

Efeito da taxa de secreção de néctar sobre a polinização e a produção de sementes em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal

JOSÉ MILTON LONGO^{1,3} e ERICH FISCHER²

(recebido: 28 de abril de 2005; aceito: 10 de agosto de 2006)

ABSTRACT – (Effect of nectar secretion rate on pollination and seed production by *Passiflora speciosa* Gardn. flowers (Passifloraceae) in the Pantanal). We verified the effect of nectar secretion rate (NSR) on the pollinator frequency and the number of seeds per *Passiflora speciosa* Gardn. flowers in the Pantanal Wetlands. The plant was pollinated by hummingbirds and presented self-incompatibility. The NSR varied as a function of flower diameter, and number of hummingbird visits was a function of flower diameter. The number of seeds per flower of *P. speciosa* increased with the number of pollinator visits. The frequency of nectar thieves had no significant effect on seed set, but total number of hummingbird visits was negatively correlated with the total number of visits by nectar and/or pollen thieves. The overall results indicate that flower size affects NSR, which could determine the number of pollinator visits and the success of seed set per *Passiflora speciosa* flowers.

Key words - flower size, foraging, hummingbird, nectar secretion, seed set

RESUMO – (Efeito da taxa de secreção de néctar sobre a polinização e a produção de sementes em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal). Foi determinado o efeito da taxa de secreção de néctar (TSN) sobre a frequência de visitas dos polinizadores e o número de sementes por flor de *Passiflora speciosa* Gardn. no Pantanal. A planta foi polinizada por beija-flores e apresentou auto-incompatibilidade. A TSN variou em função do diâmetro da flor, e o número de visitas dos beija-flores foi função do diâmetro da flor. O número de sementes por flor de *P. speciosa* foi maior com o aumento do número de visitas dos polinizadores. A frequência de pilhadores de néctar não apresentou efeito sobre a produção de sementes, mas o número total de visitas dos beija-flores foi negativamente correlacionado com o número de visitas dos pilhadores de néctar e/ou pólen. Os resultados indicam que o tamanho da flor afeta a TSN, que por sua vez pode determinar o número de visitas dos polinizadores e o sucesso da produção de sementes em flores de *P. speciosa*.

Palavras-chave - beija-flores, forrageamento, produção de sementes, secreção de néctar, tamanho da flor

Introdução

Passifloraceae compreende espécies arbóreas, arbustivas, lianas e herbáceas. Reúne aproximadamente 600 espécies, das quais 400 pertencem ao gênero *Passiflora* L., o qual mais de 25% de suas espécies ocorrem no Brasil e menos de 10% delas fora das Américas (Killip 1938). Estudos sobre a biologia floral e a polinização de espécies de *Passiflora* indicam a predominância da melitofilia e ornitofilia sobre a quiropterofilia (Sazima & Sazima 1978, Koschnitzke & Sazima 1997, Varassin *et al.* 2001, Fischer *et al.* 2004). *Passiflora speciosa* Gardn. é liana cujas flores são auto-incompatíveis e polinizadas por beija-flores na Mata Atlântica (Varassin *et al.* 2001).

Espécies de *Passiflora* polinizadas por beija-flores oferecem néctar como única recompensa (*e.g.* Varassin *et al.* 2001, Fischer & Leal 2006). A secreção de néctar pode variar em função do local, do horário, da idade e do tamanho da flor e/ou em função de condições ambientais externas (Zimmerman & Pyke 1988, Sazima *et al.* 1994, Vicentini & Fischer 1999). A disponibilidade e a distribuição do néctar entre flores pode determinar o comportamento de polinizadores com respeito à frequência de visitas, ao número de flores visitadas e ao tempo de duração da visita (Rathcke 1992). Fischer & Leal (2006) reportam que o tamanho das flores de *Passiflora coccinea* Aubl. determina a variação da taxa de secreção de néctar e a frequência de visitas dos polinizadores.

Foram descritos a biologia floral, o sistema reprodutivo e os polinizadores e pilhadores de *P. speciosa* no Pantanal do Miranda-Abobral, Mato Grosso do Sul. Foi avaliado o efeito da taxa de secreção de néctar (TSN) sobre o sucesso reprodutivo de flores individuais desta espécie através do comportamento dos visitantes florais. Foram testadas as seguintes hipóteses: (1) que a TSN e a frequência de visitas dos polinizadores

1. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, 79070-900 Campo Grande, MS, Brasil.
2. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia, 79070-900 Campo Grande, MS, Brasil.
3. Autor para correspondência: jmlongo@nin.ufms.br

são determinadas pelo tamanho da flor (diâmetro do hipanto); (2) que a frequência de visitas dos polinizadores e pilhadores afeta o número de sementes produzidas por flor de *P. speciosa*.

