente sobre o ápice do androginóforo, contatando estigmas e anteras diretamente. Deslocavam-se, então, para uma das anteras de onde coletavam o pólen, ficando parte dos grãos aderidos à região ventral. Nem sempre passavam por todas as anteras de uma mesma flor. As visitas à procura de pólen foram mais breves do que aquelas em busca de néctar. Embora os indivíduos dessa espécie tenham sido observados principalmente se alimentando de néctar, não era incomum o grupo de *A. mellifera* presente nas ocasiões de amostragem apresentar as duas atividades de forrageio. Assim, além do pólen aderido na parte dorsal do corpo (pólen amostrado), havia pólen presente na região ventral e corbículas dos indivíduos amostrados.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 Sistema reprodutivo

*P. suberosa* é autocompatível, como já referido por Koschnitzke & Sazima (1997) e Acioli (1999), sendo capaz de produzir frutos com sementes por autofecundação em condições naturais, conforme observado no teste de autogamia espontânea. Entre os fatores que levaram à evolução da autofecundação em algumas espécies de angiospermas, está o fato de que essa estratégia reprodutiva permite à planta reproduzir-se sem depender de um agente externo. Dessa forma, a planta assegura a produção de sementes, ainda que em menor quantidade, mesmo na ausência do polinizador. Esse fato confere vantagem adaptativa em situações adversas, principalmente àquelas espécies entomófilas, uma vez que as populações de insetos costumam variar



numericamente de um ano para outro (Jain, 1976; Barth, 1991; Proctor *et al.*, 1996).

Em *P. suberosa*, entretanto, a autofecundação espontânea não parece ser freqüente na natureza, uma vez que o número de frutos produzidos por autofecundação sem a intervenção de polinização manual foi baixo. Esse fato pode ser atribuído à posição das estruturas reprodutivas na flor, que torna menos provável o contato das anteras com a superfície estigmática. A separação espacial dos órgãos reprodutivos (hercogamia) junto com a dicogamia (separação temporal desses) são duas estratégias comumente adotadas por espécies vegetais, mesmo as autogâmicas, no sentido de promover uma otimização nas taxas de reprodução cruzada (Wyatt, 1983; Barth, 1991; Harder & Barrett, 1996; Snow *et al.*, 1996). A restrição imposta por barreira física à autogamia, devido a posição de anteras e estigmas ocorre em outras espécies de passifloráceas (Escobar, 1981; García & Hoc, 1998a). Dutra & Machado (2001) registraram para uma espécie de Bignoniaceae um fato semelhante ao observado em *P. suberosa*, onde a espécie apesar de ser autocompatível, não apresenta em condições naturais frutos produzidos por autogamia espontânea. Tal fato deve-se à separação espacial dentro da flor de anteras e estigmas, restringindo a autopolinização e conseqüentemente a autofecundação.

Considerando-se o fato de que em condições experimentais *P. suberosa* apresentou igual sucesso de frutificação e sementes viáveis tanto por autogamia como por xenogamia (Acioli, 1999), a diferença observada entre os resultados (número de frutos produzidos) nos tratamentos de autopolinização manual e xenogamia em condições naturais pode ser atribuída em parte à variação na quantidade de grãos de pólen. Nas polinizações manuais o número de grãos de pólen depositado sobre os estigmas, além de ser mais

uniforme entre as flores, é provavelmente maior do que a quantidade depositada pelos insetos visitantes no caso da xenogamia.

Stephenson (1981) argumenta que amostras florais polinizadas manualmente geralmente desenvolvem frutos, estando esse fato relacionado ao número de grãos de pólen depositado sobre o estigma. Isso porque o número de grãos de pólen que germina sobre o estigma determina a variação no número de sementes e há um limiar em relação ao número de sementes, abaixo do qual não é vantajoso para a planta investir no desenvolvimento do fruto. Em *P. edulis* há diferença em relação à produção de frutos observada nos tratamentos de polinização manual e em condições naturais. Os maiores valores, referentes aos tratamentos de polinização manual, devem-se ao número mínimo de grãos de pólen que precisa ser depositado sobre o estigma para desencadear o desenvolvimento do fruto, que nessa espécie corresponde a 190 grãos (Akamine & Girolami, 1959 *apud* Chandra, 1976).

A diferença observada entre o tratamento de xenogamia e o controle não era esperada uma vez que as flores estavam expostas às mesmas condições. A retirada das anteras (emasculação) pode interferir em algum processo fisiológico da flor e no reconhecimento e escolha da mesma pelo visitante floral, o que necessita ser investigado em estudos posteriores.

O fato de não haver diferença significativa em relação ao tamanho de frutos e sementes, e em relação ao número de sementes por frutos entre os três tratamentos e entre eles e o controle, indica que, exceto pela barreira física, *P. suberosa* é capaz de produzir frutos por autofecundação de forma equivalente a fecundação cruzada, também em condições naturais, ainda que a espécie priorize a xenogamia. Tendo em vista a capacidade de autofecundação e fatores tais como a quantidade e proximidade das plantas no local, além do padrão comportamental dos insetos visitantes, a geitonogamia (fecundação entre flores de um mesmo indivíduo) deve responder por uma taxa talvez alta

dos frutos produzidos, embora esse aspecto não tenha sido mensurado no presente estudo.

A geitonogamia permite uma quantidade variável de autofecundação em espécies autocompatíveis que, preferencialmente, se reproduzem por fecundação cruzada (Escobar, 1985), estando relacionada ao incremento no número de flores que pode ser observado quando uma espécie de planta encontra-se em altas densidades (Hessing, 1988; Stepenson, 1981). Klinkhamer *et al.* (1993) consideram que a geitonogamia ocorre em quase todas as espécies polinizadas por animais, havendo registro de 37% para populações de *Asclepiadaceae* e de 47% para populações de *Polemoniaceae*, e que está associada às características que determinam o aumento da atratividade em relação aos visitantes florais.

