

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Graham Edward Wyatt

**Biologia da Polinização e Reprodução em Espécies de *Begonia*
L. (Begoniaceae) no Parque Estadual da Serra do Mar – São
Paulo**

Orientadora: Marlies Sazima

Campinas, 2009

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Graham Edward Wyatt

**Biologia da Polinização e Reprodução em Espécies de *Begonia* L.
(Begoniaceae) no Parque Estadual da Serra do Mar – São Paulo**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
GRAHAM EDWARD WYATT
Marlies Sazima
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de Mestre
em Biologia Vegetal, na área de Botânica.

Orientadora: Marlies Sazima

Campinas, 2009

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

W97b Wyatt, Graham Edward
Biologia da polinização e reprodução em espécies de
Begônia L. (Begoniaceae) no Parque Estadual da Serra do
Mar – São Paulo / Graham Edward Wyatt. – Campinas, SP:
[s.n.], 2009.

Orientadora: Marlies Sazima.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Polinização. 2. Begônias - Reprodução. 4. Mar,
Serra do. 5. Mata Atlântica - Brasil. I. Sazima, Marlies.
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de
Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Pollination biology and reproduction in Begonia L. (Begoniaceae) of the Serra do Mar State Park – São Paulo.

Palavras-chave em inglês: Pollination; Begonias - Reproduction; Mar mountains (Brazil); Mata Atlântica - Brazil.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Marlies Sazima, George John Shepherd, Kayna Agostini.


Data da defesa: 07/12/2009.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.


BANCA EXAMINADORA

Campinas, 07 de dezembro de 2009.

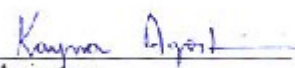
Profa. Dra. Marlies Sazima (Orientadora)


Assinatura

Prof. Dr. George J. Shepherd


Assinatura

Profa. Dra. Kayna Agostini


Assinatura

Profa. Dra. Eliana Regina Fomi-Martins

Assinatura

Profa. Dra. Mardiore Tanara Pinheiro dos Santos

Assinatura

To my parents, whose love and support
has made so much possible.

Agradecimentos

Agradeço à Prof^ª. Dr^ª. Marlies Sazima pela orientação, amizade, ensinamentos e paciência durante meu mestrado.

Aos professores que participaram da Pré-Banca e da Banca Examinadora: Prof^ª. Dr^ª. Mardiore Tanara Pinheiros dos Santos, Prof^ª. Dr^ª. Kayna Agostini e Prof. Dr. George J. Shepherd.

Aos professores do Departamento de Biologia Vegetal que esclareceram dúvidas e ajudaram no trabalho.

Aos professores Prof^ª. Dr^ª. Eliana Regina Forni-Martins e Prof^ª. Dr^ª. Sandra Maria Carmello-Guerreiro pela orientação como coordenadoras da Pós-Graduação.

Aos professores Kikyo Yamamoto, Ângela Borges Martins, Fernando Martins, Ivan Sazima, Leonardo Galetto, Marcelo Dornelas e Joe Williams por sugestões e discussões.

À Prof^ª. Dr^ª. Maria Candida Henrique Mamede e Dr^ª. Sandra Jules Gomes da Silva do Instituto de Botânica de São Paulo pelo acesso ao herbário e identificação de material.

À Isabela Alves do Santos da Universidade de São Paulo pela identificação das abelhas e Mirian Nunes Morales pela identificação das moscas.

À diretoria e funcionários do Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia.

À turma de polinização do Departamento pelo apoio, ajuda no campo, discussões e amizade: Vinícius, Carlos Eduardo, Carolina, Felipe, Rubem, Lorena e Maurício.

À Iara Bressan, pela ajuda nas técnicas que foram essenciais para este trabalho.

À Layse Farias e família e meus pais pelo amor e apoio constante durante estes anos.

Agradeço ainda a Polistes Foundation pelo apoio financeiro indispensável para a realização deste trabalho.

À FAPESP e ao Projeto Biota Gradiente Funcional pelo apoio financeiro ao desenvolvimento deste estudo.

Índice

Resumo.....	ix
Abstract.....	x
Introdução.....	1
Material e Métodos.....	3
Área de estudo.....	3
Fenologia.....	6
Biologia floral.....	6
Tubos polínicos.....	6
Sistema de reprodução.....	7
Visitantes florais.....	7
Resultados.....	8
Fenologia e biologia floral.....	8
Sistema de reprodução.....	17
Visitantes Hymenoptera.....	21
Polinização por vibração.....	30
Outros visitantes.....	31
Discussão.....	32
Fenologia e biologia floral.....	32
Sistema de reprodução.....	35
Visitantes Hymenoptera.....	36
Polinização por vibração.....	37
Outros visitantes.....	38
Diversidade de polinizadores.....	38
Conclusões.....	39
Referências Bibliográficas.....	40

Resumo

Neste estudo, são apresentadas informações sobre a biologia floral, polinização e reprodução de 13 espécies monóicas de *Begonia* (Begoniaceae) ocorrentes no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo. A fenologia da reprodução destas espécies é anual e as flores apresentam tépalas brancas com algumas variações, odor leve e agradável, não há néctar sendo pólen o único recurso, os elementos reprodutivos são de cor amarela, sendo os estigmas amplos e os estames numerosos. A antese é diurna e a duração das flores é longa (seis a 15 dias). A presença de numerosas semelhanças morfológicas entre flores estaminadas e pistiladas das espécies apoia a hipótese de mimetismo intersexual. Não ocorre apomixia, as autopolinizações em *B. integerrima* e *B. itatinensis* não desenvolveram frutos e sementes, mas a formação de frutos em condições naturais é alta para várias espécies (77 – 88%). Não houve o desenvolvimento de tubos polínicos em flores autopolinizadas de *B. integerrima*, indicando a possível ocorrência de autoincompatibilidade esporofítica. A presença de grande quantidade de tubos polínicos atingindo os óvulos em flores de condições naturais indica que as flores receberam altas cargas de pólen. Os polinizadores principais foram abelhas de pequeno porte pertencentes a diversas tribos de duas famílias. Dez espécies de abelhas foram registradas em oito espécies de *Begonia* e o modo de obtenção de recursos é por vibração, com exceção de *Trigona spinipes*. As visitas às flores estaminadas foram mais freqüentes que às para flores pistiladas, cujas visitas são por engano, uma vez que não oferecem recurso. Assim também, a duração das visitas às flores pistiladas foi significativamente mais curta do que a duração em flores estaminadas ($P < 0.001$). Concluimos que visitas às flores pistiladas, embora sejam relativamente menos freqüentes do que as para flores estaminadas, ocorrem por engano e com freqüência suficiente para o sucesso reprodutivo destas espécies.

Abstract

The reproductive biology of 13 monoecious species of *Begonia* (Begoniaceae) that occur in the Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil, was investigated. The reproductive phenology of these species is annual and present flowers with white tepals with some variations, light and agreeable odor, present pollen as a reward, lack nectar, yellow reproductive elements, ample style/stigma and numerous stamens. Anthesis is diurnal and floral duration is long (6 - 15 days). The presence of numerous morphological similarities between staminate and pistillate flowers of these species supports the intersexual mimicry hypothesis. Of 11 species tested, none proved to be apomictic, despite high levels of fruit-set (77 – 88%) under natural conditions. Self-pollinations of *B. integerrima* and *B. itatinensis* produced no fruits or seeds, and the complete absence of pollen tubes in self-pollinated flowers of *B. integerrima* suggests that the species is genetically self-incompatible. Flowers pollinated under natural conditions showed many pollen tubes that reached ovules, suggesting that adequate numbers of compatible pollen grains were transported by pollinators. The principal pollinators were small bees of the Apidae and Halictidae. Ten species of bees were observed to visit eight species of *Begonia*, and pollen collection occurred by means of vibration, except for *Trigona spinipes*. Visits to rewarding staminate flowers were significantly more frequent than visits to unrewarding pistillate flowers. Duration of visits to pistillate flowers also were significantly shorter than the duration of visits to staminate flowers. We conclude that mistake visits to pistillate flowers, though relatively less frequent than visits to staminate flowers, occur by mistake but with sufficient frequency to allow for successful reproduction in natural populations of these species.

Introdução

A polinização é um processo chave nas comunidades de plantas, sendo o primeiro passo na reprodução sexual e um pré-requisito importante para o desenvolvimento de frutos e sementes (Kevan et al., 1990). A maioria das angiospermas depende dos animais como vetores de pólen e a alta variedade de características florais está relacionada com a diversidade morfológica e comportamental dos visitantes (Waser, 1983). Nas relações entre plantas e polinizadores, ocorre o investimento de energia nas flores que oferecem recursos e facilitam a deposição e retirada do pólen pelos visitantes (Faegri & Pijl, 1979). Porém podem ocorrer interações menos mutualísticas como a polinização por engano (Baker, 1976). O conhecimento das interações entre plantas e seus polinizadores tem-se destacado como ferramenta na biologia da conservação de ambientes degradados, como a Mata Atlântica e no estudo da evolução de características morfológicas que medeiam estas interações (Kearns et al., 1998; Alves-dos-Santos, 2003).

A família Begoniaceae contém dois gêneros: *Begonia* e *Hillebrandia* (Forrest e Hollingsworth, 2003). O gênero *Begonia*, considerado um dos maiores gêneros de angiospermas, tem cerca de 1.500 espécies (Goodall-Copestake et al., 2009) e seus membros estão distribuídos principalmente nas regiões tropicais e subtropicais. No gênero *Hillebrandia* existe somente uma espécie, endêmica das ilhas do Havaí (Clement et al., 2004). Estudos recentes sugerem que o gênero *Begonia* divergiu durante o final do Cretáceo e se dispersou pelos continentes depois da separação do supercontinente de Gondwana. Estimativas mostram que o Brasil possui de 200 a 240 espécies de *Begonia*, com alta diversidade na Mata Atlântica (Jacques, 2002; Silva e Mamede, 2001).

Geralmente as espécies deste gênero são ervas eretas, possuem rizomas, são monóicas, apresentam inflorescências em cimeiras e as flores são unissexuadas (Givnish,

1980; Burt-Utley, 1985; Ågren e Schemske, 1991). Espécies de *Begonia*, segundo Ågren e Schemske (1993), apresentam flores estaminadas e pistiladas em fases diferentes de antese, sendo que as flores estaminadas abrem antes das pistiladas (Givnish, 1980; Jacques, 2002). De modo geral, as tépalas e o estilete/estigma das flores pistiladas se assemelham às tépalas e ao androceu das flores estaminadas, tanto no tamanho quanto na cor (Schemske et al., 1995a; Schemske et al., 1995b). Entretanto, existem diversas variações na morfologia floral entre as espécies que podem fornecer informações importantes sobre a biologia da polinização e da reprodução.

Polinização por abelhas em espécies de *Begonia* foi sugerida por Seitner (1976), Wiens (1978) e Givnish (1980). De acordo com Faegri e Pijl (1979), de modo geral o gênero tem características melitófilas. Entretanto, neste gênero também ocorre polinização por aves como, por exemplo, em *B. ferruginea* (secção *Casparya*) da Colômbia, cujas flores pistiladas são tubulosas, vermelhas e produzem néctar sendo registradas visitas de beija-flores (Vogel, 1998) e em espécies da secção *Symbegonia* cujas flores também são tubulosas e a polinização é associada a aves nectarívoras (*sunbirds*) (Forrest et al., 2005).

Estudos de Ågren e Schemske (1991), Schemske et al. (1995), Schemske et al. (1995b) e Corff et al. (1998) mostraram que em algumas espécies de *Begonia* da América Central existe uma forma de polinização chamada polinização por engano, na qual a abelha é levada a visitar uma flor sem recursos. No caso dessas espécies, a flor pistilada que não possui recursos se parece ou mimetiza a flor estaminada para atrair polinizadores, pois a última possui pólen como recurso (Vogel, 1978; Burt-Utley, 1985; Ågren e Schemske, 1991; Schemske et al., 1995b; Jacques, 2002). Polinização por engano foi descrita pela primeira vez por Sprengel (1793). Desde então, outros autores têm elaborado três tipos dessa forma de polinização: pseudocópula, mimetismo interespecífico e mimetismo intersexual (Vogel, 1978; Wiens, 1978; Dafni, 1992;

Cozzolino, 2005). Polinização por engano pode ser comum em diversas famílias nas regiões tropicais (Renner e Feil, 1993) como, por exemplo, em Apocynaceae (Haber, 1984), Caricaceae (Baker, 1976), Ebenaceae (House, 1989), Myristicaceae (Armstrong e Drummond, 1986), e Orchidaceae (Cozzolino e Widmer, 2005; Pansarin et al., 2008).

Há poucas informações sobre reprodução em *Begonia*, sendo sugerido que o gênero é autocompatível (East, 1940; Burt-Utley, 1985; Ågren e Schemske, 1993). Estudos de Ågren e Schemske (1993) confirmaram autocompatibilidade (geitonogamia) em apenas cinco espécies da mesma secção, e segundo Burt-Utley (1985) e Jacques (2002) pode ocorrer hibridização em populações naturais.

