

Ecologia da polinização e biologia da reprodução de *Miconia stenostachya* DC. (Melastomataceae)

José Fernando A. Baumgratz

e

Nilda Marquete Ferreira da Silva

Pesquisadores do Jardim Botânico do Rio de Janeiro e Bolsistas do CNPq

Resumo

Neste trabalho os autores apresentam os dados obtidos nas observações realizadas sobre a ecologia da polinização e biologia da reprodução de *Miconia stenostachya* DC., referentes aos espécimes cultivados no Parque do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Acredita-se que nessa espécie o sistema de reprodução efetivo seja a apomixia por agamosperma, e que a ocorrência de reprodução alogâmica seja uma possibilidade muito remota.

Suas flores possuem atributos melitófilos, tendo anteras com 90 a 95% de grãos de pólen estéreis e recebendo poucas visitas das abelhas em busca do alimento, quando ocorre, então, a polinização do tipo "vibrátil" e "ordenha", esternotribo, pelas abelhas *Trigona* (*Trigona*) *trinidensis* (Pruv.) e *Melipona fasciata scutellaris* (Lat.). Não ocorre divisão de trabalho nas anteras de diferentes tamanhos, e a mudança de cor das peças florais não se dá por polinização ou por fecundação e, provavelmente, está relacionada com a fisiologia da planta.

Abstract

In this paper the authors present some data about the pollination, ecology and reproduction biology of *Miconia stenostachya* DC. from plants cultivated in Jardim Botânico do Rio de Janeiro. It's believed that in this species the effective reproduction system is the apomixy by agamospermy, and that the occurrence of alogamy is a remote possibility.

Their flowers possess mellitophilic characters and anthers with 90-95% of sterile pollen, receiving few visits by bees to collect pollen as food. When pollination occurs it is sternotribic and of the "vibratile" or "milking" type to extract pollen from the poricidal anthers by bee *Trigona* (*Trigona*) *trinidensis* Pruv. and *Melipona fasciata scutellaris* Lat. In the two types of the anthers there is no separation of function in pollination and the change of colour of the floral parts is not related to pollination or fecundation, but possibly to the physiology of the plant.

Introdução

As flores e as inflorescências das Melastomataceas geralmente despertam logo nos estudiosos um grande interesse científico, não só pela sua peculiar morfologia, como pela beleza, harmonia e uniformidade das estruturas florais. Pelos relatos de Knuth (1906 e 1908) e Ziegler (1925), observações de algumas dessas flores em seus habitats naturais já eram feitas desde os tempos de Darwin, Fritz e Hermann Müller, relatando suas interações com animais visitantes, freqüentemente polinizadores.

Muito pouco se conhece a respeito da ecologia da polinização e a biologia da reprodução das Melastomataceas brasileiras, e por essa razão apresentamos, neste trabalho, nossos estudos para *Miconia stenostachya* DC., a fim de trazer uma contribuição para um melhor conhecimento do gênero e, conseqüentemente, de suas espécies e da polinização nessa família.

Miconia Ruiz & Pav. é um gênero bem representado na flora do Estado do Rio de Janeiro, e dispõe-se de informação escassa sobre esses temas. Procura-se, então, assinalar não só os dados obtidos das observações realizadas sobre biologia, morfologia e sistema de reprodução dessa espécie, como também o comportamento dos animais visitantes, polinizadores ou não-polinizadores.

Histórico

As primeiras observações sobre a ecologia da polinização e dados relativos à biologia da reprodução se devem a Darwin, Fritz Müller, Ludwig e Hermann Müller, segundo os relatos de Knuth (1906 e 1908) e Ziegler (1925).

Knuth (*loc. cit.*) menciona para as Melastomataceas flores com dois tipos de estames, possuindo anteras com diferentes formas e cor. Entre outros gêneros cita *Heeria*, no qual as anteras nutritivas são as menores, de cor amarela, enquanto os estames reprodutivos e o estilete são de cor vermelha, passando a violeta. Relaciona a disposição dos estames na flor com as abelhas de grande porte dos gêneros *Bombus* e *Xylocopa*, e assinala que o contraste da cor dos estames serve não só como indicador de alimento, mas também para guiar o visitante na direção correta.

Nessas mesmas obras Knuth faz também referência à observação de Ludwig para *Pleroma sellowianum*, assinalando-a como um exemplo marcante de mudança de cor das peças florais — elas primeiro são brancas e posteriormente vermelho-purpúreas. Para as espécies *Centradenia floribunda*, *Rhexia glandulosa*, *Monochaetum ensiferum* e espécies do gênero *Pleroma*, esse autor cita que Darwin descreveu-as como auto-incompatíveis.

De acordo com Ziegler (*loc. cit.*), Darwin, além de observar o dimorfismo das anteras em Melastomataceas, polinizou suas flores com pólen dos dois tipos de anteras, constatando que as

Recebido em 10/07/87; aceito em 01/09/87.

das anteras maiores, vermelhas, produzem sementes malformadas, e estas, por sua vez, plantas de pequeno porte. Observando o gênero *Monochaetum*, descobre também o movimento feito pelo estilete.

Fritz Müller e H.O. Forbes (*apud* Ziegler, *loc. cit.*) descrevem o processo de polinização em *Heeria* por abelhas dos gêneros *Bombus* e *Xylocopa*.

Ziegler, ainda nessa mesma obra, descreve também um método de coleta e transporte de pólen por abelhas, em *Monochaetum ensiferum*, e menciona a grande frequência de formigas em espécies do gênero *Bertolonia* e em *Calvoa orientalis*, principalmente nas flores, que estavam perfuradas ou danificadas. Questiona, porém, a possibilidade da participação de formigas na polinização de tais espécies. Após seus experimentos de autogamia induzida, realizados nessas espécies em estufas e que levaram à formação de frutos, conclui pela não-participação desses insetos no processo de polinização. Mais diante, esse autor discorda de Troll, que afirmou serem as anteras pequenas de *Monochaetum hirtum* estéreis, pois constata que a germinação dos grãos de pólen dessas mesmas anteras se dá tão rapidamente quanto os das anteras maiores. Acrescenta ainda que obteve boas sementes dos frutos formados e que elas tiveram maior germinabilidade, fornecendo, assim, um maior número de plântulas do que aquelas originadas da fecundação com pólen das anteras maiores, o que vem a discordar da opinião de Darwin. Conclui, ao final, que a explicação para o significado biológico da heteroanteria nas Melastomataceas está relacionado, pelo menos, com a cor.

Percival (1965) assinala para *Purpurella cleistoflora* o fenômeno da cleistogamia e informa que essa espécie apresenta uma curiosa biologia floral, onde os pilhadores (abelhas) forçam a entrada na flor, fazendo então a polinização no estigma; conclui ser um raro caso em que a potencialidade de fecundação cruzada não está perdida. Nessa mesma obra a autora cita para *Melastoma malabathricum* e espécies afins estames nutritivos com grãos de pólen não-viáveis e estames reprodutivos com grãos de pólen férteis, bem como o comportamento da abelha do gênero *Xylocopa* na flor, ao retirar o alimento com as suas peças bucais e os fenômenos da vibração para retirada de pólen dos estames férteis.

Laroca (1970) descreve a coleta de pólen das anteras tubulosas dos gêneros *Tibouchina*, *Rhynchanthera* e *Tococa*, incluindo outras espécies de abelhas que adotam o método da vibração. Observa duas abelhas "mordedeiras" (*Trigonini*) coletando pólen das anteras de *Tibouchina pilosa* e descreve, ainda, um novo método usado por *Trigona fulvivestris guianae* Cook, para retirar o pólen das anteras de *Tibouchina clavata*, *T. trichopoda* e *sellowiana*.

Faegri & Pijl (1971) fazem referência ao mecanismo de abertura de anteras poricidas, das quais muitas se incluem numa síndrome específica de polinização, encontrada em *Rhododendron* e em muitas Melastomataceas, onde o pólen é comprimido ou arremessado. Salientam o grande desenvolvimento do conectivo para essa família, relacionando-o com uma definida função durante as visitas dos insetos. Mencionam, ainda, o comportamento da abelha do gênero *Xylocopa* em *Melastoma* e *Cassia*, que utiliza a vibração das asas para retirar os grãos de pólen, sabendo diferenciar também os dois tipos de anteras: a de alimentação e a de polinização.

Proctor & Yeo (1975) citam o dimorfismo dos estames, ilustrado no gênero *Tibouchina*, onde, em geral, o estame de reprodução possui cor similar às das pétalas (rosa ou purpúrea), enquanto o de nutrição é amarelo; faz referência também ao arranjo dos estames e estilete em relação ao inseto visitante.

Almeida (1977), estudando a sistemática do gênero *Centradenia*, apresenta informações sobre o sistema de reprodução desse gênero, obtidas em experimentos de autogamia induzida e apomixia e em observações sobre a polinização natural de *C. grandifolia* subsp. *grandifolia* e *C. paradoxa*. Tendo como objetivo testar a autocompatibilidade e a apomixia, os resultados obtidos lhe sugerem que apenas *C. paradoxa* é autocompatível e que a apomixia não é um mecanismo empregado por esses dois táxons.