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido em quatro agrupamentos de indivíduos de *Passiflora speciosa* Gardn., distantes pelo menos 1 km entre si, em vegetação ciliar do Rio Miranda, Pantanal do Miranda-Abobral, Mato Grosso do Sul (19° 34' S e 57° 01' W). A região apresenta período chuvoso de outubro a março, com pluviosidade média mensal de 200 mm, e período seco de abril a setembro (30 mm mensais), com temperaturas variando de 23 °C a 34 °C e de 8 °C a 23 °C, respectivamente (Tarifa 1986).

A biologia floral e a polinização de *P. speciosa* foram estudadas nos meses de janeiro a março de 2000 e de fevereiro a abril de 2001. O horário de antese, a modificação na posição dos elementos florais, a apresentação do néctar e a receptividade do estigma foram registrados durante o período de antese das flores. A receptividade do estigma foi verificada através da presença de exsudato na superfície estigmática e pela atividade catalítica com H₂O₂ ao longo do período de antese (Dafni 1992). A altura do androginóforo foi tomada a partir de flores conservadas em etanol 70%. O material testemunho foi depositado no herbário CGMS/UFMS, Campo Grande, Mato Grosso do Sul.

Para verificar se a taxa de secreção de néctar varia em função do diâmetro da câmara nectarífera, foram ensacadas 11 flores em pré-antese. Essas flores foram então monitoradas ao longo de um mesmo dia. Para cada flor foram medidas as concentrações de açúcares e o volume de néctar em intervalos constantes (90 min), em quatro turnos de amostragem: às 12h30, 14h00, 15h30 e 17h00. Após cada turno de amostragem, o néctar foi descartado e as flores foram novamente ensacadas para impedir o acesso de visitantes. Em cada turno, essas flores foram amostradas seguindo a mesma seqüência, de modo a manter o mesmo intervalo de tempo entre as medidas em cada flor. O volume de néctar foi tomado com microcapilar graduado (precisão ± 0,2 µL) e a concentração de açúcares no néctar com refratômetro portátil Atago® (0% - 32%). Após a última amostragem de néctar, as flores foram coletadas, sendo medido o diâmetro da base do hipanto com auxílio de paquímetro (precisão 0,1 mm). Para testar o efeito do diâmetro externo do hipanto (DIA) sobre a variação da taxa de secreção de néctar (TSN), foram feitas regressões de TSN em função de DIA para cada intervalo de tempo medido, bem como utilizando a produção total entre 11h00 e 17h00.

O sistema reprodutivo de *P. speciosa* foi estudado através de experimentos controlados (Dafni 1992). Foram escolhidos 20 indivíduos diferentes e marcado um ramo reprodutivo por indivíduo, com um único botão em pré-antese

em cada ramo. Dez botões de indivíduos diferentes foram ensacados e utilizados nos experimentos de autopolinização manual e dez botões não foram ensacados, para verificar a formação de frutos em condições naturais.

A identificação, o período de atividade e o comportamento dos animais visitantes às flores de *P. speciosa* foram registrados através de coletas, de observações diretas, de fotografias e de filmagens durante todo o período de antese das flores. Os insetos visitantes foram capturados e conservados em etanol 70%. Para os beija-flores visitantes, foi registrado o número de visitas a flores individuais. Ao final da antese, as flores foram marcadas e os frutos foram coletados após 20 dias para contagem do número de sementes presentes. Foram marcadas flores visitadas por diferentes espécies de beija-flores, bem como flores visitadas exclusivamente por *Phaethornis eurynome* (Lesson) e flores visitadas apenas por *Eupetomena macroura* (Gmelin). Foram feitas regressões para testar se a frequência de visitas dos polinizadores é determinada pelo diâmetro da flor, assim como se o número de sementes produzidas por flor é determinado pelo número de visitas de polinizadores ou de pilhadores. Foram feitas análises de correlação entre o número de visitas de polinizadores e pilhadores, para verificar relação entre esses dois grupos de visitantes florais. Foram utilizados testes de Chi-quadrado (χ^2) para verificar diferenças da proporção de frutos formados entre as flores visitadas pelos beija-flores *P. eurynome* e *E. macroura*, e análise de variância para determinar diferenças do número de sementes produzidas por flores visitadas por estas duas espécies de beija-flores. As médias apresentadas são acompanhadas do erro padrão.

Resultados

As flores de *P. speciosa* Gardn. são inodoras, solitárias e eretas; possuem zigomorfia sutil, devido ao maior espaçamento entre dois dos três filetes, e ficam destacadas da folhagem pelo longo pedúnculo e pedicelo (~10 cm). A câmara nectarífera está encerrada no hipanto, subdividida em subcâmaras protegidas por um opérculo membranáceo e rígido na parte superior. O androginóforo mede $29,1 \pm 0,16$ mm ($n = 30$) de altura e o diâmetro do hipanto $13,3 \pm 0,22$ mm ($n = 11$). As sépalas e pétalas apresentam aproximadamente 37 e 36 mm de comprimento, respectivamente. As sépalas e pétalas são vermelhas, assim como os filetes, estiletos e as extremidades das fimbrias. As fimbrias são carnosas e rígidas (~15 mm de comprimento), formando uma barreira ao acesso à câmara nectarífera.