A atratividade da planta está relacionada à quantidade e qualidade das “recompensas” oferecidas aos visitantes florais (Faegri & Pijl, 1971). Uma das formas de ser mais atraente é produzindo um grande número de flores de forma simultânea. Segundo Stephenson (1981), o número de flores e a forma como estão agrupadas no tempo e no espaço influencia a atração de polinizadores e o fluxo de pólen na população. Diversos estudos têm demonstrado que insetos visitam mais flores, de forma sucessiva, se o número de flores aumenta (Klinkhamer *et al.*, 1993; Harder & Barrett, 1996; Snow *et al.*, 1996; Utelli & Roy, 2000).

*P. suberosa*, quanto à periodicidade de floração, pode ser classificada, segundo Newstrom *et al* (1994), como tendo padrão de floração contínuo. Essa espécie pode apresentar flores durante todo o ano com pelo menos três épocas de picos florais. Conforme observado, o número de flores está correlacionado com o número de visitantes florais. Logo, a ocorrência de picos florais deve incrementar as taxas de autofecundação por geitonogamia uma vez que os insetos observados visitam várias flores de forma seqüencial.

*P. suberosa* pode ser considerada, portanto, uma espécie autogâmica facultativa que se reproduz preferencialmente por reprodução cruzada (xenogamia). Uma vez que a morfologia floral oferece restrições à ocorrência de autopolinização, a presença de vetores de pólen se faz necessária para que ocorra a produção de frutos por xenogamia, além de otimizar as taxas de autofecundação na espécie.

#### **4.2 Disponibilização do pólen**

O processo de polinização começa com a exposição e liberação do pólen que carrega o gameta masculino (Dafni, 1992). *P. suberosa* libera o pólen, de forma gradual, através de aberturas longitudinais das anteras. Isto deve-se ao fato de que as cinco anteras de uma mesma flor tornam-se deiscente em tempos diferentes, desde a abertura da flor até o final da manhã. Neste horário a maioria das flores já está com todo o pólen disponível para os polinizadores.

A disponibilização gradual resulta numa acumulação de grãos se a flor não for visitada, daí o aumento da quantidade deste observado durante o período de amostragem em flores isoladas, onde cada conjunto de flores que era amostrado tinha mais pólen disponível que o anterior. O decréscimo observado no final do período de amostragem (início da tarde) pode ser atribuído à perda de grãos ao manusear as flores. Logo que a antera abre, os grãos de pólen encontram-se aglomerados. Porém, as últimas flores amostradas permaneceram com o conteúdo polínico exposto por tempo suficiente para que os grãos ficassem mais soltos, desprendendo-se das anteras com bastante facilidade.

A disponibilização do conteúdo polínico de forma gradual combinado ao movimento das estruturas reprodutivas, responde pelo aumento em número de grãos de pólen amostrado no intervalo entre às 7 e 9 horas, em flores

expostas à presença dos visitantes florais. Nesse intervalo, a taxa de remoção do pólen, que estava sendo gradativamente liberado pela flor, foi baixa. Isso porque, antes das 9 horas, além do número de insetos visitando as flores ser menor, menos flores (0-40%) na população estão com as anteras em posição três, primeira posição que permite contato com o corpo do visitante floral e remoção do pólen por ocasião da visita à flor (Acioli, 1999).

O maior número de flores (75-100%) observado na população com anteras na posição três ocorre no intervalo entre 9 e 15 horas (Acioli, 1999). Tal fato, combinado ao período de maior atividade dos visitantes florais, entre 9 e 10 horas, explica o brusco decréscimo observado nesse período. A diminuição de forma gradual observada até as 14 horas deve-se à remoção do pólen que estava sendo disponibilizado pelas anteras, então em posição três, na presença de insetos visitantes.

O padrão de liberação gradual não parece ser incomum. Carmo & Franceschinelli (2002) descrevem a apresentação gradual do pólen que ocorre em uma espécie dióica de Clusiaceae durante os três dias em que a flor masculina fica aberta. Thomson & Thomson (1992) observaram o ritmo da antese e o progresso da deiscência das anteras em uma espécie de Liliaceae e constataram a disponibilização do pólen de forma não simultânea nas seis anteras dispostas em dois verticilos dentro da flor. Em flores de kiwi a disponibilização gradual é determinada pelo grau de hidratação das anteras. Nessa espécie, polinizada por mamangavas, os grãos de pólen não podem estar agrupados para serem descartados, uma vez que o processo de liberação ocorre por meio de um sistema de “pulverização” gerado pela vibração das asas das abelhas enquanto elas visitam as flores. Assim, cada antera libera uma pequena quantidade de pólen diariamente durante vários dias por meio de um sistema de camadas onde apenas o pólen presente na camada superficial seca da antera pode ser “pulverizado” (Corbet, 1990).

O padrão de disponibilização de pólen afeta diretamente o sucesso reprodutivo da planta (Thomson & Thomson, 1992; Harder & Barrett, 1996) e a disponibilização de forma gradual pode otimizar o número de grãos de pólen que são depositados sobre os estigmas, o que confere valor adaptativo à planta.

A liberação de pólen estratificada no tempo minimiza os efeitos negativos no caso de a flor ser visitada por um inseto com baixo potencial como polinizador, como é o caso de *P. versicolor* e *P. cavapytiformis* em relação às flores de *P. suberosa*. Isso porque o pólen que é removido por um visitante não está mais disponível para ser coletado pelo visitante subsequente. Assim, se apenas parte do conteúdo polínico da flor está disponível, mesmo que esses insetos removam todo o pólen presente num único evento de visitação, quando outro inseto, com maior potencial como polinizador, chega na flor, pode ainda ficar com pólen aderido ao corpo porque outra antera ficou deiscente.