Este estudo tem por objetivo geral obter informações sobre a polinização e a reprodução em 13 espécies de *Begonia* ocorrentes em Mata Atlântica no litoral norte de São Paulo. Os objetivos específicos são: determinar a fenologia reprodutiva, registrar informações sobre a biologia floral, determinar o sistema reprodutivo e o sucesso reprodutivo em condições naturais e registrar os visitantes às flores das espécies de *Begonia* escolhidas para estudo. As espécies foram escolhidas pela quantidade de indivíduos nas áreas de estudo, época de floração longa e disponibilidade de flores.

Material e Métodos

Este estudo foi desenvolvido em áreas de Floresta Ombrófila Densa no Núcleo Picinguaba (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' a 45° 05' W), Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), em parcelas demarcadas pelo projeto Biota Gradiente Funcional. A altitude varia entre o nível do mar a 1.340 m. O clima da região é quente e super úmido, com temperaturas médias superiores a 18 °C e com um período seco no inverno (Nimer, 1977). De acordo com Köppen (1948) o clima local é classificado como tropical chuvoso do tipo Af, havendo alta precipitação durante todos os meses do ano.

Entretanto, de maio a setembro há ligeira diminuição na precipitação e na temperatura, mas não ocorre déficit hídrico (Talora, 2000).

Parte do estudo foi desenvolvida em área de Floresta Ombrófila Densa Montana no núcleo Santa Virgínia (23° 17' a 23° 24' S e 45° 03' a 45° 11' W), Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) e está situada entre os municípios de São Luís do Paraitinga, Cunha e Ubatuba (Veloso *et al.*, 1991). A altitude varia de 850 m a 1.100 m do nível do mar e o clima é do tipo Tropical Temperado (Cwa segundo a classificação de Köppen, 1948), com precipitação média anual superior a 2.000 mm, sendo que mesmo nos meses mais secos a precipitação nunca é inferior a 60 mm (Setzer, 1966).

Foram estudadas as seguintes espécies de *Begonia*: *B. caraguatatubensis* Brade, *B. cucullata* Willd. var. *cucullata*, *B. dentatiloba* A. DC., *B. fernandocostae* Irmsch., *B. aff. fluminensis* Brade, *B. fruticosa* (Klotzsch) A. DC., *B. hookerana* Gardner, *B. integerrima* Spreng. var. *integerrima*, *B. itatinensis* Irmsch., *B. lanceolata* Vell., *B. luxurians* Scheidw., *B. pulchella* Raddi, *B. valdensium* A. DC. (Fig. 1).



Figura 1. Flores estaminadas (esquerda) e pistiladas (direita), respectivamente de:
A, B. *Begonia caraguatatubensis*; **C, D.** *B. cucullata*; **E, F.** *B. dentatiloba*; **G, H.** *B. fernandocostae*; **I, J.** *B. aff. fluminensis*; **K, L.** *B. fruticosa*; **M, N.** *B. hookerana*; **O, P.** *B. integerrima*; **Q, R.** *B. itatinensis*; **S, T.** *B. lanceolata*; **U, V.** *B. luxurians*; **W, X.** *B. pulchella*; **Y, Z.** *B. valdensium*.

Para determinação da fenologia da floração das espécies estudadas, foram registradas as épocas de floração entre março 2007 – julho 2009. Para cada espécie, cerca de 50 indivíduos foram observados. O padrão de floração dessas espécies foi determinado de acordo com os padrões fenológicos definidos por Newstrom *et al.* (1994). Para as espécies *B. caraguatatubensis*, *B. dentatiloba*, *B. fernandocostae*, *B. aff. fluminensis* e *B. integerrima*, foi contado o número de flores que abriram em determinado dia. As medidas das flores pistiladas e estaminadas foram tomadas de Silva e Mamede (2001) para todas as espécies. Características biológicas das flores de todas as espécies como, horário, seqüência e duração da antese, presença de odor, cor das tépalas e receptividade do estigma (testado com H₂O₂ a 10 volumes) foram determinados diretamente no campo (Dafni 1992, Kearns e Inouye 1993). A viabilidade polínica foi testada nas espécies *B. cucullata* e *B. aff. fluminensis* através da coloração do citoplasma com carmim acético 1,2 % (Radford et al, 1974). Outras características como simetria floral, número de flores em cada inflorescência, formato e tamanho das tépalas, estames, estigmas e cápsulas foram anotadas.

Para doze espécies de *Begonia* e durante várias fases de floração, entre sete e 20 flores pistiladas foram utilizadas para análise de tubos polínicos. A análise de tubos polínicos em *B. luxurians* não foi possível devido a rigidez do tecido do ovário. As flores pistiladas foram coletadas antes da senescência das tépalas em condições naturais (disponíveis aos polinizadores) e preservadas em etanol 50 %. Os gineceus foram lavados com água e colocados em frascos com água sanitária, que por sua vez permaneceram na estufa por 5 a 20 minutos até o estigma, estilete e ovário amolecerem e clarearem suficientemente (com. pess. Iara Bressan). Lâminas foram feitas usando azul de anilina como corante (Martin, 1959) e para observar tubos polínicos nos estigmas e ovários foi usado o microscópio de fluorescência Olympus BX51. Para

captura de imagens foi usada uma máquina digital Evolution®MP de MediaCybernetics.

Os experimentos sobre o sistema reprodutivo seguiram, de modo geral, metodologia em Radford et al. (1974). Para conduzir testes de apomixia, inflorescências na fase pistilada foram ensacadas, antes da antese das flores, com sacos de organza de 12 x 8 ou de 15 x 10 cm, dependendo do tamanho da inflorescência. Nas inflorescências com flores de ambos os sexos, as flores estaminadas foram retiradas antes do ensacamento para evitar autopolinizações.

As espécies *B. integerrima* e *B. itatinensis* apresentam flores pistiladas concomitantemente com flores estaminadas no mesmo indivíduo. Portanto, foram feitas autopolinizações (geitonogamia), isto é, foi feita a transferência de pólen de flor estaminada para flor pistilada na mesma planta, sendo quatro em *B. itatinensis* e nove em *B. integerrima*. Em uma inflorescência de *B. aff. fluminensis* e outra de *B. fernandocostae* uma flor pistilada recebeu pólen exógeno para fins de controle; ambas as inflorescências foram mantidas ensacadas até a maturação das cápsulas.

Estimativas de frutificação em condições naturais foram obtidas para *B. fernandocostae*, *B. aff. fluminensis* e *B. caraguatatubensis* na comparação do número de flores pistiladas com número de cápsulas desenvolvidas.

As observações sobre visitantes florais foram realizadas entre junho 2007 e maio 2009 em cinco espécies: *B. caraguatatubensis*, *B. dentatiloba*, *B. fernandocostae*, *B. aff. fluminensis* e *B. integerrima*, escolhidas pela abundância na área de estudo, acesso às flores e presença de visitantes. Em cada espécie foram feitas observações das 0700h até cerca de 1500h (quando as visitas cessavam). As observações foram feitas em dias não consecutivos ao longo do período de floração, um total de 20 horas de observação para cada espécie. Observações sobre visitantes de *B. luxurians* e *B. valdensium* foram feitas durante um dia (03 horas/espécie) e em *B. cucullata* as observações sobre

visitantes foram esporádicas, totalizando 03 horas. Para cada visitante foram registrados a espécie, a frequência, a duração da visita e o sexo da flor sendo visitada, bem como detalhes sobre o comportamento de coleta do pólen. Foram examinadas as cargas polínicas de um indivíduo de *Trigona spinipes* após visitas a *B. cucullata*.

Os dados de cada período de observação foram analisados usando BioEstat 3. Seguindo um teste de normalidade, foi utilizado o teste (*U*) Mann-Whintey para verificar diferenças significativas entre duração de visitas a flores estaminadas e pistiladas, levando em conta o número de flores estaminadas e pistiladas na área de estudo. Os histogramas foram feitos utilizando Systat 11. Para cada espécie de visitante, foi calculada a taxa de engano (a porcentagem total de visitas às flores pistiladas) A importância de cada visitante como polinizador para cada espécie de *Begonia* foi determinada utilizando a frequência de visitas para flores pistiladas e o comportamento durante as visitas.

Para testar polinização pelo vento, várias botões pistiladas foram ensacadas com sacos de organza para excluir visitantes e examinadas para verificar se houve desenvolvimento de tubos polínicos. O maior comprimento dos grãos de pólen e a malha da organza utilizada foram medidos por microscópio Motic BA300 e máquina digital Moticom 2000.

Resultados

Fenologia, morfologia e biologia floral

Foram identificados três padrões de fenologia reprodutiva referente a 13 espécies de *Begonia* estudadas. *Begonia cucullata* é a única espécie com padrão contínuo de floração, apresentando um longo pico de cerca seis meses e diminuição da

quantidade de flores nos demais meses (Fig. 2). As espécies que apresentaram padrão sub-anual são, *B. dentatiloba*, *B. fernandocostae*, *B. lanceolata*, *B. luxurians*, e *B. valdensium*, tendo um pico de floração e um ou mais pulsos de floração em outra época de ano e as espécies que apresentaram padrão anual são, *B. caraguatatubensis*, *B. fruticosa*, *B. aff. fluminensis*, *B. hookerana*, *B. integerrima*, *B. itatinensis*, *B. pulchella* (Fig. 2).

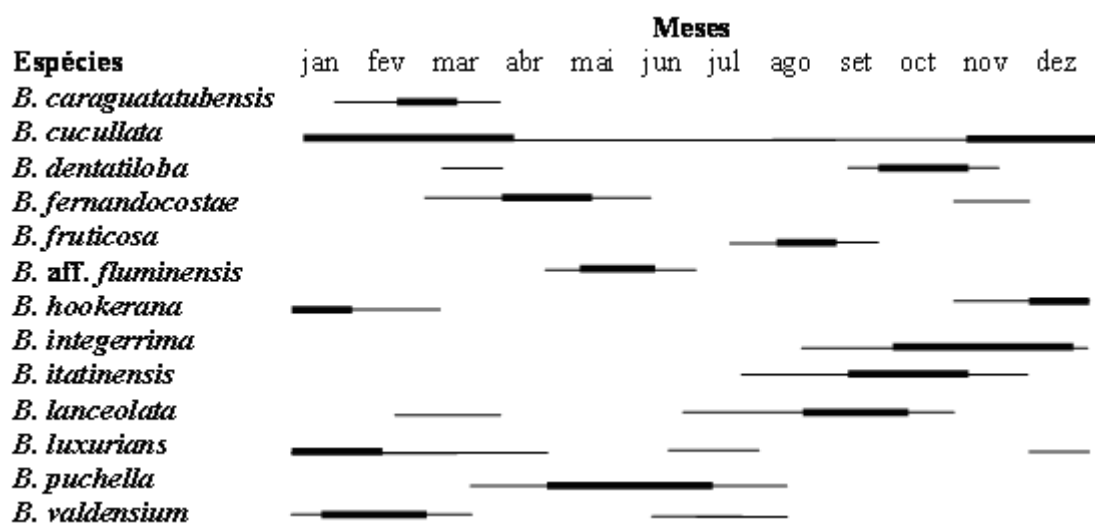


Figura 2. Fenologia de floração de 13 espécies de *Begonia* no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo. Linhas densas representam pico de floração e linhas tênues período de floração.

Estas espécies de *Begonia* possuem inflorescências em cimeiras que podem conter flores pistiladas e estaminadas na mesma inflorescência (Fig. 3 A-C) ou em inflorescências separadas (Fig. 3 D). *Begonia lanceolata* tem flores estaminadas em cimeiras dicasiais e flores pistiladas em dicásios depauperados e subsésseis (Fig. 3 D, E). Além disso, todas as espécies são monóicas e apresentam flores estaminadas e pistiladas em fases diferentes de antese, com exceção de *B. integerrima* e *B. itatinensis*. Neste estudo, na maioria das espécies (n = 9) as flores estaminadas abrem antes das pistiladas, que por sua vez abrem e se tornam receptivas somente após a senescência das

flores estaminadas. Estas espécies podem conter mais de uma inflorescência por indivíduo, mas neste caso sempre ocorrem em fases diferentes (estaminada ou pistilada). As espécies que apresentam flores estaminadas e pistiladas abertas concomitantemente e na mesma inflorescência são *B. integerrima* (Fig. 5) e *B. cucullata*. *Begonia itatinensis* também apresenta flores estaminadas e pistiladas abertas concomitantemente, mas as inflorescências são dicásios simples. (Fig. 3 F).