No Pantanal do Miranda-Abobral, *P. speciosa* floresceu durante todo o período de estudo. Os ramos reprodutivos ocorreram entre 0,1 e 12 m de altura. A abertura das flores iniciava entre 8h15 e 9h00. As flores foram protândricas, uma vez que no momento da

abertura os estigmas não estavam receptivos, porém havia pólen disponível. Os estigmas estavam receptivos a partir de 9h30, permanecendo assim até às 18h00 ou 19h00. Cerca de duas horas após a abertura da flor, os estiletos iniciavam movimento para baixo, até a superfície estigmática atingir o mesmo nível das anteras, entre 11h00 e 11h30. Por volta de 15h30, os estigmas retornaram à posição anterior, ocupada no momento da abertura da flor. As brácteas, sépalas e pétalas também retornaram à posição adotada antes da abertura, fechando a flor entre 18h00 e 19h00.

As flores começaram a secretar néctar aproximadamente uma hora após a sua abertura e cessaram a produção uma hora antes de fecharem. O volume médio de néctar acumulado entre os intervalos de amostragem de 90 min foi de $6,1 \pm 0,26 \mu\text{L}$ ($n = 11$) e a concentração média do néctar foi de $21,7 \pm 0,28\%$ ($n = 11$) (figura 1). O volume não foi significativamente correlacionado ($r = 0,09$; $P = 0,79$; $n = 11$) com a concentração do néctar. A taxa média de secreção de néctar (TSN) foi de $0,068 \pm 0,003 \mu\text{L min}^{-1}$ ($n = 11$) e o diâmetro do hipanto (DIA), foi em média de $13,3 \pm 0,2 \text{ mm}$ ($n = 11$). Considerando todo volume produzido entre 11h00 e 17h00, a TSN variou em função do DIA (TSN = $-0,101 + 0,013 \text{ DIA}$; $P < 0,0001$; $r^2 = 0,97$) assim como ocorreu para análises parciais para cada classe de horário (tabela 1; figura 2). Os valores de r^2 em diferentes intervalos de amostragem (tabela 1), indicaram que 66%-76% da variação da TSN é determinada pela variação do diâmetro do hipanto (DIA). Somente no último intervalo de amostragem (15h31-17h00) não houve relação significativa da TSN = f (DIA).

A proporção de frutos formados a partir de flores autopolinizadas manualmente (0/10) foi significativamente menor ($P < 0,03$; Teste Exato de Fisher) que a proporção de frutos formados a partir de

flores visitadas em condições naturais (6/10).

As flores de *P. speciosa* foram visitadas por quatro espécies de beija-flores, *Eupetomena macroura* (Gmelin), *Phaethornis eurynome* (Lesson), *Hylocharis chrysura* (Shaw) e *Polytmus guainumbi* (Linné). Durante as visitas, essas espécies contataram os órgãos reprodutivos das flores com a parte anterior da cabeça. *Eupetomena macroura* foi o beija-flor mais freqüente em flores de *P. speciosa* no local de estudo, tendo visitado 50 das 71 flores focais (c. de 70%). A primeira visita de *E. macroura* foi registrada logo após a abertura da flor, às 8h20 e a última visita às 18h40. Após visitar algumas flores, pousava em ramos nas proximidades, geralmente em galhos mais altos. Os indivíduos de *E. macroura* defenderam territórios que incluíam flores de *P. speciosa* e de plantas vizinhas também floridas, *Helicteres guazumaefolia* H.B.K. (Sterculiaceae) e *Inga vera* (DC) T.D. Penn (Fabaceae). A média de visitas de *E. macroura* às flores focais de *P. speciosa*, foi de $3,9 \pm 0,52$; com um total de 199 visitas em 50 flores (tabela 2). *Phaethornis eurynome* visitou 34 das 71 flores focais de *P. speciosa* (c. de 48%), a partir das 8h20 até o fechamento das flores, às 19h00. Este beija-flor visitava seqüencialmente de oito a dez flores, voando em seguida para fora da mancha de *P. speciosa*. A média de visitas por flor foi de $3,9 \pm 0,44$, com 131 visitas em 34 flores (tabela 2). *Hylocharis chrysura* e *Polytmus guainumbi* foram visitantes menos freqüentes das flores de *P. speciosa*, tendo visitado dez e quatro flores, respectivamente. Entretanto, não ocorreram como visitantes exclusivos em nenhuma dessas flores. Visitaram principalmente flores localizadas em ramos mais baixos, aproximando-se das flores em vôos rápidos e realizando visitas breves (1-2 s). O número médio de visitas por flor foi de $2,1 \pm 0,3$ para *H. chrysura* e de $1,3 \pm 0,3$ para *P. guainumbi*.