Nessa mesma obra, Almeida descreve para *C. grandifolia* dois tipos de estames no que diz respeito à forma e à cor; cita a relação espacial das peças florais, principalmente a posição do estilete e dos estames que, juntamente com a natureza poricida da antera, lhe sugerem que, para uma polinização, o sistema de reprodução muito dependerá de uma manipulação biótica. Nessa espécie a atração das abelhas deve-se à cor amarela das anteras menores e dos apêndices das maiores; a retirada do pólen é feita por uma abelha do gênero *Bombus* através do processo de vibração. Ele ainda menciona que as anteras possuem duas importantes funções em virtude do dimorfismo do androceu: as menores, como atrativas, e as maiores para a polinização; não encontra, porém, redução significativa na viabilidade do pólen entre esses dois tipos de anteras, em qualquer flor dessa espécie.

O mesmo autor menciona também que em *C. paradoxa* as anteras amarelas subiguais, com o conectivo e o apêndice muito reduzidos, dispõem-se como um cone em torno do estilete ereto, o qual se prolonga um pouco além do ápice das anteras. Assinala que essa característica, juntamente com a posição inclinada das flores e a maturação homogâmica dos órgãos florais, são favoráveis à autogamia.

Pijl (*apud* Fontenelle, 1979) propõe que os dois tipos de pólen em *Melastoma* e *Cassia* podem, às vezes, ser transportados separadamente.

Renner (1984a e b) apresenta e discute a fenologia, a biologia da polinização e os sistemas de reprodução de Melastomataceas amazônicas, entre as quais *M. stenostachya* (*loc. cit. b*). Afirma que muitas espécies apresentam um mecanismo floral de fecundação cruzada junto com um sistema de reprodução autocompatível, e que a auto-incompatibilidade parece ter uma ocorrência esporádica na família. Menciona que a formação apomítica de sementes é freqüente em habitats perturbados, e que um alto número de espécies agamospérmicas é encontrado na savana e em vegetação perturbada de solo arenoso, indicando que a apomixia deve ser importante nesses habitats. Nesse caso, as espécies possuem anteras quase vazias ou contêm uma alta porcentagem de pólen estéril. Assinala, também, que a maioria das polinizações é do tipo esternotribo.

Material e métodos

Os vários indivíduos de *Miconia stenostachya* estudados encontram-se cultivados no Parque do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, seção 37, canteiro A.

As observações se realizaram diariamente num período de 26 meses (agosto de 1981 a março de 1983, março a maio de 1985 e fevereiro a abril de 1986), registrando-se informações como es-

tádios e número de botões, flores e frutos; duração, forma e coloração da flor; desenvolvimento dos vários estádios das inflorescências; localização e tipo de alimento; horário e período de duração da antese.

Nos estudos sobre o sistema de reprodução ensacaram-se botões isolados e inflorescências ainda em botões, a fim de se evitar contaminação. Fizeram-se experimentos para testar autogamia espontânea e induzida, alogamia (geitonogamia e xenogamia) e aromixia. Obtiveram-se, ainda, dados sobre o sistema reprodutivo através das inflorescências mantidas sob controle (ensacadas em estádios jovens) e daquelas referentes à polinização natural.

Foram obtidos o número total de flores e frutos e o número médio diário de flores abertas por inflorescências, de um mesmo indivíduo, acompanhando-se o desenvolvimento de 20 inflorescências durante um período de 60 dias consecutivos e registrando-se, diariamente, a presença de botões florais rudimentares, o número dos botões desenvolvidos, flores abertas e murchas, ovário em desenvolvimento, cicatrizes de botões e de flores e o número de frutos.

Considerou-se como estágio final de maturação da inflorescência aquele em que não havia botão algum para se desenvolver, embora já se observasse início da formação de alguns frutos. Entretanto, em quatro inflorescências observava-se, ainda, a presença de botões florais rudimentares nas extremidades de alguns ramos que, nessa fase, são impossíveis de ser contados; por outro lado, eles logo feneciam, não sendo, portanto, considerados na contagem final e assinalando-se apenas a sua ocorrência.

Considerou-se a antese como o período que compreende toda a abertura da flor, ou seja, desde os primeiros momentos de separação das pétalas até o posicionamento característico das estruturas florais, permitindo o pouso de seus primeiros visitantes, polinizadores ou não-polinizadores.

Para verificar a viabilidade polínica utilizaram-se as técnicas do verde malaquita (Alexander, 1980) e do carmim acético (Radfrde *et al.*, 1974), em pólen retirado na pré-antese, antese e pós-antese.

Para análise dos grãos de pólen usou-se o método da acetólise e de Wodehouse modificado por Labouriau (Labouriau, 1973). A nomenclatura usada baseou-se no glossário polinológico de Barth (1965) e de Labouriau (*loc. cit.*).

Nos testes de germinação dos grãos de pólen usou-se solução açucarada em concentração crescente (10%, 20% e 50%) ou mistura desidratada de amido de batata, dextrose e ágar (comumente utilizada para cultura de fungos), sendo as observações feitas de hora em hora, num período de 24 horas; entretanto, esses meios de cultura não possibilitaram resultados satisfatórios. Prepararam-se, então, lâminas com estiletos de flores coletadas após os experimentos de autogamia induzida e alogamia e após polinização natural. Os estiletos foram corados com fucsina básica, e os grãos de pólen germinados devidamente esquematizados.

Para detectar a presença de néctar utilizou-se o teste de Fehling (McLean & Cook, 1958).

O local de emissão de odor foi detectado pelo teste de vermelho neutro (Vogel, 1963).

Nesse estudo dos comportamentos dos visitantes foram feitas observações visuais, registrando-as e documentando-as fotograficamente. Durante as visitas anotaram-se seu tempo de du-

ração e frequência, bem como o tipo de alimento procurado e seus resultados (polinização, pilhagem e/ou danos).

Na captura dos insetos usou-se uma rede automolológica de malha fina, sendo alguns deles colocados em formol a 3% e outros conservados em naftalina e, posteriormente, enviados aos especialistas para identificação.

Realizaram-se os desenhos em microscópio óptico e estereoscópio Willd, com câmara clara em diferentes aumentos.

Resultados

1. Morfologia floral

Miconia stenostachya é um arbusto de 1,75-2,20 m de altura (Fig. 1 a), apresentando inflorescências em tirsos terminais (Fig. 1 b). Flores subsésseis, hermafroditas, pentâmeras, diplostêmones, de 5,0-7,5 mm de comprimento, com o cálice e o hipanto revestidos de diminutos pêlos estrelados, nectaríferos, nos bordos (Figs. 3 a, b, d) e papilas com cutícula estriada (Fig. 3 c).

As flores encontram-se, na sua maioria, em posição obliquamente ascendente e, às vezes, eretas. Quanto à coloração, ocorre uma mudança gradual nas peças florais, tanto nos diversos estádios de desenvolvimento dos botões como após a antese.

As pétalas, ao final da antese, apresentam-se patentes, tornando-se, posteriormente, reflexas.

Os estames são de dois tamanhos (Figs. 3 e, g) alternados; anteras maiores levemente encurvadas e as menores curvadas; conectivo espessado, curtamente bilobado na base. No botão eles se encontram dobrados (Fig. 2 h) com as anteras justapostas em torno do estilete, o qual já apresenta o estigma excêntrico e, em um estágio mais adiantado do botão, exserto (Figs. 2 a-e). Quando exsertos, os estames podem ser de cor amarela ou vermelha e, nesse caso, os botões caem facilmente ou, após a antese, eles se encontram com as anteras abaixadas e os filetes inclinados lateralmente.

Logo após a abertura de um botão com os estames de cor amarela, estes tornam-se exsertos, ficando em posição ereta, e o estilete se evidencia, inclinando-se lateralmente, com o estigma excêntrico, atingindo uma distância de 6,0-6,5 mm do eixo da flor (Fig. 2 f). À medida que a flor amadurece, os filetes inclinam-se lateralmente no sentido oposto ao do estilete (Fig. 2 g) e as anteras tornam-se levemente reflexas. Concomitantemente, observa-se uma mudança gradual na coloração dos estames, passando de amarelo a vermelho.

Em relação às anteras, nota-se que as maiores apresentam deiscência introrsa (com o poro na face ventral — Fig. 3 f) e as menores deiscência extrorsa (com o poro na face dorsal — Fig. 3 h). Quanto à coloração, os lóculos de ambas as anteras são sempre amarelos, e o conectivo, que inicialmente é amarelo, passa gradativamente a alaranjado-vermelho-vinoso.