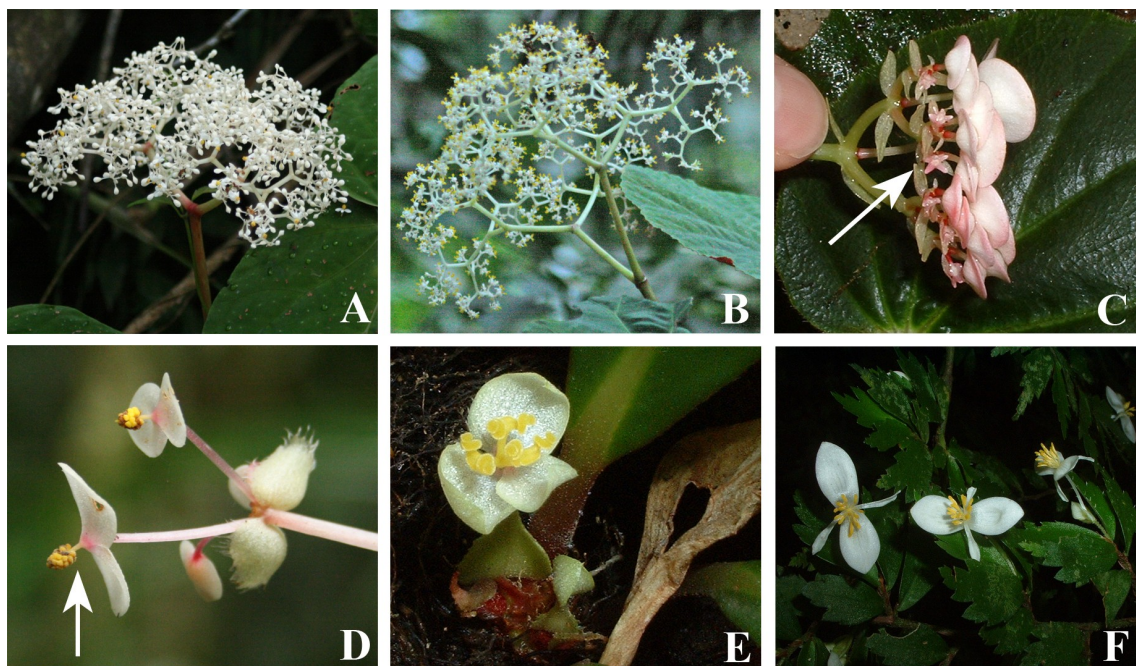


Figura 3. Inflorescências e flores: **A.** Inflorescência em fase estaminada de *Begonia caraguatatubensis*; **B.** Inflorescência em fase pistilada de *B. caraguatatubensis*; **C.** Inflorescência de *B. fernandocostae* com flores estaminadas e botões de flores pistiladas (seta); **D.** Inflorescência de flores estaminadas de *B. lanceolata*, notar estames unidos formando uma coluna (seta); **E.** Flor pistilada de *B. lanceolata*; **F.** Flores estaminadas de *B. itatinensis*.

Tabela 1. Características florais das espécies de *Begonia* estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo (n = número de tépalas).

Espécie	Tépalas		Tépalas cor	Número de Estames	Odor
	n/compr. (mm)				
Secção	Estaminadas	Pistiladas			
<i>Begonia</i>					
<i>B. cucullata</i>	4/6	5/5	branca a rósea	>15	presente
<i>Pritzelia</i>					
<i>B. caraguatatubensis</i>	4/3 – 4	5/3	branca	<15	presente
<i>B. dentatiloba</i>	4/5-6	5/4-6	branca a rósea	>10	presente
<i>B. fernandocostae</i>	4/11-15	5/9-12	branca a rósea	>20	presente
<i>B. aff. fluminensis</i>	4/8-10	5/10-15	branca	>20	presente
<i>B. hookerana</i>	4/2-4	5/2-3	branca	>15	ausente
<i>B. itatinensis</i>	4/4-6	5/10-12	branca	>10	ausente
<i>B. pulchella</i>	4/11	5/8	branca	>10	ausente
<i>B. valdensium</i>	4/10-15	5/5-8	branca	>20	ausente
<i>Scheidweileria</i>					
<i>B. luxurians</i>	4/3-4	5/4-5	branca	>25	ausente
<i>Solananthera</i>					
<i>B. integerrima</i>	4/15-16	5/13-14	branca, vermelha	>15	ausente
<i>Trachelocarpus</i>					
<i>B. lanceolata</i>	2/4-9	3/5-10	branca	>20	ausente
<i>Trendelenburgia</i>					
<i>B. fruticosa</i>	4/4	5/1	branca a creme-esverdeada	>10	ausente

O número de flores por inflorescência e o tamanho das flores variaram bastante entre as espécies estudadas. Assim em, *B. caraguatatubensis*, *B. hookerana* e *B. luxurians*, possuem muitas flores pequenas (2 – 4 mm) (Tabela 1), tanto estaminadas como pistiladas (Fig. 4 A, B, C), sendo que. *B. caraguatatubensis* apresentou valor médio de 24 (\pm 28) flores abertas na fase estaminada e 57 (\pm 66) flores abertas na fase

pistilada por inflorescência. Além disso, nestas espécies há uma defasagem temporal na abertura das flores estaminadas e pistiladas, isto é ao término das flores estaminadas, abrem as pistiladas. Por outro lado, *B. fernandocostae*, *B. aff. fluminensis*, *B. integerrima* e *B. valdensium* possuem flores maiores (9 – 15 mm) (Tabela 1), tanto pistiladas como estaminadas, e em quantidades por inflorescência relativamente menores do que as demais espécies (Fig. 4 D, E, F; Fig. 5). *B. integerrima*, por exemplo, tem 12 (± 6) flores por inflorescência, mas parte das flores estaminadas abre antes e logo a seguir abrem as pistiladas. Por tanto há sobreposição dos dois tipos de flores.

As flores são do tipo aberto (*sensu* Faegri e van der Pijl, 1979) e apresentam as tépalas brancas, brancas a rosadas, brancas com centro vermelho ou brancas a creme-esverdeadas (Tabela 1) e aparentemente não ocorrem mudanças de coloração com o avançar da antese. Em *B. integerrima* a base das tépalas, tanto das flores pistiladas quanto das estaminadas, possui coloração vermelha evidenciando o centro da flor (Fig. 5). Estas espécies não apresentaram produção de néctar, sendo o pólen o único recurso aos visitantes. O número e o tamanho das tépalas das flores estaminadas em relação às pistiladas varia pouco, com exceção do tamanho em *B. itatinensis* (Tabela 1). Embora a morfologia das tépalas seja variável entre as flores estaminadas e pistiladas (Fig. 1), de modo geral a semelhança entre as flores de ambos os sexos é alta.

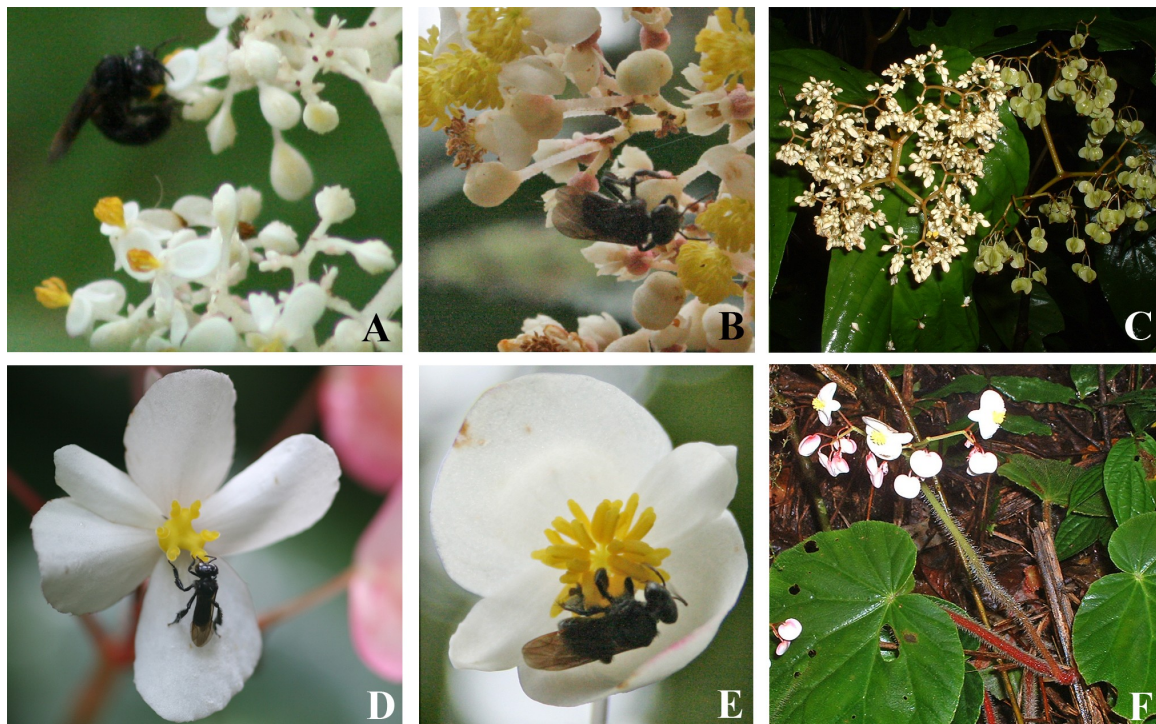


Figura 4. Tamanhos florais: **A.** Flores estaminadas de *Begonia caraguatatubensis* com *Trigona spinipes* como referência de tamanho; **B.** Flores estaminadas de *B. luxurians* sendo visitadas por *T. spinipes*; **C.** Inflorescência com botões de flores estaminadas de *B. hookerana*. **D.** Flor pistilada de *B. aff. fluminensis* sendo visitada por *T. spinipes*; **E.** Flor estaminada de *B. valdensium* sendo visitada por *T. spinipes*; **F.** Inflorescência típica de *B. fernandocostae* em fase estaminada.



Figura 5. Flor estaminada (seta) e pistiladas de *B. integerrima* (“♂” indica flor estaminada, “♀” indica flor pistilada).

Os estigmas podem ser em faixas ou em áreas maiores e ocorrem ao longo dos ramos dos estiletos, que apresentam cor amarela (com exceção dos ramos de estiletos de *B. integerrima* que são brancos a amarelo-pálidos – Fig. 6 B), são em número de seis e em formato de espiral (tipo sacarolha) (Fig. 6). A receptividade dos estigmas é mantida ao longo da vida da flor.

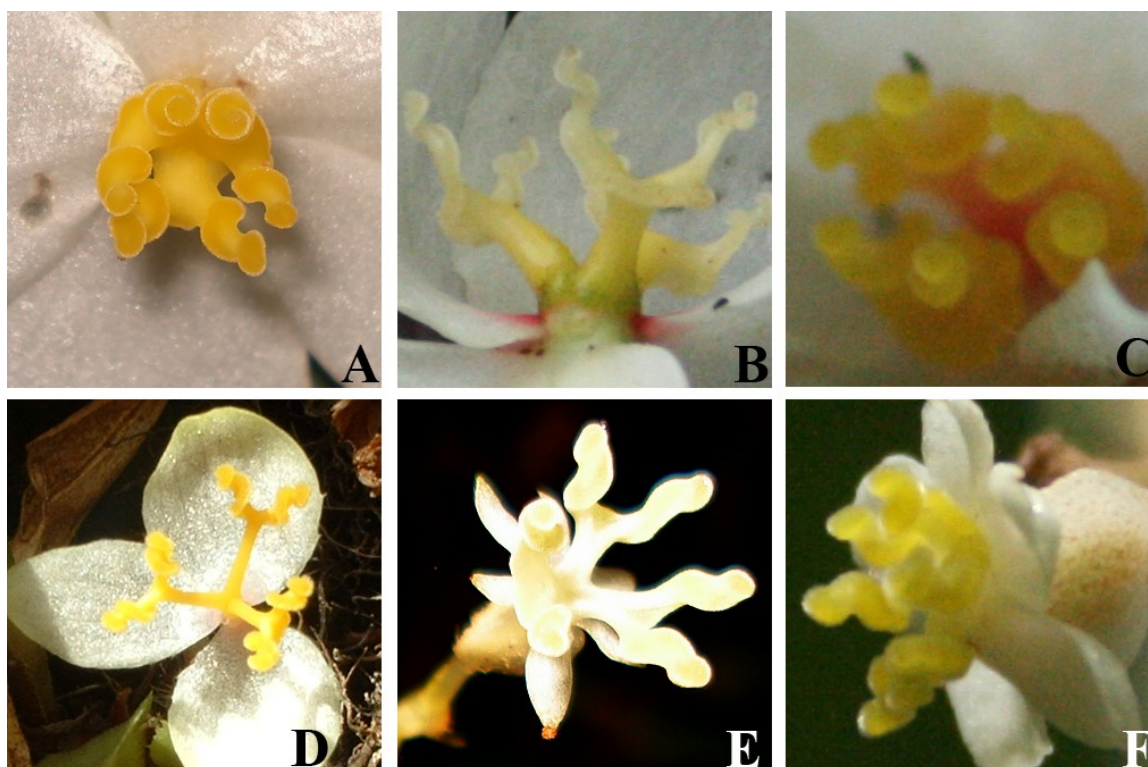


Figura 6. Estiletos e estigmas: A. Ramos do estilete e superfície estigmática de *B. aff. fluminensis*; B. Ramos do estilete e superfície estigmática de *B. integerrima* (tépalas removidas); C. Ramos do estilete de *B. dentatiloba*; D. Ramos do estilete de *B. lanceolata*; E. Estilete e superfície estigmática de *B. fruticosa*; F. Estilete de *B. hookerana*.