Não é incomum pequenas abelhas e outros insetos de pequeno porte coletarem pólen diretamente das anteras de uma flor contatando os estigmas apenas casualmente e algumas vezes visitando apenas uma flor (Inouye, 1980). Isso foi observado nas flores de *P. suberosa* em relação a alguns insetos que não foram amostrados e no caso de *A. ephyra* que visitou as flores principalmente à procura de pólen. Por isso, ainda que possam eventualmente transferir pólen para os estigmas, têm baixo potencial como polinizadores pois reduzem a quantidade de pólen disponível para a fecundação. Inouye (1980) argumenta que uma diferença importante entre a perda de néctar e a de pólen, é que o pólen não é usualmente repostado como se observa mais comumente acontecer com o néctar e que essa diferença pode ser minimizada se a deiscência das anteras está dispersa ao longo de um determinado tempo.

Além disso, segundo Thomson & Thomson (1992), o padrão de deiscência das anteras está relacionado à viabilidade dos grãos de pólen. Stephenson & Bertin (1983) consideram que em casos onde a viabilidade do pólen declina com o tempo, a seleção pode favorecer a liberação freqüente de pequenas quantidades de pólen. Logo, o conhecimento do padrão de abertura das anteras dentro da flor, bem como questões concernentes à viabilidade polínica de *P. suberosa*, são temas relevantes e que devem ser abordados futuramente.

Assim, em *P. suberosa* a disponibilização gradual do pólen combinada ao padrão de movimento das estruturas reprodutivas otimiza o processo de polinização aumentando a probabilidade do pólen que é removido das anteras ser depositado sobre os estigmas.

#### **4.3 Receptividade do estigma**

A variação observada em relação ao número de frutos produzidos indica que as flores com estigmas receptivos não estão distribuídas de maneira uniforme no decorrer do dia. Assim, observou-se um período (10-15 horas) em que houve maior número de frutos produzidos e menor variação em relação a este parâmetro. Esse período foi antecedido por um em que se observou uma maior variação e um incremento no número de frutos. Por outro lado, foi seguido por outro que também variou mas no qual houve um decréscimo em relação ao número de frutos. Tal distribuição, ainda que não tenha sido avaliada a causa nesse estudo, pode ser atribuída à diferença na receptividade dos estigmas dentro de uma mesma flor.

O aumento observado em relação ao número de flores com estigmas receptivos na população ao início da manhã coincide com o observado em relação à produção de néctar e a quantidade de visitantes florais. Além disso, a variação em relação ao número de flores com estigmas receptivos na

população apresentou o mesmo padrão de variação observado por Acioli (1999) em relação ao número de flores com estiletos, e conseqüentemente, com estigmas em posição três (primeira que permite contato com o visitante floral). Segundo Acioli (1999), os estigmas apresentam o mesmo padrão de movimento das anteras; atingem, entretanto, mais tarde a posição três, sendo o intervalo entre 11 e 13 horas aquele em que se observa o maior número de flores com estigmas nessa posição.

Assim, os resultados sugerem que a variação temporal na distribuição de flores com estigmas receptivos durante o dia, observada em *P. suberosa* funciona como uma estratégia que otimiza a produção de frutos.

#### 4.4 Néctar

Apesar de alguns insetos visitarem as flores de *P. suberosa* à procura de pólen, o néctar foi o principal recurso procurado, assim como ocorre em outras espécies de passifloráceas (e.g. Chandra, 1976; Semir & Brown, 1975; Koschnitzke & Sazima, 1997; Varassin & Silva, 1999; Varassin *et al.*, 2001).

O néctar é considerado o mais importante mediador nas interações entre plantas e polinizadores, e o padrão de secreção pela flor é um dos fatores que determina a composição, abundância e frequência do grupo de visitantes nas flores (Heinrich & Raven, 1972; Cruden *et al.*, 1983; Dafni, 1992)

As flores de *P. suberosa* já abrem com um pequeno volume de néctar disponível, indicando que a produção tem início antes da antese. Logo que a flor abre, a presença de visitantes florais não resulta em polinização devido à posição de anteras e estigmas e ao fato de pouco pólen estar disponível. Entretanto, já ter algum néctar disponível garante a presença de visitantes florais, ainda que representados por poucos indivíduos. Assim, as primeiras flores na população com anteras em posição três já estão recebendo visitas. A



secreção contínua e crescente até as 10 horas é acompanhada pelo acréscimo no número de visitantes. A produção de forma contínua garante a reposição, ainda que em quantidades menores, do néctar que foi consumido pelo último visitante, garantindo a atratividade da flor. Assim, todo o período que permite a remoção e deposição do pólen é contemplado com visitas às flores.

Segundo Heinrich & Raven (1972), o padrão de produção contínua durante o tempo em que a flor está aberta, observado em *P. suberosa*, confere vantagem adaptativa à planta, aumentando a probabilidade de ocorrência de polinização.

Os resultados indicam que a quantidade e ritmo de produção do néctar determinam a abundância e frequência de visitas às flores, uma vez que o pico de produção de néctar coincide com o período em que se observou o maior número de insetos visitando as flores. Tal resultado está de acordo com aqueles observados para outras espécies de passifloráceas, onde verificou-se um ajuste entre o padrão de produção, volume e composição do néctar e os polinizadores (Chandra, 1976; Koschnitzke & Sazima, 1997; Varassim *et al.*, 2001).

