

MARINÊS EITERER

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE ESPÉCIES CO-OCORRENTES
DE *MIKANIA* (ASTERACEAE)**

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-graduação em
Botânica, para obtenção do título
de “Magister Scientiae”

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL

2005

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

E36e
2005

Eiterer, Marinês, 1965-
Estratégias reprodutivas de espécies co-ocorrentes
de *Mikania* (Asteraceae) / Marinês Eiterer. – Viçosa :
UFV, 2005.
viii, 45f. : il. ; 29cm.

Orientador: Milene Faria Vieira.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 38-45.

1. *Mikania* - Floração. 2. *Mikania* - Fenologia.
3. Trepadeira. 4. Polinização por inseto. I. Universidade
Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 583.99146

MARINÊS EITERER

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE ESPÉCIES CO-OCORRENTES
DE *MIKANIA* (ASTERACEAE)**

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-graduação em
Botânica, para obtenção do título
de “Magister Scientiae”

APROVADA: 30 de junho de 2005

Prof. Nelson Sabino Bittencourt Júnior
(Conselheiro)

Prof^a. Rita Maria de Carvalho-Okano
(Conselheira)

Prof^a. Julie Henriette Antoniette Dutilh

Prof. Lúcio A. de Oliveira Campos

Prof^a. Milene Faria Vieira
(Orientadora)

Para Flora, Noé e Felipe.
Aos meus pais (*in memoriam*), Henriquetta & Waldomiro,
com amor e gratidão.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa; ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento, pela bolsa de auxílio; à Milene Faria Vieira, minha orientadora, que me acompanhou nessa caminhada; ao Nelson Sabino Bittencourt Júnior e à Rita Maria de Carvalho-Okano, meus conselheiros, pela revisão do manuscrito e pela auxílio no transcurso deste trabalho; à Julie Henriette Antoniette Dutilh e ao Lúcio A. de Oliveira Campos, que muito gentilmente participaram da banca examinadora, contribuindo com idéias e sugestões para o aprimoramento desta dissertação; à Mara Rejane Ritter, pela identificação das espécies de *Mikania*; ao Lúcio A. de Oliveira Campos e ao Mário C. L. Del Sarto, pela identificação dos insetos; à Renata M. S. A. Meira e ao Jimi Naoki Nakagima pelo auxílio bibliográfico.

Aos amigos e colegas de campo, Giuslan C. Pereira e, em especial, Eudes Ferreira Barbosa, que muito me ajudou no primeiro ano de trabalho no campo; aos novos amigos que conheci ao longo do curso, Malú, Luzia, Michelia, Fabiana, Olinto e Rodney, e que nesses últimos anos fizeram parte da minha vida pessoal; aos funcionários da UFV, Celso, Luís e Maurício, que me ajudaram a resolver diversos problemas, sempre com muita dedicação e presteza.

À todos, os meus mais sinceros agradecimentos.

ÍNDICE

RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	vii
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1.Objetivos.....	10
2. MATERIAL E MÉTODOS	11
2.1. Local de estudo.....	11
2.2. Espécies estudadas.....	14
2.3. Fenologia reprodutiva.....	14
2.4. Morfologia floral.....	15
2.5. Biologia floral.....	15
2.6. Visitantes florais.....	16
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	17
3.1. Fenologia reprodutiva.	17
3.2. Morfologia floral.....	17
3.3. Biologia floral.....	19
3.3.1. Antese e longevidade floral.....	25
3.3.2. Fases sexuais e movimentos do estilete.....	25
3.4. Visitantes florais.....	30
4. CONCLUSÕES.....	37
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	38

RESUMO

EITERER, Marinês, MS. Universidade Federal de Viçosa, junho de 2005.
Estratégias reprodutivas de espécies co-ocorrentes de *Mikania* (Asteraceae). Orientadora: Milene Faria Vieira. Conselheiros: Nelson Sabino Bittencourt Júnior & Rita Maria de Carvalho-Okano.

Mikania (Eupatorieae, Asteraceae) é um dos maiores e mais comuns gêneros de trepadeiras neotropicais. Seu principal centro diversidade inclui a região dos estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro, estendendo-se até o Paraná e Santa Catarina. Em 2003 e 2004, estudei a fenologia reprodutiva, a morfologia e a biologia floral e os visitantes florais de duas espécies co-ocorrentes, *Mikania glomerata* Spreng. e *M. hirsutissima* DC.. O Trabalho de campo foi conduzido na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, em Viçosa, Minas Gerais (20°45'S, 42°54'W). Essas duas espécies ocorrem no Brasil, de Minas Gerais ao Rio Grande do Sul, na Argentina e no Paraguai. No local de estudo, plantas individuais crescem em áreas abertas, como a borda da floresta e clareiras, e sobre a copa de árvores. Os capítulos de *Mikania* possuem quatro flores, quatro brácteas involucrais e uma bráctea sub-involucral. Na Mata do Paraíso, *Mikania glomerata* e *M. hirsutissima* tem um período de floração que vai de agosto à setembro (fianla da estação seca) e o comportamento de floração e frutificação, destas espécies pode ser classificado como “anual-intermediário”. Em *M. hirsutissima*, as brácteas sub-involucrais e as involucrais de protegem os botões e as flores e também servem para atrair polinizadores e auxiliar na dispersão. Todavia, em *M. glomerata*, a função dessas estruturas esta restrita à proteção do ovário e ajuda na dispersão. Nas duas espécies, a antese ocorre pela manhã, das 7h:00 às 9h:00. As flores são protândricas e duram de quatro a 13 dias. Três movimentos, dois destes servem para expor grãos de pólen para os visitantes, caracteriza a fase masculina; há um mecanismo do tipo escova de apresentação secundária de pólen. Quatro movimentos dos ramos do estilete, caracteriza a fase feminina, que é longa em relação à masculina. Insetos visitaram os capítulos durante a fase feminina,

quando reporte: (i) anteras pigmentadas; (ii) perfume; (iii) nectários ativos; e (iv) fendas aumentando progressivamente entre filetes adjacentes. O nectário, que é pistilar e persistente, facilita a dispersão anemocórica dos diásporos (outubro-novembro). Ambas as espécies são entomófilas generalistas, embora abelhas sociais tenham sido os principais polinizadores.

ABSTRACT

EITERER, Marinês, M.S. Universidade Federal de Viçosa, June 2005.
Reproductive strategies of co-occurring species of *Mikania* (Asteraceae).
Adviser: Milene Faria Vieira. Committee Members: Nelson Sabino Bittencourt Júnior and Rita Maria de Carvalho-Okano.

Mikania (Eupatorieae, Asteraceae) is a common and large genus of Neotropical vines. Its major center of diversity includes Southeastern-Southern Brazil, from Minas Gerais and Rio de Janeiro to Paraná and Santa Catarina states. During 2003-2004, I studied reproductive phenology, floral morphology, floral biology, and visitors of two co-occurring species, *Mikania glomerata* Spreng. and *M. hirsutissima* DC. Fieldwork was conducted in the Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais (20°45'S, 42°54'W). These two species occur in Brazil, from Minas Gerais to Rio Grande do Sul, Argentine and Paraguay. In the study area, individual plants of both species grown in open sites, like forest edges and clearings, and over tree crowns. *Mikania* sustains 4-flowered heads, with four involucre bracts and one subinvolucre bract. In the Mata do Paraíso, *Mikania glomerata* and *M. hirsutissima* has a flowering period that goes from August to September (late dry season); the flowering and fruiting behavior of these species can be assigned as "annual-intermediate". In *M. hirsutissima* bracts protected the flowers and flower buds and also served to attract pollinators and aid dispersal. However, in *M. glomerata* the function of these structures is restricted to protect the ovary and aid dispersal. In both species, anthesis occurs at morning, from 07h00 to 09h00. The flowers are protandrous and last ca. 13 days. Three movements of style, two of which serve to expose the pollen grains to visitors, characterize male period; there is a brushing mechanism of secondary pollen presentation. Four movements of style arms characterize female period, which is longer than male period. Insects visit the heads during female period, when I also reported: (i) pigmented anthers, (ii) scent, (iii) nectary activities, and (iv) crevices progressively enlarged between adjacent filaments. The nectary, which is

pistillate and persistent, facilitate the anemochory dispersal of diaspores (October-November). Both species are generalist entomogamous, although during this study the major pollinator were social bees.

1 INTRODUÇÃO

Asteraceae Martinov (= Compositae Giseke) é uma das maiores e mais bem-sucedidas famílias de plantas, com cerca de 23.000 espécies conhecidas (Heywood *et al.*, 1977; Barroso *et al.*, 1986; Cronquist, 1988; Bremer, 1994; Judd *et al.*, 2002). Ocorre em todos os continentes, excetuando-se a Antártida, sendo, porém, mais abundante e diversificada em regiões temperadas e subtropicais não-florestais (Cronquist, 1988) e em áreas montanhosas (Heywood *et al.*, 1977).

A família está subdividida em três subfamílias: Barnadesioideae, composta de apenas uma tribo, Barnadesieae, típica da América do Sul; Cichorioideae com seis tribos, Arctoteae, Cardueae, Lactuceae, Liabeae, Mutisieae e Vernonieae; e, Asteroideae, com dez tribos, que abrigam a maioria das espécies da família (Bremer, 1994). Pertencem a esta última subfamília, duas grandes tribos cosmopolitas, Astereae e Senecioneae, além de Gnaphalieae, Anthemideae, Helenieae, Heliantheae, Inuleae, Plucheeae, Calenduleae e Eupatorieae (Bremer, 1994).

Eupatorieae compreende 170 gêneros e aproximadamente 2.400 espécies, concentradas no México e nas Américas Central e do Sul, com poucos representantes no restante da América do Norte e nos Paleotrópicos (Bremer, 1994). As espécies dessa tribo são plantas essencialmente herbáceas ou arbustivas, apenas algumas são arbóreas ou trepadeiras. As espécies que exibem este último hábito pertencem principalmente ao gênero *Mikania* Willdenov (Robinson & King, 1977). As espécies dessa tribo se caracterizam por apresentar o estilopódio, que é um alargamento da base da região indivisa do estilete (Fig. 1d, 1e) (Robinson & King, 1977), e os ramos do estilete longos (Fig. 1a), clavados e com pêlos coletores (*sweeping hairs*, *sensu* Cross, 1897) em mais da metade (2/3) ou na metade superior dos ramos, formando apêndices estéreis (Fig. 1b); no terço ou na metade inferior dos ramos encontram-se linhas estigmáticas (Fig. 1c), organizadas lateralmente. Bentham (1873) considerou os ramos do estilete do gênero *Mikania* uma exceção ao tipo espessado ou claviforme, citado anteriormente. Além disso, os frutos das Eupatorieae, de um modo geral, são prismáticos, com cinco ou mais costelas, apresentando ainda uma característica peculiar: quando maduros, suas paredes acumulam depósitos de uma resina (fitomelanina) de aparência carbonizada,

adquirindo com isso uma coloração e textura características (Robinson & King, 1977). Os frutos de *Mikania* podem apresentar quatro a dez costelas e podem ser lisos ou apresentar ornamentações (King & Robinson, 1987, Holmes, 1995)

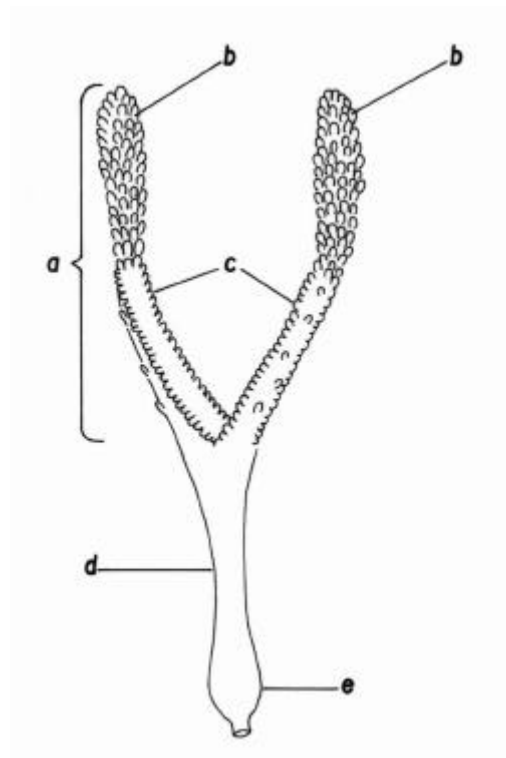


FIGURA 1 Esquema mostrando a arquitetura de um estilete de Eupatorieae: a - ramo; b - apêndice estéril constituído de pêlos coletores (metade superior dos ramos, face dorsal e ventral); c - as linhas estigmáticas laterais (metade inferior, face ventral); d - região indivisa; e - o estilopódio. Adaptado de Bremer (1994).

Mikania é um gênero de ampla distribuição geográfica, embora muitas de suas espécies estejam concentradas na América do Sul, onde há dois grandes centros de diversidade (Holmes, 1995). O principal localiza-se no Brasil, na região que vai dos estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro ao Paraná e Santa Catarina, com 170 espécies, sendo 150 endêmicas; essas plantas crescem em áreas de florestas, campos e campos cerrados. O segundo centro localiza-se nos países andinos, da Colômbia a Bolívia, com 150 espécies, sendo 130 endêmicas (Holmes, 1995).

Trata-se do oitavo maior gênero da família, ao lado de *Artemisia* e *Baccharis* (Judd *et al.*, 2002) e o maior gênero da tribo Eupatorieae com *ca.* 430 espécies conhecidas (Holmes, 1995). Em número de espécies, *Mikania* é o quarto maior gênero de trepadeiras da região neotropical e o sexto mais importante de todo o mundo (Gentry, 1991b; Morellato & Leitão-Filho 1998; Udulutsch *et al.*, 2004). O

hábito trepador é representado por 88 por cento das espécies, que para Holmes (1995), foi característica importante para o estabelecimento desse gênero em áreas florestais, sendo um dos poucos representantes das Asteraceae a colonizar a Floresta Amazônica, região considerada desfavorável para a família.

As espécies estudadas, *Mikania glomerata* Spreng. e *M. hirsutissima* DC., são trepadeiras, de ampla distribuição geográfica, encontradas no Brasil, de Minas Gerais ao Rio Grande do Sul, na Argentina e no Paraguai (Barroso, 1954). Na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, em Viçosa, Zona da Mata mineira, local onde o presente estudo foi conduzido, essas espécies são co-ocorrentes e crescem em áreas abertas, como a borda da floresta e clareiras, sobre a vegetação.