Os estames podem ser livres (Fig. 7 D) ou unidos formando uma coluna (Fig. 3 D, seta) e o número pode variar bastante entre as espécies (Tabela 1). As anteras são amarelas e rimosas (Fig. 7), mas o grau de abertura axial pode variar entre as espécies. Porém, *B. integerrima* apresenta anteras poricidas (Fig. 7 C, seta). O pólen é diminuto,

seco, pulverulento e de cor esbranquiçada/amarelada. A viabilidade do pólen em *B. cucullata* é alta, sendo de 82 % e em *B. aff. fluminensis* é de 78 %.



Figura 7. Estames: **A.** Conjunto de estames de *B. aff. fluminensis*; **B.** Flor estaminada de *B. cucullata* com fendas visíveis; **C.** Conjunto de anteras poricidas (seta) de *B. integerrima*; **D.** Flor estaminada de *B. fruticosa* com filetes livres.

Nove espécies apresentaram odores florais (Tabela 1), que foram idênticos entre flores estaminadas e pistiladas. O odor é mais forte entre 0700 e 1100 hs, correspondente ao horário do pico de visitas.

A antese é diurna, ocorrendo nas primeiras horas da manhã, entre 0600 e 0700 hs. A duração das flores pistiladas depende, em parte, do sucesso de polinização. Uma flor pistilada de *B. lanceolata*, mantida em casa de vegetação, e que não foi visitada permaneceu funcional durante 15 dias. Neste mesmo indivíduo, uma flor polinizada manualmente no primeiro dia de antese apresentou senescência das tépalas no segundo dia, seguida pelo desenvolvimento do ovário. Resultados similares foram observados no campo em flores de outras espécies que foram ensacadas. Assim, em flores excluídas de visitantes de *B. fernandocostae*, *B. aff. fluminensis*, *B. hookerana* e *B. integerrima* foi estimada uma duração de mais de 15 dias. Flores estaminadas em condições naturais apresentaram duração mais curta do que as flores pistiladas, sendo estimada entre seis e nove dias.

Sistemas de reprodução

Nas espécies, *Begonia caraguatatubensis*, *B. cucullata*, *B. dentatiloba*, *B. fernandocostae*, *B. aff. fluminensis*, *B. hookerana*, *B. integerrima*, *B. itatinensis*, *B. lanceolata*, *B. pulchella* e *B. valdensium*, foi observada alta quantidade de tubos polínicos em flores pistiladas mantidas em condições naturais (Fig. 8), tanto nos estigmas como nos carpelos e atingindo os óvulos (Fig. 8 A, B, G, K, seta). Os tubos são muito densos e exibem plugs de calose (Fig. 8 G, setas) e são facilmente diferenciados de vasos lenhosos e liberianos que também são visíveis em fluorescência nos estigmas/estiletos.

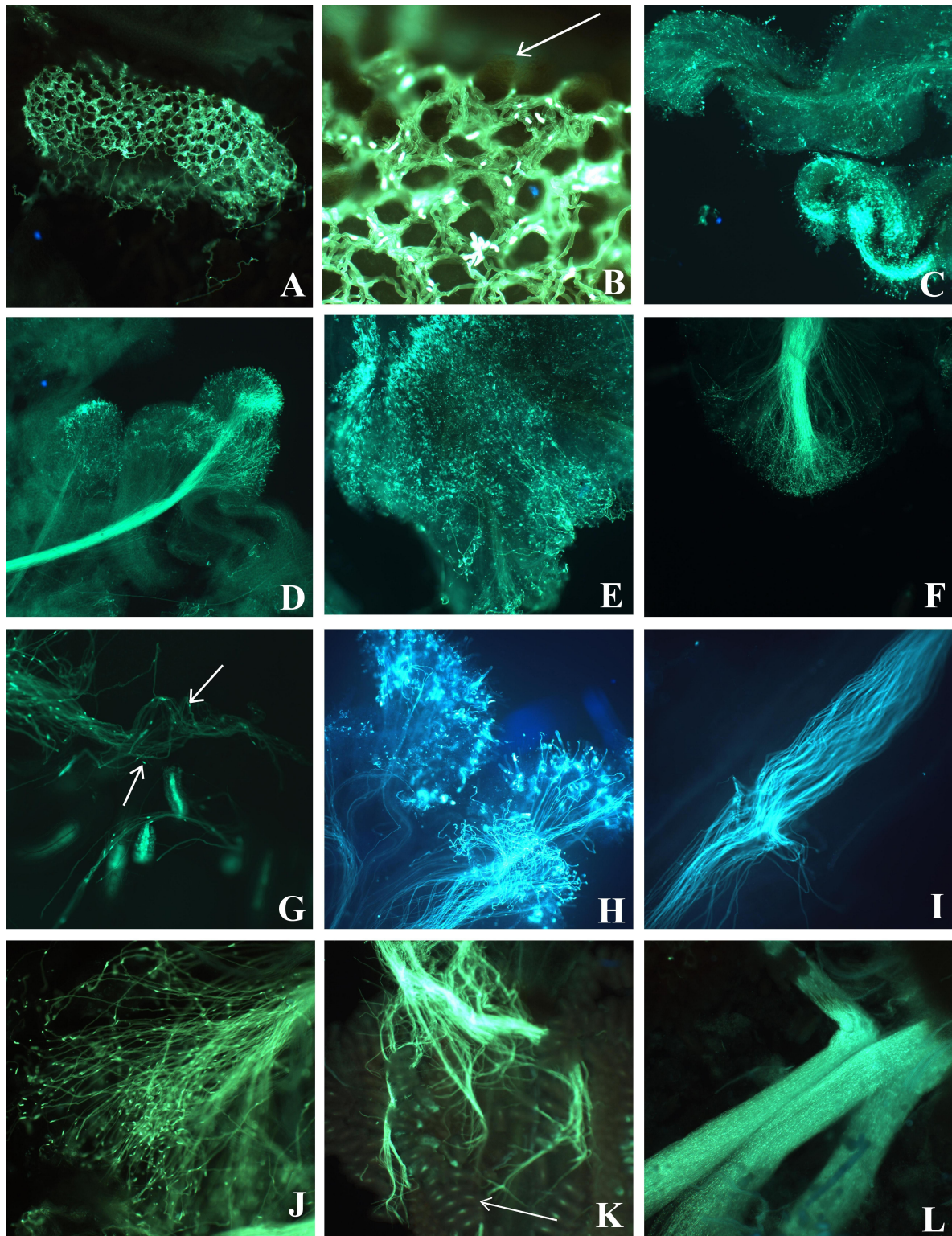


Figura 8. Tubos polínicos: A. Ovário de *B. caraguatatubensis* com tubos ao redor de óvulos; B. Detalhe dos tubos e óvulos em *B. caraguatatubensis* (seta); C. Ramos do estilete de *B. cucullata*; D. Ramos do estilete de *B. dentatiloba*; E. Ramo do estilete de *B. fernandocostae*; F. Ramo do estilete de *B. hookerana*; G. Óvulos de *B. integerrima* com tubos exibindo plugs de calose (seta); H. Ramos do estilete de *B. lanceolata*; I. Tubos ao longo do estilete de *B. lanceolata*; J. Tubos no estilete de *B. pulchella*; K. Tubos nos óvulos (seta) de *B. pulchella*; L. Tubos nos três estiletos de *B. valdensium*.

Os experimentos sobre apomixia nas espécies de *Begonia* estudadas evidenciaram que esse tipo de reprodução não ocorre (Tabela 2), pois nenhum ovário apresentou aumento de tamanho nem de espessura dos tecidos (Fig. 9) e os óvulos estavam desidratados e não desenvolvidos. Além disso, estes ovários apresentaram senescência precoce quando comparados com os ovários desenvolvidos em condições naturais.

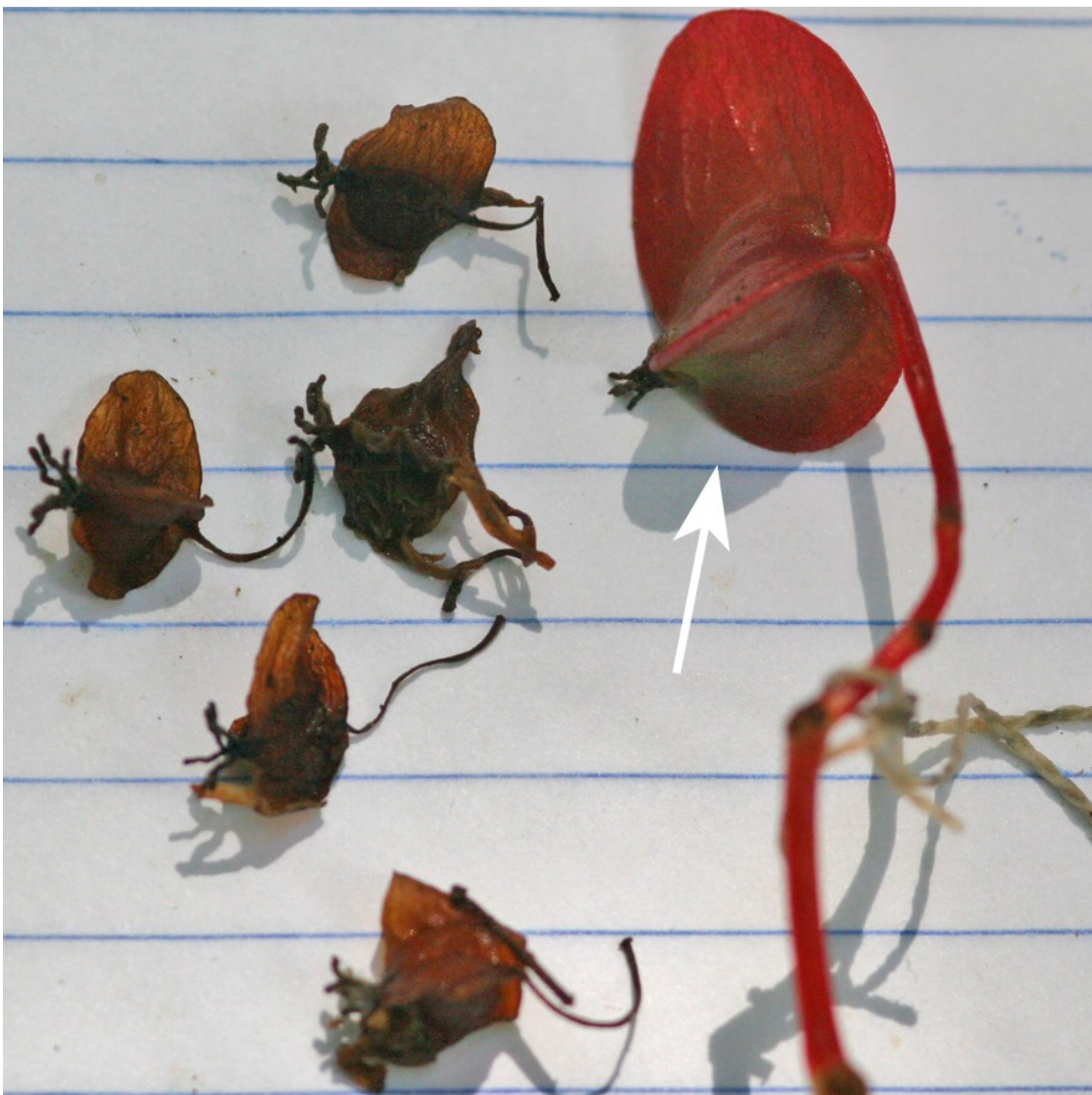


Figura 9. Resultados dos experimentos sobre apomixia e polinização cruzada: Ovários de flores de *B. fernandocostae* não polinizados e um fruto da mesma inflorescência que recebeu pólen exógeno (seta).

As flores autopolinizadas (geitonogamia) de *B. integerrima* e *B. itatinensis* que apresentam flores pistiladas concomitantemente com flores estaminadas não desenvolveram frutos (Tabela 2). Além disso, não houve desenvolvimento de tubos polínicos nas flores autopolinizadas de *B. integerrima*.

As flores pistiladas de *B. aff. fluminensis* e *B. fernandocostae* que foram polinizadas manualmente com pólen exógeno desenvolveram frutos (Fig. 9, seta, Tabela 2) e as demais flores das inflorescências ensacadas e sem tratamento posterior apresentaram senescência precoce e não houve aumento de tamanho do ovário (Fig. 9, seta).

Tabela 2. Percentual de frutos resultantes dos experimentos do sistema de reprodução de espécies de *Begonia* no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo. Entre parêntesis número de frutos/flores.

Espécies	Apomixia	Autopolinizaçã o (geitonogamia)	Polinização cruzada	Condições naturais (controle)
<i>B. caraguatatubensis</i>	0 (0/142)			88 (112/128)
<i>B. cucullata</i>	0 (0/14)			
<i>B. dentatiloba</i>	0 (0/14)			
<i>B. fernandocostae</i>	0 (0/39)		100 (1/1)	84 (54/64)
<i>B. aff. fluminensis</i>	0 (0/30)		100 (1/1)	77 (20/26)
<i>B. hookerana</i>	0 (0/43)			
<i>B. integerrima</i>	0 (0/16)	0 (0/9)		
<i>B. itatinensis</i>	0 (0/7)	0 (0/4)		
<i>B. lanceolata</i>	0 (0/6)			
<i>B. pulchella</i>	0 (0/53)			

O desenvolvimento de frutos em condições naturais foi muito alto para *B. caraguatatubensis*, *B. fernandocostae* e *B. aff. fluminensis* (Fig. 10) sendo superior a 75% (Tabela 2). Nas demais espécies a produção também foi alta sendo estimada uma variação de 80 a 90%.

