

Cuphea melvilla Lindlay (Lythraceae): uma espécie do Cerrado polinizada por beija-flores

Ana Flávia de Oliveira Melazzo¹ e Paulo Eugênio Oliveira^{1,2}

Recebido em 8/03/2011. Aceito em 7/11/2011

RESUMO

(*Cuphea melvilla* Lindlay (Lythraceae): uma espécie do Cerrado polinizada por beija-flores). *Cuphea melvilla* é uma espécie peculiar dentro de um gênero majoritariamente melitófilo. Dois agrupamentos de indivíduos, em bordas das matas de galeria do Córrego do Panga, Uberlândia, MG, foram estudados com o objetivo de investigar o sistema de polinização e sistema de reprodução da espécie na região. O estudo foi realizado de janeiro a junho de 1999. *Cuphea melvilla* é uma espécie arbustiva com características morfológicas e eventos florais que confirmam sua adaptação à polinização por beija-flores. A floração foi longa, com início em Janeiro, em plena estação chuvosa, e término em Julho, no início da seca. O tubo floral formado pelo hipanto é calcarado na base, onde se acumula o néctar produzido por nectário localizado na base do ovário. As flores são marcadamente protândricas, mas flores em diferentes fases podem ser encontradas nos racemos. Os dados mostraram que a espécie é autocompatível e não apomítica, mas devido à dicogamia marcada, necessita polinização ativa para formar frutos. *Phaethornis pretrei*, *Amazilia fimbriata*, *Thalurania furcata*, *Eupetomena macroura* e *Chlorostilbon lucidus* (fêmea) foram as espécies de beija-flores observadas visitando e polinizando as flores de *C. melvilla*. *Amazilia fimbriata* e *C. lucidus* apresentaram ocasionalmente comportamento territorial, *P. pretrei* apresentou forrageamento em linhas de captura, e *T. furcata* e *E. macroura* apresentaram forrageamento do tipo oportunístico, visitando as populações estudadas esporadicamente. *Amazilia fimbriata*, *C. lucidus* e *P. pretrei* foram considerados os polinizadores mais importantes, dada a sua constância. As características morfológicas das flores de *Cuphea melvilla* relacionadas a adaptações aos beija-flores parecem ser derivadas no gênero, sendo que a polinização por beija-flores nas distintas seções indica adaptação convergente a este modo de polinização.

Palavras-chave: autocompatibilidade, beija-flores, Cerrado, dicogamia, polinização

ABSTRACT

(*Cuphea melvilla* Lindlay (Lythraceae): a Cerrado species pollinated by hummingbirds). *Cuphea melvilla* is a peculiar species of a mostly melittophilous genus. Various aspects of the floral and reproductive biology of two groups of individuals, which occur on the edge of gallery forests on the Panga stream (in Uberlândia, southeastern Brazil), were studied. Observations were carried out during the flowering season of 1999. *Cuphea melvilla* is a shrub with floral features adapted to hummingbird pollination. It has a long flowering period, from January to July, but flowers the most during the rainy season. The flower tube of this species is of hypanthial origin, has a spur at the base, and accumulates nectar, which is produced by a nectary at the base of the ovary. The flowers were protandrous but different floral phases were present from the top to the bottom of the simple racemes. The species appears to be self-compatible but non-apomictic and needs active pollination to form fruits. *Phaethornis pretrei*, *Amazilia fimbriata*, *Thalurania furcata*, *Eupetomena macroura* and *Chlorostilbon lucidus* (female) were the hummingbird species observed visiting and pollinating the *C. melvilla* flowers. *Amazilia fimbriata* and *C. lucidus* showed occasional territorial behaviour in relation to the *C. melvilla* populations, whereas *P. pretrei* seemed to be trapliner. *Thalurania furcata* and *E. macroura* visited the studied populations sporadically. *Amazilia fimbriata*, *C. lucidus* and *P. pretrei* were considered the main pollinators for the studied populations due to their frequency. The flower features of *Cuphea melvilla* that are related to hummingbird pollination appear to be derived within the genus, and bird pollination, within different sections of the genus, indicate a convergent adaptation.