Além do ritmo de produção, a quantidade e composição do néctar floral, diferente entre as espécies, são parâmetros relevantes nas avaliações de interação animal-planta pois, geralmente, adequam-se de forma satisfatória à demanda nutricional e período de atividade daqueles visitantes que garantem a efetividade da polinização. Por isso, podem servir como indicativo do grau de adaptação entre a planta e os visitantes florais (Heinrich & Raven, 1972; Opler, 1983; Cruden *et al.*, 1983; Harborne, 1993; Gardener & Gillman, 2002). Varassim *et al.*(2001) observaram para quatro espécies de passifloráceas, polinizadas por diferentes animais, que o volume e a composição do néctar floral estão intimamente relacionados à demanda nutricional de seus polinizadores efetivos.

A quantidade média de néctar produzida pelas flores de *P. suberosa* é maior do que a descrita por Opler (1983) para flores polinizadas por vespas e pequenas abelhas. Entretanto, segundo esse autor, o volume de néctar está correlacionado com o tamanho das flores, e as flores de *P. suberosa* são, também, maiores do que aquelas por ele descritas, como sendo polinizadas por esses grupos de insetos.

Apesar de a composição do néctar de *P. suberosa* não ter sido avaliada no presente estudo, Koschnitzke & Sazima (1997) observaram que *P. suberosa* apresenta néctar com concentração compatível a flores polinizadas por vespas, que foi o grupo melhor representado entre os visitantes florais observados nesse estudo.

A morfologia da câmara nectarífera é outro fator que interfere na relação entre planta e polinizador, podendo restringir o acesso do néctar à determinados grupos de visitante. Nas passifloráceas, as limitações morfológicas em relação ao uso do néctar são impostas principalmente pelo opérculo e o límen, que protegem o néctar, além dos filamentos da corona que em algumas espécies também atuam nesse sentido (Corbet & Wilmer, 1980; Koschnitzke & Sazima, 1997; Varassin & Silva, 1999). Segundo Koschnitzke & Sazima (1997), a câmara nectarífera de *P. suberosa* é rasa e de fácil acesso, não oferecendo restrições a visitantes com aparelho bucal curto, como vespas, em acessar o néctar.

Além disso, a forma como o néctar está protegido dentro da câmara nectarífera pode interferir no grau de evaporação do néctar, fator esse que altera a concentração de açúcares podendo acarretar em alterações nas taxas de visitas às flores (Baker & Baker, 1983). O fato de ser uma câmara rasa e menos protegida propicia a evaporação do néctar produzido e acumulado, no caso da flor não ter sido visitada. Tal fato pode explicar o decréscimo

observado no período entre 10 e 18 horas no teste em que se avaliou o volume total de néctar produzido em flores isoladas de *P. suberosa*.

#### 4.5 Visitantes florais

Os resultados sugerem que todos os visitantes florais amostrados podem polinizar as flores de *P. suberosa*, sendo a contribuição de cada um deles para a reprodução dessa espécie diferente, devido em parte à variação no padrão comportamental de forrageio enquanto visitam as flores e seus atributos morfológicos.

Devido à morfologia da flor e à disposição de anteras e estigmas, visitas às flores de *P. suberosa* à procura de néctar podem acarretar no contato das estruturas reprodutivas da flor com a região dorsal do tórax dos insetos (contato indireto), dependendo do tamanho do visitante floral e da posição das peças florais na ocasião da visita. Nesse caso, ainda que com alguma perda durante o transporte, todo o pólen que é removido das anteras fica disponível para a reprodução, uma vez que não é usado como recurso alimentar. Além disso, a deposição sobre o dorso aumenta a chance do pólen que é removido das anteras ser depositado na superfície do estigma no caso do inseto permanecer visitando as flores na população.

Ao procurarem as flores em busca de pólen, ao contrário, os visitantes florais pousam diretamente nas anteras. O contato direto, faz com que o visitante ao se deslocar entre as anteras da flor fique com o pólen depositado de forma difusa sobre o corpo. Nesse caso, se contatam os estigmas podem polinizar a flor. Entretanto tal contato é ocasional, podendo ou não ocorrer.

Por isso, o contato indireto com anteras e estigmas, consequência do movimento do visitante enquanto se alimenta de néctar na flor, propicia um evento de polinização mais organizado e seguro do que aquele observado no

caso dos visitantes florais que procuram as flores de *P. suberosa* em busca de pólen, pousando diretamente nas anteras.

*P. ignobilis* visitou as flores de *P. suberosa* sempre à procura de néctar e nessas ocasiões contatava as anteras e estigmas da flor. Foi, dentre as espécies amostradas, a mais abundante e freqüente durante o ano. Indivíduos dessa espécie estiveram presente em praticamente todas as situações de amostragem, ainda que a variação em relação ao número de indivíduos observados tenha sido grande. O fato de visitarem as flores desde o início da manhã, geralmente predominando em número em relação as outras espécies presentes, além dos seus atributos morfológicos e comportamentais, pode explicar a grande quantidade de pólen amostrada sobre a noto desses insetos.

*P. guadulpensis* apresentou comportamento de forrageio semelhante ao de *P. ignobilis*, visitando as flores quase sempre à procura de néctar. Nessas ocasiões, dado o seu tamanho corporal e período de atividade, contatavam anteras e estigmas, apresentando pólen aderido ao dorso. Ainda que tenham sido, com freqüência, observados em situação de contato direto com anteras e estigmas não parecem utilizar o pólen como recurso alimentar. Devido a estas características, os indivíduos de *P. guadulpensis* ao coletarem néctar podem polinizar as flores de *P. suberosa*. Entretanto, a contribuição dessa espécie para a polinização da população estudada parece ser pequena, pois estiveram presentes em poucas situações durante o ano.