O total de visitas dos beija-flores durante o período

Tabela 1. Regressões da taxa de secreção de néctar (TSN) como função do diâmetro da base (DIA) das flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) em diferentes intervalos de amostragem, no Pantanal do Miranda-Abobral.

Table 1. Regressions of nectar secretion rate (TSN) as a function of *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) flower base diameter (DIA) in different sample intervals, in the "Pantanal do Miranda-Abobral".

Intervalo	Função estimada	n	P	r ²
11h00-12h30	TSN = $-0,061 + 0,007 \text{ DIA}$	11	0,0023	0,66
12h31-14h00	TSN = $-0,099 + 0,013 \text{ DIA}$	11	0,0008	0,73
14h01-15h30	TSN = $-0,226 + 0,026 \text{ DIA}$	11	0,0004	0,77
15h31-17h00	Não significativa	11	0,1773	0,19
Secreção total	TSN = $-0,101 + 0,013 \text{ DIA}$	11	0,0001	0,97

de antese variou significativamente em função do diâmetro externo do hipanto das flores ($r^2 = 0,16$; $P < 0,001$; $n = 70$) (figura 3). O total de visitas dos beija-flores em flores individuais foi negativamente correlacionado ($r = -0,25$; $P < 0,02$; $n = 88$) ao total de visitas de pilhadores. A média de sementes por fruto foi de $118 \pm 97,1$ ($n = 41$). O número de sementes produzidas por flor aumentou assintoticamente com o aumento do número total de visitas dos polinizadores ($r^2 = 0,31$; $P < 0,001$; $n = 41$) (figura 4), entretanto, não houve efeito da frequência de pilhadores sobre a produção de sementes ($P = 0,15$; $n = 41$). Das 79 flores focais estudadas, 71 receberam visitas de beija-flores e 41 formaram frutos (57,7%). A proporção de frutos formados (19/41), dentre as flores visitadas exclusivamente por *E. macroura*, não foi significativamente diferente ($\chi^2 = 0,61$; $gl = 1$; $P = 0,43$)

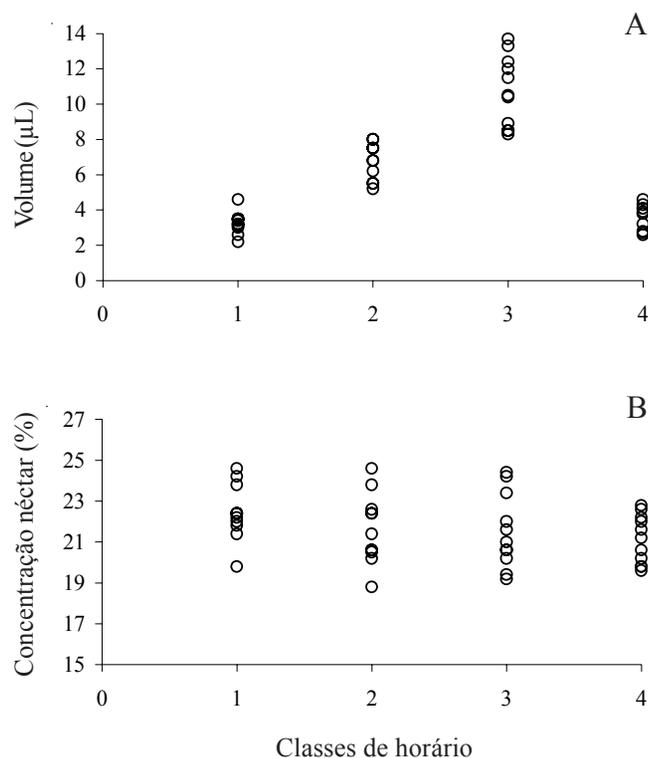


Figura 1. Volume (μL) de néctar acumulado durante 90 min (A) e concentração do néctar (%) (B) em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) em diferentes classes de horário, no Pantanal do Miranda-Abobral. Classes de horário: 1 = 11h00-12h30; 2 = 12h31-14h00; 3 = 14h01-15h30; 4 = 15h31-17h00.

Figure 1. Nectar volume (μL) accumulated during 90 min (A) and nectar concentration (%) (B) in *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) in different time classes in the "Pantanal do Miranda-Abobral". Time classes: 1 = 11h-12:30; 2 = 12:31-14h; 3 = 14:01-15:30; 4 = 15:31-17h.