Key words: Cerrado, dichogamy, hummingbirds, pollination, self-compatibility

¹ Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, Uberlândia, MG, Brasil

² Autor para correspondência: poliveira@ufu.br

Introdução

A adaptação de flores à polinização por diferentes grupos de animais parece ter sido importante para evolução das angiospermas de uma maneira geral e para as plantas tropicais em particular. A adaptação à polinização por beija-flores envolveu mudanças morfológicas relativamente recentes e parece ter acontecido independentemente várias vezes em determinados grupos de plantas americanas (Stiles 1981; Wilson *et al.* 2006; Wolfe *et al.* 2006). Apesar de bem estudado em alguns grupos, e.g. Polemoniaceae e Passifloraceae, as adaptações morfológicas e a evolução da ornitofilia ainda são relativamente pouco estudadas para muitos grupos de plantas neotropicais.

A família Lythraceae encontra-se bem distribuída em países tropicais, mas com poucas espécies em regiões temperadas (Graham *et al.* 1993, 2005; Judd *et al.* 2008). O gênero *Cuphea* é o mais importante da família em número de espécies (Graham *et al.* 1993) e o melhor representado e de maior distribuição geográfica no Brasil (Cavalcanti 1990). No Brasil, o maior número de espécies de *Cuphea* é encontrado no Estado de Minas Gerais (Cavalcanti 1990). Este gênero é representado por plantas herbáceas, perenes e comuns à flora Neotropical, especialmente no México e América do Sul (Graham 1998a) e é diferenciado dos outros gêneros herbáceos da família por apresentar flor zigomorfa e modo único de dispersão de sementes, pela ruptura do tubo floral e exposição da placenta (Graham 1998a). Mas este gênero agrupa espécies que apresentam características morfológicas e estruturais bastante diversificadas (Graham 1998b).

Muitas espécies de *Cuphea* são polinizadas por abelhas e outros himenópteros e lepidópteros (Knapp 1993), mas algumas espécies possuem características morfológicas supostamente atrativas aos beija-flores (Graham 1990; Judd *et al.* 2008). A evolução da ornitofilia em *Cuphea* ainda é pouco estudada, mas a presença de espécies com características ornitófilas em diferentes seções do gênero (Graham 1998a) sugere polifilia e possível homoplasia na adaptação à polinização por beija-flores. O conhecimento do papel dos beija-flores e das adaptações à ornitofilia, neste gênero basicamente melitófilo, pode ser importante para o entendimento da inter-relação entre os beija-flores e plantas ornitófilas de uma maneira geral. Em *Penstemon*, por exemplo, a transição para a polinização por beija-flores ocorreu várias vezes de maneira independente (Wilson *et al.* 2006) e estudos em outros grupos podem ajudar a entender as semelhanças entre estas rotas adaptativas (e.g., Armbruster *et al.* 2009).

Cuphea melvilla é uma espécie encontrada em campos sobre solos hidromórficos nas bordas das matas de galeria no Cerrado e que apresenta flores grandes e com características ornitófilas (Graham 1990). Neste sentido, o presente trabalho teve como objetivos o estudo da biologia floral e reprodutiva de *Cuphea melvilla*, exami-

nando as características morfológicas e reprodutivas da espécie e sua relação com o comportamento dos beija-flores visitantes.

Material e métodos

O estudo foi realizado na Estação Ecológica do Panga (EEP), no município de Uberlândia, MG, entre janeiro e junho de 1999. A EEP está localizada a 30 km ao sul da cidade (19°09'20" – 19°11'10" S e 48°23'20" – 48°24'35" W) e apresenta vegetação dominada por formações abertas de Cerrado, com algumas áreas de florestas e veredas (Cardoso *et al.* 2009). *Cuphea melvilla* é encontrada em campos sobre solos hidromórficos nas bordas das matas de galeria do córrego do Panga. Estas matas de galeria e matas mesofíticas constituem o limite norte da reserva e ocupam 7% dos ca. 400 ha da EEP (Schiavini & Araújo 1989; Cardoso *et al.* 2009).