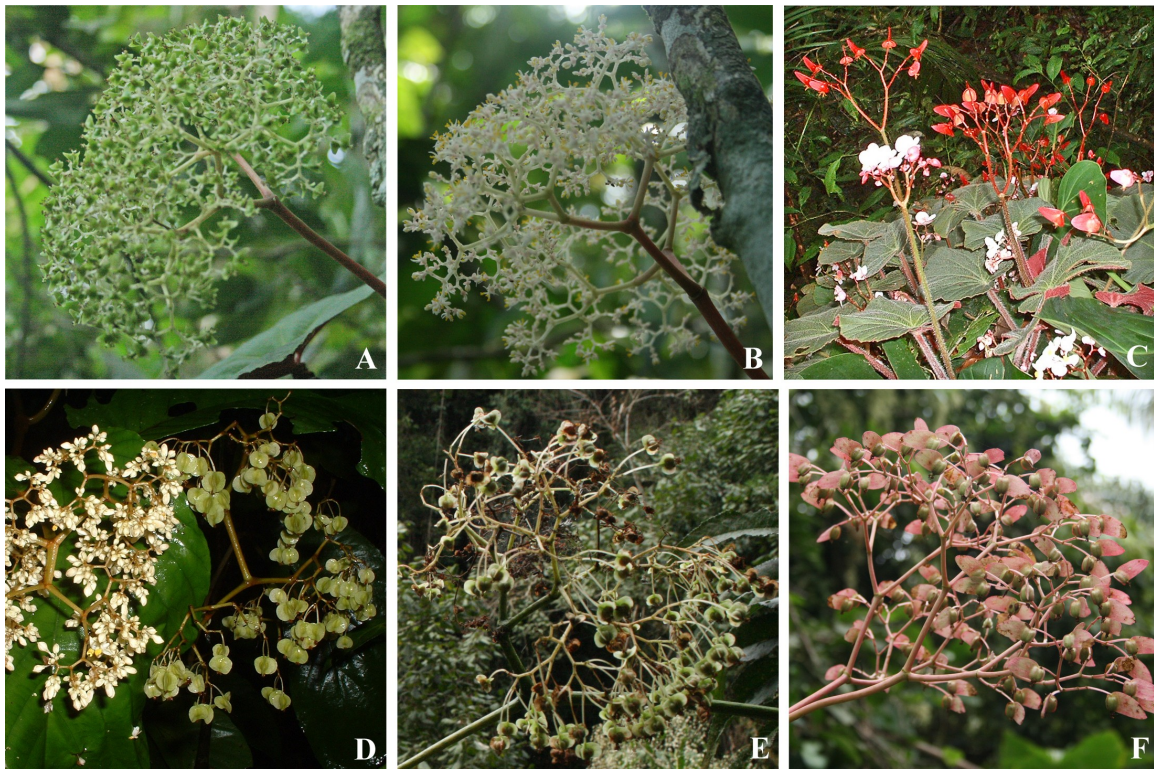


Figura 10. Frutos: A. Frutos de *B. caraguatatubensis* resultantes das flores da figura B; B. Inflorescência em fase pistilada de *B. caraguatatubensis*; C. Frutos e flores de *B. fernandocostae*; D. Inflorescência com botões estaminados e frutos de *B. hookerana*; E. Frutos de *B. luxurians*; F. Frutos de *B. valdensium*.

Não houve desenvolvimento de frutos e nem presença de pólen ou de tubos polínicos nas flores testadas para verificar polinização pelo vento. A média do maior comprimento dos grãos de pólen de *B. cucullata* é de 14,4 μm ($\pm 1,37 \mu\text{m}$) e a malha do tecido usado para ensacar as flores é de 206 μm .

Visitantes Hymenoptera

Foram observadas, coletadas e identificadas dez espécies de abelhas em visitas às flores em diversas espécies de *Begonia*, representantes da família Halictidae (*Augochlorodes* sp., *Augochloropsis* sp. 1 e sp. 2, *Neocorynura* sp. 1 e sp. 2) e Apidae (*Paratetrapedia* sp., *Trigona spinipes*, *Euglossa* sp., *Melipona bicolor*, *Melipona*

quadrifasciata), todas abelhas de pequeno a médio porte (Fig. 11). Além dessas, abelhas de grande porte, pertencentes aos gêneros *Bombus*, *Xylocopa*, *Centris* e *Epicharis* foram observadas visitando flores de *B. fernandocostae* e *B. integerrima*, mas as visitas foram raríssimas e não foi possível coletá-las.

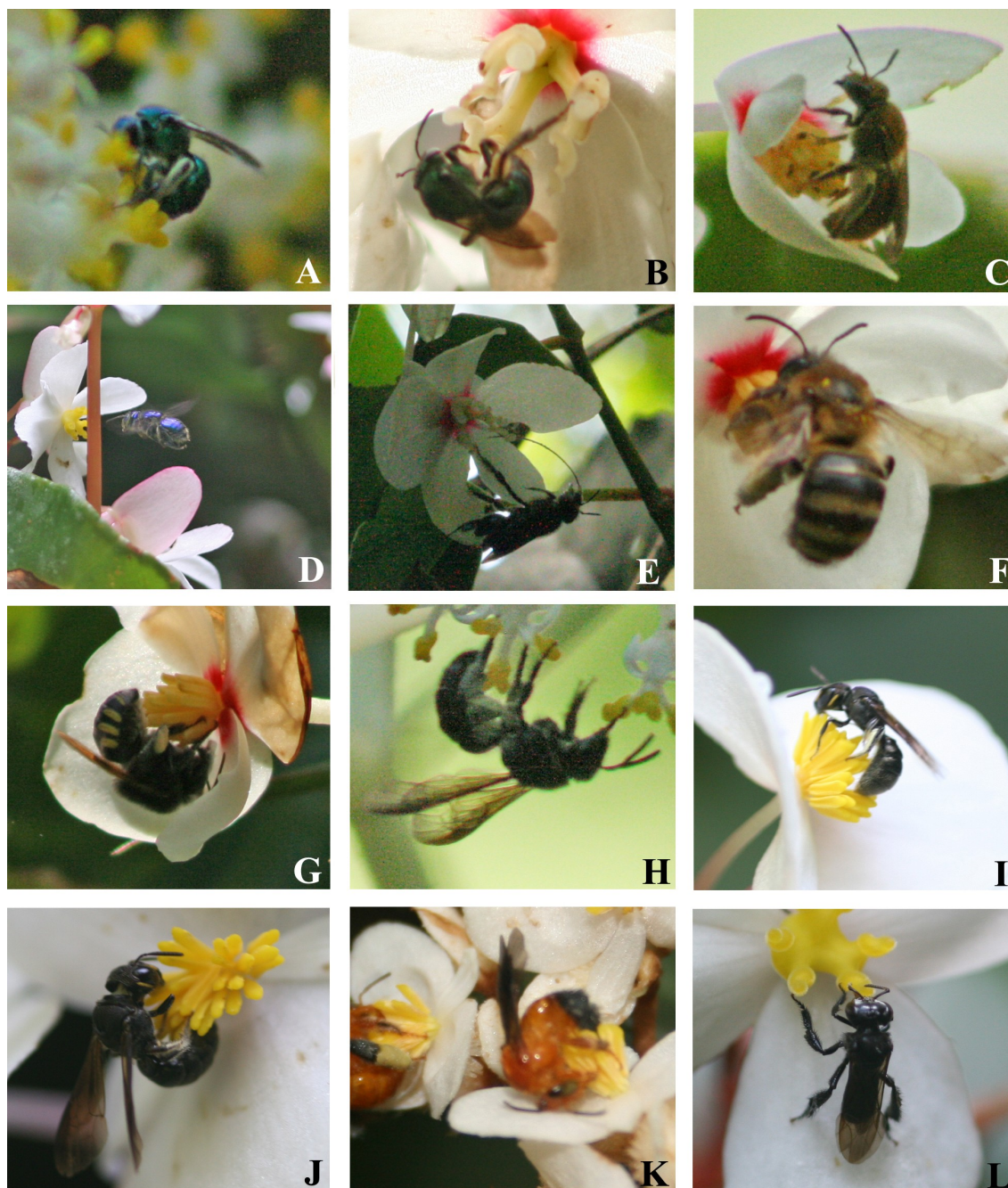


Figura 11. Espécies de abelhas visitantes das flores de espécies de *Begonia* no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo: **A.** *Augochlorodes* sp. visitando flor pistilada de *B. caraguatatubensis*; **B.** *Augochloropsis* sp. 1 em flor pistilada de *B. integerrima*; **C.** *Augochloropsis* sp. 2 visitando flor estaminada de *B. integerrima*; **D.** *Euglossa* sp. inspecionando a flor pistilada de *B. aff. fluminensis* ; **E.** *Euglossa* sp. em visita a flor pistilada de *B. integerrima* com língua estendida; **F.** *Melipona bicolor* visitando flor estaminada de *B. integerrima*; **G.** *Melipona quadrifasciata* agarrando-se aos estames de *B. integerrima*; **H.** *Neocorynura* sp. 1 visitando flores de *B. caraguatatubensis*; **I.** *Neocorynura* sp. 2 em flor estaminada de *B. aff. fluminensis*; **J.** *Neocorynura* sp. 2 em pose de vibração em flor estaminada de *B. aff. fluminensis*; **K.** Dois indivíduos de *Paratetrapedia* sp. em flores estaminadas de *B. dentatiloba*; **L.** *Trigona spinipes* visitando flor pistilada de *B. aff. fluminensis*.

Na Tabela 3 estão relacionadas as espécies de abelhas e as respectivas espécies de *Begonia* visitadas. *Begonia integerrima* e *B. aff. fluminensis* foram as espécies com o maior número de visitantes, cinco e quatro, respectivamente. *Begonia caraguatatubensis* foi visitada por três espécies de abelhas e *B. fernandocosta* e *B. cucullata* por duas espécies. *B. dentatiloba*, *B. luxurians* e *B. valdensium* receberam somente uma espécie de abelha nas flores.

Tabela 3. Polinizadores de oito espécies de *Begonia* no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, com o número total de visitas observadas em flores pistiladas e estaminadas e porcentagem de visitas as flores pistiladas (N = número total de visitas).

	<i>B. caraguatatubensis</i>	<i>B. cucullata</i>	<i>B. dentatiloba</i>	<i>B. fernandocosta</i>	<i>B. aff. fluminensis</i>	<i>B. luxurians</i>	<i>B. integerrima</i>	<i>B. valdensium</i>
<i>Augochlorodes</i> sp.	X (33,3 %, N=21)							
<i>Augochloropsis</i> sp. 1		X					X	
<i>Augochloropsis</i> sp. 2							X (42,9 %, N=7)	
<i>Euglossa</i> sp.					X (40,0 %, N=5)		X (62,5 %, N=8)	
<i>Melipona bicolor</i>							X (2,07 %, N=145)	
<i>Melipona quadrifasciata</i>							X (16,7 %, N=48)	
<i>Neocorynura</i> sp. 1	X (23,9 %, N=159)							
<i>Neocorynura</i> sp. 2					X (4,76 %, N=21)			
<i>Paratetrapedia</i> sp.	X (16,9 %, N=236)		X (12,5 %, N=24)	X	X (16,7 %, N=12)			
<i>Trigona spinipes</i>	X	X		X	X (10,2 %, N=59)	X		X

A abelha mais comum em visita às flores de *Begonia* foi *Trigona spinipes*, sendo registrada em seis espécies (Tabela 3). Nas flores estaminadas, foi observada

manipulando os estames com as pernas e com o aparelho bucal. Nas flores pistiladas *T. spinipes* realizou visitas muito curtas, constando de breve pouso e visitas mais longas nas quais adotou comportamento semelhante ao apresentado nas visitas às flores estaminadas, manipulando os ramos do estilete, aparentemente, tentando retirar pólen depositado durante visitas anteriores. A duração da visita às flores estaminadas variou de 01 segundo a 107 segundos, enquanto que nas flores pistiladas variou de 01 até 36 segundos. *Trigona spinipes* realizou visitas em intervalos irregulares, com deslocamento entre plantas, mais lento que o das demais espécies de abelhas, tendo realizado visitas, por exemplo, a 53 flores estaminadas e a seis flores pistiladas de *B. aff. fluminensis* ao longo de cinco horas (Fig. 12). A análise estatística não revelou diferença significativa entre a duração de visitas a flores estaminadas e pistiladas.