Para Heywood *et al.* (1977), a família Asteraceae tem atraído, fascinado e, ao mesmo tempo, repellido botânicos por mais de dois séculos, em função de suas flores diminutas, agregadas em inflorescência característica, o capítulo. O capítulo é uma inflorescência condensada e indeterminada, na qual todas as flores são sésseis e estão dispostas sobre um receptáculo dilatado único, envolvido por brácteas involucrais (Werbeling, 1989; Harris, 1999). As brácteas involucrais apresentam variação de forma, tamanho e de ornamentação, podendo ser armadas, imbricadas, fundidas, cobertas por indumento e coloridas (Stuessy & Garver, 1996; Mani & Saravanan, 1999). Essas estruturas estariam associadas à proteção do capítulo ou à atração de polinizadores (Stuessy & Garver, 1996; Mani & Saravanan, 1999) e à dispersão do diásporo (Zohary, 1950). As brácteas involucrais podem contribuir na dispersão por xerocasia (as brácteas involucrais abrem devido à redução na umidade relativa do ar), hidrocasia (as brácteas involucrais abrem com a chuva) e sinaptospermia (o capítulo é disperso como uma unidade) (Zohary, 1950).

O capítulo não é uma estrutura restrita às espécies dessa família: cerca de 10 por cento de todas as dicotiledôneas apresentam esse tipo de inflorescência (Harris, 1999). O capítulo das Asteraceae é, no entanto, uma estrutura complexa e em nenhuma das outras famílias botânicas ele é tão especializado. Ao longo do tempo, diversas modificações estruturais ocorreram nos capítulos em resposta a múltiplas pressões seletivas, incluindo polinização, dispersão, defesa e germinação (Stuessy & Garver, 1996).

O capítulo pode ser solitário ou formar sinflorescências (Werbeling, 1989; Bremer, 1994; Harris, 1999); as sinflorescências mais comuns são corimbosas e paniculadas (Bremer, 1994). Pode ainda se unir a um outro capítulo, formando um

capítulo secundário, como ocorre em *Echinops*, *Elephantopus*, *Dyssodia*, *Lactuca* e cerca de outros 60 gêneros (Leppik, 1977; Werbeling, 1989; Harris, 1994, 1999). Ademais, um capítulo secundário pode se unir a outro, formando um capítulo terciário, como ocorre em *Lagascea*, *Gundelia*, *Platycarpha* e *Paralychnophora* (Leppik, 1977; Werbeling, 1989; Harris, 1994, 1999). *Mikania* é considerado o gênero mais diverso em formas de inflorescências, dentro das Eupatorieae, com cinco tipos diferentes: tirsiforme, corimbosa, espiciforme, racemosa e glomérulo. O tipo tirsiforme, mais comum na tribo e no gênero *Mikania*, é considerado um caráter plesiomorfo (Holmes, 1995; Ruas *et al.*, 2000). Os demais tipos são mais complexos e, provavelmente, se originaram de modificações que ocorreram no tipo tirsiforme (Ruas *et al.*, 2000).

O número de flores por capítulo é variável (Leppik, 1977; Barroso *et al.*, 1986; Bremer, 1994; Mani & Saravanan, 1999). Nas espécies de *Mikania*, os capítulos apresentam uma grande uniformidade, ou seja, são constituídos de quatro flores, quatro brácteas involucrais e uma bráctea sub-involucral, atributos que servem para caracterizar taxonomicamente o gênero (Barroso, 1954; Robinson & King, 1977; Bremer, 1994; Holmes, 1995; 1996). Cada flor, em geral, possui um cálice modificado, denominado *pappus* (Barroso *et al.*, 1986), representado por escamas, espinhos e glândulas, mas que pode também estar ausente (Stuessy & Garver, 1996). De início, o *pappus* está associado à proteção da flor e, mais tarde, com a dispersão do diásporo (zoocórico ou anemocórico; Stuessy & Garver, 1996; Mani & Saravanan, 1999). Em *Mikania*, o *pappus* é branco ou rosado, unisseriado, constituído de cerdas barbeladas, do mesmo tamanho da corola, e com propriedades capilares (Holmes, 1995).

Entre as Asteraceae, há uma grande diversidade de formas de corolas, tanto actinomorfas como zigomorfas, que podem ser classificadas em quatro tipos básicos: tubulosa (Fig. 2Ia), filiforme (Fig. 2Ib), bilabiada (Fig. 2Ic) e ligulada (Fig. 2Id) (Leppik, 1977; Barroso *et al.* 1986; Mani & Saravanan, 1999). De acordo com os tipos de flores que apresenta, o capítulo pode ser classificado em discóide (capítulo com apenas um tipo de flor), disciforme (pelo menos dois tipos de flores, geralmente tubulosa e filiforme) (Fig. 2IIa) ou radiado (um tipo floral formando o raio e outro, formando o disco) (Fig. 2IIb) (Bremer, 1994; Harris, 1999; Mani & Saravanan, 1999). Os capítulos radiados são considerados mais especializados que os discóides (Leppik, 1977).

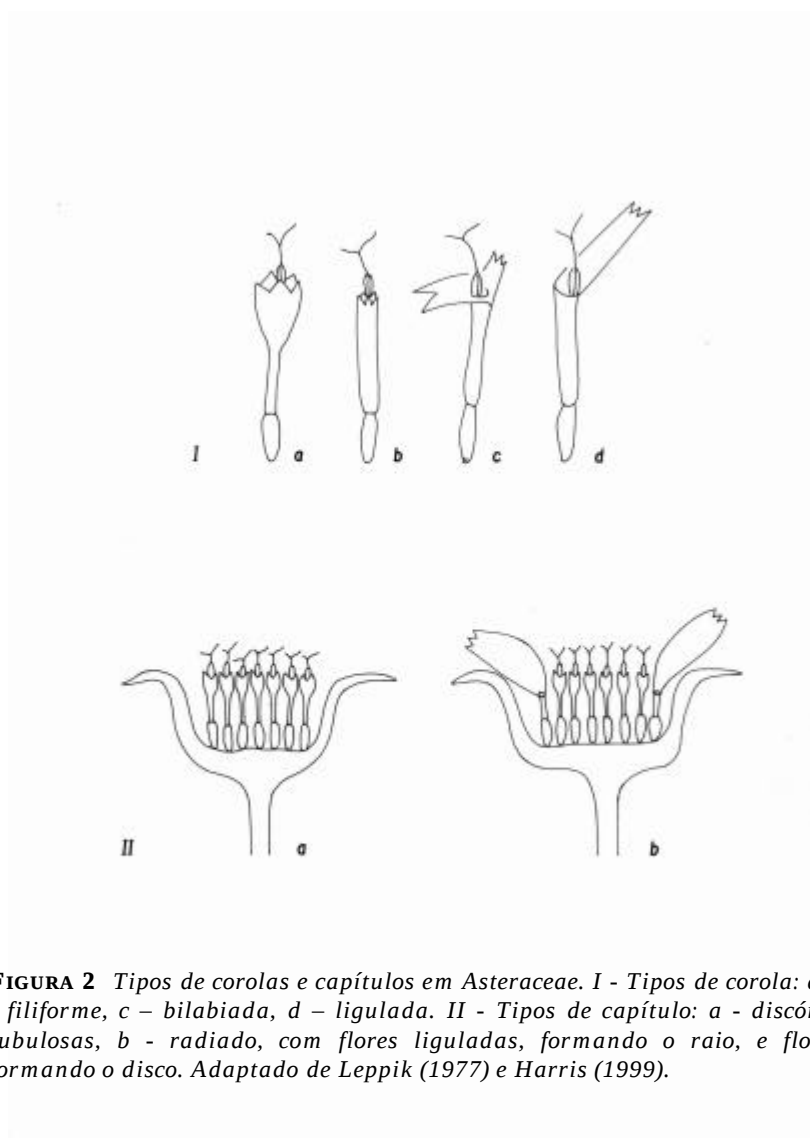


FIGURA 2 Tipos de corolas e capítulos em Asteraceae. I - Tipos de corola: a – tubulosa, b – filiforme, c – bilabiada, d – ligulada. II - Tipos de capítulo: a – discóide, com flores tubulosas, b – radiado, com flores liguladas, formando o raio, e flores tubulosas, formando o disco. Adaptado de Leppik (1977) e Harris (1999).

Os estames são epipétalos, com anteras basifixas; as anteras são sinânteras (*singeniosus*), formando um tubo ao redor do estilete, calcaradas (Fig. 3Ic) ou ealcaradas (Fig. 3II), podendo apresentar um apêndice apical (Fig. 3Ia, 3IIa) (Small, 1915; Bremer 1994; ou conectivo *sensu* Cross, 1897); a deiscência é introrsa. Em seu estudo sobre *Eupatorium ageratoides* e *E. coelestinum*, Cross (1897) observou que os apêndices das anteras formam uma “pirâmide” sobre o ápice do estilete e sugeriu que essa estrutura protegeria a flor e o néctar contra “influências externas”, como a chuva. Small (1915) sugeriu que tal estrutura evitaria a perda de pólen; Yeo (1993) lembrou o estabelecimento de um microclima adequado dentro do tubo anteral e Ladd (1994) argumentou que os apêndices poderiam dosar a saída de pólen. O pólen é do tipo parcialmente desidratado (*i.e.*, com menos de 30 por cento de água; Franchi *et al.*, 2002), de curta longevidade (Dafni & Firmage, 2000),

tricolpado ou tricolporado, com exina espinhosa (Johri *et al.*, 1992) ou lisa, como nas espécies anemófilas de *Ambrosia* (Payne, 1963).

Nas Asteroideae, a região distal do filete pode se apresentar alargada, quando então é chamada de “colar” (Fig. 3Ib) (*anther collar*, *sensu* Robinson & King, 1977). Essa região possui uma estrutura diferente do resto do filete, a saber: uma epiderme abaxial com células relativamente grandes e paredes lignificadas (Cross, 1897; Meiri & Dulberger, 1986)

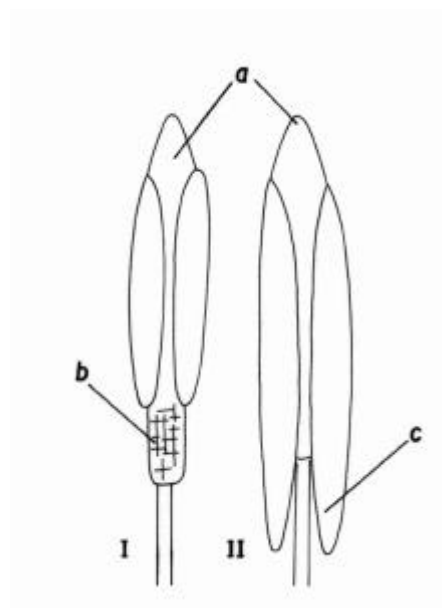


FIGURA 3 Tipos de anteras em Asteraceae: I - ecalcarada, II - calcarada. Estruturas: a - apêndice apical, b - colar, c - calcar. (Desenhos esquemáticos fora de escala). Adaptado de Bremer (1994).

O gineceu é bicarpelar. O estilopódio (*sensu* Robinson & King, 1977) é circundado pelo nectário (Mani & Saravanan, 1999). O ápice do estilete é bífido, formado pelos ramos do estilete; o tamanho dos ramos e a posição das áreas ou linhas estigmáticas, além da presença ou não de apêndices estéreis com pêlos coletores, variam de acordo com a espécie (Small, 1915; Jones, 1976; Barroso *et al.*, 1986; Bremer, 1994; Judd *et al.*, 2002). O ovário é ínfero, unilocular e uniovulado; o óvulo é basal, anátropo, com um só tegumento, tenuinucelado, ocupando toda a cavidade ovariana (Barroso *et al.*, 1986; Johri *et al.*, 1992; Bremer, 1994).

Diversos aspectos da biologia reprodutiva de Asteraceae foram revistos por Mani & Saravanan (1999) e, no caso de espécies cultivadas, por Free (1993). Para Hiscock (2000), a diversidade de estratégias reprodutivas foi de importância crucial

para que as Asteraceae colonizassem a maioria das regiões biogeográficas do planeta.

A inflorescência das Asteraceae, o capítulo, imita uma flor simples e, por isso, é denominada de pseudanto (Good, 1974; Leppik 1977; Werbeling, 1989; Claßen-Bockhoff, 1996). No pseudanto, entretanto, as flores mantêm sua individualidade e uma organizada divisão de trabalho (Good, 1974; Leppik, 1977; Werbeling, 1989), da qual são exemplos: a seqüência de abertura, em geral centrípeta; o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos; a produção de néctar e a liberação de pólen, entre outros (Mani & Saravanan, 1999). O capítulo pode exibir polimorfismo sexual, ou seja, ser homogâmico (capítulo com flores de um mesmo sexo; *e.g.*, perfeitas ou pistiladas) ou heterogâmico (capítulo com flores de sexos diferentes; *e.g.*, flores perfeitas e pistiladas) (Leppik, 1977; Bremer, 1994; Harris, 1999).

Todas as espécies conhecidas de Asteraceae possuem uma apresentação secundária de pólen, que é a transferência do pólen da antera para uma outra estrutura floral, geralmente o gineceu e, em alguns casos, o perianto, de onde será disperso por seus vetores (Howell *et al.*, 1993; Yeo, 1993; Ladd, 1994). São conhecidos dois tipos de mecanismos de apresentação secundária de pólen (Leins & Erbar, 1990): o mecanismo em “escova” (*brushing mechanism*) e em “cilindro-pistão” (*pump mechanism*). As Eupatorieae, incluindo espécie de *Mikania* (Cerana, 2004), exibem principalmente o mecanismo em “escova” (Leins & Erbar, 1990): durante a pré-antese das flores, ocorre a deiscência das anteras e os grãos de pólen são liberados dentro do tubo anteral, de onde são varridos pelo estilete, que se alonga, passando por dentro do tubo; os grãos de pólen aderem então aos pêlos coletores do estilete (Leins & Erbar, 1990).

A apresentação secundária do pólen está associada à protandria. É na fase masculina que os grãos de pólen são liberados dentro do tubo das anteras e, posteriormente, expostos aos visitantes pelos ramos do estilete. Nessa fase, os ramos ainda estão unidos e suas linhas estigmáticas não estão receptivas (Proctor & Yeo, 1979; Yeo, 1993; Mani & Saravanan, 1999). Na fase feminina, os ramos se separam e as quatro linhas estigmáticas ficam expostas (Bremer, 1994). A exposição ocorre de modos variados, podendo ser agrupados em oito padrões, de acordo com a seqüência de abertura dos ramos (Mani & Saravanan, 1999). Cada um desses padrões de abertura é subdividido em cinco etapas, tendo início com os ramos do estilete ainda unidos (fase masculina) e finalizando com a abertura total

dos ramos e a exposição das linhas estigmáticas (fase feminina) (Proctor & Yeo, 1979; Yeo, 1993, Mani & Saravanan, 1999). Em um estudo com *Mikania urticifolia* Hook. et Arn., Cerana (2004) descreveu e acrescentou uma sexta etapa, chamada de senescência floral.