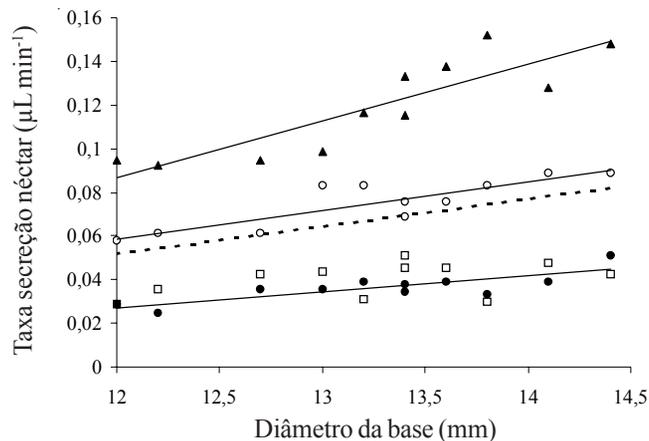


Figura 2. Taxa de secreção de néctar ($\mu\text{L min}^{-1}$) em função do diâmetro (mm) da base das flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae), em diferentes classes de horário no Pantanal do Miranda-Abobral. Linhas contínuas correspondem às funções estimadas para cada intervalo de amostragem ($\bullet = 11\text{h}00\text{-}12\text{h}30$; $\circ = 12\text{h}31\text{-}14\text{h}00$; $\blacktriangle = 14\text{h}01\text{-}15\text{h}30$; $\square = 15\text{h}31\text{-}17\text{h}00$) e a linha pontilhada representa a função estimada tomando a produção de todos os intervalos. No intervalo entre 15h31 e 17h00 a função não foi significativa e a linha de tendência não está incluída. Veja funções estimadas na tabela 1.

Figure 2. Nectar secretion rate ($\mu\text{L min}^{-1}$) as a function of *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) flower base diameter (mm), in different time classes in the "Pantanal do Miranda-Abobral". Continuous lines indicate functions estimated for each time class ($\bullet = 11\text{h}\text{-}12:30$; $\circ = 12:31\text{-}14\text{h}$; $\blacktriangle = 14:01\text{-}15:30$; $\square = 15:31\text{-}17\text{h}$), and dotted line indicates the estimated function taking the production of all time classes. In the 15:31-17h time interval, the estimated function was not significant so the line of tendency is not presented. See the estimated functions in table 1.

da proporção de frutos formados dentre as flores visitadas apenas por *P. eurynome* (9/13). Entretanto, as flores visitadas por *P. eurynome* produziram significativamente ($F_{1,26} = 4,86$; $P < 0,05$) mais sementes ($213,1 \pm 29,62$; $n = 9$) do que flores visitadas exclusivamente por *E. macroura* ($145,5 \pm 15,86$; $n = 19$).

Os insetos registrados como visitantes das flores de *P. speciosa* foram pilhadores de néctar e/ou pólen (tabela 2). Dentre os pilhadores, as abelhas *Trigona spinipes* (Fabricius), *Xylocopa* sp. e *Apis mellifera* (Linnaeus), foram as mais frequentes. *Trigona spinipes* perfurava a base do hipanto para acessar o néctar. Os Passeriformes *Saltator atricollis* (Vieillot) e *Ramphocelus carbo* (Pallas) visitaram para consumo de partes florais, pólen e anteras de duas flores abertas de *P. speciosa*.

Discussão

Passiflora speciosa Gardn. apresentou atributos florais que se ajustam aos descritos para a síndrome de

ornitofilia. A cor escarlate, a ausência de odor, a distância relativamente grande entre as partes reprodutivas e a fonte de alimento e os atributos do néctar, caracterizam essa planta como ornitófila (Faegri & van der Pijl 1980,

Tabela 2. Número de flores visitadas, médias (\pm EP) de visitas por flor, função e recurso floral utilizado por visitantes florais de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal do Miranda-Abobral.

Table 2. Number of flowers visited, mean (\pm SE) visits per flower, role and floral resource used by floral visitors of *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) in the "Pantanal do Miranda-Abobral".

Visitantes florais	Número de flores visitadas	Visitas por flor	Função	Recurso floral
TROCHILINAE				
<i>Eupetomena macroura</i>	50	3,9 \pm 0,52	Polinizador	Néctar
<i>Hylocharis chrysura</i>	10	2,1 \pm 0,28	Polinizador	Néctar
<i>Polytmus guainumbi</i>	4	1,2 \pm 0,25	Polinizador	Néctar
PHAETHORNITHINAE				
<i>Phaethornis eurynome</i>	34	3,8 \pm 0,44	Polinizador	Néctar
PASSERIFORME				
<i>Ramphocelus carbo</i>	2	-	Pilhador	Anteras
<i>Saltator atricollis</i>	2	-	Pilhador	Anteras
HYMENOPTERA				
<i>Trigona spinipes</i>	19	-	Pilhador	Pólen/Néctar
<i>Xylocopa</i> sp.	7	-	Pilhador	Néctar
<i>Apis mellifera</i>	5	-	Pilhador	Pólen
<i>Centris</i> sp.	3	-	Pilhador	Pólen