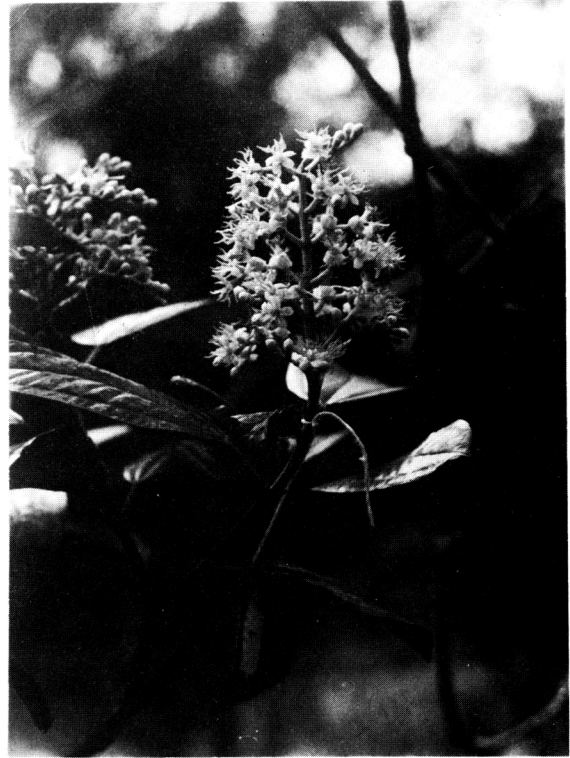
No botão, cujo estilete encontra-se levemente exserto, os poros de ambos os tipos de anteras já estão abertos, embora aquele não apresente sinal de receptividade (exsudação).

Tanto nas anteras maiores como nas menores, não se observa diferença no que diz respeito à quantidade de grãos de pólen.

Quando a flor atinge a fase de senescência, as anteras estão reflexas, com o estilete alcançando o ponto máximo de inclinação; o estigma e o ponto médio do androceu são equidistantes do eixo da flor, variando esta distância de 7,0 a 8,0 mm (Fig. 2 g).



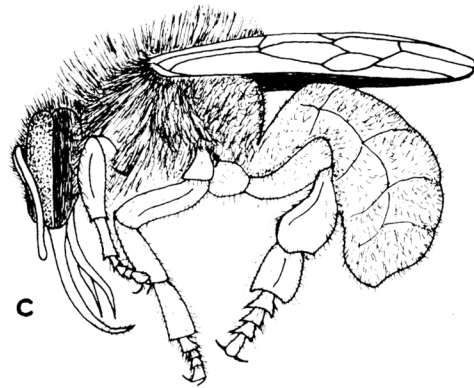
a



b

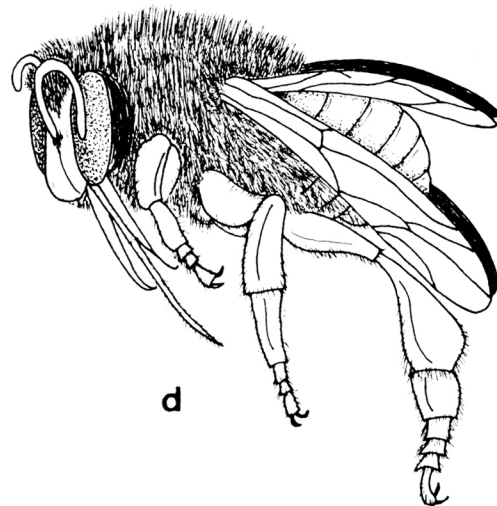


e



c

5 mm



d

Fig. 1: a — hábito de *M. stenostachya*; b — detalhe da inflorescência de *M. stenostachya*; c — abelha *Melipona fasciata scutellaris* (Lat.); d — abelha *Trigona (Trigona) trinidadensis* (Pruv.); e — flor de *M. stenostachya* sendo polinizada pela abelha *Trigona (Trigona) trinidadensis* (Pruv.).

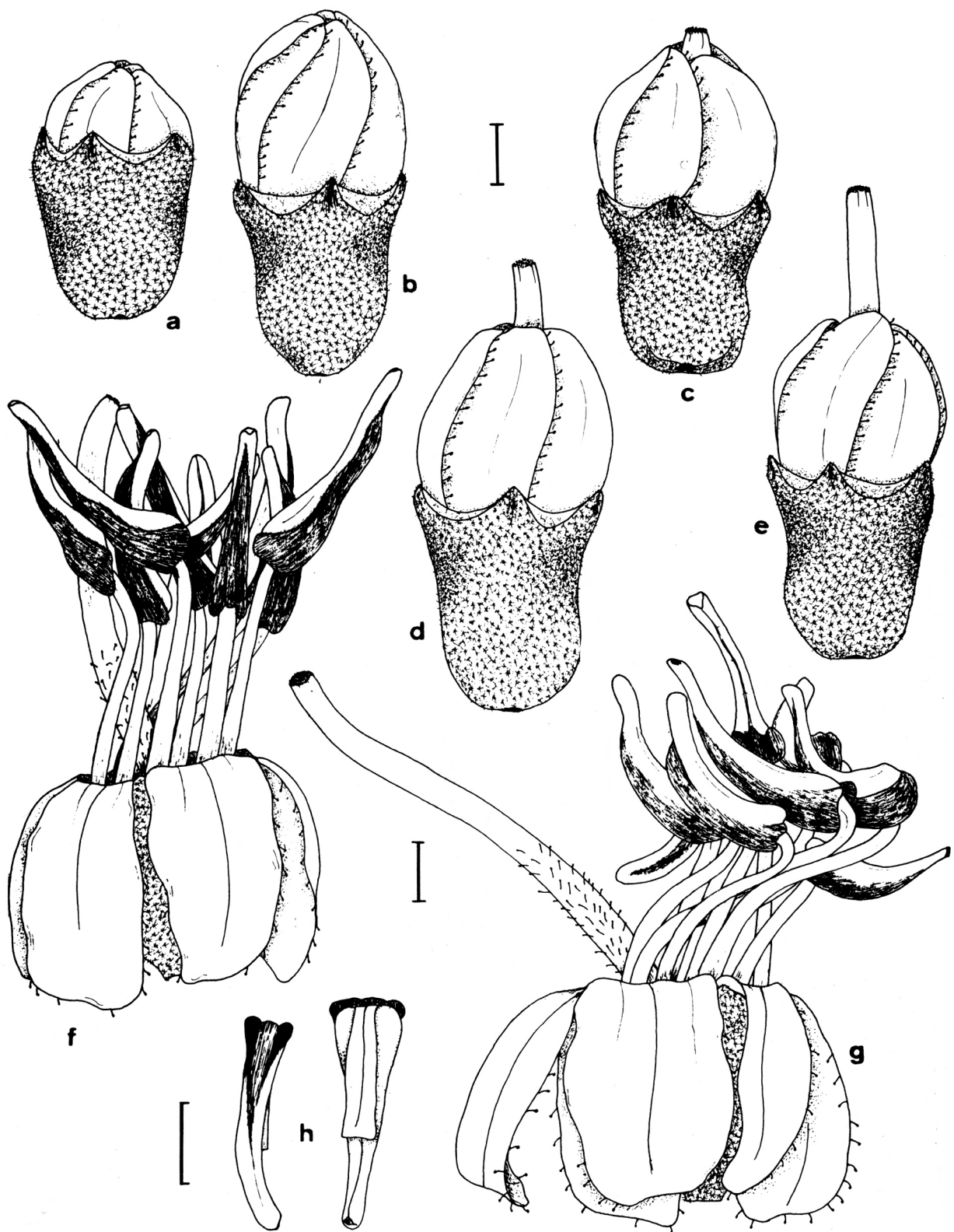


Fig. 2: a-e — diferentes estádios de maturação do botão floral; f — flor cujos estames são de cor amarela; g — flor cujos estames são de cor vermelha; h — estames dobrados no botão (Escala = 1 mm).