Vários modos diferentes de expressão sexual já foram registrados entre as Asteraceae, tais como hermafroditismo (indivíduo com apenas flores perfeitas), monoicia (flores estaminadas e pistiladas no mesmo indivíduo), ginomonoicia (flores perfeitas e pistiladas no mesmo indivíduo), poligamomonoicia (flores estaminadas, pistiladas e perfeitas no mesmo indivíduo) e dioicia (flores estaminadas e pistiladas em indivíduos distintos) (Yampolsky & Yampolsky, 1922; Lloyd, 1972; Bertin & Kerwin, 1998; Mani & Saravanan, 1999). Além disso, em espécies de *Archibaccharis*, já foram registradas a androdioicia (flores perfeitas e estaminadas em indivíduos distintos) e a ginodioicia (flores perfeitas e pistiladas em indivíduos distintos) (Yampolsky & Yampolsky, 1922).

Na família como um todo, há uma diversidade de mecanismos reprodutivos, que resultam na produção de frutos por polinização cruzada, autopolinização e, ou agamospermia (produção de sementes férteis na ausência de singamia), e há autocompatibilidade ou auto-incompatibilidade. Neste último caso, o mais comum é a auto-incompatibilidade homomórfica esporofítica (Lane, 1996). Mudança de auto-incompatibilidade para autocompatibilidade foi demonstrada em *Aster furcatus* E. S. Burgess (Reinartz & Les, 1994). Agamospermia ocorre com certa frequência (Johri *et al.*, 1992), registrada em 19 gêneros: *Antennaria*, *Arnica*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Chondrilla*, *Cichorium*, *Coreopsis*, *Crepis*, *Erigeron*, *Eupatorium*, *Hieracium*, *Ixeris*, *Leontodon*, *Leontopodium*, *Parthenium*, *Picris*, *Rudbeckia* e *Taraxacum* (Mogie, 1992).

Diversos grupos de insetos atuam como vetores de pólen de Asteraceae, incluindo lepidópteros (borboletas), himenópteros (abelhas e vespas), dípteros (moscas) e coleópteros (besouros) (Arroyo *et al.*, 1982; Mani & Saravanan, 1999). A partir da análise de uma compilação de estudos realizados com plantas dessa família, Mani & Saravanan (1999) concluíram que 75 por cento das espécies são polinizadas por borboletas, 15 por cento por abelhas, oito por cento por moscas e dois por cento por besouros. Borboletas seriam, portanto, os insetos mais importantes como polinizadores. Beija-flores foram registrados como polinizadores de *Mutisia coccinea* A. St.-Hil., na região sudeste do Brasil (Sazima & Machado,

1983), e de *Espetelia schultzii* Weed., nos Andes venezuelanos (Berry & Calvo, 1989).

Trabalhos sobre a biologia reprodutiva em espécies de *Mikania* são escassos. Até o momento, foram publicados apenas os estudos de Holmes (1991), com cinco espécies das Antilhas, e o de Cerana (2004), com uma espécie nativa da Argentina. *Mikania* é caracterizada como tendo flores tubulosas e capítulos homogâmicos (ver Barroso, 1954; Robinson & King, 1977; Barroso *et al.*, 1986). Holmes (1991), no entanto, registrou dioicia em oito espécies, a saber: *M. alba* Taylor, *M. hioramii* Britton & B. L. Rob., *M. lepidophora* Urb., *M. papillosa* Klatt, *M. polyccephala* Urb., *M. swartziana* Griseb., *M. tenella* W. C. Holmes e *M. venosa* Alain. Cerana (2004) registrou autogamia e alogamia em *M. urticifolia* e salientou que os dois sistemas coexistem e são complementares.

De acordo com a classificação de Leppik (1977), os capítulos de *Mikania* são do tipo discóide, um caráter plesiomórfico, segundo o autor, quando comparados com capítulos visualmente mais atrativos, como os radiados. Ainda conforme este autor, os capítulos discóides seriam visitados por polinizadores tais como besouros, vespas e moscas. Gentry (1991b) e Holmes (1996), com base em observações morfológicas, em *Mikania*, deduziram que suas espécies seriam predominantemente entomófilas. Para Gentry (1991b), a polinização seria feita por diversos insetos pequenos, incluindo abelhas e borboletas. Holmes (1996), no entanto, sugeriu que as espécies de *Mikania*, com sinflorescências do tipo glomérulo, seriam anemófilas. Em estudos conduzidos no Brasil, Matzenbacher (1985) observou abelhas em flores de *M. pinnatiloba* DC., *M. cordifolia* (L.f.) Willd., *M. micrantha* H.B.K., *M. viminea* DC., *M. involucrata* H. et A., *M. laevigata* Sch.-Bip., *M. hastato-cordata* Malme e *M. glomerata* Spreng. Cerana (2004) reportou que os visitantes florais de *M. urticifolia* são hemípteros (percevejos), coleópteros, lepidópteros, himenópteros e dípteros. Para ela, entre os himenópteros, as abelhas seriam os principais polinizadores, dada a diversidade de espécies visitantes.

Quanto à dispersão de diásporos, a anemocoria parece ser a forma principal, seguida pela hidrocoria; nesse último caso, devido à ocorrência comum de espécies de *Mikania* em matas ciliares (Holmes, 1995). Entretanto, para as espécies amazônicas, o mesmo autor considerou a hidrocoria como a principal forma de dispersão. King & Robinson (1987) sugeriram a zoocoria (dispersão por aves) para explicar a ocorrência de uma espécie comum nos continentes americano e africano.

Holmes (1995) negou essa possibilidade, argumentando que os frutos podem ser transportados por correntes de ar por grandes distâncias.

1.1 OBJETIVOS

O presente trabalho investigou e comparou as estratégias reprodutivas de duas espécies de *Mikania* de hábito trepador, *Mikania glomerata* e *M. hirsutissima*, com o objetivo de responder às seguintes questões:

- Qual o período de floração e frutificação de cada espécie? Há sobreposição no período dessas fenofases intra e interespecies?
- Há diferenças na morfologia floral e no mecanismo de polinização entre as espécies estudadas?
- Qual é o processo de apresentação secundária de pólen e como ocorre a exposição das linhas estigmáticas nas espécies?
- Quais são os visitantes florais e, entre eles, quais são os polinizadores?

2 MATERIAL & MÉTODOS

2.1 LOCAL DE ESTUDO

O trabalho de campo foi conduzido na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, ou apenas “Mata do Paraíso” (MP), localizada na zona rural do município de Viçosa, sudeste de Minas Gerais (20°45'S, 42°54'W; Fig. 4). Desde 1966, a MP é administrada pelo Departamento de Engenharia Florestal, da Universidade Federal de Viçosa (UFV), com base em um convênio firmado entre a Prefeitura de Viçosa e a UFV. Desde então, vem sendo utilizada como local para a condução de pesquisas e o desenvolvimento de aulas práticas. A área total da MP é de 194,36 ha e, dentro dos seus domínios, as altitudes variam de 720 a 880 m (Castro, 1980).

O clima da região de Viçosa é do tipo Cwa ou mesotérmico úmido, caracterizando-se por apresentar verões quentes e chuvosos e invernos frios e secos (Nimer, 1989; Vianello & Alves, 1991). No período 1961-1990, as médias anuais de temperatura, precipitação e umidade relativa do ar foram de 19°C, 1.221 mm e 81 por cento, respectivamente (Fig. 5). Não foram observadas diferenças acentuadas de temperatura e umidade relativa do ar se comparadas com os valores registrados durante a realização deste estudo (2003-2004) e as respectivas médias históricas da cidade. Em agosto e setembro as chuvas são esparsas, com precipitação de 72,1 mm, e a temperatura média é de 17,2°C e a umidade relativa do ar de 76,4 por cento (média da soma dos meses de agosto e setembro, em 30 anos) (Fig. 5). Em 2003, as variáveis climáticas ficaram mais próximas do esperado: precipitação de 99,1 mm (27 mm a mais, que o esperado), temperatura média de 19,99°C; (2,79°C a mais) e umidade relativa do ar 77,34 por cento (0,94 por cento a menos) (Fig. 5). Contudo, no ano seguinte, houve um déficit na precipitação (0,2 mm a soma dos meses de agosto e setembro, 71,9 mm a menos, que o esperado); os valores de temperatura média e a umidade relativa do ar mantiveram-se dentro do esperado (Fig. 5).

O relevo da região é acidentado. Nas encostas, o solo é do tipo latossolo; nos terraços, predomina o podzólico vermelho-amarelo câmbico (Volpato, 1994). A vegetação nativa pertence aos domínios da Floresta Atlântica (Rizzini, 1992) e é do

tipo Floresta Estacional Semidecidual Montana (Veloso *et al.*, 1991). Os atuais remanescentes florestais encontram-se em estádios de sucessão secundária (Marangon, 1999). O acompanhamento de indivíduos das duas espécies estudadas de *Mikania* foi realizado em áreas da MP que podem ser classificadas em quatro tipos de hábitat: clareira seca, clareira úmida, borda de floresta e borda de floresta à margem de curso d'água.



FIGURA 4 Mapa de localização geográfica da Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, em Viçosa (MG).

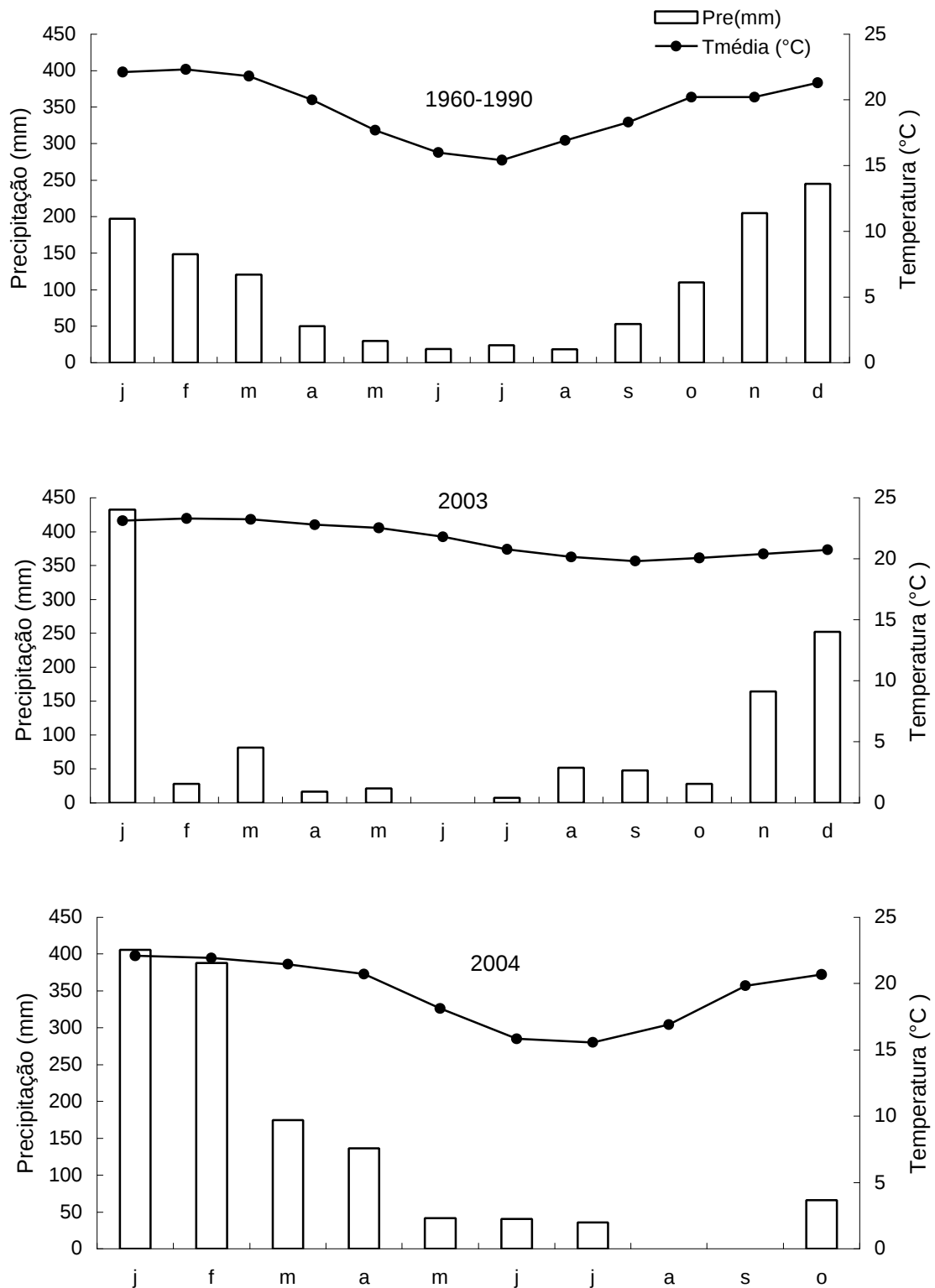


FIGURA 5 Variação na temperatura média e na precipitação pluvial mensal no município de Viçosa. Os dados para o período 1960-1990 foram retirados de Marangon (1999); os dados de 2003-2004 foram obtidos na Estação Meteorológica da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa (MG).

2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS

Mikania glomerata, conhecida popularmente por “guaco”, possui caule glabro; folhas ovais a triangulares, glabras; capítulos sésseis, em glomérulos ou espigas; brácteas involucrais obtusas, ciliadas, com base endurecida, conchadas entre si; flores com corola tubulosa; aquênios esparsamente pilosos ou glabros, com *pappus* presente (Barroso, 1954).

Mikania hirsutissima possui caule hirsuto; folhas ovadas a cordiformes, com pêlos hirsutos nas duas faces; capítulos pedicelados, organizados em panículas longas, pendentes; brácteas involucrais agudas; flores com corola tubulosa; aquênios glabros, com *pappus* presente (Barroso, 1954).

Os indivíduos amostrados foram inspecionados, semanalmente, em 2003 e, diariamente, em 2004, entre agosto e novembro. Em 2003, foram escolhidos e marcados três indivíduos de *M. glomerata* e cinco indivíduos de *M. hirsutissima*; em 2004, foram marcados mais cinco indivíduos de cada espécie. Dificuldades de acesso impediram que um número maior de indivíduos fosse amostrado. Nesse sentido, a amostragem de *M. glomerata* foi mais difícil e trabalhosa, por se tratar de uma trepadeira lenhosa que consegue atingir grandes alturas (19 m ou mais). Além disso, de um ano para o outro, os indivíduos dessa espécie mudavam completamente de posição, em função do crescimento das árvores e arbustos de apoio.