Os indivíduos de *A. mellifera* quando visitam as flores de *P. suberosa* para se alimentar de néctar podem efetuar a polinização, pois contatam anteras e estigmas ficando com pólen aderido ao corpo. Visitam várias flores na população e apresentam período de atividade durante toda a manhã. Entretanto, costumam retirar o pólen que fica depositado sobre o dorso e transferir para as corbículas, tornando-o indisponível para a polinização. Tal aspecto pode explicar a baixa quantidade de pólen amostrada sobre o noto

desses animais. O número de indivíduos amostrados durante o ano foi baixo e a distribuição irregular, sugerindo que utilizam o néctar de *P. suberosa* como um recurso secundário. Além disso, com frequência visitaram as flores à procura de pólen contatando diretamente as anteras. Nessas ocasiões, o contato com os estigmas, quando ocorreu, foi ocasional. Tais aspectos conciliados ao baixo número de indivíduos amostrados durante o ano indicam que a contribuição dessa espécie para a polinização de *P. suberosa* é pequena e ocasional.

*Augochloropsis* sp., quando visita as flores para coletar néctar, dado o seu padrão comportamental de forrageio, pode contatar anteras e estigmas de flores diferentes, efetuando a polinização. Entretanto, assim como os indivíduos de *A. mellifera* que transferem o pólen depositado sobre o dorso nas corbículas, costumam transferir o pólen para as escopas, reduzindo a carga polínica disponível para a reprodução. Ainda que tenham sido observados indivíduos dessa espécie visitando as flores à procura de pólen, estas visitas foram menos frequentes. Foi dentre as espécies de abelhas a que apresentou distribuição mais ampla durante o ano, estando presente em várias ocasiões de amostragem, ainda que representada por baixo número de indivíduos. Apesar de efetivarem a polinização quando visitam as flores, a contribuição para a reprodução da população de *P. suberosa* estudada parece ser pequena.

*A. ephyra* parece não contribuir significativamente para a reprodução de *P. suberosa*. Essa espécie foi representada por um baixo número de indivíduos durante o ano, com distribuição irregular. Mesmo nas visitas, ocasionais, à procura de néctar, devido ao seu tamanho, raramente contataram anteras e estigmas. A carga polínica amostrada sobre o corpo dos exemplares dessa espécie é decorrente das rápidas visitas que fazem a diversas flores na

população, contatando diretamente as anteras e ficando com o pólen aderido em várias partes do corpo.

O baixo número de indivíduos de *P. versicolor* e *P. cavapytiformis* amostrados como visitantes florais, em apenas dois meses do ano, sugere que essas espécies pouco contribuem para a reprodução de *P. suberosa*. Ao visitarem as flores à procura de néctar podem efetuar a polinização, dado o seu tamanho e o contato com as estruturas reprodutivas. Entretanto, visitaram um número restrito de flores na população, sempre no final da manhã quando as flores, já visitadas por outros insetos, estão com pouco ou nenhum pólen disponível e a quantidade de néctar é menor. Tal aspecto combinado ao fato dessas vespas serem comumente observadas predando larvas de lepidópteros, sugere que essas espécies utilizam néctar como recurso alimentar complementar. Assim, podem ser classificadas como polinizadoras ocasionais de *P. suberosa*.

Hemípteros foram observados algumas vezes visitando as flores. Nessas ocasiões, contataram anteras e estigmas e tinham pólen aderido ao dorso. Entretanto, passavam quase todo o período de observação na mesma flor. Assim, ainda que a polinização ocasionada pela visita desses insetos possa resultar na formação de fruto dado o fato de *P. suberosa* ser autocompatível, a contribuição deles para a reprodução da planta é pouco expressiva.

Alguns insetos pequenos não identificados foram observados visitando as flores no final da manhã. Pousam direto nas anteras e coletam pólen. Não polinizam as flores pois não contatam os estigmas, nem ocasionalmente. Podem interferir no processo de polinização diminuindo a quantidade de pólen disponível para a reprodução pois, apesar de não visitarem muitas flores, retiram uma quantidade, aparentemente significativa de pólen à cada visita. Outros visitantes florais, não amostrados e também não

identificados no presente estudo, foram observados nas flores de *P. suberosa*. Esses insetos visitaram as flores à procura de néctar. Devido ao seu tamanho, pequeno em relação as flores de *P. suberosa*, o contato com a flor é restrito à câmara nectarífera, sem nunca contatarem anteras e estigmas. Apesar de se alimentarem de néctar não parecem interferir na disponibilização desse recurso àqueles visitantes florais que efetivamente realizam a polinização. Chegam à população de plantas, principalmente, no período da tarde, posterior ao que se observa o maior número de polinizadores visitando as flores.

Dessa forma, os resultados sugerem que *P. ignobilis* é, dentre os visitantes florais na população de *P. suberosa* estudada, aquela que efetivamente (sensu Dafni, 1992) contribui para a polinização dessa espécie dada a sua frequência, morfologia e ajuste em relação ao padrão comportamental de forrageio e os aspectos referentes à biologia floral de *P. suberosa*, principalmente aqueles referentes a produção de néctar e padrão de movimento das peças florais.