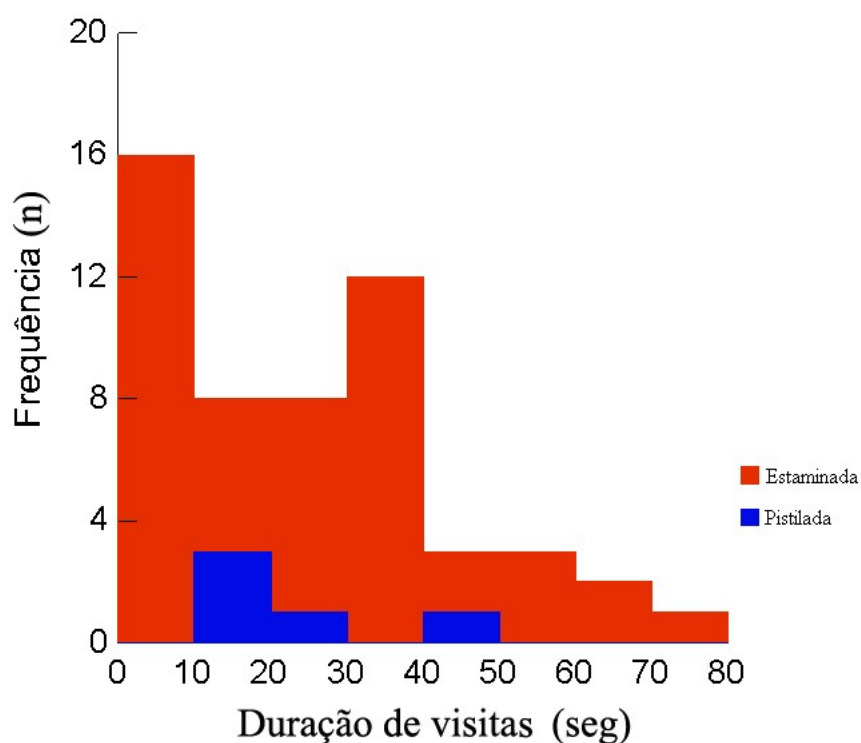


Figura 12. Histograma ilustrando a frequência e a duração das visitas de *T. spinipes* às flores de *B. aff. fluminensis*

Nas cargas de pólen das pernas de um indivíduo de *T. spinipes*, que visitou *B. cucullata*, foram identificadas, pelo menos, três espécies de pólen de angiospermas além de *Begonia*.

A abelha do grupo Tapinotaspidini, *Paratetrapedia* sp., foi o segundo visitante mais comum, sendo registrada em flores de ambos os sexos de quatro espécies de *Begonia*. Esta abelha foi a mais freqüente em *B. caraguatatubensis* e *B. dentatiloba* e a segunda mais freqüente em *B. fernandocostae* e em *B. aff. fluminensis*, nas quais utilizou a vibração para coleta do pólen. De um modo geral, suas visitas foram em intervalos regulares ao longo do período de observação, tendo realizado visitas, por exemplo, a 150 flores estaminadas e a 40 flores pistiladas de *B. caraguatatubensis* ao longo de cinco horas (Fig. 13).

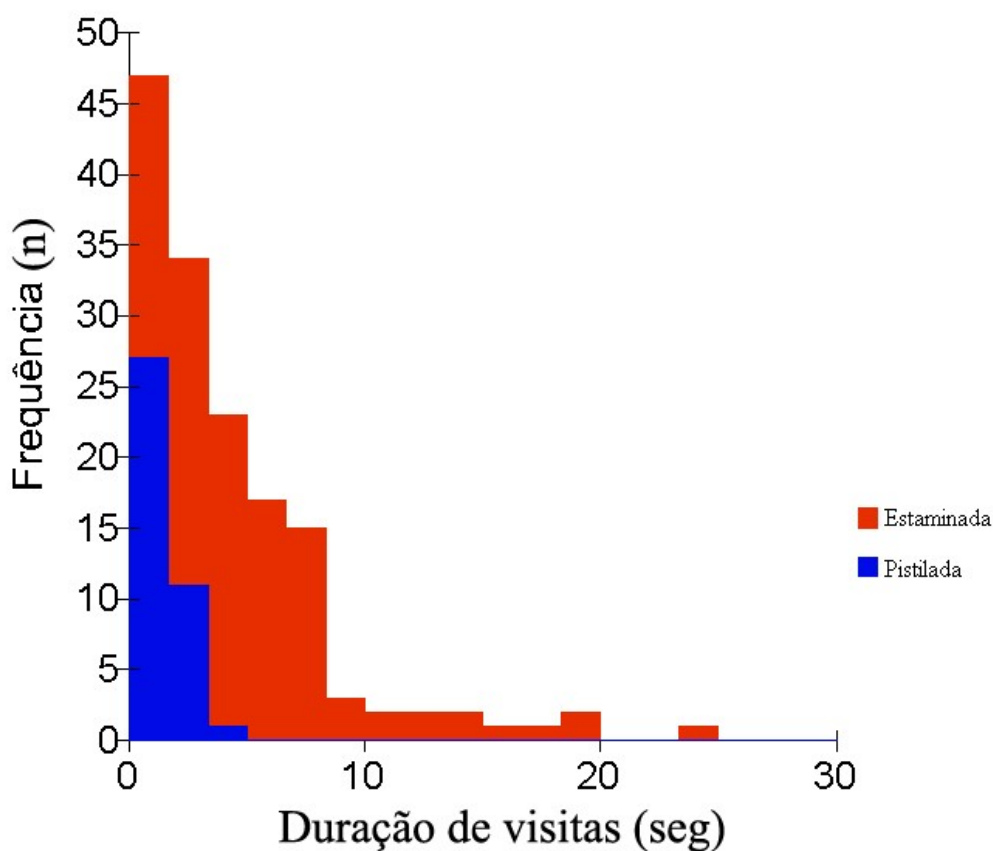


Figura 13. Histograma ilustrando frequência e duração das visitas de *Paratetrapedia* sp. às flores de *B. caraguatatubensis*.

A porcentagem de engano (visitas a flores pistiladas) de *Paratetrapedia* sp. em flores de *B. caraguatatubensis* foi de 16,9 % (Tabela 3). Neste caso, flores estaminadas foram 4,35 vezes mais visitadas mais do que as flores pistiladas, mesmo quando a razão de flores estaminadas foi menor do que de flores pistiladas (448:647); um mês após, quando havia quase um quarto de flores estaminadas em relação às pistiladas (82:324), o engano diminuiu para 4,17 %. Da mesma forma, o número de visitas também diminuiu de um mês para outro (Fig. 14).

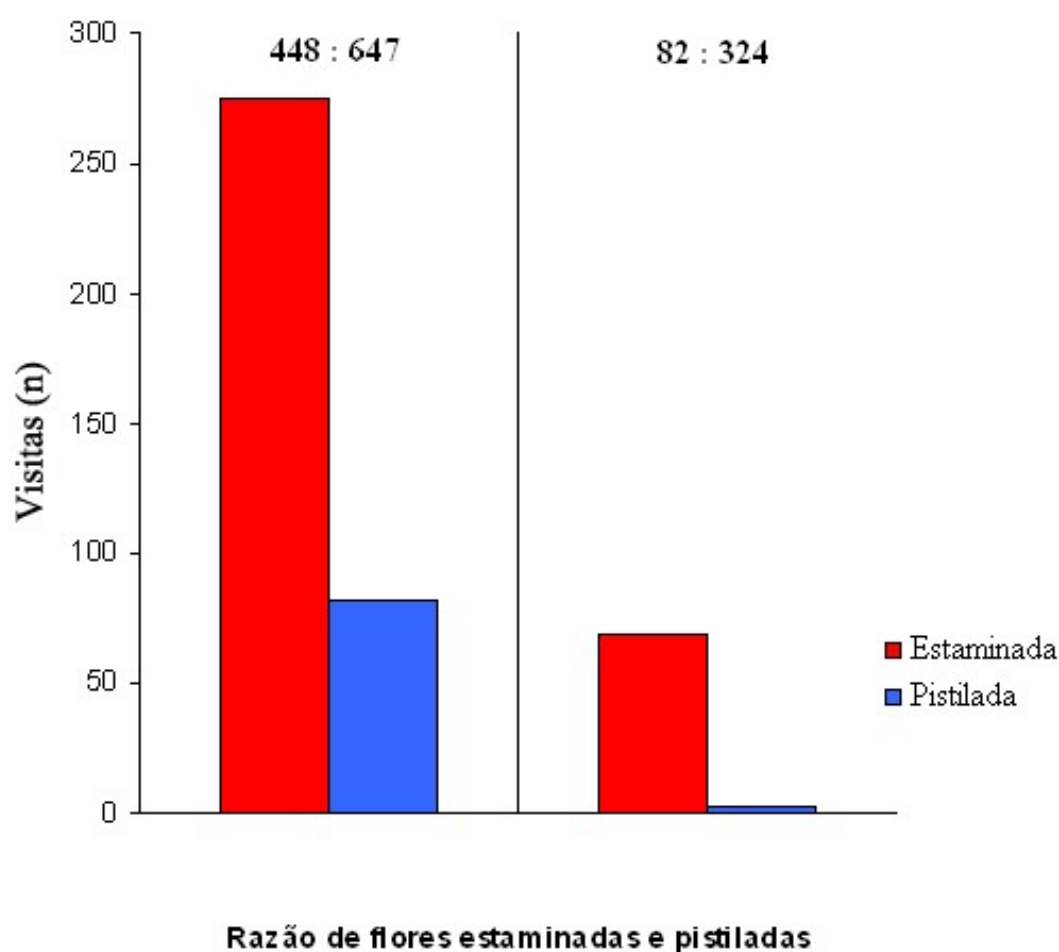


Figura 14. Número de visitas de *Paratetrapedia* sp. a flores estaminadas e pistiladas de *B. caraguatatubensis* durante dois períodos de observação ao longo da época de floração.

A análise estatística revelou diferença significativa entre a duração de visitas para flores estaminadas e pistiladas, quando a razão sexual foi 448:647 ($U = 1216$, $Z(U) = 5,6154$,

$P < 0.001$) (Fig. 13). Além disso, considerando-se todas as visitas ao longo o período de floração, existiu uma diferença significativa na duração de visitas de *Paratetrapedia* sp. para flores estaminadas e pistiladas ao longo o período de floração ($U = 1216$, $Z(U) = 6,106$, $P < 0.001$).

Abelhas do gênero *Melipona* foram observadas somente visitando *B. integerrima*, sendo o visitante mais abundante e regular (Tabela 3), principalmente nos indivíduos localizados no dossel. Para coleta do pólen as abelhas utilizaram a vibração. As duas espécies de *Melipona* registradas realizaram visitas a 180 flores estaminadas e a 11 flores pistiladas ao longo quatro horas. *M. bicolor* foi mais eficiente na discriminação de flores estaminadas e pistiladas do que *M. quadrifasciata*, apresentando um engano de 2,07 %, ao passo que *M. quadrifasciata* apresentou um engano de 16,7 % (Tabela 3). A duração de visitas para flores estaminadas foi significativamente maior do que a de visitas para flores pistiladas ($U = 286$, $Z(U) = 3,9743$, $P < 0.001$) (Fig. 15).

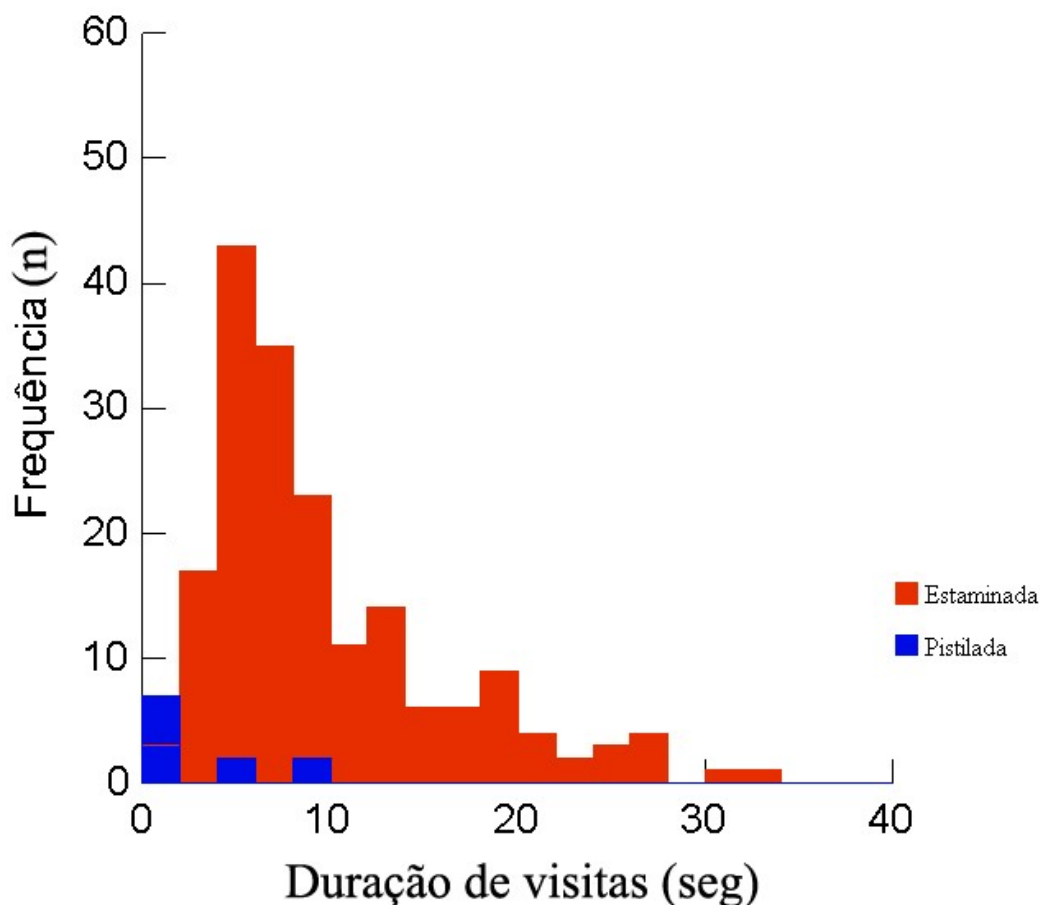


Figura 15. Histograma ilustrando a frequência e a duração de visitas de espécies de *Melipona* às flores de *B. integerrima*.