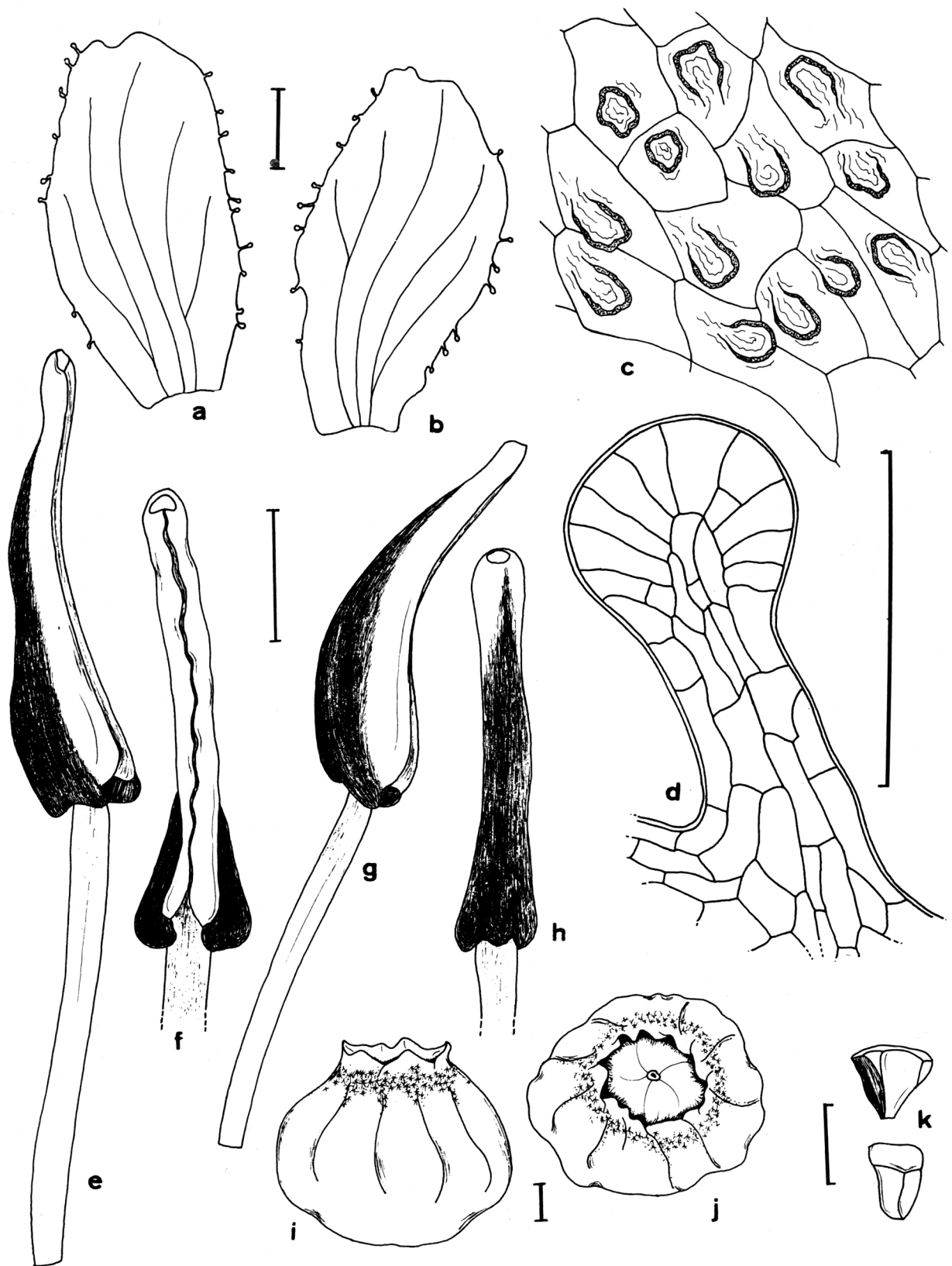


Fig. 3: *a-b* — pétalas evidenciando as emergências glandulares nos bordos; *c* — papilas com cutícula estriada nas células epidérmicas das pétalas; *d* — detalhe da emergência glandular; *e* — estame maior; *f* — detalhe da antera maior, evidenciando o poro na face ventral; *g* — estame menor; *h* — detalhe da antera menor evidenciando o poro na face dorsal; *i-j* — frutos; *k* — sementes (Escala: *a-b*, *e-k* = 1 mm; *c-d* = 0,4 mm).

Tabela 1: Produção de flores e frutos por inflorescência em um indivíduo de *M. stenostachya*.

INFLORESCÊNCIA	TOTAL DE FLORES	TOTAL DE FRUTOS	PERCENTAGEM DE SUCESSO (%)
A	143	64	45
B**	95	57	60
C	102	45	44
D**	182	86	47
E	92	26	28
F	110	42	38
G**	233	90	39
H	189	93	49
I	127	38	30
J	112	45	40
K	132	93	70
L	138	82	59
M	136	66	48
N	136	63	46
O	169	73	43
P	79	24	30
Q	176	84	48
R	94	47	50
S**	172	64	37
T	162	61	38
OTAL:	2.779	1.243	44,7

Obs.: Dados observados no final da maturação da inflorescência.

* Inflorescências que ainda apresentavam botões rudimentares na extremidade dos ramos.

A deiscência das anteras ocorre no botão, não sendo simultânea com a receptividade do estigma, que vem a acontecer quando o estilete já está bem exserto, num estágio mais desenvolvido do botão. Pode-se dizer que a receptividade permanece até os estames alterarem sua posição e cor na flor.

O odor é imperceptível em qualquer fase da vida da flor. Através do teste de vermelho neutro, constata-se que as pétalas, o cálice, o hipanto, o ápice, a base das anteras, do ápice dos conectivos, reagem positivamente, levando a supor que essas estruturas liberam odor.

O néctar é produzido na base do conectivo, nas emergências glandulares e nos pêlos estrelados do cálice e hipanto.

Os frutos (Figs. 3 i, j) permanecem esverdeados até a manutenção, quando, então, adquirem a cor roxa-enegrecida. Nessa espécie ocorre poliembrião, podendo as sementes (Fig. 3 k) apresentar de um a três embriões diferenciados em cotilédones e eixo hipocóticoradícula.

2. Antese

As flores iniciam a abertura por volta das 21h, quando se observa uma leve separação das pétalas no ápice. Cerca de duas horas após, essa separação se acentua e já se pode visualizar os estames ainda dobrados, o estilete levemente curvo no ápice e o estigma exserto; as pétalas estão mais afastadas entre si, po-

rém ainda dispostas como na pré-floração, ou seja, de maneira torcida.

A partir dessa etapa o processo parece ser mais moroso. O progressivo e vagaroso afastamento das pétalas entre si ocorre, agora, simultaneamente ao movimento de ereção dos estames; estes, que se encontravam encurvados, começam a erguer as anteras, a iniciar por um estame com antera maior.

Por volta das 4h da manhã observa-se que, de modo seqüencial, metade do número de estames está semi-ereta, pois as anteras encontram-se parcialmente erguidas e não dispostas perpendicularmente, em relação aos filetes; os demais estames ainda se apresentam dobrados, e as pétalas, posicionadas por trás destas, estão obliquamente ascendentes e não-patentes, como aquelas correspondentes aos estames já exsertos. O estilete, por sua vez, acentua mais sua curvatura, posicionando o estigma cada vez mais excêntrico do eixo floral.

Posteriormente, os demais estames também se erguem e suas pétalas correspondentes se posicionam como as primeiras. Assim, entre 5 e 6h as flores estão perfeitamente abertas, com as estruturas florais posicionadas caracteristicamente e prontas a receber os primeiros visitantes, polinizadores ou não-polinizadores.

3. Fenologia

Essa espécie floresce, praticamente, o ano inteiro, sendo que o clímax da floração ocorre nos meses de março, setembro e outubro. Assim, observa-se a existência de vários estádios de desenvolvimento das inflorescências, a saber:

- inflorescências com botões desenvolvidos e flores;
- inflorescências com botões desenvolvidos, flores e frutos imaturos;
- inflorescências com botões e frutos imaturos e maturos;
- inflorescências com botões rudimentares e desenvolvidos;
- inflorescências com botões rudimentares e flores;
- inflorescências com botões rudimentares e frutos imaturos;
- inflorescências com botões rudimentares e desenvolvidos, frutos imaturos e maturos.

Os ramos das inflorescências podem estar constituídos apenas por botões rudimentares, o que é mais freqüente quando jovens, ou por grupos destes situados no ápice ou na base ou apresentando, concomitantemente, 1-5 botões desenvolvidos ou flores, independentemente da idade de inflorescência.

Na época mais exuberante da floração, um indivíduo produz cerca de 80-85 inflorescências. O número médio diário de flores abertas é de 15 por inflorescência.

Devido, provavelmente, aos vários estádios de desenvolvimento, constata-se durante as observações de campo um número muito variado de flores — de 79 a 233 — e frutos — de 24 a 93 — em cada inflorescência (Tabela 1). Observa-se, também, que há uma baixa produção de frutos (1.243) em relação com a grande quantidade de flores produzidas (2.779), havendo uma perda significativa de 1.536 flores, que correspondem a 55,3% do total.

As Figs. 4 a-c ilustram os diferentes desenvolvimentos das inflorescências que apresentam maior e menor produção de flores e maior percentagem de sucesso.