Os estudos foram realizados em dois grupos de indivíduos distantes entre si mais de 100 m, separadas por um prolongamento da mata de galeria. Apesar de separados, os dois agrupamentos, com algumas centenas de indivíduos, parecem constituir uma única população e beija-flores foram observados voando entre os dois agrupamentos. Foram marcados 16 indivíduos férteis no agrupamento 1 e 11 no agrupamento 2. As observações de campo foram realizadas principalmente no período da manhã, com idas a campo que variaram de uma a quatro visitas por semana ao longo de cinco meses. Exsiccatas de material testemunho foram depositadas nos herbários da Universidade de Brasília (UB 8022-5), da Universidade Federal de Uberlândia (HUFU) e da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia -Cenargen (CEN).

Para a caracterização da morfologia floral foram realizadas observações das plantas diretamente no campo e coletadas flores para análise em laboratório. A descrição da morfologia e eventos florais foi feita com base em registros fotográficos e desenhos esquemáticos. Uma amostra de flores foi coletada e fixada em FAA (em etanol 50%) para análises morfométricas da estrutura e peças florais. Medidas da flor foram realizadas em 20 flores frescas na fase masculina e 20 na fase feminina de pelo menos dez indivíduos diferentes, utilizando paquímetro com precisão de 0,1 mm. Foram medidos o comprimento do tubo floral (desde a base do hipanto até o ápice dos lobos do cálice), a porção livre dos estames (filetes e anteras) e o tamanho do gineceu (desde a base do ovário até o ápice do estigma). As medidas foram comparadas entre indivíduos e fases florais utilizando teste t (Sokal & Rohlf 1981). Os desenhos esquemáticos foram realizados com auxílio de lupa e câmara clara, a partir de flores previamente fixadas.

Eventos florais e a longevidade da flor foram observados no campo em flores marcadas. O registro do horário de abertura das flores foi feito no campo e em ramos floridos mantidos em água no laboratório. A receptividade estig-

mática foi estimada diretamente no campo pela atividade peroxidásica, através da aplicação de peróxido de hidrogênio (3%) nos estigmas de flores em vários estágios de desenvolvimento (Dafni 1992).

A viabilidade polínica foi estimada utilizando grãos de pólen de dez botões em pré-antese corados com carmim acético (adaptado de Radford *et al.* 1974). O material foi observado sob microscópio óptico, avaliando-se a viabilidade polínica de 300 grãos por lâmina. Para a caracterização da relação pólen-óvulo (Cruden 1977), foram contados o número de grãos de pólen de uma teca de uma das anteras de uma flor e o número de óvulos nos ovários de três botões distintos.

A concentração e o volume de néctar foram medidos em 67 flores ensacadas durante a pré-antese com sacos de organza de nylon. Foram utilizados capilares de 10 e 20 µl para medidas de volume e refratômetro de mão para medidas de concentração de açúcares (Dafni 1992). Tais medidas foram realizadas entre 7h00 e 11h00, com amostras de flores em diferentes fases de antese. As diferenças nas médias da produção de néctar em cada fase da flor foram testadas através de teste t (Sokal & Rohlf 1981).

O sistema de reprodução foi avaliado através de experimentos de polinizações controladas para os 27 indivíduos marcados nos dois grupos estudados. Foram utilizadas cerca de 50 flores para cada tipo de tratamento, distribuídas da forma o mais equitativa possível entre os indivíduos. Foram aplicados os seguintes tratamentos em flores ensacadas e emasculadas durante a pré-antese: autopolinização manual com pólen de outras flores da mesma planta (geitonogamia); polinização cruzada com pólen de plantas do outro agrupamento; e emasculação sem polinização para teste de apomixia. Foram ainda marcadas flores para avaliar a polinização natural. O sucesso de cada tratamento foi estimado pela relação entre flores utilizadas e frutos desenvolvidos. Diferenças entre tratamentos foram testadas utilizando χ^2 (Sokal & Rohlf 1981). Foi calculado o índice de auto-incompatibilidade, definido pela razão entre frutos formados por autopolinização e por polinização cruzada (ISI *sensu* Bullock 1985).

Pistilos de flores submetidas à autopolinização e polinização cruzada ($n = 5$ por tratamento/tempo) foram coletados e fixados em FAA 50% após 24 h, 48 h e seis dias após a polinização. Os pistilos foram corados em azul de anilina em tampão fosfato (adaptado de Martin 1959) e analisados em microscopia de fluorescência.