Esse resultado vai ao encontro do observado por Koschnitzke & Sazima (1997), onde registraram que a polinização das flores de *P. suberosa* é efetuada por vespas. Entretanto, as espécies de vespas descritas por esses autores, como polinizadoras para uma população de *P. suberosa* em uma mata semidecídua diferem das que são descritas no presente estudo. Além disso, um estudo preliminar da polinização de *P. suberosa* em uma população presente no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS (Acioli, dados não publicados) indicam que nesse local a polinização é principalmente efetuada pela vespa *Polybia sericea* (Olivier, 1791). Tais dados reforçam o fato de a polinização de *P. suberosa* ser efetivamente realizada por vespas, entretanto, sugerem a não especificidade correspondente. Tal variação pode ser atribuída a distribuição espacial destas bem como a fatores abióticos que diferem de um

local para outro e interferem significativamente em sistemas de polinização, tanto em relação aos aspectos referentes à biologia floral como aqueles concernentes ao comportamento dos visitantes florais, principalmente se estes forem insetos (Corbet, 1990; Utelli & Roy, 2000). Há referências na literatura sobre a interferência de tais aspectos no processo de polinização de algumas espécies de passifloráceas (Chandra, 1976; Corbet & Wilmer, 1980; Escobar, 1981; García & Hoc, 1997).

No presente trabalho, observou-se que variações na temperatura e umidade relativa interferem no processo de polinização, o que precisa ser melhor avaliado em estudos futuros. Em dias chuvosos ou muito úmidos a abertura floral, bem como o padrão de movimento de filetes e estiletos sofrem alteração. Além disso, o processo de deiscência das anteras ocorre de forma mais lenta. Aparentemente menos flores abrem em dias de chuva. Tais fatores podem responder pela variação em relação ao número de flores observadas durante o ano, fator que interfere na variação em número de visitantes florais.

O fato de apresentar flores o ano todo, de ser uma espécie autogâmica e não estar rigidamente associada à uma única espécie de polinizador, ainda que sejam vespas os insetos que principalmente contribuem para a sua polinização, faz de *P. suberosa* uma espécie menos suscetível a situações adversas. Ainda assim, informações sobre a biologia dessas vespas que atuam como polinizadoras de *P. suberosa* se fazem necessárias no sentido de quantificar a contribuição de cada uma delas para a reprodução dessa espécie. Isso pode auxiliar no conhecimento sobre o grau de ajuste entre elas, aspecto de fundamental importância na preservação desse sistemas de polinização.



## 5. CONCLUSÕES

Apesar de ser autocompatível, *P. suberosa* preferencialmente se reproduz por xenogamia, dado a barreira física imposta pela posição de anteras e estimas dentro da flor. A transferência de pólen mediada por insetos além de responder pela formação de frutos por xenogamia, parece acarretar no desenvolvimento de frutos produzidos por autofecundação.

Na população de *P. suberosa* o número de frutos resultantes de autofecundação por geitonogamia, ainda que não tenha sido mensurado, deve ser alto devido a proximidade entre as plantas e o padrão comportamental dos insetos que visitam varias flores seqüencialmente.

O processo de polinização está fortemente associado ao movimento das estruturas reprodutivas e o período funcional da flor de *P. suberosa* está correlacionado com o período de atividade dos polinizadores, assim como observado para outras espécies de passifloráceas.

O período da manhã parece ser aquele em que a maior parte do processo de polinização ocorre, dada a biologia floral de *P. suberosa* combinada ao padrão comportamental dos insetos que visitam as flores.

O néctar é o principal mediador no processo de transferência de pólen e os insetos com tamanho compatível para contatar anteras e estigmas, que procuram as flores em busca desse recurso, determinam um processo de polinização mais efetivo do que aqueles que visitam as flores em busca de pólen.

Apesar de ser visitada por uma variada entomofauna, sendo parte dela potencialmente capaz de polinizar as flores, na população de *P. suberosa* estudada a vespa *P. ignobilis* é, dentre os visitantes florais, aquela que efetivamente poliniza as flores.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAMSON, W. G. 1989. Plant-animal interactions: an overview. In: Abrahamson, W. G (ed.) Plant-animal interactions. New York, McGraw-Hill. Inc, p. 1-22.
- ACIOLI, M. F. 1999. Estudo preliminar da biologia floral de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae). Dissertação (Bacharelado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 23 p.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds.) The biology of nectaries. New York, Columbia University Press, p. 126-152.
- BAKER, H.G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. In: Real, L (ed.) Pollination biology. Orlando. Academic Press. 7-28.
- BARTH, F.G. 1991. Insects and flowers: the biology of a partnership. Princeton, Princeton University Press. 408p.
- BERTIN, R. I. 1989. Pollination biology. In: Abrahamson, W. G (ed.) Plant-animal interactions. New York, McGraw-Hill. Inc, p. 23-86.
- BRACK, P. (inéd.) Um estudo para a preservação da flora do Morro Santana em Porto Alegre. Departamento de Botânica - Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 49p.
- BUZATO, S & FRANCO, A. L. M. 1992. *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). Plant Systematics and Evolution 181: 261-267.
- CAMILLO, E. 1996. Utilização de espécies de *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) na polinização do maracujá amarelo. In: Anais do Encontro Sobre Abelhas. Ribeirão Preto, São Paulo. 141-146.
- CARMO, R. M. & FRANCESCHINELLI, E. V. 2002. Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG. Revista Brasileira de Botânica 25: 351-360.