4. Coloração

Em virtude da grande variação na coloração da flor,

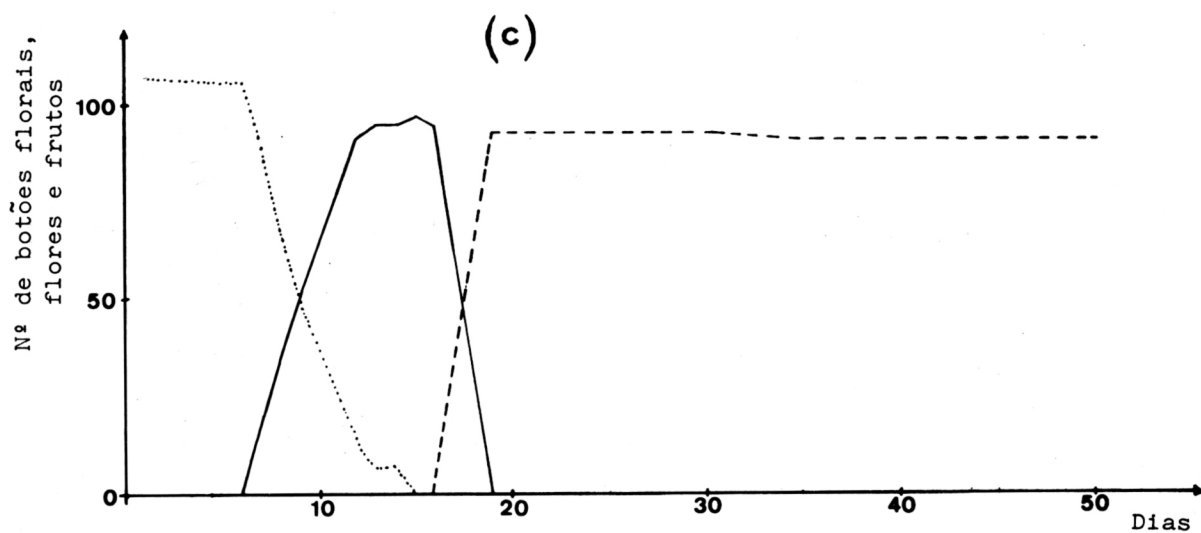
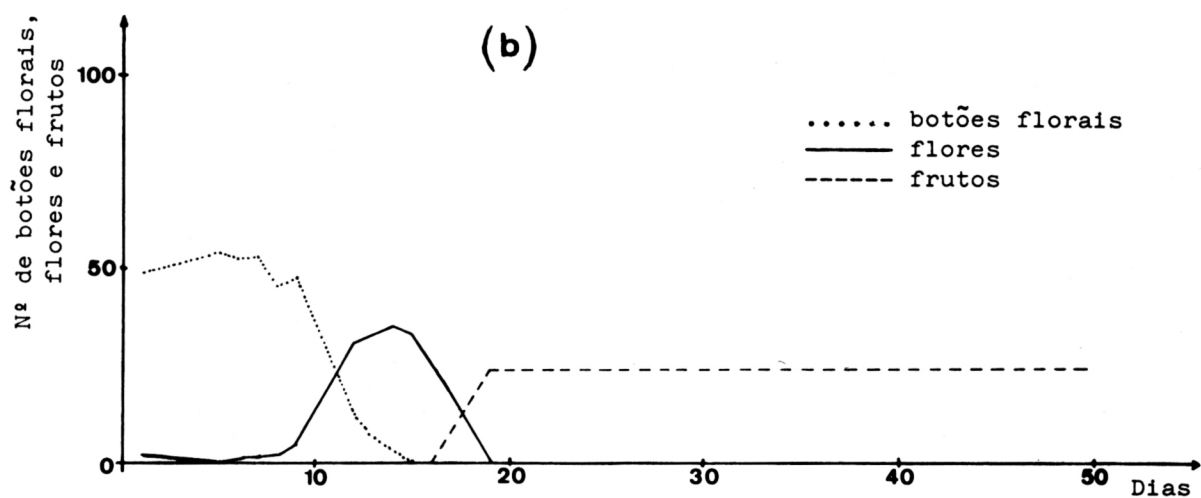
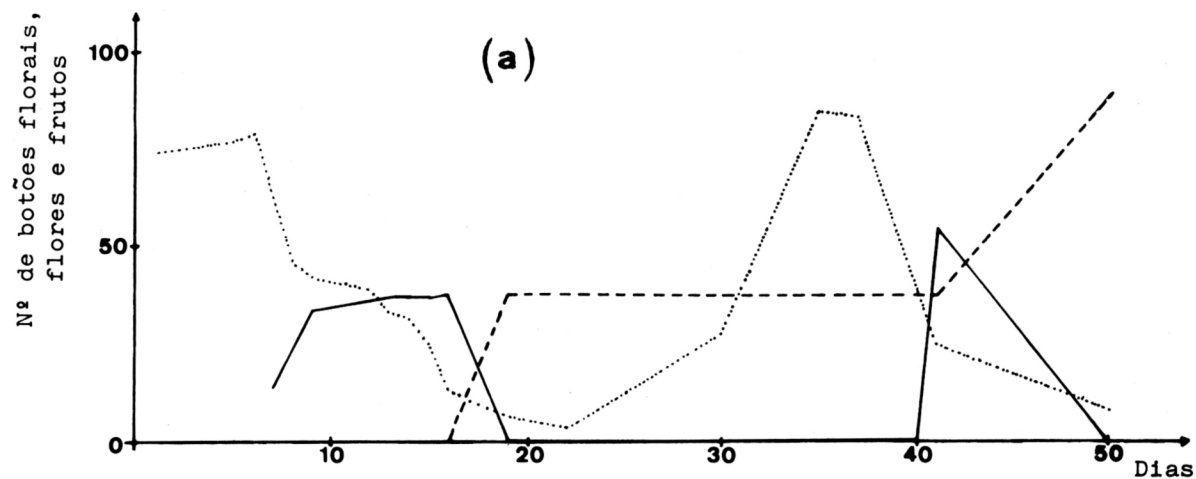
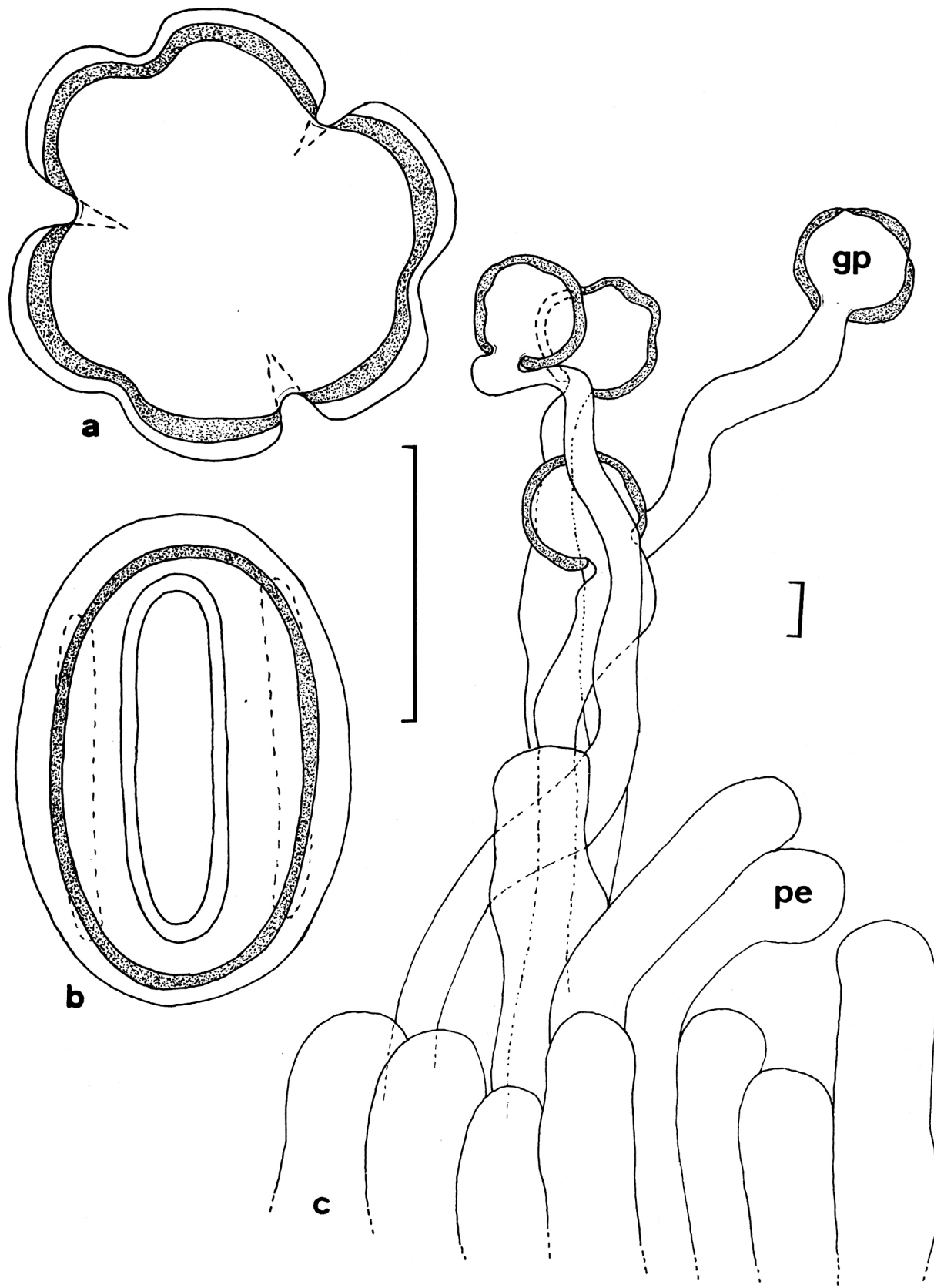


Fig. 4. Gráficos do desenvolvimento da maturação de algumas inflorescências, assinalando a periodicidade de floração e frutificação: *a* — inflorescência de maior produção de flores; *b* — inflorescência de menor produção de flores; *c* — inflorescência de maior percentagem de sucesso.



g. 5: *a-b* — Grãos de pólen de *M. stenostachya*: visões polar e equatorial; *c* — detalhe parcial do estigma, evidenciando a germinação dos grãos de pólen (*gp*) sobre as papilas estigmáticas (*pe*) (Escala = 0,01mm).