As observações dos visitantes foram realizadas durante todo o período de trabalho de campo e totalizaram *ca.* 100 h. A maioria das observações foi realizada no período da manhã ou início da tarde. Foram contabilizados os avistamentos de beija-flores na área de estudo a cada dia e o número de vezes em que os beija-flores efetivamente visitavam as flores. Como nem sempre foi possível observar diretamente as visitas, os dados de avistamentos na área foram utilizados para avaliar a ocorrência dos beija-flores

durante o período de floração. Foram calculadas as médias mensais de avistamentos e o número de visitas efetivas a cada horário do dia. Os beija-flores foram observados com auxílio de binóculo ou à vista desarmada e identificados com a utilização de chaves de identificação e ilustrações de Sick (1984) e Grantsau (1989).

Resultados

Na área de estudo, *Cuphea melvilla* é uma espécie arbustiva com cerca de 1 a 3 m de altura. Suas flores estão reunidas em inflorescências do tipo racemo, de modo que as flores mais velhas se localizam na porção inferior da inflorescência (Fig. 1A). As flores são curto-pediceladas, monoclamídeas, gamossépalas, hexâmeras, hermafroditas e com simetria bilateral. O tubo floral calcarado é formado pelo hipanto e cálice, com 12 caneluras longitudinais, de coloração vermelha, exceto o terço superior, de cor verde (Fig. 1B e 1C). As pétalas são ausentes e ocorrem apêndices intersepalícos (epicálice) em número de seis, alternos aos lobos do cálice.

Os estames, em número de 11, são adnatos ao hipanto, mas com extremidades livres. São arranjados em dois verticilos, todos inseridos quase no mesmo nível no tubo floral. Possuem filetes simples de coloração branca, cobertos por tricomas no terço superior da face interna do tubo floral. As anteras são bitecas, dorsifixas, versáteis e introrsas, com deiscência longitudinal. O ovário é súpero, bicarpelar, unilocular de paredes muito delgadas, membrano-papiráceas (*sensu* Schoenberg 1989), deixando transparecer os óvulos numerosos e de placentação central livre. O néctário possui estrutura globular e se localiza somente no lado adaxial da junção do tubo floral com o ovário (Fig. 1D).

A floração de *C. melvilla* se estendeu de janeiro a junho de 1999, mas foi mais intensa durante a estação chuvosa (final de janeiro a meados de março) com até 10 flores abertas por dia por inflorescência. No final de março, o número de flores abertas por dia diminuiu gradualmente até o final da floração, em julho.

A antese iniciou entre 04h00 e 05h00, e as flores permaneceram abertas por três a quatro dias. No primeiro dia, as flores foram funcionalmente masculinas, liberando pólen nas anteras expostas na extremidade do tubo floral e produzindo néctar. Neste período, o estilete ainda era curto e estava incluso no tubo floral (Fig. 1B e 1C). Nesta fase, o tubo floral mediu $27,8 \pm 2,78$ mm, a porção livre dos filetes e as anteras $4,5 \pm 0,94$ mm e o gineceu $21,0 \pm 3,68$ mm de comprimento ($n = 20$ flores).

A liberação de pólen começou a cessar no segundo dia, enquanto o estilete crescia para expor o estigma, sendo que a produção de néctar ainda continuou. No terceiro dia, todo o pólen já havia sido liberado, o estigma estava totalmente exposto e a superfície estigmática gradualmente mudou sua coloração de translúcida para avermelhada e a secreção de néctar diminuiu. Desta maneira,

o primeiro dia da antese pode ser caracterizado como a fase estritamente masculina da flor e o terceiro dia como a fase estritamente feminina. As flores, quando nas fases mais jovens (botão e fase masculina), posicionavam-se com abertura do tubo floral voltada para cima. Na fase feminina, as flores apresentavam tubo floral com $28,15 \pm 1,95$ mm, porção livre dos filetes e anteras com $4,3 \pm 0,80$ mm e gineceu com $29,4 \pm 2,66$ mm de comprimento ($n = 20$ flores). Apenas o tamanho do gineceu diferiu significativamente entre as fases masculina e feminina (teste t; $P < 0,001$). À medida que as flores passaram da fase masculina para a feminina, elas tenderam a adquirir uma posição na qual a abertura do tubo floral ficava voltada para baixo. Nesta posição, as flores já haviam liberado todo o pólen e o estigma estava receptivo.