- CHANDRA, S. 1976. A review of recent research on the yellow passionfruit. Fiji Agricultural Journal 38: 41-48.
- CORBET, S. A. & WILMER, P. G. 1980. Pollination of the yellow passionfruit: nectar, pollen, and carpenter bees. Journal of Agricultural Science 95: 655-666.
- CORBET, S. A. 1990. Pollination and the weather. Israel Journal of Botany 39: 13-30.
- CORRÊA, C. A.; IRGANG, B. E. & MOREIRA, G. R. P. 2001. Estrutura floral das Angiospermas usadas por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) no Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia, Série Zoologia 90: 71-84.
- CREPET, W. L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In: Real, L (ed.) Pollination biology. Orlando. Academic Press. 29-49.
- CRUDEN, R. W. & HERMANN, S. M. & PETERSON, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds.) The biology of nectaries. New York, Columbia University Press, p. 80-125.
- DAFNI, A. 1992. Pollination ecology: a practical approach. New York, Oxford University Press. 250p.
- DARWIN, C. 1877. The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. 2<sup>nd</sup> ed. Chicago, The University of Chicago Press. 300p.
- DUTRA, J. C. S. & MACHADO, V. L. L. 2001. Entomofauna visitante de Stenolobium stans (Juss.) Seem (Bignoniaceae), durante seu período de floração. Neotropical Entomology 30: 43-53.
- ESCOBAR, L. A. 1981. Experimentos preliminares en la hibridación de especies comestibles de *Passiflora*. Actualidades Biológicas 10: 103-111.
- ESCOBAR, L. A. 1985. Biología reproductiva de *Passiflora manicata* e hibridacion com la curuba, *Passiflora mollissima*. Actualidades Biológicas 14: 111-121.

- FAEGRI, K. & PIJL, L.V. 1971. The principles of pollination ecology. Oxford, Pergamon Press. 291p.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In: Futuyma, D. J. and Slatkin, M. (eds.) Coevolution. Sunderland, MA, Sinauer Associates, p. 282-310.
- FERRI, M. G. & MENEZES, N. L & MONTEIRO, W. R. 1981. Glossário ilustrado de botânica. São Paulo, Ed. Nobel, 197p.
- FREITAS, A. V. L. & OLIVEIRA, P. S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. Journal Animal Ecology 65: 205-210.
- GARCÍA, M. T. A. & HOC, P. S. 1997. Floral biology and reproductive system of *Passiflora caerulea* (Passifloraceae). Beiträge zur Biology der Pflanzen 70: 1-20.
- GARCÍA, M. T. A. & HOC, P. S. 1998a. Biología floral de *Passiflora foetida* (Passifloraceae). Revista de Biología Tropical 46: 191-202.
- GARCÍA, M. T. A. & HOC, P. S. 1998b. Aspectos de la biología floral y el sistema reproductivo de *Passiflora mooreana* (Passifloraceae). Darwiniana 35: 9-27.
- GARCÍA, M. T. A. & HOC, P. S. 1998c. Biología reproductiva de *Passiflora capsularis* (Passifloraceae). In: XXVI – Jornadas Argentinas de Botânica. Rio Cuarto, Argentina.
- GARCÍA, M. T. A. & HOC, P. S. 1998d. Biología reproductiva de *Passiflora chrysophylla* (Passifloraceae) en el parque nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina). In: VII Congresso Latinoamericano de Botânica. México. 18-24 octubre, p. 71.
- GARCÍA, M. T. A. & HOC, P. S. 1999. Floral ecology of *Passiflora misera* (Passifloraceae). In: XVI International Botanical Congress - Abstracts. St. Louis, Missouri, 1-7 august, p. 420.
- GARCÍA, M. T. A. & HOC, P. S. 2000. Pollination of *Passiflora*: do different pollinators serve species belonging to different subgenera? Acta Horticulturae 561: 71-74.

- GARCÍA, M. T. A. & GALATI, B. G. & ANTON, A. M. 2002. Microsporogenesis, microgametogenesis and pollen morphology of *Passiflora* ssp. (Passifloraceae). Botanical Journal of the Linnean Society **139**: 383-394.
- GARDENER, M. C. & GILLMAN, M. P. 2002. The taste of nectar – a neglected area of pollination ecology. Oikos **98**: 552-557.
- GAUER, E. A. B.; SOARES, G. L. G.; GOSMANN, G.; MACHADO, A. M.; VECCHI, C. & MOREIRA, G. R. P. Phenotypic plasticity in *Passiflora suberosa* (Passifloraceae): induction and reversion of two morphs by variation in light intensity. American Journal of Botany (submetido).
- GUIMARÃES, A. A. 2002. Influência da variação numérica dos nectários extraflorais de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae) na fauna de formicídeos associada. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 57p.
- HARBORNE, J. B. 1993. Biochemistry of plant pollination. In: Harborne, J. B. (ed.) Introduction to ecological biochemistry. London, Academic Press, 4<sup>rd</sup> ed., p. 42-81.
- HARDER, L. D. & BARRETT, S. C. H. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: Lloyd, D. G. & Barrett, S. C. H. (eds.) Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants. New York, Chapman & Hall, p. 140-190.
- HEINRICH, B & RAVEN, P. H. 1972. Energetics and pollination ecology. Science **176**: 597-602.
- HESSING, M. B. 1988. Geitonogamous pollination and its consequences in *Geranium caespitosum*. American Journal of Botany **75**: 1324-1333.
- INGROUILLE, M. 1992. Diversity and evolution of land plants. London, Chapman & Hall, 340p.
- INOUYE, D. W. 1980. The terminology of floral larceny. Ecology **61**: 1251-1253

- IVES, A. R. 1998. Population ecology. In: Dodson, S. I. *et al.* Ecology. New York, Oxford University Press, p. 235-313.
- JAIN, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 7: 469-495.
- JANZEN, D. 1968. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. Behaviour 32: 33-48.
- JANZEN, D. 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. Ecology 53: 885-892.
- JANZEN, D. H. 1975. The ecology of plants in the tropics. Londres, Edward Arnold.
- KAY, E. 2001. Observations on the pollination of *Passiflora penduliflora*. Biotropica 33: 709-713.
- KERPEL, S. M. & MOREIRA, G. R. P. Absence of learning and local specialization on host plant selection by *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalide). Journal of Insect Behavior (submetido).
- KILLIP, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. Field Museum Natural History Botanical Series 19: 1-613.
- KLINKHAMER, P. G. L. & de JONG, T. J. 1993. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. Oikos 57: 180-184.
- KOSCHNITZKE, C & SAZIMA, M. 1997. Biologia floral de cinco espécies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) em mata semi-decídua. Revista Brasileira de Botânica 20: 119-126.
- MAUÉS, M. M. 2000. Importance of the floral biology and pollinators on the sustainability of forest management. Acta Horticulturae 561: 81-85.
- MAY, P. G & SPEARS Jr., E. E. 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). American Journal of Botany 75: 1830-1841.