Tabela 2: Viabilidade dos grãos de pólen em anteras com tamanho e coloração do conectivo distintos.

ANTERAS	Grãos de pólen	FLORES	CONECTIVO AMARELO			CONECTIVO VERMELHO		
			1	2	3	1'	2'	3'
Maiores	Férteis		10	1	17	—	10	6
	Estéreis		90	99	83	100	90	94
Menores	Férteis		9	—	10	7	4	3
	Estéreis		91	100	90	93	96	97

discriminam-se abaixo as peças florais com suas respectivas mudanças de cor:

- *cálice* — face ventral dos lobos com uma coloração esverdeada, que após a queda das pétalas e dos estames torna-se, às vezes, rosada;
- *pétalas* — apresentam uma coloração alva, tornando-se, posteriormente, rosada, sendo essa cor mais acentuada na base;
- *estames* — os filetes são alvos ou esverdeados, tornando-se, gradualmente, de rosados a vinosos; os conectivos inicialmente são amarelos, passando, gradativamente, a alaranjado e a vinoso; os lóculos das anteras permanecem sempre amarelos;
- *estiletos* — apresentam uma coloração alva e, às vezes, levemente rosada na base.

Dentre as estruturas citadas, o conectivo é a primeira a iniciar o processo de mudança de cor.

Observa-se, também, a mesma alteração na cor dos filetes mencionados antes, quando os mesmos são cortados na região mediana para se realizar o teste de apomixia, emasculando-se as flores.

5. Caracteres palinológicos e sistema de reprodução

Os dois tipos de anteras apresentam, indistintamente, pólen tricolpado com três pseudocolpos (Figs. 5 a, b), podendo ser férteis ou estéreis.

Os grãos são pequenos, de simetria radial, forma prolata (P/E = 1,61), *amb* circular, heterocolpado: três colpos, intercalados por três pseudocolpos; superfície aparentemente psilada em pequenos aumentos e na imersão.

Os resultados obtidos nos testes de viabilidade polínica demonstram que tanto as anteras maiores quanto as menores, bem como aquelas com conectivo amarelo ou vermelho, apresentam, indistintamente, grãos de pólen férteis e estéreis, sendo o número de grãos de pólen estéreis sempre maior do que o de férteis (Tabela 2).

Os meios de cultura utilizados para a germinação dos grãos de pólen não possibilitaram obter resultados. Entretanto, observando-se ao microscópio estiletos de flores coletadas após os experimentos de autogamia induzida e alogamia e após polinização natural, pôde-se constatar a germinação dos grãos de pólen ao nível de superfície estigmática (Fig. 5 c).

Os resultados obtidos nos testes realizados para o estudo do sistema de reprodução são apresentados na Tabela 3, bem como aqueles fornecidos pelas inflorescências mantidas sob controle e pela polinização natural.

6. Visitantes

Em *M. stenostachya* observa-se a presença e a atividade de vários grupos de insetos, como por exemplo heminópteros (abelhas e formigas), coleópteros e lapidópteros, e de pássaros.

Neste estudo pôde-se reunir os polinizadores potenciais em dois grupos: os efetivos e os ocasionais.

Os polinizadores efetivos são as abelhas *Trigona* (*Trigona*) *trinidensis* Pruv. (Fig. 1 d), da família Trigonalidae, em maior número, e *Melipona fasciata scutellaris* Lat. (Fig. 1 c), da família Apidae, ambas medindo cerca de 1,0 cm de comprimento. As visitas dessas duas espécies iniciam-se no período da manhã, por volta das 6h, continuam ao longo do dia, com intervalos irregulares ou não à tarde, e o último registro de uma visita é por volta das 15h. O tempo de cada visita a uma flor varia de 2-3 segundos até 3 minutos. Em cada inflorescência elas visitam de uma a seis flores, e somente aquelas com os estames amarelos.

A chegada dessas abelhas na flor ocorre pela parte superior, onde a disposição espacial dos estames facilita o seu pouso. Ao pousar, elas abraçam com suas patas, contra o seu abdômen já curvado, a maioria ou todas as anteras e o estilete (Fig. 1 e), quando então produzem o característico zumbido pela vibração de seu corpo. Esse procedimento, juntamente com o movimento de suas patas espremendo as anteras (ordenha), proporciona a saída de uma quantidade relativamente grande de pólen das tecas de uma só vez, o qual adere à parte ventral do corpo. Esse é, portanto, o momento em que ocorre a polinização.

Num outro comportamento dessas abelhas, nota-se que elas não abraçam o estilete junto com as anteras, permanecendo este numa posição lateral em relação às abelhas, mas que possibilita ao estigma tocar no pólen armazenado em suas patas posteriores.

Essas abelhas, através de rápidos movimentos de suas patas, transferem o pólen da parte ventral do corpo para as patas posteriores e, conseqüentemente, para as corbículas. Esse fenômeno, provavelmente, ocorre durante sua passagem de uma inflorescência ou de uma planta para outra.

Tabela 3: Percentual de formação de frutos nos diversos tipos de reprodução em *M. stenostachya*.

TIPO DE REPRODUÇÃO	Nº DE FLORES POLINIZADAS	FORMAÇÃO DE FRUTOS (%)	
		POSITIVO	NEGATIVO
Apomixia	170	72,4	27,6
Autogamia espontânea	12	91,6	8,4
Autogamia induzida	12	33,4	66,6
Geitonogamia	14	35,7	64,3
Xenogamia	12	58,4	41,6
Controle	190	53,7	46,3
Polinização Natural	2.779	44,7	55,3

A abelha *Paratrigona opaca* Kll., da família Apidae, com cerca de 5,0 mm de comprimento e de cor negra, é provavelmente um dos polinizadores ocasionais, sendo encontrada com pouca freqüência no mesmo período das abelhas citadas anteriormente. Como as demais, também só visitam flores com os estames de cor vermelha, pousando diretamente sobre os estames. Elas apóiam suas patas posteriores nos filetes e na base

das anteras, e com as patas anteriores seguram o ápice das anteras (maiores e menores), cortando-o quando necessário com seu aparelho bucal, e de lá retiram o pólen; com as patas anteriores transferem o pólen para as patas médias. Após um certo tempo de coleta, durante o voo ou pousadas sobre uma folha da mesma planta, passam os grãos de pólen para as patas posteriores, acumulando-os nas corbículas. Como são pequenas, essas abelhas andam muito sobre os estames, e a eventual polinização ocorre quando, casualmente, elas encostam as patas no estigma.

Entre os outros visitantes podemos citar as formigas *Camponotus* sp., *Zacryptocerus maculatus* F. Smith. e *Iridomyrmex humilis* Mayr como as mais freqüentes, utilizando-se dos nectários extraflorais presentes na planta.

A espécie do gênero *Camponotus* é negra e caminha por toda a planta, mais freqüentemente na parte vegetativa, onde come as bordas das folhas; nas flores come as pétalas. As *Zacryptocerus maculatus* são observadas nas inflorescências.

As formigas doceiras (*I. humilis*) são de cor castanho-escuro, pequenas e encontradas, freqüentemente, nos ramos das inflorescências, botões e flores. Elas perfuram só botões, que examinados minuciosamente evidenciam sua procura pelas pétalas, base do conectivo e estilete. Outro aspecto a ser mencionado são os magníficos "abrigos" que constroem nas inflorescências, utilizando para isso os pêlos estrelados do cálice, hipanto, ramos das inflorescências e das folhas jovens.

Além das formigas, registram-se também os seguintes visitantes: *coleóptero* — família *Curculionidea*, na parte vegetativa e mais freqüente nas inflorescências; família *Chrysomelidea*, subfamília *Eumolpinae*, comendo o cálice, hipanto, pétala e filetes dos botões e das flores, e também vista nos ramos das inflorescências; família *Elateridae*, encontrada nas folhas; *díptero* — família *Lauxaniidae*, pousada no cálice e no hipanto dos botões e das flores — sua larva saprófaga vive sob folhas caídas ou em vegetais; *lepidóptero* — espécie do gênero *Thecla* (*Lycaenidae*), originada de uma lagarta que comia os botões; *vespa* — sobre as folhas jovens e nos botões, onde penetra o seu aparelho bucal por entre as pétalas ou também naqueles já perfurados ou comidos, à procura de néctar; *pássaros* — família *Turnidae*: *Turdus rufiventris* Vieill, conhecido como sabiá-laranjeira, comendo os frutos.