Na fase masculina (1º dia), o estigma ainda se encontrava no interior do tubo, produzia pouca reação com peróxido de hidrogênio e não parecia receptivo. A atividade peroxidásica marcada começou em flores nas quais o estigma já se encontrava exposto fora do tubo floral e a liberação de pólen já havia cessado (2º dia). A reação intensa continuou nas flores de 3º dia, quando o estigma apresentava coloração bastante avermelhada.

O néctar produzido no nectário acumulava-se no cálcio, na base do tubo floral. O volume de néctar produzido por flor foi de $7,34 \pm 8,75 \mu\text{l}$ ($n = 67$) e a concentração em equivalentes de sacarose (*sensu* Inouye *et al.* 1980) foi de $23,51 \pm 8,23\%$ ($n = 47$). A produção foi maior (teste t; $P < 0,001$) na fase masculina, $7,03 \pm 1,21 \mu\text{l}$ ($n = 26$), que na fase feminina, $4,62 \pm 3,72 \mu\text{l}$ ($n = 18$). Medidas de concentração não foram feitas para a fase feminina devido ao baixo volume de néctar.

Os resultados dos testes com carmim acético indicaram uma alta viabilidade dos grãos de pólen ($93,19 \pm 7,18\%$). As flores apresentaram de 27.522 a 52.030 grãos de pólen em 11 anteras e 87 a 106 óvulos ($n = 3$). A razão pólen/óvulo (P/O) foi de *ca.* 375 grãos de pólen por óvulo. Os grãos de pólen possuem forma oblata, triangular em vista polar; são tricolpados, com poros arranjados equatorialmente, situados nos ápices dos grãos triangulares, alongados meridionalmente e equidistantes (Fig. 1E).

Os experimentos de polinizações controladas (Tab. 1) indicaram que *C. melvilla* é autocompatível, pois não houve diferença significativa entre a produção de frutos originados de autopolinização manual e de polinização cruzada (χ^2 ; $P = 0,33$). A espécie não apresenta apomixia autônoma, necessitando de polinização para formar frutos. Flores marcadas para polinização aberta mostraram alta produção de frutos (70%) em condições naturais. O fruto se desenvolve rapidamente após a polinização, protegido inicialmente pelos restos do perianto (Fig. 1F). O fruto é do tipo capsular, abrindo-se por fenda longitudinal-dorsal por onde irrompe a placenta que toma posição reflexa e libera as sementes. A placenta, que durante a exteriorização apresenta cor alva, também adquire coloração avermelhada com o tempo (Fig. 1G).

Verificou-se que em pistilos fixados 24 h após a polinização, os tubos polínicos já haviam alcançado a base do estilete. Visualmente, não houve diferenças marcadas na quantidade e no crescimento dos tubos polínicos resultantes de polinização cruzada e de autopolinização. Em todos os pistilos analisados após 48 h, os tubos polínicos já haviam chegado ao ovário e a penetração dos óvulos foi observada independentemente do tratamento.

Phaethornis pretrei (Lesson & De Lattre) (Fig. 1H), *Amazilia fimbriata* (Gmelin), *Thalurania furcata* (Gmelin), *Eupetomena macroura* (Gmelin) e *Chlorostilbon lucidus* (Shaw) (fêmea) foram os beija-flores visitantes de *C. melvilla*. Não foram registrados outros visitantes florais. Dada as diferenças de tamanho, conspicuidade e comportamento de visita, a ocorrência das espécies na área é melhor apreciada pelos dados de avistamentos (Fig. 2). Todas as espécies realizaram visitas legítimas às flores, tanto na fase masculina como na feminina. As observações de beija-flores na área foram mais frequentes no mês de março. As visitas efetivas se distribuíram irregularmente durante toda a manhã, sendo mais frequentes entre 10:00 e 11:00 horas (Fig. 3).