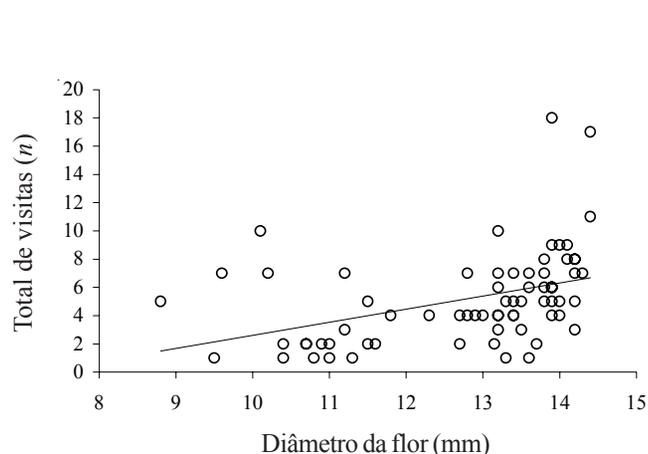


Figura 3. Número total de visitas de beija-flores em função do diâmetro (mm) da base de flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal do Miranda-Abobral ($Y = 7,7 + 0,9 X$; $r^2 = 0,16$; $P < 0,001$; $n = 70$).

Figure 3. Total number of hummingbird visits as a function of *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) flower base diameter (mm) in the "Pantanal do Miranda-Abobral" ($Y = 7,7 + 0,9 X$; $r^2 = 0,16$; $P < 0,001$; $n = 70$).

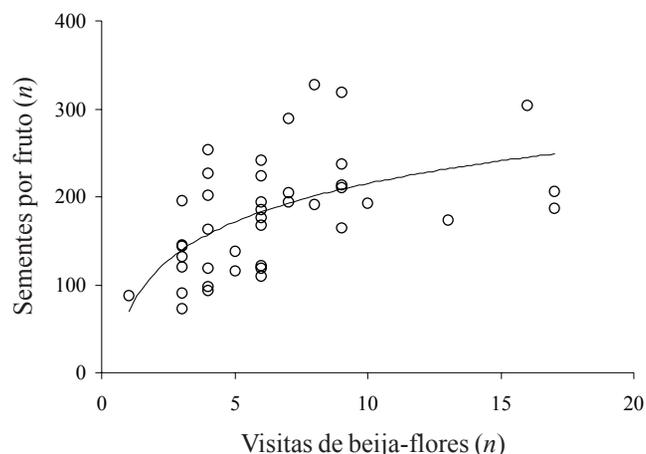


Figura 4. Número de sementes produzidas por flor de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) em função do número de visitas de beija-flores no Pantanal do Miranda-Abobral ($Y = 69,7 + 145,4 \text{ Log}(X)$; $r^2 = 0,31$; $P < 0,001$; $n = 41$).

Figure 4. Number of seeds produced per *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) flower as a function of hummingbird visits (n) in the "Pantanal do Miranda-Abobral" ($Y = 69,7 + 145,4 \text{ Log}(X)$; $r^2 = 0,31$; $P < 0,001$; $n = 41$).

Feinsinger 1983, Varassin *et al.* 2001). As fimbrias carnosas e rígidas podem impedir o acesso de pilhadores pequenos à câmara nectarífera, entretanto algumas abelhas podem perfurar a base do hipanto, como *T. spinipes* (Sazima & Sazima 1989).

No local de estudo, as flores de *P. speciosa* apresentaram néctar com concentração média de açúcares em torno de 22%, valor muito próximo ao reportado para esta espécie na Mata Atlântica e para outras flores ornitófilas (Buzato *et al.* 2000, Varassin *et al.* 2001). A concentração média de açúcares no néctar de *P. speciosa* decresceu ao longo do período de antese, ao passo que o volume aumentou durante período de 11h00 a 15h30. A diminuição do volume de néctar no último intervalo amostrado (15h31 a 17h00) pode estar relacionada ao fim da secreção e/ou à reabsorção do néctar, como registrado para *P. speciosa* na Mata Atlântica (Varassin *et al.* 2001). Essa baixa produção de néctar registrada entre 15h31 e 17h00 poderia explicar a ausência de significância da TSN = f (DIA) nesta classe de horário.