Material testemunho dessas duas espécies foi depositado no acervo do Herbário VIC, do Departamento de Biologia Vegetal, da Universidade Federal de Viçosa (VIC 28871 e 29071).

2.3 FENOLOGIA REPRODUTIVA

Foram feitas observações fenológicas semanais, em 2003, e diárias, em 2004, dos indivíduos amostrados, registrando-se a presença de flores abertas e/ou frutos maduros (cf. Morellato & Leitão-Filho, 1996). As fases registradas foram discriminadas em floração e frutificação. Essa última fenofase foi dividida em retenção e dispersão (cf. van der Pijl, 1982). Foi verificado o grau de sincronia fenológica (intra e interespecífica) entre os indivíduos amostrados. O pico de floração em cada espécie foi estimado por inspeção, registrando-se de modo aleatório o maior número de inflorescências com flores abertas. A análise

qualitativa das estratégias de floração e frutificação foi realizada de acordo com as sugestões de Newstrom *et al.* (1994).

2.4 MORFOLOGIA FLORAL

Flores foram analisadas diretamente no campo, com auxílio de lupa de mão (10X), e no laboratório. Neste último caso, flores em diferentes estádios de desenvolvimento foram coletadas e armazenadas em etanol 70 por cento. Posteriormente, essas flores foram medidas e analisadas, sob microscópio estereoscópico. Foram tomadas medidas das seguintes estruturas: brácteas sub-involucrais, brácteas involucrais, tubo e limbo da corola (*sensu* Barroso, 1954), estilete, ramos do estilete e ovário. Foram confeccionados desenhos dessas estruturas, com auxílio de um microscópio estereoscópico acoplado a uma câmara clara.

2.5 BIOLOGIA FLORAL

Em 2004, foram marcados (com linhas coloridas numeradas) 30 capítulos de *M. glomerata* e 50 capítulos de *M. hirsutissima*. Todos os capítulos marcados possuíam inicialmente botões florais e foram acompanhados diariamente, até a dispersão dos diásporos. Foram observados e registrados os movimentos das peças florais e foi feita a caracterização das fases masculina e feminina. Mudanças de coloração dos nectários em diferentes fases de desenvolvimento também foram registradas (*cf.* Cerana, 2004).

Para uma caracterização mais detalhada das fases masculina e feminina, algumas flores foram diafanizadas, utilizando-se para isso o fluído 4 ½ ou fluído de Herr (Herr, 1971). Outras flores foram analisadas frescas ou após terem sido armazenadas em etanol 70 por cento. Foram confeccionados desenhos esquemáticos, mostrando as diferentes etapas das fases masculina e feminina. O processo de apresentação secundária de pólen e o de separação dos ramos do estilete e exposição das linhas estigmáticas foram descritos. Para classificar o tipo de mecanismo empregado na apresentação secundária de pólen, foi adotado o sistema proposto por Leins & Erbar (1990).

A verificação da produção de odor foi feita pelo método de concentração de odores em frascos de vidro tampados (Kearns & Inouye, 1993). Para a localização dos osmóforos, 10 capítulos (cinco de cada uma das duas espécies estudadas, cada

um de um indivíduo amostrado) foram corados com vermelho neutro (Vogel, 1990). A presença de néctar foi testada em 25 flores de cada uma das duas espécies estudadas (tomando-se cinco flores de cinco indivíduos de cada espécie), previamente ensacadas para que acumulassem néctar, utilizando-se, para isso, fitas indicadoras (Glico-Fita Plus®, Bayer S.A.) de açúcares simples (Dafni, 1992).

2.6 VISITANTES FLORAIS

De agosto a setembro, de 2003 e 2004, foram observados e registrados os visitantes florais das duas espécies estudadas, totalizando 215 horas de observações. Foram registrados o horário das visitas e o recurso utilizado (néctar e/ou pólen). Visitantes florais foram capturados, mortos e montados em alfinetes entomológicos para posterior identificação. Os insetos foram identificados por especialistas e depositados no Museu de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa.

Em 2004, durante todo o período de floração das duas espécies, foi registrada a frequência diária de visitantes ao longo do dia, tomando-se para isso uma amostra de cinco indivíduos de *M. glomerata* e quatro indivíduos de *M. hirsutissima*. Em cada um dos indivíduos, um campo de visão foi selecionado, aleatoriamente, e nele foram registrados todos os visitantes que pousavam sobre as inflorescências. Cada campo, em cada indivíduo, foi observado por um período de 10 minutos (*cf.* Willson & Bertin, 1979). Essas observações totalizaram 20,6 horas, distribuídas igualmente entre os períodos da manhã e da tarde. Os resultados obtidos foram divididos em cinco blocos, cada um com duas horas de duração, a saber: 7h00 às 9h00; 9h01 às 11h00; 11h01 às 13h00; 13h01 às 15h00; 15h01 às 17h00. Por sua vez, os insetos capturados foram agrupados em categorias.

3 RESULTADOS & DISCUSSÃO

3.1 FENOLOGIA REPRODUTIVA

Em 2003 e 2004, os períodos de floração de *Mikania glomerata* e *M. hirsutissima* ocorreram em meados da estação seca (entre agosto e setembro) e duraram, em média, 20 e 22 dias, respectivamente (Tabela 1). Em *M. hirsutissima*, o pico da floração foi registrado cerca de 10 dias após o início dessa fenofase e, em *M. glomerata*, após o 14º dia. O comportamento de floração das duas espécies é do tipo “anual intermediário” (Newstrom *et al.*, 1994), caracterizado por um único episódio anual de floração, que se estende por umas poucas semanas.

Entre indivíduos, de cada espécie, ocorreu assincronia na floração. Os indivíduos em local sombreado floresceram tardiamente em relação aos que estavam em sol pleno. Essa assincronia levanta a suspeita de que a fenologia reprodutiva dessas espécies depende, ao menos em parte, das condições de crescimento das plantas. Observações semelhantes foram realizadas por Cerana (2004), ou seja, o período e a intensidade da floração em *Mikania urticifolia* dependeram do hábitat dos indivíduos; em local sombreado, a floração era tardia e menos intensa.

O período de floração de *M. glomerata* foi menor que o de *M. hirsutissima*, no primeiro ano; o inverso ocorreu no segundo ano (Tabela 1). Nesse último ano, a precipitação foi menor que o esperado (Fig. 5), fator que parece ter contribuído com a antecipação da floração de *M. glomerata* e que resultou na sobreposição do período de floração das espécies. A sobreposição pode gerar competição por polinizadores (veja tópico 3.4).

Entre o final da floração e o início da dispersão ocorreu um período de desenvolvimento e retenção dos frutos (Tabela 1). A retenção de frutos pode ser por uma estação ou por períodos indefinidos. Em Asteraceae foi observado em *Ambrosia bryantii* [sic] (van der Pijl, 1982) (= *Franseria bryantii* Curran), cujas brácteas involucrais permanecem fechadas retendo os frutos por mais de uma estação. O período de retenção de frutos foi, em média, de 21,5 dias em *M. glomerata* e de 16,5 dias, para *M. hirsutissima* (Tabela 1).

Após o período de retenção, inicia-se o de dispersão (Tabela 1), ocorrida na estação chuvosa. Para tanto, as brácteas involucrais refletiam-se, expondo os diásporos para a dispersão pelo vento (anemocoria, *sensu* van der Pijl, 1982). Nesse momento, o *pappus* expande-se, radialmente, e os diásporos são dispersos em sentido acrópeto, na inflorescência. O período de dispersão durou, em média, 14,5 dias em *M. glomerata*, e 16 dias, em *M. hirsutissima* (Tabela 1). Todos os frutos de *M. hirsutissima* e *M. glomerata* haviam sido dispersos após, respectivamente, 54,5 e 56 dias, em média, do início da floração (Tabela 1).

FIGURA 1 Períodos de floração (F), retenção de frutos (R) e dispersão (D), em dias, das duas espécies estudadas de *Mikania*, na Mata do Paraíso, em Viçosa (MG), nos anos de 2003 e 2004.

	<i>M. glomerata</i>						<i>M. hirsutissima</i>					
	2003			2004			2003			2004		
	F	R	D	F	R	D	F	R	D	F	R	D
Início	22/09	07/10	20/10	01/09	26/09	26/10	25/08	23/09	15/10	31/08	16/09	27/09
Fim	06/10	19/10	1/11	25/09	25/10	10/11	22/09	14/10	1/11	15/09	26/09	10/11
Dias	15	13	13	25	30	16	28	22	18	16	11	14
Total	41			71			68			41		

Os padrões de floração e de dispersão apresentados pelas espécies estudadas foram semelhantes aos reportados por Morellato & Leitão-Filho (1996) para sete espécies de *Mikania*, incluindo *M. glomerata* e *M. hirsutissima*, na Reserva de Santa Genebra, em Campinas (SP). Esses autores também registraram a dispersão dos frutos no início da estação chuvosa, quando, além da disponibilidade de água, há também um aumento gradativo na temperatura do ar; contudo não registraram o período de retenção dos frutos. Condições semelhantes para a dispersão de frutos de *Mikania* foram observadas no Rio Grande do Sul (M. R. Ritter, comunicação pessoal). Chuvas e temperaturas mais elevadas são circunstâncias comumente exigidas para uma adequada e pronta germinação nos trópicos (Costa, 2003), especialmente quando as sementes não apresentam qualquer tipo de dormência ou proteção física, como parece ser o caso em *Mikania*.

Entre espécies de trepadeiras encontradas em florestas tropicais, as fenofases floração e frutificação parecem estar fortemente associadas à sazonalidade climática (Morellato & Leitão-Filho, 1996), como foi observado no

presente estudo. Todavia, para esclarecer melhor o papel de variáveis climáticas (temperatura e pluviosidade) no comportamento reprodutivo de plantas tropicais é necessário conduzir estudos adicionais, em particular pesquisas experimentais (cf. Opler *et al.*, 1991).

Entre agosto e setembro, foram observadas outras espécies de *Mikania* em floração na MP (e.g., *M. additicia* Robinson, *M. cordifolia* Willd. e *M. salviaefolia* Gardner). Alguns indivíduos dessas espécies, além das duas estudadas, foram encontrados crescendo sobre uma mesma planta-suporte. Florações simultâneas e restritas à estação seca também foram observadas por Morellato & Leitão-Filho (1996) em várias espécies de *Mikania*. De um modo geral, a tendência das trepadeiras parece ser a de florescer por um período curto de tempo, em comparação com o que ocorre, por exemplo, entre espécies de hábitos arbóreos ou arbutivos; ademais, trepadeiras seriam mais propensas a formar grupos miméticos, com flores morfológicamente semelhantes (Gentry, 1991a). Floração “em conjunto” pode levar a um processo de facilitação (*sensu* Rathcke, 1983) mútua entre espécies de *Mikania*: o conjunto formado pelas flores das várias espécies atrairia um número maior de polinizadores em comum. O esclarecimento dessa questão depende da realização de estudos posteriores.

3.2 MORFOLOGIA FLORAL

Os capítulos das espécies estudadas são constituídos por uma bráctea subinvolucral e quatro brácteas involucrais, que envolvem quatro flores, em *M. glomerata* (Fig. 6Ic), e de quatro a seis flores, em *M. hirsutissima* (Fig. 6IIc). O número de flores por capítulo nessa última espécie foi inesperado, principalmente, pelo fato de quatro flores por capítulo ser caráter taxonômico diagnóstico para o gênero (cf. Barroso, 1954). Estudos em outras populações de *M. hirsutissima* são necessários para que se possa avaliar melhor a variação do número de flores por capítulo.

As brácteas involucrais foram associadas a três funções: atração de polinizadores, quando são coloridas e brilhantes; proteção das flores contra herbívoros; e dispersão de diásporos, podendo reter e/ou libertar os diásporos (Zohary, 1950; Stuessy & Spooner, 1988; Stuessy & Garver, 1996; Mani & Saravanan, 1999). O capítulo das Asteraceae funciona como uma unidade atrativa, mas há algumas exceções, nas quais essa função é transferida para estruturas secundárias mais periféricas, como brácteas extraflorais (Claßen-Bockhoff, 1996).

Nas espécies estudadas, brácteas subinvolucrais e involucrais são esverdeadas; porém, em *M. hirsutissima* (Fig. 6IIb, 6IIc), elas se tornam brancas e brilhantes com a proximidade da antese floral. Nesta espécie, a cor e o aspecto brilhante dessas brácteas podem estar associados à atração de polinizadores, de modo semelhante ao sugerido por Stuessy & Garver (1996).

Em *M. hirsutissima*, a bráctea subinvolucral cobre a metade inferior das brácteas involucrais, que, por sua vez, cobrem totalmente as flores (Fig. 6IIb, 6IIc). A sobreposição dessas brácteas sugere que a proteção das flores é uma função exercida por ambas, ocorrendo, além disso, de modo estendido, tanto na fase de botão floral como após a antese. Em *M. glomerata*, a bráctea subinvolucral cobre a base das brácteas involucrais (Fig. 6Ib, 6Ic) e estas cobrem o ovário e a base da corola, na altura do nectário; o restante da flor permanece totalmente exposto (Fig. 6Ic). Nesta última espécie, a função protetora das brácteas, especialmente das brácteas involucrais, é menor e restrita à fase de botão floral; durante a antese, apenas o ovário e a base da corola são protegidos por elas e a região apical do capítulo parece ficar mais vulnerável, especialmente ao ataque de insetos herbívoros (Stuessy & Garver, 1996). De fato, ataques por herbívoros, na região apical da flor, foram observados em *M. glomerata*.

Durante a frutificação, as brácteas subinvolucrais e involucrais exercem, em ambas as espécies, uma terceira função, relacionada à dispersão dos diásporos. No período da dispersão, essas brácteas tornam-se reflexas, nas duas espécies estudadas, expondo os diásporos para que sejam carregados pelo vento. Esse processo foi semelhante ao descrito para outras espécies de Asteraceae (Zohary, 1950).

Nas duas espécies estudadas, o *pappus* é do tipo cerdoso, com cerdas ramificadas antrorsas (*sensu* Barroso *et al.*, 1986), e um pouco maior que a corola (Fig. 6Id, 6IIId). Suas funções parecem estar relacionadas com a proteção de botões florais e flores (exceto o ovário), pois forma uma barreira lateral contra o avanço de herbívoros, como sugerido por Stuessy & Garver (1996), além de atuar na dispersão dos diásporos.