Embora *Euglossa* sp. não tenha sido um visitante comum às espécies de *Begonia* foi o terceiro visitante mais frequente em *B. integerrima* e quarto em *B. aff. fluminensis*, nas quais utilizou a vibração para coletar pólen. É interessante notar que esta espécie de *Euglossa* visitou apenas espécies de *Begonia* cujas flores se encontram entre as maiores dentre as estudadas. Este aspecto também foi observado para as abelhas de grande porte, como *Bombus*, *Xylocopa*, *Centris* e *Epicharis* que visitaram somente flores de *B. fernandocostae* e *B. integerrima*, espécies com as maiores flores.

As demais espécies de abelhas registradas neste estudo apresentaram frequências menores de visitas, mas todas realizaram visitas às flores estaminadas e pistiladas.

Polinização por vibração

As espécies de *Begonia* estudadas são protândricas e o pólen é o único recurso, de forma que as abelhas são habituadas a visitar as flores estaminadas nas quais todas as espécies, com exceção de *Trigona spinipes*, adotaram a vibração para obtenção do pólen. À medida que as flores pistiladas entram em antese as abelhas passam a visitá-las também, sendo nitidamente enganadas pela semelhança que os ramos do estilete/estigma apresentam em relação ao androceu. O engano é visível pela atividade de coleta de pólen que as abelhas apresentam durante a visita às flores pistiladas: vibram ou manipulam os ramos do estilete com as pernas. Quando as abelhas vibram os grãos de pólen do corpo são deslocados, como uma nuvem, aderindo ao estigma.



Figura 16. Polinização por vibração em *B. integerrima*: **A.** *Melipona quadrifasciata* em postura de vibração em flor estaminada; **B.** *M. bicolor* adotando postura de vibração em flor estaminada; **C.** Flor pistilada sendo visitada por *Augochloropsis* sp. 2, em postura de vibração; **D.** *Augochloropsis* sp. 2 em postura de vibração em flor estaminada.

Outros visitantes

Além de abelhas foram observadas espécies de Diptera (Syrphidae), Coleoptera e Lepidoptera, visitando tanto flores estaminadas como pistiladas, mas com baixa frequência de visitas (Diptera e Lepidoptera), visitas muito curtas (Lepidoptera) e em geral comportamento pouco adequado na coleta e transferência de pólen (Diptera, Coleoptera, Lepidoptera). Nas flores estaminadas, os indivíduos de Syrphidae retiravam pólen diretamente das anteras e também o pólen caído sobre as tépalas. Uma visita de uma mosca da família Syrphidae teve a duração de até 16 minutos e cinco segundos em um flor estaminada de *B. fernandocostae*. Nas flores pistiladas, moscas de Syrphidae apresentavam comportamento semelhante ao adotado nas estaminadas, possivelmente retirando o pólen depositado no estigma em visitas anteriores (Fig. 17 D). Espécies de Coleoptera são bastante comuns nas flores de *Begonia*, especialmente em flores estaminadas, das quais consomem o pólen (Fig. 17 B, C). As visitas das espécies de Lepidoptera sempre foram curtas (menos de um segundo) e cada indivíduo realizava uma única visita.

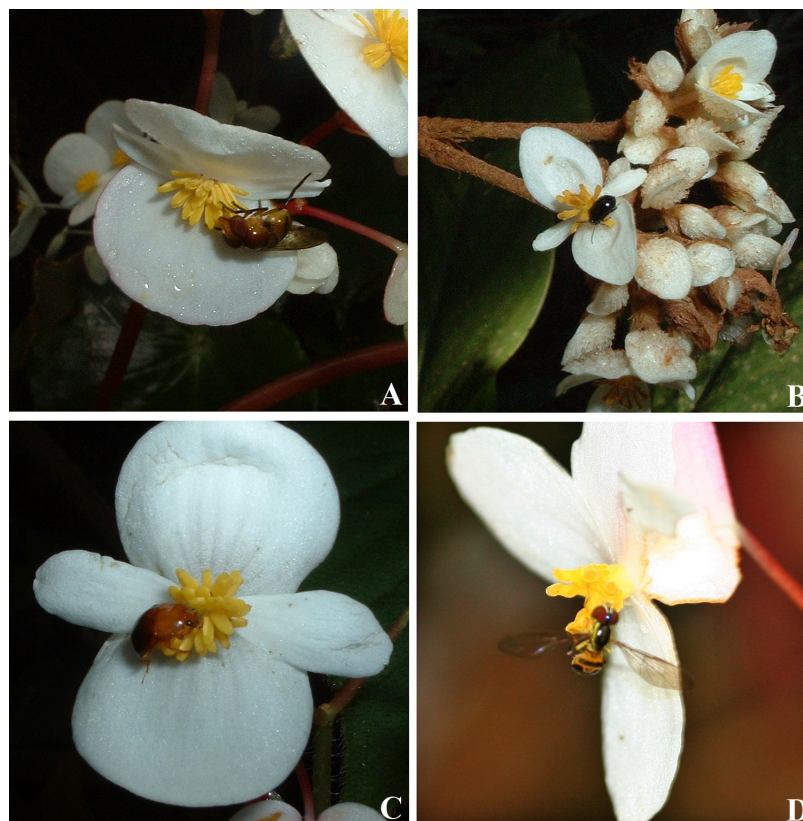


Figura 17. Outros visitantes: A. Visita de mosca em flor estaminada de *B. aff. fluminensis*; B. Besouro não identificado consumindo pólen dos estames de *B. dentatiloba*; C. Flor estaminada de *B. fernandocostae* sendo visitada por besouro não identificado; D. Flor pistilada sendo manipulada por mosca do gênero *Toxomerus* (Syrphidae).

Discussão

Fenologia e biologia floral

Os padrões fenológicos anual, subanual e contínuo nas espécies de *Begonia* estudadas estão de acordo com o descrito por Newstrom et al. (1994) e refletem uma alta diversidade nas estratégias reprodutivas dentro do gênero. Diferenças na fenologia reprodutiva são evidentes mesmo entre espécies próximas, como *B. fernandocostae* e *B. aff. fluminensis*, ambas representantes da seção *Pritzelia*.

A variabilidade de tamanho das flores entre as espécies estudadas pode ocorrer entre espécies taxonomicamente próximas. *B. caraguatatubensis* e *B. hookerana* (muitas flores pequenas) e *B. fernandocostae*, *B. aff. fluminensis* e *B. valdensium* (poucas flores grandes), todas são da mesma seção (*Pritzelia*) (Doorenbos e de Wilde, 1998), apesar disso exibem tamanhos e quantidades muito diferentes de flores. Essas estratégias divergentes podem ter resultado de forças seletivas dos polinizadores nessas espécies de *Begonia* taxonomicamente próximas, uma vez que não apresentam os mesmos polinizadores principais. Por outro lado, essas diferenças no tamanho e quantidade de flores pode ser uma característica filogenética (Schemske e Ågren 1995a). Schemske e Ågren (1995a) postularam que a diminuição na quantidade de flores por inflorescência em troca do aumento de tamanho das flores pode ser desvantajosa, pois além do tamanho das flores a quantidade de flores por inflorescência pode ser importante na atração de polinizadores.

Em todas as espécies a morfologia (quantidade e tamanho das tépalas) entre flores estaminadas e pistiladas favorece o engano dos polinizadores devido a alta semelhança entre ambos os sexos. A única exceção seria *B. itatinensis*, cujas flores pistiladas apresentam o dobro do tamanho das estaminadas. Entretanto, este aspecto também favoreceria visitas às flores pistiladas, uma vez que abelhas preferem flores de tamanho maior (Schemske e Ågren, 1995a) Embora o número de visitas às flores pistiladas seja menor do que às flores estaminadas, isto possivelmente está relacionado ao aprendizado das abelhas que reconhecem as flores sem recurso e passam a evitá-las. Entretanto a quantidade de visitas que as flores pistiladas recebem é suficiente para sucesso reprodutivo de cada espécie, o que pode ser comprovado pela alta formação de frutos em condições naturais.

A estratégia mais comum nas inflorescências é a protandria e que traz vantagens para as espécies. Uma delas é a promoção de polinizações cruzadas (Burt-Utley, 1985;

Ågren e Schemske, 1993; Jacques, 2002) e a outra é a promoção de visitas às inflorescências em fase pistilada, pois os visitantes se habitam às flores estaminadas e quando as flores pistiladas abrem, devido à sua semelhança com as estaminadas, os visitantes são enganados com facilidade.

A longa receptividade do estigma e a longa duração das flores, provavelmente são adaptações a períodos de baixas frequências de visitas, como é o caso de *B. gracilis* (Castillo et al., 2002). Além disso, a longa duração e receptividade das flores pistiladas podem facilitar a polinização, pois quanto maior for o tempo de vida da flor, maior será a chance de atrair e enganar os visitantes se estiver aberta e receptiva por um período maior (Jacques, 2002).

Como as flores pistiladas dependem do engano dos polinizadores para serem visitadas os odores florais devem exercer importante papel neste contexto (Ågren e Schemske, 1991; Schemske e Ågren, 1995). Além disso, a semelhança de odor entre flores estaminadas e pistiladas seria esperada, pois facilita o engano. A variação de odores entre as espécies de *Begonia* pode refletir a generalização do tipo floral.

Os ramos do estilete em espiral aumentam a área estigmática o que incrementa a probabilidade de polinização. As papilas estigmáticas também aumentam a área receptiva e facilitam a aderência dos grãos de pólen pelo contato direto com os polinizadores ou durante a vibração quando grãos de pólen são liberados.

A disposição das anteras rimosas, agrupadas e em grande número, facilitam a coleta de pólen por vibração pelos visitantes. As anteras de *B. integerrima* e de outras espécies da secção *Solananthera* (Buchmann, 1983; Silva e Mamede, 2001; Jacques, 2002), são poricidas e sugerimos que este tipo de antera pode excluir pilhadores e garantir a liberação de pólen ao longo a vida da flor e ao mesmo tempo encorajar o comportamento de vibração nas flores pistiladas.

A alta viabilidade de pólen é esperada para todas as espécies de *Begonia*, embora confirmada apenas em *Begonia cucullata* e *B. aff. fluminensis*. Mesmo que a produção de pólen altamente viável represente gastos energéticos, pode ser vantajoso mantê-la, uma vez que não ocorre apomixia e visitas às flores pistiladas dependem do engano dos polinizadores.

Sistemas de reprodução

A alta quantidade de tubos polínicos nas flores mantidas em condições naturais sugere que as flores pistiladas estão recebendo muitas visitas e/ou que os visitantes são eficientes na deposição do pólen. Como as visitas às flores pistiladas geralmente são menos freqüentes que às estaminadas, é provável que em uma visita a uma flor pistilada seja transferida uma grande carga de pólen. Provavelmente, em visitas realizadas em algumas flores pistiladas nas quais as abelhas vibraram, a quantidade de pólen transferida seja maior do que em visitas curtas ou de pouco contato, principalmente se levarmos em conta que o pólen é pequeno e pulverulento. Neste caso, uma visita curta pode ser suficiente para garantir deposição de alta carga de pólen. A alta quantidade de tubos polínicos comprova a eficiência dos polinizadores e é confirmada pela alta quantidade de frutos desenvolvidos em condições naturais pelas espécies de *Begonia* estudadas. Ågren e Schemske, (1991) também mencionam alta formação de frutos em condições naturais em *B. involucrata*.

A ausência de apomixia nestas espécies de *Begonia* e de geitonogamia (em espécies com inflorescências com flores de ambos os sexos abertas concomitantemente) indica sua dependência dos visitantes para reprodução. O gênero é considerado autocompatível (East, 1940; Burt-Utley, 1985; Ågren e Schemske, 1993) e o único estudo sobre reprodução em *Begonia* de Ågren e Schemske (1993) comprova

autocompatibilidade em três espécies. Entretanto, neste estudo verificamos que duas espécies provavelmente apresentam autoincompatibilidade esporofítica.

Visitantes Hymenoptera

As abelhas que visitaram as espécies de *Begonia* estudadas possuem porte adequado ao tamanho das flores e, uma vez que visitaram tanto flores estaminadas quanto as pistiladas, atuam como polinizadoras. Além disso, devido ao comportamento, frequência e duração de visitas, as abelhas foram os polinizadores principais de todas as espécies de *Begonia* investigadas. Outro fator importante para o processo de polinização é a adequação do porte das abelhas ao conjunto dos elementos reprodutivos.