A relação significativa entre a TSN e o tamanho das flores indica que flores maiores secretaram mais néctar por unidade de tempo. De modo semelhante, *Passiflora coccinea* Aubl. (Passifloraceae), uma espécie amazônica também polinizada por beija-flores, apresentou variação da TSN em função do diâmetro do hipanto (Fischer & Leal 2006). Portanto, a utilização do diâmetro do hipanto como variável para estimar a TSN em flores ornitófilas de *Passiflora* tem se mostrado aplicável. Estudos da relação entre a TSN e o tamanho de flores quiropterófilas mostram a mesma tendência (Fischer 2000). Os experimentos de autopolinização indicaram que *P. speciosa* é autoincompatível, evidenciando a necessidade de pólen alógamo para a formação de frutos. Resultados similares foram obtidos para *P. speciosa* na Mata Atlântica e para outras espécies não ornitófilas de *Passiflora* (*P. mucronata* Lam., *P. galbana* Mast. e *P. alata* Ait.) (Varassin *et al.* 2001).

O número de visitas dos beija-flores variou significativamente em função do diâmetro da flor, entretanto a relação apresentou baixo valor para o coeficiente de regressão ($r^2 = 0,16$). Este efeito pouco marcante pode ser parcialmente explicado pela inclusão de quatro espécies de beija-flores que apresentam diferentes comportamentos de visita e, portanto, podem responder de modo diverso com respeito à variação do recurso (Feinsinger 1983). Em *P. coccinea*, visitada exclusivamente por uma espécie de beija-flor, a variação do número de visitas em função do diâmetro das flores apresentou alto valor ($r^2 = 0,81$) para o coeficiente de

regressão (Fischer & Leal 2006). Uma vez que a TSN varia em função do DIA, o maior número de visitas em flores maiores pode ser devido à maior disponibilidade de néctar. Isso implica que o comportamento de visita dos beija-flores é sensível às pequenas variações na disponibilidade e distribuição do néctar entre flores co-específicas, como registrado para flores de *P. speciosa*, *P. coccinea* e *Ipomopsis aggregata* (Pursh) V.E. Grant (Polemoniaceae) (Campbell *et al.* 1996, Varassin *et al.* 2001, Fischer & Leal 2006).

Devido à realização de visitas legítimas e ao contato com os órgãos reprodutivos das flores os beija-flores podem ser considerados os polinizadores de *P. speciosa* no Pantanal do Miranda-Abobral, assim como registrado na Mata Atlântica (Varassin *et al.* 2001). Com base na frequência de visitas das espécies de beija-flores registradas, *P. eurynome* e *E. macroura* são os principais polinizadores desta planta no local de estudo. Os beija-flores *Hylocharis chrysura* e *Polytmus guainumbi* podem ser considerados polinizadores secundários devido à irregularidade e baixa frequência de visitas às flores (Feinsinger 1983, Araujo & Sazima 2003). Considerando a auto-incompatibilidade de *P. speciosa* (Varassin *et al.* 2001, presente estudo), o comportamento de visitas de *E. macroura* poderia levar à menor produção de sementes por flor, do que o comportamento de *P. eurynome*. O comportamento territorial de *E. macroura* pode favorecer cruzamentos entre flores de um agrupamento de indivíduos, mas reduziria o fluxo de pólen entre flores de diferentes agrupamentos (Feinsinger 1983, Araujo & Sazima 2003). Adicionalmente, a territorialidade aumentaria a probabilidade de visitas repetidas às mesmas flores e, portanto, autopolinização. Por outro lado, *P. eurynome* forrageia através de rotas de visitas em plantas espaçadas e com poucas flores abertas diariamente, favorecendo a polinização entre flores de diferentes agrupamentos de *P. speciosa*. Portanto, o comportamento de visitas de *P. eurynome* promoveria a fecundação cruzada (Feinsinger 1983, Araujo *et al.* 1994). A diferença do comportamento de visitas entre estas espécies de beija-flores (Araujo & Sazima 2003) poderia, portanto, explicar a maior produção de sementes em flores visitadas por *P. eurynome* que por *E. macroura*.

A frequência dos pilhadores não teve efeito sobre a produção de sementes, indicando que os pilhadores não afetam negativamente a produção de sementes por flor de *P. speciosa* no local de estudo. Entretanto, a quantidade de visitas dos beija-flores às flores de *P. speciosa* foi negativamente correlacionada ao número de visitas dos pilhadores, apontando possível competição

entre estes grupos de visitantes pelo néctar de *P. speciosa* no Pantanal do Miranda-Abobral. Em flores de *Passiflora vitifolia* H.B.K. a exclusão de *Trigona* spp. promoveu aumento do número de visitas dos beija-flores, indicando também a competição entre polinizadores e pilhadores (Gill 1988).