A corola de *M. glomerata* é esverdeada, tornando-se amarelada com a proximidade do fim da antese; tubulosa, sendo que o tubo tem a metade do tamanho do limbo (Fig. 6Id). A corola de *M. hirsutissima* é de cor creme, passando a marrom no fim da antese; tubulosa-campanulada, com o tubo de comprimento

igual ao do limbo (Fig. 6 IIId). Nas duas espécies, os lobos são inflexos (Fig. 6Id, 6IIId) e apresentam-se cobertos de tricomas, interna e externamente. Em *M. glomerata*, os lobos são pigmentados e esses pigmentos parecem exercer importante papel na atração de polinizadores. Corolas curto-tubulosas, como nas espécies estudadas, podem funcionar como depósito de néctar e propiciar a manutenção de um certo micro-clima, protegendo contra influências atmosféricas que possam eventualmente degradar o néctar (Baker & Baker, 1983; Vogel, 1983).

As anteras são bicolores (sobre mudanças de cor, ver adiante) e os apêndices das anteras são pigmentados em *M. glomerata*. Os apêndices, cuja função foi discutida por Cross (1897) e Small (1915), atuam como uma “tampa” do tubo anteral. Para esses dois autores, os apêndices protegeriam o pólen, impedindo sua saída prematura do tubo anteral, evitando danos causados pela chuva, a perda pelo vento e a pilhagem por certos visitantes. Nas duas espécies, parece que os apêndices controlam a saída do pólen; ademais, no caso de *M. glomerata*, estariam também exercendo a função de atrair polinizadores, em conjunto com os lobos da corola. Neste último caso, estariam ampliando as funções que os lobos comumente desempenham em espécies de Asteraceae.

Os filetes possuem, em sua região distal (Fig. 7III), um tecido diferenciado (colar), característico na tribo (Robinson & King, 1977); essa região torna-se pigmentada em uma das fases sexuais (ver item 3.3.2). Meiri & Dulberger (1986) mostraram que as células epidérmicas do colar são relativamente grandes e têm paredes espessas; também sugeriram que essa região permitiria a retração dos filetes e, portanto, a ampliação do espaçamento entre eles, criando fendas entre filetes adjacentes que permitiriam o acesso do polinizador ao néctar, depositado na base do tubo da corola. A formação dessas fendas foi observada nas duas espécies estudadas, após o início das visitas (Fig. 7III f, 7III g, 7III h, 7III i).

Nas duas espécies, o nectário é do tipo pistilar (Smets, 1986; Galleto, 1995), pois sua base emerge da região apical do ovário e seu ápice envolve a base do estilete (ver Dahlgren & Clifford, 1982), sem, no entanto, unir-se à ele (Fig. 7III). É uma estrutura persistente (Smets, 1988), pois permanece nas flores até a dispersão dos diásporos (Fig. 6Ie, 6IIe). Por isso, o nectário faz parte da aerodinâmica do aquênio, de modo semelhante ao que foi observado em *Barnadesia odorata* Griseb. e *Hyalorensis rubicunda* Griseb. (Galleto, 1995). Cerana (2004) classificou o nectário de *Mikania urticifolia* como estilar (*sensu* Fahn, 1979, 1990). A tipologia

adotada por Cerana (2004), no entanto, parece inapropriada, levando em conta que o nectário descrito por ela é semelhante ao das duas espécies aqui tratadas.

Os estiletes das duas espécies são semelhantes (Fig. 7I, 7II). A região indivisa do estilete é glabra e sua base é alargada (estilopódio, *sensu* Robinson & King, 1977). A região bífida, representada pelos ramos do estilete, é caracterizada por possuir os ápices dos ramos cilíndricos (Fig. 7I, 7II), exatamente como foi sugerido por Bentham (1873), para o gênero. A metade superior dos ramos, incluindo os ápices, é densamente papilosa, tanto na região dorsal, quanto na ventral, caracterizando os apêndices estéreis (Fig. 7IIIh). Nesses apêndices localizam-se, em muitas Asteraceae, incluindo as espécies estudadas de *Mikania*, os pêlos coletores (*sensu* Barroso *et al.*, 1986), responsáveis pela apresentação do pólen aos polinizadores (descrito a seguir). Foi sugerida a substituição de pêlos coletores por papilas coletoras, que, de acordo com Eiterer *et al.* (2004), caracterizam adequadamente as referidas estruturas. A metade inferior dorsal dos ramos é esparsamente papilosa. Nela localizam-se quatro linhas estigmáticas, à margem ventral dos ramos; em cada ramo, as duas linhas permanecem isoladas por áreas lisas (Eiterer *et al.*, 2004) (Fig. 7IIIh). Os apêndices estéreis têm o mesmo comprimento das linhas estigmáticas, a exemplo do que já foi registrado para outras espécies da tribo (*e.g.*, Robinson & King, 1977; Barroso *et al.*, 1986; Bremer, 1994). Testes realizados com vermelho-neutro, no estilete das duas espécies, foram positivos apenas para as linhas estigmáticas, indicando serem estruturas secretoras, tais como são os estigmas. Além disso, cortes histológicos do estilete, das duas espécies, foram submetidos ao teste histoquímico com PAS; os resultados foram positivos (M. Eiterer, dados não publicados). Eiterer *et al.* (2004) descreveram as linhas estigmáticas, nas duas espécies de *Mikania* tratadas no presente trabalho, como sendo constituídas por papilas unicelulares, densas e de aspecto secretor, formando uma paliçada. Heslop-Harrison & Shivanna (1977) descreveram as linhas estigmáticas das Asteraceae como papilosas, com papilas unicelulares, do tipo seco. No entanto, Hiscock (2000), estudando *Senecio squalidus* L., descreveu uma secreção, entre células papilosas, na superfície de uma região, que denominou de estigma e sugeriu que este tipo de estigma seria intermediário entre o seco e o úmido, semelhante ao das espécies estudadas de *Mikania*.

A função das papilas coletoras, posicionadas no dorso dos apêndices estéreis dos ramos do estilete, foi a de varrer o pólen, como uma escova, enquanto o estilete crescia dentro do tubo das anteras, atravessando-o com os ramos ainda fechados. É

justamente esse movimento do estilete que caracteriza a apresentação secundária de pólen, descrita no tópico seguinte. Os ramos do estilete, por conterem e exporem os grãos de pólen aos visitantes florais, adquirem a aparência de um falso estame (*sensu* Westerkamp, 1989). Quando os ramos estão unidos, as papilas coletoras, posicionadas na face ventral dos apêndices estéreis dos ramos, parecem impedir o contato do pólen com as linhas estigmáticas, formando internamente uma “grade” protetora; quando os ramos estão abertos, podem ainda conter grãos de pólen que não foram dispersos.



FIGURA 6 Desenhos comparativos entre *Mikania glomerata* (I) e *M. hirsutissima* (II), com destaque para: a - ramo com sinflorescência, b - detalhe de conflorescência, c - detalhe de capítulo (de fora para dentro: bráctea sub-involucral, brácteas involucrais, pappus e flores), d - detalhe da flor; e - detalhe do fruto (pappus removido), mostrando nectário persistente.

3.3 BIOLOGIA FLORAL

3.3.1 ANTESE E LONGEVIDADE FLORAL

Em ambas as espécies, a abertura das flores ocorreu pela manhã (07h00-09h00), coincidindo com o relatado para outras Asteraceae (Mani & Saravanan, 1999). Esse horário de abertura parece estar relacionado com mudanças verificadas na temperatura do ar (Vogel, 1983; Mani & Saravanan 1999). O tempo de vida das flores variou de 4 a 13 dias; nos dois primeiros dias, as flores encontravam-se na fase masculina e, nos dias restantes, na fase feminina. Em *Helianthus annuus* L. (girassol), as flores duram de 6 a 10 dias (ou três a cinco semanas, em plantas cultivadas), permanecendo na fase feminina por mais dias, quando não foram fertilizadas (Free, 1993). Essa ampla variação na longevidade floral parece depender da ocorrência ou não de polinização (Halevy *et al.*, 1984; Primack, 1985a, b; Leshem *et al.*, 1986; Richardson & Stephenson, 1989), ou seja, flores não-polinizadas retardariam a senescência, aumentando assim as chances de deposição de pólen nas linhas estigmáticas e, conseqüentemente, de fecundação dos óvulos.

3.3.2 FASES SEXUAIS E MOVIMENTOS DO ESTILETE

1º fase – Na pré-antese, em ambas as espécies, os lobos da corola ainda estão fechados. As anteras apresentam-se despigmentadas e seus apêndices encontram-se coniventes, formando um cone sobre o tubo anteral (Fig.7IIIa). O pólen é liberado dentro desse tubo, por meio de deiscências longitudinais introrsas, caracterizando a protandria e o início da fase masculina (Fig.7IIIb). Flores de Asteraceae são exemplos clássicos de dicogamia protândrica (*e.g.*, Proctor & Yeo, 1979; Lloyd & Webb, 1986; Bertin & Newman, 1993), especialmente por causa da ligação desse sistema reprodutivo com o mecanismo de apresentação secundária de pólen (Proctor & Yeo, 1979; Yeo, 1993). Os apêndices estéreis dos ramos do estilete encontram-se dentro do tubo anteral; os grãos de pólen, portanto, são depositados diretamente sobre eles (Fig. 7 IIIb), caracterizando a apresentação secundária de pólen. As linhas estigmáticas, ainda não-receptivas, encontram-se circundadas pelos filetes (Fig. 7 IIIb). A protandria parece evitar que haja interferências entre as funções masculina e feminina, maximizando cada uma dessas funções e favorecendo a polinização cruzada (*cf.* Stephenson & Bertin, 1983; Devlin &

Stephenson, 1984; Richardson & Stephenson, 1989). Não há secreção de néctar nem produção de odor durante essa fase.

1º movimento – Após a deposição do pólen sobre os apêndices estéreis dos ramos, os apêndices das anteras afastam-se entre si; apenas o ápice dos lobos da corola se separam, permitindo a passagem dos ramos (Fig. 7Ib, 7IIb, 7IIIb). Para tanto, o estilete alonga-se e os ramos saem do tubo anteral e emergem (1/4 do seu comprimento total) para fora da flor, trazendo o pólen (Fig. 7Ic, 7IIc, 7IIIc). A área estigmática, ainda não-receptiva, fica parcialmente circundada pelos filetes e pelas anteras (Fig. 7IIIc). A flor continua sem odor e néctar; o nectário apresenta-se esverdeado.

2º movimento – O estilete alonga-se ainda mais, expondo completamente os apêndices estéreis dos ramos e mais grãos de pólen (Fig. 7Id, 7IIId, 7IIId). Pólen residual pode ser observado dentro do tubo anteral. As linhas estigmáticas, ainda não-receptivas, mas agora totalmente circundadas pelas anteras, continuam inclusas na flor (Fig. 7Id, 7IIId). Ainda não há produção de odor e néctar; o nectário continua esverdeado.

Não foram observados visitantes florais nos primeiros capítulos da sinflorescência, com flores abertas e na fase masculina. Por isso, o pólen dessas flores permaneceu retido nos apêndices estéreis dos ramos. Observações semelhantes foram feitas em *M. urticifolia*, por Cerana (2004).

3º movimento – A fase masculina é finalizada com o total alongamento do estilete e exposição de toda a extensão dos ramos, ainda fechados (Fig. 7Ie, 7IIe, 7IIIe). Dentro da corola, os filetes começam a se retrair, encurvando-se e formando espaços maiores (fendas) entre filetes adjacentes (Fig. 7IIIe). Principia também a secreção de néctar e a liberação de odor.

2º fase e 4º movimento – Tem início a fase feminina, com a separação dos ramos do estilete e a exposição das linhas estigmáticas (Fig. 7If, 7IIIf, 7IIIIf). A abertura dos ramos é acrópeta: eles se separam na região basal, formando um arco, enquanto permanecem unidos pelos ápices (Fig. 7If, 7IIIf e 7IIIIf). Em seu estudo com flores de *M. urticifolia*, Cerana (2004) observou uma abertura basípeta. Em *M. hirsutissima*, a partir dessa fase, os lobos da corola completam sua abertura, o que não ocorre em *M. glomerata*. Nesta última espécie, os lobos da corola permanecem fechados, exceto por uma pequena abertura central, delimitada pelos ápices (Fig. 7If). Nessa fase foram observados os primeiros visitantes florais.

Mikania hirsutissima exalou um forte odor adocicado e *M. glomerata*, um odor discreto e adocicado. Nas flores da primeira espécie, o vermelho-neutro corou as anteras, as linhas estigmáticas, o colar dos filetes e os tricomas do ápice dos lobos da corola. Nas flores da segunda espécie, apenas as anteras e as linhas estigmáticas coraram; todavia, como os tricomas nos lobos de sua corola são vináceos, não foi possível detectar com segurança o resultado dessa reação.

Em geral, flores de Asteraceae não estão associadas à produção de odor (Lane, 1996), que é considerado como uma pista importante na localização de recursos florais pelos visitantes, especialmente por abelhas. Por meio do odor, abelhas localizam flores a curta distância, com mais precisão e rapidez do que por meio de cores e formas particulares (Barth, 1991; O'Toole & Raw, 1991). Nas duas espécies estudadas, a produção de odor pode ser proveniente das anteras e das linhas estigmáticas. Anteras produtoras de odor foram relatadas em espécies de Solanaceae (D'Arcy *et al.*, 1990), mas estames não são associados à presença de osmóforos (Bernhardt, 1996). D'Arcy *et al.* (1990) sugeriram que o odor produzido pelas anteras é proveniente do pólen. Entretanto, no caso de *Mikania hirsutissima* e *M. glomerata*, o odor parece ser produzido pelas próprias anteras.

5º movimento – Os ramos do estilete separam-se completamente, formando um ângulo aproximado de 45° com a região indivisa do estilete e expondo as linhas estigmáticas (Fig. 7Ig, 7IIg, 7IIIg). As anteras tornam-se bicolores (tecas púrpuras, separadas por uma área vinácea). As flores continuam exalando odor, o nectário apresenta uma coloração amarelada e há produção de néctar.

Os ramos podem permanecer nessa posição de um a 11 dias. O colar dos filetes também adquire uma pigmentação vinácea, que contrasta com as anteras. As anteras circundam a região indivisa do estilete, próxima à bifurcação dos ramos (Fig. 7IIIg), e se abrem com a desidratação das paredes, liberando o pólen residual sobre aquela região.