Trigona spinipes, o visitante mais abundante, é conhecida como uma abelha oportunística e frequentemente age como pilhadora de recursos florais em muitas espécies de plantas (Roubik, 1989; Sazima e Sazima, 1989), aspecto que pode estar relacionado aos pousos de longa duração em flores pistiladas, quando parece estar coletando o pólen depositado nos estigmas. A característica de oportunista de forrageamento pode ser apoiada pelo fato da duração das visitas às flores pistiladas não diferir significativamente da duração nas flores estaminadas. Este comportamento oportunista também foi observado em espécies de abelhas dos gêneros *Trigona*, *Bombus* e *Melipona* em visitas às flores de *B. involucrata* (Schemske e Ågren, 1995). O deslocamento lento de *T. spinipes* entre plantas provavelmente é compensado por sua frequência de visitas. A presença de pólen de outras espécies de angiospermas nas escopas de *T. spinipes* é uma indicação do seu comportamento oportunístico, o que pode favorecer a deposição de pólen exógeno nos estigmas.

Paratetrapedia sp. pode ser considerada um dos polinizadores mais importantes das espécies de *Begonia* estudadas, pela sua frequência e diversidade de espécies de

Begonia visitadas. Devido à variedade de morfologia floral e fenologia reprodutiva das espécies de *Begonia* visitadas por esta espécie, provavelmente *Paratetrapedia* sp. visita diversas outras espécies de *Begonia* no local de estudo.

Espécies de *Melipona* provavelmente são importantes vetores de pólen nas espécies que ocorrem no dossel, como *B. integerrima*, uma vez que estas abelhas são forrageadoras freqüentes em estratos altos da floresta (Nieh, 1995; Ramalho, 2004). Pelo fato da porcentagem de engano ser maior em *Melipona quadrifasciata* do que *Melipona bicolor*, aquela pode ser considerada o polinizador mais eficiente das flores de *B. integerrima*.

A espécie *Euglossa* sp. pode ser considerada um importante polinizador de *B. aff. fluminensis* e *B. integerrima* favorecendo a reprodução cruzada destas espécies, pois são abelhas que forrageiam a longas distâncias (Janzen, 1971). Esse fato pode ser altamente relevante para *B. aff. fluminensis*, por ser uma espécie endêmica do município de Ubatuba e apresenta distribuição geográfica restrita. É provável que espécies de *Euglossa* visitem outras espécies de *Begonia* com flores similares às de *B. aff. fluminensis* e *B. integerrima*, como por exemplo *B. fernandocostae* que é simpátrica com *B. aff. fluminensis*, tem fenologia reprodutiva próxima e apresenta alta semelhança morfológica das flores e odores quase idênticos. Outros exemplos seriam *B. solananthera* e *B. radicans*, que também são trepadeiras e apresentam alta semelhança na morfologia floral com *B. integerrima*. Estas espécies ocorrem na área de estudo mas não foram estudadas. Estas abelhas apresentaram uma alta porcentagem de engano.

Polinização por vibração

A coleta de pólen por vibração executada por todas as espécies de abelhas, exceto *Trigona spinipes*, deve ser um modo de obtenção de pólen favorável nas espécies

de *Begonia* cujas anteras são rimosas, mas que não abrem completamente ou que abrem por poros, como é o caso de *B. integerrima*. As flores pistiladas também são beneficiadas pelo comportamento de vibração, uma vez que essa atividade pode favorecer a deposição de pólen nos estigmas em quantidades maiores do que a efetuada apenas pelo contato do corpo da abelha. Assim, é provável que durante a vibração uma grande quantidade do pólen aderido ao abdômen da abelha caia sobre os ramos do estilete, o que explica as grandes cargas de pólen nos estigmas e a alta quantidade de frutos em condições naturais. Este estudo confirma as informações sobre polinização por vibração em *Begonia* (Roubik, 1989) e sugerimos que este sistema de polinização predomina nas espécies de *Begonia* polinizadas por abelhas que apresentam flores estaminadas com anteras agrupadas e rimosas/poricidas.

Outros visitantes

Essas espécies não são consideradas polinizadores principais de *Begonia*, devido à baixa frequência de visitas (Diptera e Lepidoptera), visitas muito curtas (Lepidoptera) e comportamento pouco eficiente na coleta e transferência de pólen (Diptera, Coleoptera, Lepidoptera), mas pelo fato de visitarem flores de ambos os sexos podem ser considerados polinizadores ocasionais. As visitas de borboletas provavelmente foram de indivíduos jovens que ainda não reconhecem que estas espécies não possuem néctar. Os besouros podem danificar as flores em busca de pólen.

Diversidade de polinizadores

A diversidade de polinizadores registrada neste estudo difere do observado em outros estudos (Ågren e Schemske, 1991; Schemske e Ågren, 1995; Corff et al., 1998).

Segundo Ågren e Schemske (1991) uma espécie de *Trigona* realizou 98 % das visitas a *B. involucrata*, de acordo com Schemske e Ågren (1995) uma espécie de *Bombus* realizou mais de 97 % das visitas a *B. oaxcana* e segundo Corff et al. (1998) uma outra espécie de *Trigona* realizou 95 % das visitas a *B. tonduzii*. A alta diversidade de visitantes nas espécies de *Begonia* estudadas é semelhante à registrada nas flores de *B. urophylla*, que foi visitada por sete espécies de abelhas (Corff et al. 1998), pertencentes a quatro gêneros (*Augochloropsis*, *Melipona*, *Neocorynura*, *Trigona*) também presentes nas flores das espécies de *Begonia* deste estudo. A diversidade de abelhas visitantes das espécies de *Begonia* até agora estudadas, parece ser uma característica intrínseca relacionada à morfologia floral. Além disso, a diversidade de visitantes, incluindo outros tipos funcionais, como Diptera e Coleoptera, pode indicar uma tendência à generalização do tipo floral das espécies de *Begonia*.

Conclusões

- As flores das espécies de *Begonia* estudadas apresentam várias características florais que induzem os visitantes ao engano.
- A ocorrência de asincronia de floração, na maioria das espécies, entre as fases estaminadas e pistiladas promove xenogamia.
- Os visitantes mais importantes para polinização destas espécies são abelhas de pequeno a médio porte e que utilizam a vibração para coleta de pólen, mas também adotam esse comportamento nas flores pistiladas.
- Embora ocorram relativamente menos visitas às flores pistiladas, o engano dos visitantes é efetivo se considerarmos a alta produção de frutos em condições naturais e, portanto, as visitas são suficientes para o sucesso reprodutivo das espécies.

Referências Bibliográficas

- Ågren, J. e D. W. Schemske. 1991. Pollination by deceit in a neotropical monoecious herb. *Begonia involucrata*. *Biotropica* 23(3): 235-241.
- Ågren, J. e D. W. Schemske. 1993. Outcrossing rate and inbreeding depression in two annual monoecious herbs, *Begonia hirsuta* and *B. semiovata*. *Evolution* 47(1): 125-135.
- Alves dos Santos, I. 2003. Comunidade, conservação e manejo: o caso dos polinizadores. *Rev. Tecnologia e Ambiente* 8(2): 35-57.
- Armstrong, J. E. e B. A. Drummond III. 1986. Floral biology of *Myristica fragrans* Houtt. (Myristicaceae), the nutmeg of commerce. *Biotropica* 18(1): 32 – 38.
- Baker, H. G. 1976. “Mistake” pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In *Tropical Trees: Variation, Breeding, and Conservation* (J. Burley and B.T. Styles, eds.), Academic Press, New York, pp. 161-169.
- Burt-Utley, K. 1985. A revision of Central American species of *Begonia*, section *Gireoudia* (Begoniaceae). *Tulane Studies in Zoology and Botany* 25(1): 1-131.
- Castillo, R.A., C. Cordero & C. A. Domínguez. 2002. Are reward polymorphisms subject to frequency- and density-dependent selection? Evidence from a monoecious species pollinated by deceit. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 544 – 552.
- Clement, W. L., M. C. Tebbitt, L. L. Forrest, J. E. Blair, L. Brouillet, T. Eriksson & S. M. Swensen. 2004. Phylogenetic position and biogeography of *Hillebrandia sandwicensis* (Begoniaceae): A rare Hawaiian relict. *American Journal of Botany* 91(6): 905 – 917.

- Corff, J. L., J. Ågren & D. W. Schemske. 1998. Floral Display, Pollinator Discrimination, and Female Reproductive Success in Two Monoecious *Begonia* Species. *Ecology* 79 (5): 1610-1619.
- Cozzolino, S. & A. Widmer. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution* 20(9): 487 – 494.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford: IRL Press.
- Doorenbos J., S. M. Sosef & J. J. F. E. de Wilde. 1998. The sections of *Begonia*, including descriptions, keys and species lists (Studies in Begoniaceae VI). *Wageningen Agricultural University Papers* 98(2): 1–266.
- East, E. M. 1940. The distribution of self-sterility in flowering plants. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 82: 449-518.
- Faegri K, L. & van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*, 3rd rev edn. Oxford: Pergamon Press.
- Forrest, L. L. & P. M. Hollingsworth. 2003. A recircumscription of *Begonia* based on nuclear ribosomal sequences. *Plant Systematics and Evolution* 241: 193-211.
- Forrest, L. L., M. Huges & P. M. Hollingsworth. 2005. A phylogeny of *Begonia* using nuclear ribosomal sequence data and morphological characters. *Systematic Botany* 30(3): 671 – 682.
- Givnish, 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34: 959-972.
- Goodall-Copestake, W. P., D. J. Harris & P. M. Hollingsworth. 2009. The origin of a mega-diverse genus: dating *Begonia* (Begoniaceae) using alternative datasets, calibrations and relaxed clock methods. *Botanical Journal of the Linnean Society* 159: 363 – 380.

- Haber, W. A. 1984. Pollination by deceit in a mass-flowering tropical tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica* 16(4): 269 – 275.
- House, S. M. 1989. Pollen movement to flowering canopies of pistillate individuals of three rainforest tree species in tropical Austrália. *Australian Journal of Ecology* 14: 77 – 94.
- Jacques, E. L. 2002. Estudos taxonômicas das espécies brasileiras do gênero *Begonia* L. (Begoniaceae) com placenta partida. *Bol. Bot. Univ. São Paulo*.
- Kearns, C. & W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye, & N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 29: 83-112.
- Kevan, P. G., E. A. Clark, & V. G. Thomas. 1990. Insect pollinators and sustainable agriculture. *Am. J. of Alt. Agr.* 5 (1).
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Martin, F.W., 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technol.*, 34: 125-128
- Newstrom, L.E., G. W. Frankie & H. G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26 (2): 141-159.
- Nieh, J.C. & D. W. Roubik. 1995. A stingless bee (*Melipona panamica*) indicates food location without using a scent trail. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37(1): 63 – 70.

- Nimer, E. 1977. Clima. In Geografia do Brasil - Região Sudeste. IBGE. 3: 51-89.
- Pansarin, L. M., E. R. Pansarin & M. Sazima. 2008. Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. *Plant Biology* 10: 650 – 659.
- Radford, A.E., W. C. Dickinson, J. R. Massey & C. R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. New York, Harper e Row.
- Ramalho, M. 2004. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Rainforest: a tight relationship. *Acta Botânica Brasileira* 18(1): 37 – 47.
- Renner, S. S. & J. P. Feil. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* 80(9): 1100 – 1107.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, New York.
- Schemske, D. W., J. Ågren & J. Le Corff. 1995a. Deceit pollination and selection on female flower size in *Begonia involucrate*: an experimental approach. *Evolution* 49(1): 207 – 214.
- Schemske, D. W., J. Ågren & J. Le Corff. 1995b. Deceit pollination in the monoecious, neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). In: Lloyd, D. G. e Barrett, S. C. H., eds. *Floral biology studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York, Chapman and Hall, 292 – 318.
- Seitner, P.G. 1976. The role of insects in *Begonia* pollination. *The Begonian* 43: 147 – 153.
- Setzer, J. 1966. Atlas climático e ecológico do Estado de São Paulo. Comissão Interestadual da Bacia Paraná-Uruguaí, São Paulo.

- Silva, S. J. G. & M. C. H. Mamede. 2001. Begoniaceae da Mata Atlântica na Serra do Mar do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 15: 1-61.
- Sprengel, C. K. 1793. *Das Entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Vieweg, Berlin.
- Talora, D. C. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32 (4b): 811–823.
- Veloso, H. P., A. L. R. Rangel Filho & J. C. A. Lima. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. São Paulo: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE, Rio de Janeiro.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. A. J. Richards, ed., *The pollination of flowers by insects*. 89-96. Academic Press, London.
- Vogel, S. 1998. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives IV. Miscellaneous cases. *Flora* 193: 225 – 248.
- Waser, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In JONES, C.E. & LITTLE, R.J. (eds). *Handbook of experimental pollination ecology*. Van. Nostrand Reinhold, New York, pp: 277-293.
- Wiens, D. 1978. Mimicry in plants. In: Hecht, M.K., Steere, W.C. e Wallace, B. eds. *Evolutionary Biology*. New York, Plenum Press, 11: 365 – 403.