- MEDEIROS, L. & G. R. P. MOREIRA. 2002. Moving on hairy surfaces: modifications of *Gratiana spadicea* larval legs to attach on host plant *Solanum sisymbriifolium*. Entomologia Experimentalis et Applicata 102: 295-305.
- MOHR, F.V. 1995. Zoneamento da vegetação da Reserva Ecológica do Morro Santana – Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 69p.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. 1996. Seleção do local de oviposição por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae) em *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae). Dissertação (Mestrado em Entomologia) Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 86p.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. & G. R. P. MOREIRA. 1996, b. Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). Revista Brasileira de Zoologia 13: 939-953.
- NEWSTROM, L. E. & FRANKIE, G.W. & BAKER, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. Biotropica 26: 141-159.
- OLIVEIRA, P. S. & PIE, M. R. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil 27: 161-176.
- OLLERTONN, J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 26: 741-758.
- OPLER, P. A. 1983. Nectar production in tropical ecosystem. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds.) The biology of nectaries. New York, Columbia University Press, p. 30-79.
- PROCTOR, M & YEO, P & LACK, A. 1996. The natural history of pollination. London, HarperCollins, p. 321-349.
- RAVEN, P. H & RAY, F. E & EICHHORN, S. E. 1999. Biology of plant. New York, W. H Freeman and Company, 944p.

- REAL, L. 1983. Introduction. In: Real, L (ed.) Pollination biology. Orlando. Academic Press. 1-5.
- REAL, L. 1983. Microbehavior and macrostructure in pollinator-plant interactions. In: Real, L (ed.) Pollination biology. Orlando. Academic Press. 1-5.
- RODRIGUES, D. & G. R. P. MOREIRA. 1999. Feeding preference of *Heliconius erato* (Lep: Nymphalidae) in relation to leaf age and consequences for larval performance. Journal of the Lepidopterists Society 53: 108-113.
- RODRIGUES, D. & G. R. P. MOREIRA. 2002. Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lep: Nymphalidae) and consequences for adult life history. Brazilian Journal of Biology 62: 321-332.
- RODRIGUES, D. 1999. Fatores envolvidos na variação do tamanho corporal e conseqüências na história de vida de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). Porto Alegre, UFRGS, 82p. (Dissertação de Mestrado).
- SACCO, J.C. 1980. Passifloráceas. In: Reitz, R (ed.) Flora ilustrada catarinense. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues. 130p.
- SAZIMA, I & SAZIMA, M. 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil. Biotropica 10: 100-109.
- SAZIMA, I & SAZIMA, M. 1987. Additional observations on *Passiflora mucronata*, the bat-pollinated passionflower. Ciências e Cultura 39: 310-312.
- SAZIMA, I & SAZIMA, M. 1989. Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e conseqüências para polinização do maracujá (Passifloraceae). Revista Brasileira de Entomologia 33: 109-118.
- SEMIR, J & BROWN Jr., K. S. 1975. Maracujá: a flor da paixão. Revista Geográfica Universal 2: 40-47.



- SILVA, M. M.; BUCKNER, C. H; PICANÇO, M.; CRUZ, C. D. 1997. Influência de *Trigona spinipes* Fabr. (Hymenoptera: Apidae) na polinização do maracujazeiro amarelo. Anais da Sociedade Entomologica do Brasil 26: 217-221.
- SNOW, A. A. & SPIRA, T. P. & SIMPSON, R. & KLIPS, R. A. 1996. The ecology of geitonogamous pollination. In: Lloyd, D. G. & Barrett, S. C. H. (eds.) Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants. New York, Chapman & Hall, p. 191-216.
- STEBBINS, G. L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I Pollination mechanisms. Annual Review Ecology and Systematics 1: 307-326.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review Ecology and Systematics 12: 253-279.
- STEPHENSON, A. G & BERTIN, R. J. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: Real, L (ed.) Pollination biology. Orlando. Academic Press. 109-149.
- STILES, E. W. 1989. Fruits, seeds, and dispersal agents. In: Abrahamson, W. G (ed.) Plant-animal interactions. New York, McGraw-Hill. Inc, p. 87-122.
- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993. The biology and evolution of fossil plants. New Jersey, Prentice-Hall. 982p.
- THOMSON, J. D. & THOMSON, B. A. 1992. Pollen presentation and viability schedules in animal-pollinated plants: consequences for reproductive success. In: Wyatt, R (ed.) Ecology and evolution of plant reproduction. New York, Chapman & Hall, p. 1-24.
- UTELLI, A. B. & ROY, B. A. 2000. Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. Oikos 89: 461-470.
- VARASSIN, I. G & TRIGO, J. R & SAZIMA, M. 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. Botanical Journal of the Linnean Society 136: 139-152.

- VARASSIN, I. G. & SILVA, A. G. 1999. A melitofilia em *Passiflora alata* Dryander (Passifloraceae), em vegetação de restinga. Rodriguésia 50: 5-17.
- WADDINGTON, K. D. 1983. Foraging behaviour of pollinators. In: Real, L (ed.) Pollination biology. California, Academic Press, p. 213-235.
- WYATT, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real, L (ed.) Pollination biology. California, Academic Press, p. 51-86.