6º movimento – Os ramos tornam-se parcialmente reflexos, assumindo uma posição perpendicular em relação à região indivisa do estilete (Fig. 7Ih, 7IIh e 7IIIh). Os ramos podem permanecer nessa posição de um a 12 dias. As anteras adquirem uma coloração amarronzada. O nectário ainda é funcional, exibindo uma coloração amarronzada na base e amarelada no ápice. As brácteas involucrais de *M. hirsutissima* começam a apresentar áreas necrosadas, bem como as brácteas subinvolucrais.

7º movimento – Em seu último movimento, os ramos refletem paralelamente à região indivisa do estilete, indicando a senescência das flores e o fim da fase feminina (Fig. 7Ii, 7IIi e 7IIIi). Os ramos escurecem, adquirindo um tom amarronzado. Nesse período, as flores têm um aspecto ressecado, a corola está amarelada e as anteras e os filetes amarronzados. Em *Mikania urticifolia*, os movimentos dos ramos do estilete foram descritos em cinco etapas (Cerana, 2004), na última das quais os ramos do estilete adquirem uma posição revoluta, o que não ocorreu com as duas espécies aqui tratadas.

O comportamento de exposição dos ramos do estilete foi organizado por Mani & Saravanan (1999) em oito tipos, podendo abranger de quatro a cinco movimentos; tem início na fase masculina, com os ramos já expostos, e termina na senescência floral, com os ramos revolutos, cruzados ou reflexos. Bolick (1977) descreveu quatro movimentos dos ramos do estilete de *Eupatorium havanense*; o primeiro também com início na fase masculina, mas não comentou sobre a senescência floral. Jones (1976) comparou a exposição dos ramos do estilete de 30 espécies do gênero *Astereae* com 61 espécies de outros 19 gêneros de Asteraceae, mas também não estabeleceu critérios precisos para a caracterização do início e do fim dos movimentos do estilete. É difícil fazer algum tipo de comparação entre esses trabalhos, visto que não foram adotados critérios padronizados para as observações. Com base nos resultados do estudo aqui descrito, o mais indicado seria iniciar as observações ainda na pré-antese, com a abertura das anteras, finalizando na senescência floral.

Tanto em *Mikania glomerata* como em *M. hirsutissima*, a apresentação secundária é do tipo escova (*sensu* Erbar & Leins, 1995). A fase masculina envolveu dois movimentos do estilete e, por isso, os ramos do estilete expuseram o pólen em duas “doses”. A liberação dos grãos de pólen em porções é um comportamento característico das Asteraceae que evita o desperdício. Esse mesmo comportamento de liberação ocorre na apresentação secundária do tipo cilindro-pistão, que é acionado pelos visitantes (ver Small, 1915; Ladd, 1994; Yeo, 1993; Proctor & Yeo, 1979).

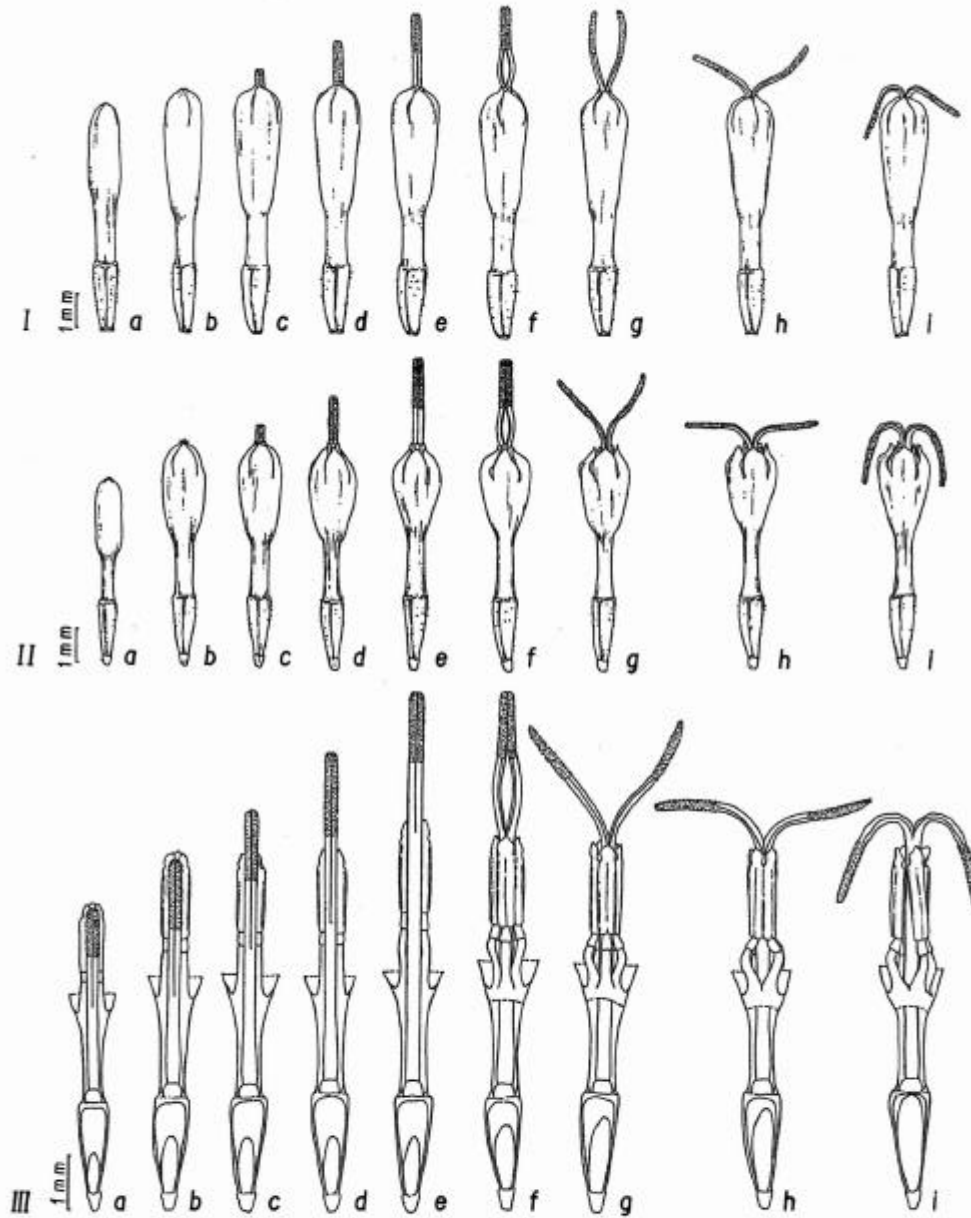


FIGURA 7 Alterações sucessivas na corola e no estilete das flores de *Mikania glomerata* (I) e *M. hirsutissima* (II) e no complexo estame-estilete em ambas as espécies (III). Nas três séries de desenhos: a – botão, b-e – fase masculina, f-i – fase feminina. Notar a curvatura do filete, que tem início em f, e a posição da anteras em relação às linhas estigmáticas (b, c, d, e).

3.4 VISITANTES FLORAIS

Mikania glomerata e *M. hirsutissima* são espécies entomófilas generalistas (Tabela 2), a exemplo do que foi verificado para *M. urticifolia* (Cerana, 2004). A identidade e a proporção relativa dos diferentes grupos de visitantes (Tabela 3) também são semelhantes aos resultados apresentados por Cerana (2004).

Foram registradas 32 espécies de insetos visitantes (Tabela 2): 21 em *M. hirsutissima* e 19, em *M. glomerata* (Tabela 3). O principal recurso explorado pelos insetos foi o néctar, raramente o pólen (Tabela 2). Apesar da diversidade de visitantes, mais da metade das visitas foram feitas por himenópteros (Tabela 3), notadamente abelhas sociais (Apidae) (Tabela 2).

As abelhas responderam por cerca de 64 por cento e 70 por cento dos himenópteros que visitaram *M. hirsutissima* e *M. glomerata*, respectivamente (Fig. 8). Esses insetos, em geral, são considerados os principais polinizadores de Asteraceae, embora a ênfase maior comumente recaia sobre as abelhas solitárias (e.g., Lack, 1982b; Free, 1993; Lane, 1996), contrastando com os resultados obtidos neste estudo. Ainda assim, a importância atribuída às abelhas contraria a opinião de Mani & Saravanan (1999), que consideraram as borboletas (Lepidoptera) como o principal grupo de polinizadores da família.

Apis mellifera visitou mais abundantemente as flores de *M. glomerata* do que as de *M. hirsutissima* (Fig. 8). Seu comportamento de visita era agressivo, atacando indivíduos de outras espécies de insetos que tentavam pousar nas flores. Essa abelha é um visitante habitual das flores de Asteraceae (Free, 1993; Lane, 1996), o número de indivíduos que visitam determinada espécie costuma ser elevado (Free, 1993; Wild *et al.*, 2003) e, para alguns autores (Lack, 1982a), pode ser um polinizador importante. No entanto, de um modo geral, abelhas solitárias são vistas como polinizadores mais eficientes para as espécies dessa família botânica (e.g., Free, 1993; Lane, 1996).

Melipona quadrifasciata e *Megachile* sp. foram visitantes exclusivos de *M. glomerata* e as espécies de Halictidae visitaram apenas *M. hirsutissima* (Tabela 2). As outras abelhas visitaram as duas espécies e, com exceção das Halictidae, todas buscavam néctar. As abelhas coletadas, visitando as flores das espécies estudadas, já tinham sido registradas na área do presente estudo (Cure *et al.*, 1992). *Melipona quadrifasciata* e *Scaptotrigona xantotrica* são consideradas espécies típicas das florestas da Zona da Mata mineira (Cure *et al.*, 1992).

As abelhas forragiavam caminhando sobre as sinflorescências, sua cabeça e região ventral tocavam no estilete, durante a fase masculina das flores, e o pólen então aderiria ao corpo. Insetos com pêlos na região ventral do corpo e na cabeça, como são as abelhas, tenderiam a ser polinizadores mais eficientes (Roitman, 1995), pois esses pêlos facilitariam a aderência do pólen. O contato com as linhas estigmáticas, durante a fase feminina, foi realizado pela cabeça, enquanto o inseto tentava retirar o néctar, ou com a região ventral do corpo, quando o inseto andava sobre os capítulos. Essas características comportamentais foram verificadas em *Apis mellifera*, *Melipona quadrifasciata* e *Megachile* sp. e, por isso, foram consideradas polinizadores efetivos das espécies estudadas. Os polinizadores de *Grindelia chiloensis* (Cornelissen in Mussche) Cabrera (Roitman, 1995) demonstraram comportamento de visita semelhante ao descrito anteriormente.

As vespas (Vespidae) visitaram apenas as flores de *M. hirsutissima* (Tabela 2). O aparelho bucal desses insetos é curto e as flores que eles costumam visitar tendem a possuir corola aberta e néctar mais acessível (Faegri & van der Pijl, 1976), como é o caso em *M. hirsutissima*. A exemplo do que foi observado entre as formigas, vespas raramente entravam em contato com as linhas estigmáticas da flor.

Moscas (Diptera) e borboletas (Lepidoptera) também visitaram as flores das espécies estudadas (Tabela 3), embora as últimas não tenham sido observadas no primeiro ano de estudo. Borboletas freqüentemente são mencionadas como visitantes de Asteraceae, mas pouco tem sido demonstrado sobre seu papel efetivo como polinizadores (Lane, 1996). Mani & Saravanan (1999) destacaram as borboletas como o mais importante grupo de polinizadores de Asteraceae, por não coletarem pólen, mas apenas néctar.

Visitas de besouros (Coleoptera) e percevejos (Hemiptera) foram raras (Tabela 3), embora esses insetos freqüentemente sejam citados como visitantes de flores de Asteraceae (Lane, 1996). Embora os besouros sejam considerados polinizadores de algumas trepadeiras (e.g., Gentry, 1991a), durante o presente estudo as espécies encontradas se comportaram mais como oportunistas. Por sua vez, os percevejos visitaram flores principalmente como sítio de oviposição ou para fins de descanso ou abrigo (Berry & Calvo, 1989; Lane, 1996); alguns percevejos utilizaram *M. glomerata* e *M. hirsutissima* como dormitório.

Os insetos visitantes foram observados nas duas espécies, ao longo de todo o dia (Figs. 9 e 10). No caso de *M. glomerata*, ocorreram dois picos de visitação: um

pela manhã, entre 8h00 e 10h00, e outro à tarde, entre 13h00 e 15h00; por volta do meio-dia, houve um declínio acentuado no número de visitas (Fig. 10). Já no caso de *M. hirsutissima*, a visitação cresceu durante a manhã, permanecendo estável no período da tarde (Fig. 10).

Declínio no número de visitantes pode indicar uma certa depauperação ou escassez de recursos, especialmente a quantidade de néctar presente nas flores. A produção de néctar pode variar tanto entre espécies como também entre indivíduos de uma mesma população (Lack, 1982b). Em seu estudo com *M. urticifolia*, Cerana (2004) também registrou um declínio, no período da tarde, na visitação de insetos, embora não tenha apresentado qualquer explicação para essa observação.

Abelhas e, em particular, *A. mellifera* apresentaram um mesmo padrão nos horários de forrageio sobre as flores de *M. glomerata* (Fig. 11). No caso de *M. hirsutissima*, o número de abelhas ascendeu a partir do meio da manhã, enquanto o de vespas permaneceu estável ao longo do dia (Fig. 12). Houve um ligeiro declínio na visitação de *A. mellifera* sobre as flores de *M. hirsutissima*, no mesmo horário em que ocorreu um pico de visitação dessa abelha em *M. glomerata* (Figs. 11 e 12). O néctar das espécies estudadas pode apresentar diferenças na concentração de açúcares (ver Wykes, 1951; Percival, 1961; Lack, 1982b), o que talvez explique, o comportamento de *A. mellifera*, ou seja, trocar as flores de *M. hirsutissima* pelas de *M. glomerata*. Ao longo do dia, a visitação por *A. mellifera*, nesta última espécie, foi quatro vezes maior do que em *M. hirsutissima*.