Discussão e conclusões

As flores de *M. stenostachya* apresentam atributos que possibilitam classificá-las como melitófilas, tendo como características marcantes a cor amarela das anteras e a branca das pétalas, período final da antese diurna, a disposição espacial dos estames como uma plataforma, ovário pluriovulado e simetria bilateral da flor em função do deslocamento do estilete, como foi definido por Faegri & Pijl (1971). Levando-se em consideração, porém, apenas a disposição dos estames e das pétalas, assinala-se uma típica simetria radical, que segundo Percival (1965) é um dos padrões de forma mais facilmente perceptível por abelhas.

Atraídas pelas características morfológicas expostas acima, a visita das abelhas, nessa espécie, ocorre em função da presença de alimento (pólen). O fenômeno da polinização é do tipo "vibrátil" e "ordenha", esterotribo, tendo como polinizadores efetivos as abelhas *Trigona* (*Trigona*) *trinadadensis* Pruv. e *Melipona fasciata scutellaris* Lat. Esses tipos de coleta de pólen também são descritos por Ziegler (1925), Michener (1962), Percival

(1965), Laroca (1970), Faegri & Pijl (1971), Almeda (1977), Fontenelle (1979) e Renner (1984 a).

A dimensão da flor, aliada à disposição espacial dos estames como uma plataforma para pouso, proporciona o acesso fácil de abelhas de pequeno tamanho em busca do alimento. Sob esse aspecto, as pétalas, de patentes a reflexas, permitem não só uma melhor visualização dos estames como também facilitam o pouso do inseto, não interferindo no processo de vibração de seu corpo. O estilete evidencia-se do restante da flor por encontrar-se inclinado lateralmente, com o estigma excêntrico, facilitando, desse modo, a retirada do pólen e a polinização.

Na flor em que os estames se encontram vermelhos, as posições inclinada do estilete e reflexa dos estames (Fig. 2 g) indicam que ela não é mais funcional em relação aos visitantes.

Em *M. stenostachya* não se observa divisão de trabalho nas anteras em função dos dois tamanhos dos estames, uma vez que esses apresentam, indistintamente, proporção semelhante de grãos de pólen fértil/estéril e o número de grãos de pólen estéreis sempre maior que o de férteis.

Darwin (*apud* Ziegler, *loc. cit.*) utiliza em seus experimentos os grãos de pólen dos dois tipos de anteras para polinização de *Melastomatacea*, constatando que aqueles provenientes das anteras maiores, de cor vermelha, propiciam a formação de sementes malformadas, e estas, conseqüentemente, plantas de pequeno porte. Entretanto, esperava-se um resultado contrário, uma vez que Knuth (1906), Pijl (*apud* Fontenella, 1979), Percival (1965) e Proctor & Yeo (1975) propõem ser essas anteras as destinadas à polinização.

Em relação à viabilidade do pólen, Almeda (1977) também assinala a ocorrência de grãos de pólen estéreis e férteis para os dois tipos de anteras na flor de *Centradenia grandifolia*, o que confronta com a observação de Percival (*loc. cit.*), que cita para *Melastoma malabathricum* estames nutritivos com pólenes estéreis e reprodutivos com pólenes férteis.

Conclui-se que a natureza introrsa do poro nas anteras maiores e extrorsa nas menores, bem como a disposição alternada das mesmas, contribui não só para uma melhor retirada do pólen, como também facilita sua distribuição e receptividade pelo corpo do inseto.

Numa flor com estames amarelos, onde já ocorreu o deslocamento do estilete, observa-se que a distância entre o estigma e as anteras é proporcional ao tamanho dos polinizadores efetivos, o que assegura, conseqüentemente, o fenômeno da polinização.

Tal distância permanece por menos de 12 horas, quando, então, se inicia o processo de mudança de cor pelos estames. Concomitantemente, a inclinação do estilete torna-se mais acentuada, e as anteras, no lado oposto, voltam-se para baixo. Esses elementos, simultaneamente, são indicadores para as abelhas de que a flor não é mais funcional. Sobre modificações morfofisiológicas apresentadas pelas flores já polinizadas, Buchmann (1974) e Pinheiro (1979) consideram que elas atuam como marcadores para as abelhas, indicando um sistema de pós-polinização. O tempo assinalado acima corresponde, aproximadamente, ao período de duração da flor.

Conclui-se, também, que a mudança de cor das peças florais não é em função da polinização, uma vez que as flores mantidas sob controle, impedindo a ação dos polinizadores, também mudam de cor e produzem frutos e sementes viáveis. Provavelmente, também não está relacionada com a fertilização, uma vez que os botões com estames já de cor vermelha fenecem e, des-

se modo, relaciona-se tal fenômeno com a fisiologia da planta. Sob esse ponto de vista, Faegri & Pijl (1971) assinalam que ainda não há uma interpretação ecológica para essas mudanças, apesar das numerosas tentativas realizadas.

Deve-se ressaltar que essa mudança de cor das peças florais é observada em botões de outras espécies desse gênero, ocorrentes na Floresta da Tijuca (Rio de Janeiro), como por exemplo *Miconia mirabilis*, *M. dodecandra* e *M. serrulata*, confirmando a suposição de que esse fenômeno não é função da polinização.

As abelhas, durante o processo de vibração do corpo, formam geralmente uma pequena nuvem de pólen, que só é perceptível quando há um fundo escuro para contrastar, nesse caso a própria cor verde-escura da folhagem. Laroca (1970) também menciona tal fenômeno e sugere a possibilidade de o grão de pólen ser transportado pelo vento. Faegri & Pijl (1971), por sua vez, assinalam que o grande número de grãos de pólen produzido por flores entomófilas pode ocasionar uma anemofilia acidental.

Os comportamentos dos polinizadores efetivos são semelhantes para as duas espécies de abelhas, sendo que *Trigona (Trigona) trinidadensis* Pruv. sempre ocorre em maior número e com mais frequência. Outro aspecto que chama a atenção é a procura indistinta pelos estames maiores e menores durante a visita.

O método utilizado por *Paratrigona opaca* Ckll. para coleta de pólen é semelhante ao descrito por Laroca (*loc. cit.*) para *Trigona (Trigona) fulviventris guianae* Cook, observada em três espécies de *Tibuchina*, sendo que em *M. stenostachya* constata-se que a abelha procura e destrói ambos os tipos de anteras. Apesar de destruir as anteras, esse inseto não prejudica muito a planta, pois suas visitas são pouco frequentes.

Em relação às formigas, pode-se afirmar que estas não interferem no processo de polinização, e sua presença é justificada pela existência de nectários florais e extraflorais, utilizados como fonte de alimento e para construção de abrigos.

Segundo Müller (*apud* Knuth, 1906), a alteração da coloração das peças florais pode trazer ou não vantagens à planta. Para *M. stenostachya* podem-se exemplificar os dois parâmetros quanto ao fenômeno da polinização: vantagem — a coloração vermelha, juntamente com a posição reflexa dos estames, indica ao inseto que a flor não é mais utilizável e faz com que ele se dirija a uma outra, com os estames eretos e de cor amarela; desse modo, não há perda de energia na produção de pólen, uma vez que o inseto não desperdiça sua visita à planta, sendo recompensado pela coleta de alimento; desvantagem — como se viu anteriormente, a mudança de cor não está relacionada com a polinização; se essa alteração ocorre antes da visita de um inseto, vai haver perda de material nutritivo (pólen), uma vez que não ocorrerá mais visitas dos mesmos e, geralmente, tais flores ou botões fenecem quase que imediatamente.

As inflorescências apresentam vários estádios de desenvolvimento, havendo uma combinação dos diferentes estádios florais, a saber, botões florais rudimentares e desenvolvidos, flores e frutos imaturos e maduros. Tal irregularidade de desenvolvimento proporciona à planta recursos para evitar perdas de material nutritivo, assegurando, conseqüentemente, a visita de insetos. Também dessa maneira, mantém-se praticamente o ano inteiro em floração e frutificação, fornecendo alimento a pássaros e, portanto, garantindo a dispersão de suas sementes.

A inflorescência que apresenta a maior porcentagem de sucesso não coincide com aquela de maior produção de flores.

De acordo com as observações e os experimentos realizados, pode-se supor que a apomixia por agamosperma seja o sistema de reprodução efetivo de *M. stenostachya*. Justifica-se tal hipótese pelo número muito elevado de grãos de pólen estéreis nos dois tipos de anteras, pela pouca visita dos polinizadores e pelos resultados positivos obtidos nas inflorescências mantidas sob controle e nos testes de apomixia.