Phaethornis pretrei foi o visitante floral mais frequente nas flores. Indivíduos da espécie foram observados 48 vezes, agrupando todos os meses de estudo. Destas observações, 36 constituíram visitas efetivas para a polinização das flores. Indivíduos dessa espécie foram observados visitando as flores ao longo de toda a manhã, mas nunca foram observados utilizando poleiros de descanso e nem adotando comportamento de defesa de território. Indivíduos de *Amazilia fimbriata* foram avistados 45 vezes na área de estudo, sendo 26 vezes com visitas às flores. Nos demais avistamentos, essas aves permaneceram pousadas em ramos de árvores, próximas à população de *C. melvilla*. A espécie apresentou interações agressivas inter e intra-específicas, quando outros beija-flores se aproximavam ou quando visitavam flores da planta.

Indivíduos das outras espécies foram observados durante parte do período de estudo e com menor frequência. Fêmeas de *Chlorostilbon lucidus* foram avistadas 11 vezes na área, visitando flores de *C. melvilla* apenas três vezes ao longo da manhã. Esta espécie também apresentou interações agressivas e em oito dos avistamentos utilizava uma mesma árvore como poleiro de descanso. *Thalurania furcata* foi avistado 12 vezes, sempre em visitas às flores de *C. melvilla*. *Eupetomena macroura* foi visto apenas cinco vezes durante o trabalho de campo, quatro das quais em visitas às flores da planta estudada.

Discussão

Cuphea melvilla é uma espécie atípica no gênero, devido ao porte relativamente grande (até 3m de altura na área de estudo), enquanto que outras espécies do gênero alcançam, tipicamente, não mais do que 1 m (Hirsinger & Knowles 1984; Graham 1998a). Mesmo na seção *Melvilla*, as