O número de sementes produzidas por flor de *P. speciosa* aumentou assintoticamente em função do total de visitas dos polinizadores, sugerindo que a partir de um determinado número de visitas, a quantidade de sementes produzidas tende a estabilizar. Resultado semelhante foi reportado para *P. vitifolia*, cujo número de sementes por flor foi proporcional à quantidade de pólen alógamo depositado nos estigmas (Snow 1982). Adicionalmente, a quantidade de frutos e o número de sementes produzidas por frutos de *P. edulis* Sims tiveram acréscimo com o aumento da intensidade de polinização cruzada (Akamine & Girolami 1959).

Os resultados deste estudo indicam que o tamanho do hipanto de flores de *P. speciosa* determina 97% da variação da taxa de secreção de néctar que, por sua vez, deve afetar a frequência de visitas dos beija-flores, principais polinizadores destas flores (Varassin *et al.* 2001, Fischer & Leal 2006). O número de sementes produzidas por flor de *P. speciosa* parece ser parcialmente determinado pela frequência e comportamento de visitas dos beija-flores. Espécies territoriais, como *E. macroura*, parecem menos eficientes para a polinização de *P. speciosa* que beija-flores que forrageiam em rotas de visitas, como *P. eurynome* no Pantanal do Miranda-Abobral.

Agradecimentos – A Andréa Araujo, Maria Rosângela Sigrist e Simone Longo, pela revisão do manuscrito. A Alan Fecchio, Andréa Araujo, Rafael Arruda e Simone Longo, pela ajuda no campo. A Ubirazilda Resende do herbário CGMS/UFMS, pelo auxílio na identificação do material botânico. A Coordenadoria de Estudos do Pantanal (PROPP-UFMS), pelo apoio logístico. À Capes e ao CNPq, pelas bolsas de mestrado ao primeiro autor, e à National Science Foundation pelo financiamento.

Referências bibliográficas

- AKAMINE, E.K. & GIROLAMI, G. 1959. Pollination and fruit set in the yellow passion fruit. Technical Bulletin n° 39. Agriculture Experimental Station, Hawaii.
- ARAUJO, A.C. & SAZIMA, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 198:427-435.
- ARAUJO, A.C., FISCHER, E. & SAZIMA, M. 1994. Floração seqüencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Juréia, Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17:113-118.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- CAMPBELL, D.R., WASER, N.M. & PRICE, M.V. 1996. Mechanism of hummingbird-mediated selection of flowers width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 77:1463-1472.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination Ecology - A practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In *Coevolution*. (D.J. Futuyma & M. Slatkin, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, p.282-310.
- FISCHER, E. 2000. Polinização por morcegos Glossophaginae versus Phyllostominae em floresta de terra firme na Amazônia Central. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- FISCHER, E. & LEAL, I.R. 2006. Effect of nectar secretion rate on pollination success of *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) in the central Amazon. *Brazilian Journal of Biology* 66:29-41.
- FISCHER, E., LEAL, I.R. & GAONA, J.C. 2004. Polinização de *Passiflora nitida* (Passifloraceae) e o comportamento territorial de *Centris* spp. (Hymenoptera: Anthophoridae) em floresta de terra firme na Amazônia Central. In *História natural, ecologia e conservação de algumas espécies de plantas e animais da Amazônia* (R. Cintra, ed.). Edua / Inpa, Manaus, p.73-77.
- GILL, F.B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69:1933-1942.
- KILLIP, E.P. 1938. The American species of Passifloraceae. *Field Museum of Natural History Botanical Series* 19:1-613.
- KOSCHNITZKE, C. & SAZIMA, M. 1997. Biologia floral de cinco espécies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) em mata semidecídua. *Revista Brasileira de Botânica* 20:119-126.
- RATHCKE, B.J. 1992. Nectar distribution, pollinator behavior and plant reproductive success. In *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. (M.D. Hunter, T. Ohgushi & P.W. Price, eds.). Academic Press, New York, 113-138.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1978. Bat-pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. *Biotropica* 10:100-109.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1989. Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e conseqüências para a polinização do maracujá (Passifloraceae). *Revista Brasileira de Biologia* 33:109-118.

- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & BUZATO, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Plant Systematics and Evolution* 191:237-246.
- SNOW, A.A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia* 55:231-237.
- TARIFA, J.R. 1986. O sistema climático do pantanal: da compreensão do sistema à definição de prioridades de pesquisa climatológica. *In* Anais do I Simpósio sobre recursos naturais e socioeconômicos do Pantanal. Ministério da Agricultura, Brasília, p.9-28.
- VARASSIN, I.G., TRIGO, J.R. & SAZIMA, M. 2001. The role of production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136:138-152.
- VICENTINI, A. & FISCHER, E. 1999. Pollination of *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) by the Golden-Winged Parakeet in Central Amazon. *Biotropica* 31:692-696.
- ZIMMERMAN, M. & PYKE, G.H. 1988. Experimental manipulations of *Polemonium foliosissimum*: effects on subsequent nectar production, seed production, and growth. *Journal of Ecology* 76:777-789.