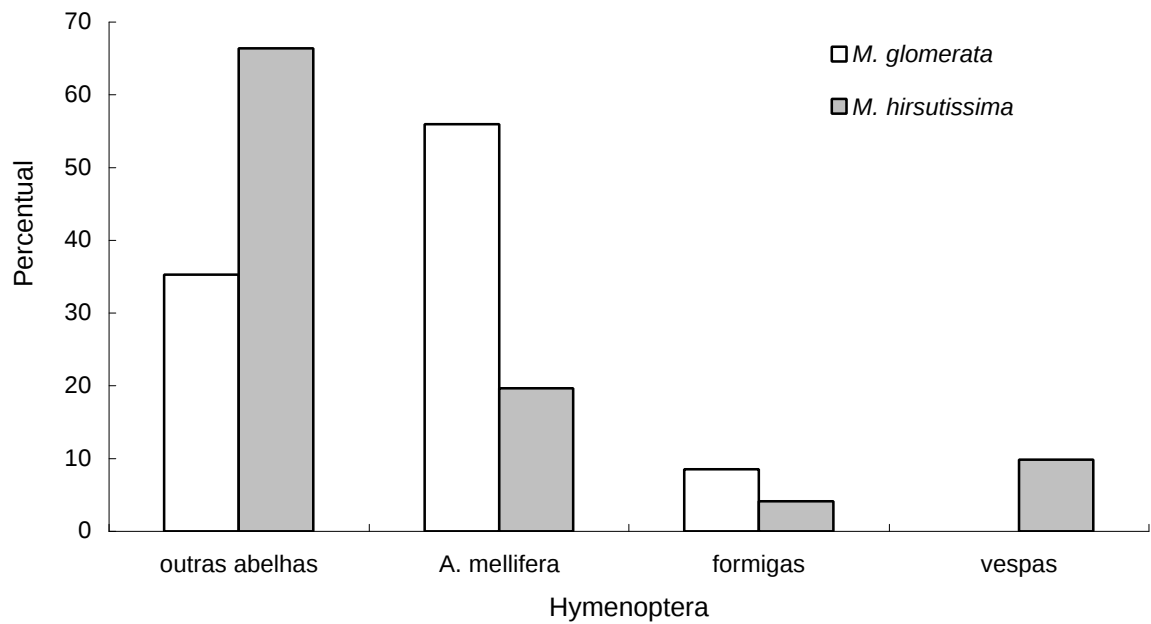
De um modo geral, as abelhas representam o mais importante grupo de insetos que visitam espécies de Asteraceae (Lack, 1982c, Lane, 1996), e *M. glomerata* e *M. hirsutissima* não foram exceções. Contudo, estudos complementares poderão definir com segurança quais as espécies de abelhas são as mais eficientes na polinização das espécies estudadas.

TABELA 2 Visitantes florais de *Mikania glomerata* (Mg) e *M. hirsutissima* (Mh), na Mata do Paraíso, em Viçosa (MG). Itens explorados por cada visitante: néctar (N) e/ou pólen (P).

Visitante		Mg	Mh	Item
HYMENOPTERA				
Apidae	<i>Melipona quadrifasciata</i>	X		N
	<i>Apis mellifera</i>	X	X	N
	<i>Trigona spinipes</i>	X	X	N
	<i>Schwarziana quadripunctata</i>	X	X	N
	<i>Scaptotrigona xanthotrica</i>	X	X	N
	<i>Scaptotrigona</i> sp.	X	X	N
Halictidae	Sp 1		X	P
	Sp 2		X	P
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp.	X		N
Vespidae	Eumeninae		X	N
	<i>Brachygastra</i> sp.		X	N
	<i>Polybia</i> sp.		X	N
Chalcididae	<i>Brachymeria</i> sp.			N
Pompilidae	Sp 1	X		N
Formicidae	Sp 1	X	X	N
	Sp 2	X		N
HEMIPTERA				
Família indeterminada	Sp 1		X	N
COLEOPTERA				
Chrysomelidae	Sp 1	X	X	N
LEPIDOPTERA				
Nymphalidae	Sp 1		X	N
	Sp 2	X		N
	<i>Dircenna</i> sp.		X	N
	<i>Prepona</i> sp.		X	N
	<i>Adelpha</i> sp.		X	N
	<i>Arawacus</i> sp.	X		N
Família indeterminada	Sp 1	X		N
DIPTERA				
Syrphidae	Sp 1	X		N
Tachinidae	Sp 2	X		N
Família indeterminada	Sp 3	X		N
Família indeterminada	Sp 4		X	N
Família indeterminada	Sp 5		X	N
Família indeterminada	Sp 6		X	N
ORDEM INDETERMINADA	Sp 1	X	X	P

TABELA 3 Número e percentual de espécies de insetos visitantes encontrados nas flores de *Mikania glomerata* e *M. hirsutissima*, de acordo com a ordem taxônômica.

Ordem	<i>M. glomerata</i>		<i>M. hirsutissima</i>	
	No.	%	No.	%
Hymenoptera	10	50	11	52
Diptera	4	21	3	14
Lepidoptera	3	16	4	19
Coleoptera	1	5	1	5
Hemiptera	0	0	1	5
Indeterminado	1	5	1	5
Total	19	100	21	100

**FIGURA 8** Percentual de himenópteros visitantes de flores de *Mikania glomerata* e *M. hirsutissima*.

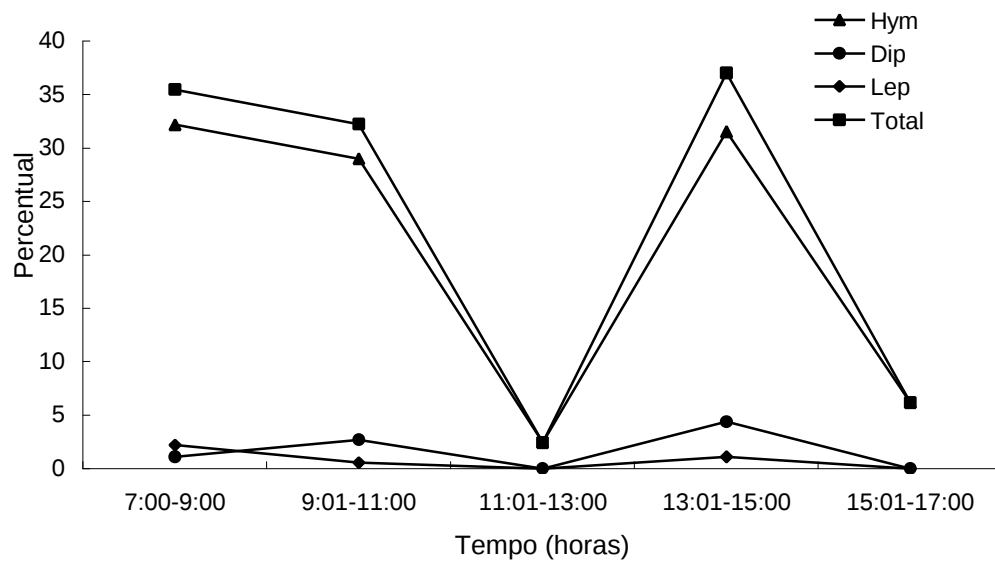


FIGURA 9 Percentual das ordens mais representativas de insetos visitantes das flores de *M. glomerata* ao longo do dia, na Mata do Paraíso, em 2004. Hym = Hymenoptera, Dip = Diptera, Lep = Lepidoptera.

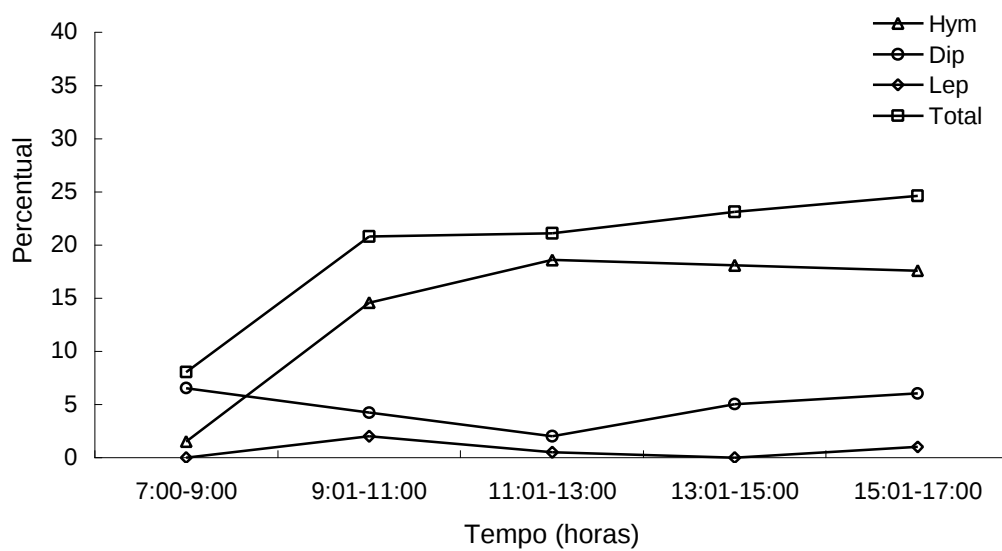


FIGURA 10 Percentual das ordens mais representativas de insetos visitantes das flores de *M. hirsutissima* ao longo do dia, na Mata do Paraíso, em 2004. Hym = Hymenoptera, Dip = Diptera, Lep = Lepidoptera.

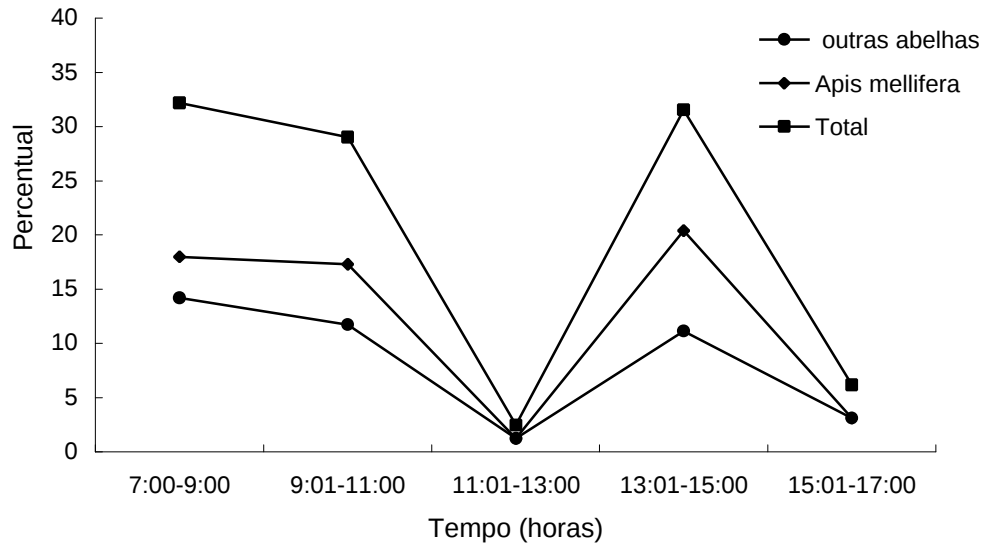


FIGURA 11 Percentual de insetos himenópteros mais representativos, que visitaram *M. glomerata* ao longo do dia, na Mata do Paraíso, em 2004.

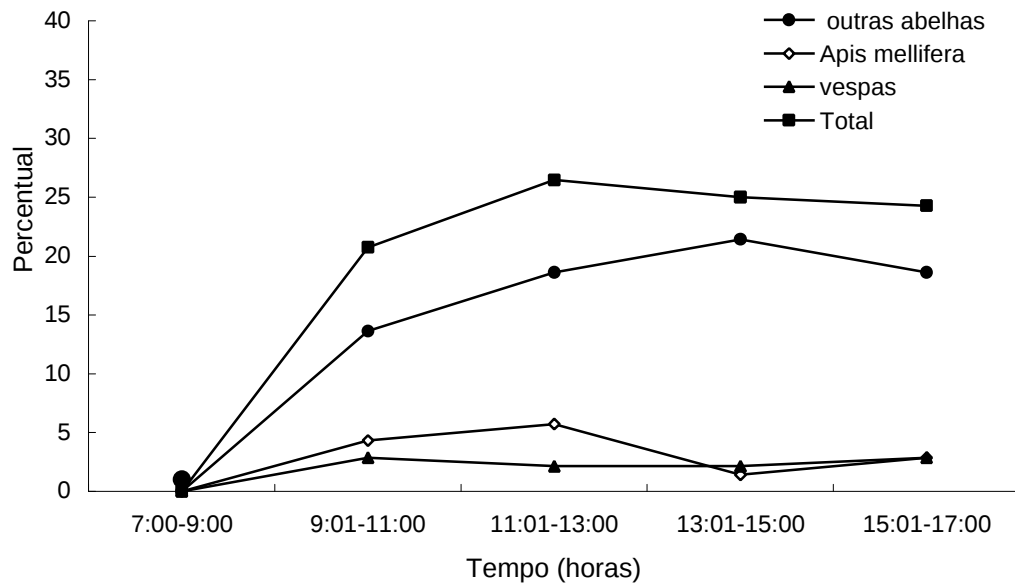


FIGURA 12 Percentual de insetos himenópteros mais representativos, que visitaram *M. hirsutissima* ao longo do dia, na Mata do Paraíso, em 2004.

4 CONCLUSÕES

1. *Mikania glomerata* e *M. hirsutissima* florescem na estação seca (agosto-setembro) e apresentam o comportamento de floração e frutificação do tipo “anual-intermediário”.
2. No final da estação seca (outubro-novembro), as inflorescências estão desidratadas e as brácteas involucrais refletem, liberando diásporos anemocóricos.
3. As brácteas sub-involucrais e as brácteas involucrais de *M. hirsutissima* têm como função: proteger os botões e as flores, atrair polinizadores e auxiliar na dispersão; em *M. glomerata* a função dessas estruturas restringe-se à proteção do ovário e auxílio na dispersão.
4. O capítulo das duas espécies é discóide, composto de quatro flores (*M. glomerata*) e de quatro a seis flores (*M. hirsutissima*).
5. O nectário das duas espécies é do tipo pistilar e persistente, auxiliando na dispersão dos diásporos.
6. Em ambas as espécies, a antese ocorre pela manhã, entre 07h00 e 09h00; as flores são protândricas e duram de 4 a 13 dias.
7. A fase masculina caracteriza-se por três movimentos do estilete, expondo porções de grãos de pólen aos visitantes; a apresentação secundária de pólen é do tipo escova.
8. A fase feminina caracteriza-se por quatro movimentos dos ramos do estilete, culminando na exposição total das linhas estigmáticas; nessa fase, a antera adquire pigmentação, há produção de odor, secreção de néctar e formação de fendas entre filetes adjacentes, devido à curvatura dos filetes, possibilitando aos visitantes o acesso ao néctar.
9. As espécies são entomófilas generalistas, mas as abelhas sociais foram os visitantes mais comuns e, ao que parece, são os principais polinizadores.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARROYO, M. T. K.; PRIMACK, R. & ARMESTO, J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69:82-97.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: LITTLE, R. J. (ed.) *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Van Norstrand-Reinhold.
- BARROSO, G. M. 1958. Mikaniae do Brasil. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 16:239-333.
- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C. L. F. 1999. *Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas*. Viçosa: Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa.
- BARTH, F. G. 1991. *Insects and flowers: the biology of a partnership*. Princeton: Princeton University Press.
- BENTHAM, G. 1873. Compositae. In: HOOKER, J. D. (ed.) *Genera Plantarum*, vol.2: 163-533. London: Lovell Reeve.
- BERNHARDT, P. 1996. Anther adaptations in animal pollination. In: KEATING, R. C. (ed.) *The anther: form, function and physiology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- BERRY, P. E. & CALVO, R. N. 1989. Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 76:1602-1614.
- BERTIN, R. I. & KERWIN, M. A. 1998. Floral sex ratios and gynodioecy in *Aster* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 85:235-244.
- BOLICK, M. R. 1977. Observations on style branch exposure in *Eupatorium havanense* H. B. K. (Eupatorieae-Compositae). *Taxon* 16:239-240.
- BREMER, K. 1994. *Asteraceae: cladistic & classification*. Portland: Timber Press.
- CASTRO, P. S. 1980. *Influência da cobertura florestal na qualidade da água em duas bacias hidrográficas na região de Viçosa (MG)*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz: Piracicaba.