Renner (1984 a) assinala também para essa espécie, ocorrente em savanas e matas secundárias da Amazônia central, uma baixa porcentagem de grãos de pólen férteis e resultados altamente favoráveis para as flores investigadas no processo de polinização natural e quando ensacadas após retiradas as anteras (apomixia); apresentam agamosperma e alogamia facultativa como sistemas de reprodução.

Outra característica que embasa o fenômeno da apomixia é a ocorrência de poliembria nas sementes de *M. stenostachya*. Sob esse ponto de vista, Fahn (1978) afirma que os processos apomíticos costumam ser freqüentemente acompanhados pela formação de vários embriões no mesmo rudimento seminal.

Apesar de se ter observado a formação de tubos polínicos no estigma de flores coletadas após os experimentos de autogamia induzida, não se pode afirmar, com segurança, que *M. stenostachya* é autocompatível.

Seus resultados apresentam um valor percentual muito baixo, e de acordo com Robbins, Weier & Stocking (1974), em algumas plantas a presença de pólen no estigma é um pré-requisito para o desenvolvimento apomítico do embrião, ainda que não cresça o tubo polínico até abaixo, no estilete, para efetuar a fusão nuclear. Em tais casos há evidências de que os hormônios formados no estigma ou produzidos pelos pólenes são transferidos para as células-ovo não-fertilizadas, iniciando as trocas que resultam no desenvolvimento do embrião.

Portanto, sob esse prisma, não se pode afirmar que os resultados apresentados nos testes de autogamia induzida devem-se ao fenômeno da autofertilização, uma vez que se obtiveram resultados positivos nos experimentos de apomixia, constatando ser desnecessária a presença de grãos de pólen para ocorrer o desenvolvimento do rudimento seminal. Entretanto, Renner (1984 a) assinala autocompatibilidade para muitas espécies dessa família.

Almeda (1977), experimentando a apomixia para *Centradenia grandifolia* e *C. paradoxa*, assinala que as flores de ambas as espécies abortaram aproximadamente uma semana depois do auge da receptividade estigmática. Ao contrário, os experimentos em *M. stenostachya* mostram resultados positivos, tanto nas inflorescências mantidas sob controle quanto nos testes de apomixia.

Assinalam-se como fatores desfavoráveis à autogamia espontânea a disposição do estilete em relação ao androceu e a não-simultaneidade entre a deiscência das anteras e a receptividade do estigma — a flor é protândrica.

Sobre a disposição espacial do estilete em relação ao androceu, pode-se ainda afirmar que tal configuração possibilita a alogamia, uma vez que facilita o contato do pólen transportado pelos polinizadores com o estigma. Semelhante proposição foi sugerida por Todd (1882) para flores de *Cassia chamaecrista* (Leguminosae) e por Renner (*loc. cit.*) para Melastomatáceas. Entretanto, acredita-se que os resultados obtidos nos testes de alogamia foram, na verdade, em função dos princípios apomíticos já expostos anteriormente, aliados ao elevado número de grãos

de pólen estéreis; a ocorrência desse tipo de reprodução em *M. stenostachya* parece ser uma possibilidade muito remota.

Portanto, nesta espécie, supõe-se que o fenômeno da polinização não implica a ocorrência da fecundação. Concorda-se com a afirmação de Proctor & Yeo (1975) quando mencionam que as flores de plantas apomíticas são ainda funcionais para a polinização. A ocorrência desse fenômeno para a espécie em pauta pode ser justificada não só pela atração visual que os caracteres morfológicos oferecem, como também pela presença da valiosa quantidade de alimento representada pelos grãos de pólen.

O número elevado de inflorescências na planta possivelmente desfavorece uma alta taxa de produção de frutos por inflorescências, evitando, conseqüentemente, uma perda acentuada de material nutritivo e gastos energéticos. Nesse caso, observa-se uma distribuição uniforme de frutos por todo o indivíduo, e supõe-se ser essa uma das razões para explicar o número significativo de flores abortadas por inflorescência. Vem ao encontro desse

fato o próprio desenvolvimento irregular que as inflorescências apresentam, e, provavelmente, uma outra razão que se pode assinalar para esse caso seria a incapacidade da planta suportar um maior número de frutos além daqueles que normalmente produz; semelhante suposição é apresentada por Ormond, Pinheiro & Castells (1981) para *Couroupita guianensis* (Lecythidaceae).

Agradecimentos

Aos Profs. Dra. Graziela Maciel Barroso (JBRJ) e Ary Gomes da Silva (Faculdade de Farmácia e Bioquímica do Espírito Santo), pela revisão e valiosas sugestões;

Aos Profs. Drs. Cincinato R. Gonçalves, *in memoriam*, Miguel A. Monné e Marcia S. Couri (MNRJ), pela identificação dos insetos;

À Prof.^a Silvia A. Pinto (UFRRJ), pela acetólise dos grãos de pólen;

Ao Dr. Paul E. Berry (Universidade Simon Bolívar) e à Prof.^a Rejan R. Guedes (JBRJ), pelas sugestões;

Ao CNPq, pelas bolsas de pesquisas concedidas aos autores.

Referências bibliográficas

- ALEXANDER, M.P. 1980. A versatile stain for pollen fungi, yeast and bacteria. *Stain Technology* 55(1):13-18.
- ALMEDA, F. Jr. 1977. Systematics of the neotropical genus *Centradenia* (Melastomataceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 58(2):73-107, il.
- BARTH, O.M. 1965. Glossário polinológico. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 63:133-162, il.
- BUCHMANN, S.L. 1974. Buzz pollination of *Cassia quiedondilla* (Leguminosae) by bees of the genera *Centris* and *Melipona*. *Bul. Sth. Calif. Acad. Sci.* 73(3):171-173.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der. 1971. *The principles of pollination acology*. 2ª ed. New York, Pergamon Press, 291 p., il.
- FAHN, A. 1978. *Anatomia vegetal*. Madri, H. Blume Ediciones, 643 p., il.
- FONTENELLE, G.B. 1979. Contribuição ao estudo de Biologia floral de *Cassia silvestris* Vell. — Considerações anatômicas. *Lendra* 8-9:49-84, il.
- KNUTH, P. 1906. *Handbook of flower pollination*. Transl. J.R. Ainsworth Davis, Oxford, Clarendon Press, 1, 382 p., il.
- _____. 1908. *Handbook of flower pollination*. Transl. J.R. Ainsworth Davis, Oxford, Clarendon Press, 2, 703 p., il.
- LABOURIAU, M.L.S. 1973. *Contribuição à palinologia dos cerrados*. 1ª ed. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 291 p., il.
- LAROCA, S. 1970. Contribuição para o conhecimento das relações entre abelhas e flores: coleta de pólen das anteras tubulares de certas *Melastomataceae*. *Revista Floresta* 2:69-74, il.
- McLEAN, R.C. & COOK, W.R.I. 1958. *Plant science formulae*. 2ª ed., London, McMillan & Co. Ltd., 250 p.
- MICHENER, C.D. 1962. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Revista de Biologia Tropical* 10(2):167-175, il.
- ORMAND, W.T., PINHEIRO, M.C.B. & CASTELLIS, A.R.C.A. 1981. A contribution to the floral biology and reproductive system of *Couroupita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68(4):514-523, il.
- PERCIVAL, M.S. 1965. *Floral biology*. 1ª ed., London, Pergamon Press, 243 p., il.
- PINHEIRO, M.C.B. 1979. *Contribuição ao estudo da biologia floral e sistemas de reprodução de Cassia ramosa var. maritima* Irwin. Rio de Janeiro, Tese de Mestrado — MNRJ/UFRJ, mimeografada, il.
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1975. *The pollination of flowers*. 2ª ed., London, William Collins Sons & Co. Ltd., 418 p., il.
- RADFORD, A.E. et al. 1974. *Vascular plant systematics*. New York, Harper & Row Publishers, 891 p., il.
- RENNER, S.S. 1984. Pollination and breeding systems in some Central Amazonian Melastomataceae. *Les colloques de l'INRA*, Versailles, 21:275-280.
- _____. 1984 b. *Phanologie, blütenbiologie und rekombinationssysteme einiger zentralamazonischer melastomaceem*; Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Universität Hamburg Fachbereich Biologie. Hamburg, 118 p., il.
- ROBBINS, W.W., WEIER, T.E. & STOCKING, C.R. 1974. *Botânica*. México, Editorial Limusa, 608 p., il.
- TODD, J.E. 1882. On the flowers of *Solanum rostratum* and *Cassia Chamaecrista*. *American Naturalist* 16:281-287.
- VOGEL, S. 1963. Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung: über Bau und Funktion der Osmophoren. *Abh. Math. — Naturw. Kl. Akad. Wiss. Maing.* 1962 (10):599-763.
- ZIEGLER, A. 1925. Beiträge zur Kenntnis des Androeceums der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. *Botanisches Archiv* 9:398-467.