- CERANA, M. M. 2004. Flower morphology and pollination in *Mikania* (Asteraceae). *Flora* 199:168-177.
- CLABEN-BOCKHOFF, R. 1996. Functional units beyond the level of the capitulum and cypselas in Compositae. In: HIND, D. J. N. (ed. *Compositae: biology & utilization*, vol.2:129-160. Kew: The Royal Botanical Garden.
- COSTA, F. A. P. L. 2003. *Ecologia, evolução & o valor das pequenas coisas*. Juiz de Fora: Edição do autor.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. New York: Allen Press Inc.
- CROSS, L. B. 1897. On the structure and pollination of the flowers of *Eupatorium ageratoides* and *Eupatorium coelestinum*. *Botanical Laboratory Contributions (University of Pennsylvania)* 1:260-269.
- CURE, J. R.; THIENGO, M.; SILVEIRA, F. A. & ROCHA, L. B. 1992. Levantamento da fauna de abelhas da "Zona da Mata" de Minas Gerais. III. Mata secundária na região de Viçosa (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia* 9:223-239.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. New York: Oxford University Press.
- DAFNI, A. & FIRMAGE, D. 2000. Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution* 222:113-132.
- DAHLGREN, R. M. T. & CLIFFORD, H. T. 1982. *The monocotyledons: a comparative study*. London: Academic Press.
- D'ARCY, W. G.; D' ARCY, N. S. & KEATING, R. C. 1990. Scented anthers in the Solanaceae. *Rhodora* 92:50-53.
- DEVLIN, B. & STEPHENSON, A. G. 1984. Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinalis* flowers. *Botanical Gazette* 145:323-328.
- EITERER, M.; PEREIRA, G. C.; MEIRA, R. M. S. A. & AZEVEDO, A. A. 2004. Anatomia e importância do estilete na apresentação secundária do pólen em *Mikania* (Asteraceae). In: *55º Congresso Nacional de Botânica*. Viçosa: Sociedade de Botânica do Brasil.
- ERBAR, C. & LEINS, P. 1995. Portioned pollen release and the syndromes of secondary pollen in the Campanulales-Asterales-complex. *Flora* 190:323-338.

- FAEGRI, K. & van der PIJL, L. 1976. *The principles of pollination ecology*. Oxford: Pergamon Press.
- FAHN, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. London: Academic Press.
- . 1990. *Plant anatomy*. Oxford: Pergamon Press.
- FRANCHI, G. G.; NEPI, M.; DAFNI, A. & PACINI, E. 2002. Partially hydrated pollen: taxonomic distribution, ecological and evolutionary significance. *Plant Systematics and Evolution* 234:211-227.
- FREE, J. B. 1993. *Insect pollination of crops*. London: Academic Press.
- GALLETTO, L. 1995. Estudios sobre el néctar y los nectários en *Hyaloseris rubicunda* y *Barnadesia odorata* (Asteraceae- Mutisieae). *Darwiniana* 33:127-133.
- GENTRY, A. H. 1991a. Breeding and dispersal systems of lianas. In: MOONEY, H. A. (ed.) *The biology of vines*: 526. Cambridge: Cambridge University Press.
- . 1991b. The distribution and evolution of climbing plants. In: MOONEY, H. A. (ed.) *The biology of vines*: 526. Cambridge: Cambridge University Press.
- GOOD, R. 1974. *Features of evolution in the flowering plants*. New York: Dover Publication.
- HALEVY, A. H.; WHITEHEAD, C. S. & KOFRANEK, A. 1984. Does pollination induce corolla abscission of cyclamen flowers by promoting ethylene production? *Plant Physiology* 75:1090-1093.
- HARRIS, E. M. 1994. Developmental evidence for the derivation of syncephalia in *Lagascea* (Heliantheae; Asteraceae). *American Journal of Botany* 81:1139-1148.
- . 1999. Capitula in the Asteridae: a widespread and varied phenomenon. *The Botanical Review* 65:349-369.
- HERR, J. M. 1971. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms. *American Journal of Botany* 58:785-790.
- HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K. R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. *Annals of Botany* 41:1233-1255.
- HEYWOOD, V. H.; HARBORNE, J. B. & TURNER, B. L. 1977. An overture to the Compositae. In: TURNER, B. L. (ed. *The biology and chemistry of the Compositae*, vol.1:1-19. London: Academic Press.
- HISCOCK, S. J. 2000. Self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (Asteraceae). *Annual of Botany* 85 (Supplement A):181-190.

- HOLMES, W. C. 1991. Dioecy in *Mikania* (Compositae: Eupatorieae). *Plant Systematics and Evolution* 175:87- 92.
- . 1995. A review preparatory to an infrageneric classification of *Mikania* (Tribe: Eupatorieae). In: POPE, G. V. (ed. *Advances in Compositae systematics*:239-254. London: The Royal Botanical Gardens.
- . 1996. A proposed sectional classification for *Mikania* (Eupatorieae). In: BEENTJE, H. J. (ed. *Compositae: systematics*, vol.1:621-626. Kew: The Royal Botanical Gardens.
- HOWELL, G. J.; SLATER, A. T. & KNOX, R. B. 1993. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany* 41:417-438.
- JOHRI, B. M.; AMBEGAOKAR, K. B. & SRIVASTAVA, P. S. 1992. *Comparative embriology of Angiosperms*, v. 2. Berlin: Springer-Verlag.
- JONES, A. G. 1976. Observations on the shape and exposure of style branches in the Astereae (Compositae). *American Journal of Botany* 63:259-262.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A.; STEVENS, P. & DONOGHUE, M. J. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sunderland: Sianuer Associates, Inc.
- KEARNS, C. A. & INOUE, C. A. 1993. *Techniques for pollination biologists*. Niwot: University Press of Colorado.
- KING, R. M. & ROBINSON, H. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monografic Systematic Botany Missouri Botanical Garden* 22:1-581.
- LACK, A. J. 1982a. Competition for pollinators in the ecology of *Centaurea scabiosa* L. and *Centaurea nigra* L. I. Variation in flowering time. *New Phytologist* 91:297-308.
- . 1982b. Competition for pollinators in the ecology of *Centaurea scabiosa* L. and *Centaurea nigra* L. II. Observations on nectar production. *New Phytologist* 91:309-320.
- . 1982c. Competition for pollinators in the ecology of *Centaurea scabiosa* L. and *Centaurea nigra* L. III. Insects visits and the number of sucessful pollinations. *New Phytologist* 91:309-320.
- LADD, P. G. 1994. Pollen presenters in the flowering plants - form and function. *Botanical Journal of the Linnean Society* 115:165-195.

- LANE, A. M. 1996. Pollination biology of Compositae. In: HIND, D. J. N. (ed. *Compositae: biology & utilization*, vol.2:61-80. Kew: The Royal Botanical Gardens.
- LEINS, P. & ERBAR, C. 1990. On the mechanisms of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales-Complex. *Botanica Acta* 103:87-92.
- LEPPIK, E. E. 1977. The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. In: TURNER, B. L. (ed. *The biology and chemistry of the Compositae*, vol.1:61-89. London: Academic Press.
- LESHM, Y. Y.; HALEY, A. H. & FRENKEL, C. 1986. Process and control of plant senescence. In: *Developments in crop science*, 8: 215. Amsterdam: Elsevier.
- LLOYD, D. G. 1972. Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae). I. Array of monoclinal and diclinal systems. *New Phytologist* 71:1181-1194.
- LLOYD, D. G. & WEBB, C. J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigma in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24:135-162.
- MANI, M. S. & SARAVANAN, J. M. 1999. *Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae)*. New Hampshire: Science Publishers, Inc.
- MARANGON, L. C. 1999. *Florística e fitossociologia de área de floresta estacional semidecidual visando dinâmica de espécies florestais arbóreas no município de Viçosa-MG*. Dissertação de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos: São Carlos.
- MATZENBACHER, N. I. 1985. Levantamento florístico preliminar das compostas da fazenda São Maximiano - Guaíba - RS - Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul* 37:115-127.
- MEIRI, L. & DULBERGER, R. 1986. Stamen filament structure in the Asteraceae: the anther collar. *New Phytologist* 104:693-701.
- MOGIE, M. 1992. *The evolution of asexual reproduction in plants*. London: Chapman & Hall.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO FILHO, H. F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28:180-181.
- . 1998. Levantamento florístico da comunidade de trepadeiras de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil. *Boletim do Museu Nacional, nova série, Botânica* 103:1-15.

- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. & COLWELL, R. K. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In: HARTSHORN, G. S. (ed.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: The University of Chicago Press.
- NIMER, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- OPLER, P. A.; BAKER, H. G. & FRANKIE, G. 1991. Seasonality of climbers: a review and example from Costa Rica dry forest. In: HOONEY, H. A. (ed.) *The biology of vines*: 526. Cambridge: Cambridge University Press.
- O'TOOLE, C. & RAW, A. 1991. *Bees of the world*. New York: Facts On File.
- PAYNE, W. W. 1963. The morphology of the inflorescence of ragweeds (*Ambrosia-Fraseria*: Compositae). *American Journal of Botany* 50:872-880.
- PERCIVAL, M. S. 1961. Types of nectar in angiosperms. *New Phytologist* 60:235-281.
- PRIMACK, R. B. 1985a. Longevity of individual flowers. *Annual Reviews of the Ecology and Systematics* 17:16-15.
- . 1985b. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. In: WHITE, J. (ed.) *The population structure da vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk.
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1979. *The pollination of flowers*. London: William Collins Sons and Co Ltd.
- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation. In: REAL, L. (ed.) *Pollination ecology*. Orlando: Academic Press.
- REINARTZ, J. A. & LES, D. H. 1994. Bottleneck-induced dissolution of self-incompatibility and breeding system consequences in *Aster furcatus* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 81:446-455.
- RICHARDSON, T. E. & STEPHENSON, A. G. 1989. Pollen removal and pollen deposition affect the duration of the staminate and pistillate phases in *Campula rapunculoides*. *American Journal of Botany* 76:532-538.
- RIZZINI, C. T. 1992. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos sociológicos e florísticos*. São Paulo: Âmbito Cultural.
- ROBINSON, H. & KING, R. M. 1977. Eupatorieae - sistematic review. In: TURNER, B. L. (ed.) *Biology and chemistry of the Compositae*:437-486. London: Academic Press.

- ROITMAN, G. G. 1995. Comportamento Reprodutivo de *Grindelia chiloensis* (Asteraceae). *Darwiniana* 33:21-26.
- RUAS, P. M.; RUAS, C. F.; MAFFEI, E. M. D.; MARIN-MORALES, M. A. & PRECIN-AGUIAR, M. L. R. 2000. Chromosome studies in the genus *Mikania* (Asteraceae). *Genetics and Molecular Biology* 23:979-984.
- SAZIMA, M. & MACHADO, I. C. 1983. Biologia floral de *Mutisia coccinia* St. Hil. (Asteraceae). *Revista Brasileira de Botânica* 6:103-108.
- SMALL, J. 1915. The pollen-presentation mechanism in the Compositae. *Annals of Botany* 29:457-470.
- SMETS, E. 1986. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 56:51-76.
- . 1988. La présence des "nectaria persistentin" chez les Magnoliophytina (Angiosperms). *Candollea* 43:709-716.
- STEPHENSON, A. G. & BERTIN, R. I. 1983. Sexual selection in plants. In: REAL, L. (ed.) *Pollination biology*. Orlando: Acadmic Press.
- STUESSY, T. F. & GARVER, D. 1996. The defensive role of pappus in heads of Compositae. In: HIND, D. J. N. (ed. *Compositae: biology & utilization* 2:81-91. Kew: The Royal Botanical Gardens.
- STUESSY, T. F. & SPOONER, D. M. 1988. The adaptive and phylogenetic significance of receptacular bracts in the Compositae. *Taxon* 37:114-126.
- UDULUTSCH, R. G.; ASSIS, M. A. & PICCHI, D. G. 2004. Florística de trepadeiras numa floresta estacional semidecídua, Rio Claro - Araras, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27:125-124.
- van der PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- VIANELLO, R. L. & ALVES, A. R. 1991. *Meteorologia básica e aplicações*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa.
- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. In: ZIEGLER, H. (ed.) *Physiological Plant Ecology III: responses to the chemical and biological environment*: 559-624. Berlin: Springer-Verlag.

- . 1990. *The role of scent glands in pollination: on the structure and function of osmophores*. Washington, DC: Smithsonian Institution Libraries & The National Science Foundation.
- VOLPATO, M. M. L. 1994. *Regeneração natural em uma floresta secundária no domínio de Mata Atlântica: uma análise fitossociológica*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa: Viçosa.
- WERBELING, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*: Cambridge: Cambridge University Press.
- WESTERKAMP, C. 1989. Von pollenhaufen, Nudelspritzen und pseudo-staubblättern blütenstaub aus zweiter hand. *Der Palmengarten* 3:146-149.
- WILD, J.-D.; MAYER, E. & GOTTSBERGER, G. 2003. Pollination and reproduction of *Tussilago farfara* (Asteraceae). *Botanische Jahrbücher* 124:273-285.
- WILLSON, M. F. & BERTIN, R. I. 1979. flower-visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. *Canadian Journal of Botanical* 57:1380-1388.
- WYKES, G. R. 1951. An investigation of the sugars present in the nectar of flowers of various species. *New Phytologist* 51:511-518.
- YAMPOLSKY, C. & YAMPOLSKY, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica* 3:1-62.
- YEO, P. F. 1993. Secondary pollen presentation: form, function and evolution. *Plant Systematics and Evolution Supl.* 6:1-268.
- ZOHARY, M. 1950. Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. *Evolution* 4:103-109.