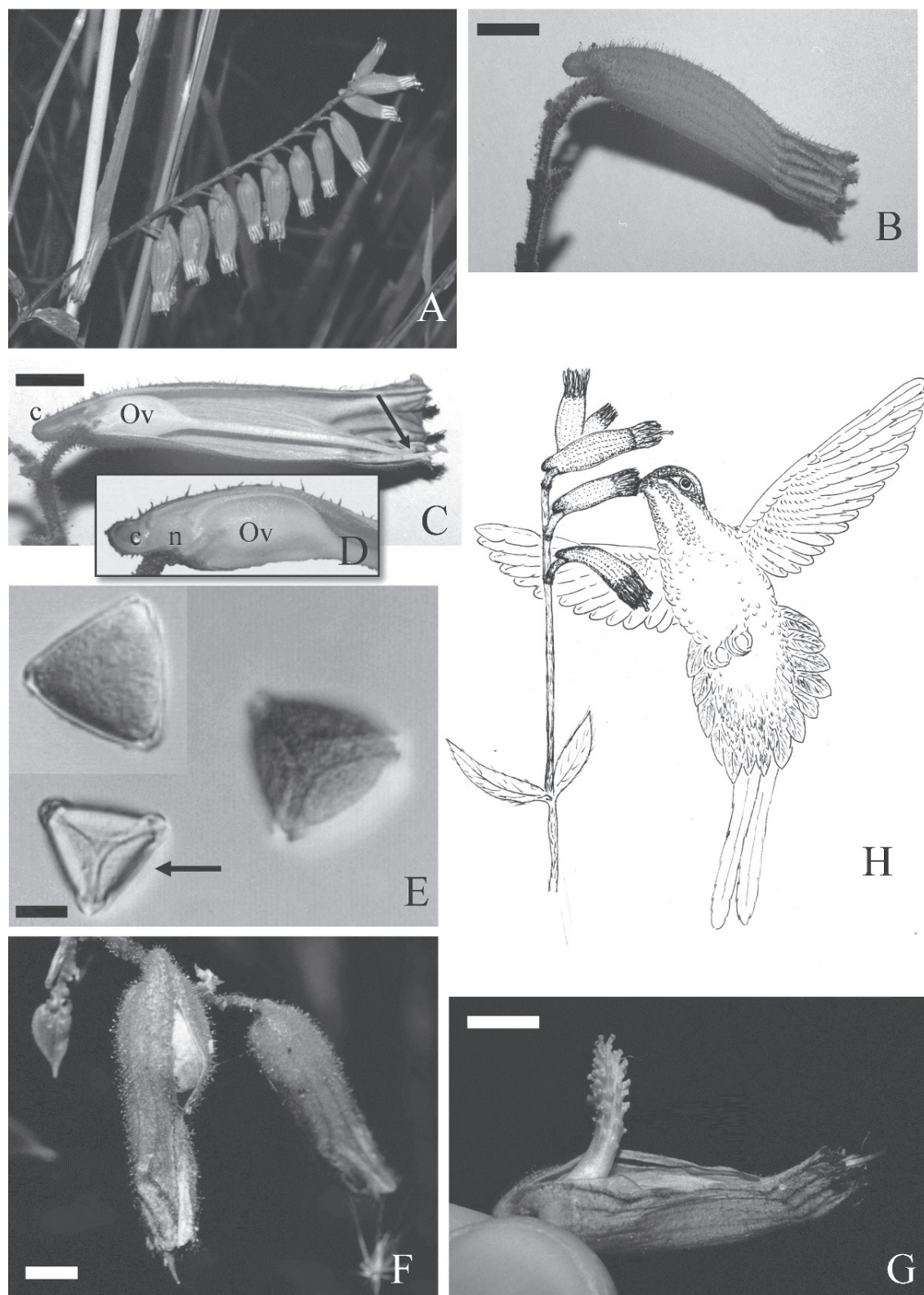
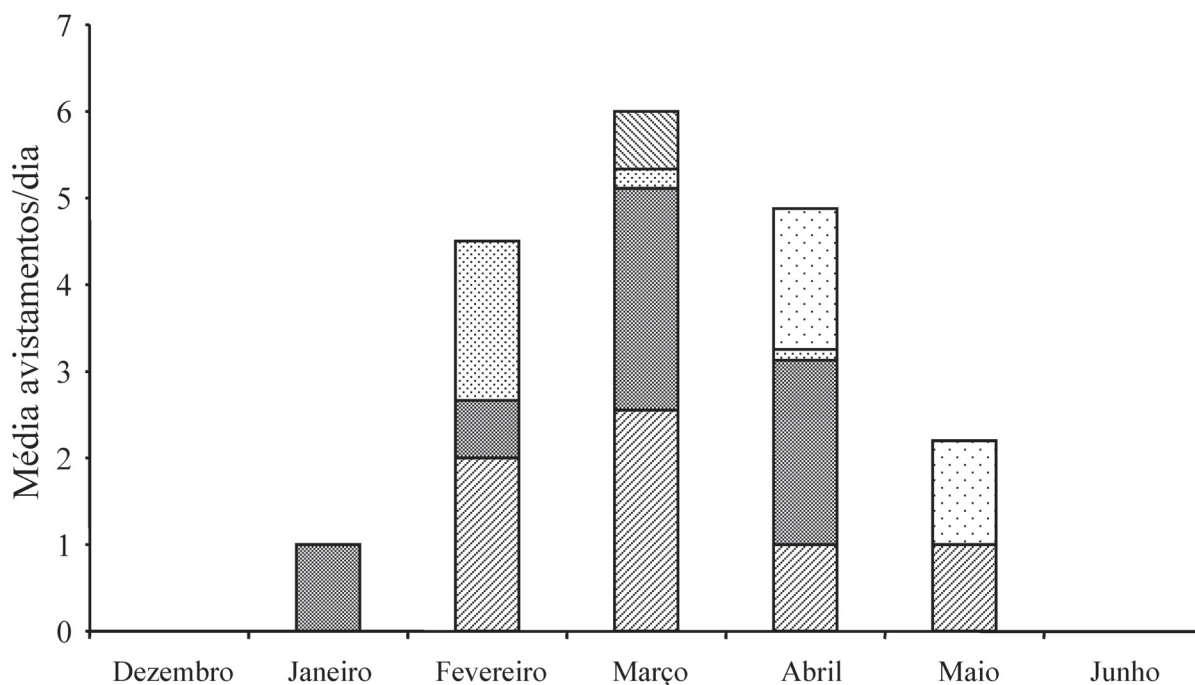


Figura 1. Características florais e biologia reprodutiva de *Cuphea melvilla* (Lythraceae) em uma área do sudeste do Brasil. A – Inflorescência com flores na fase masculina no ápice e na fase feminina na direção da base do racemo simples. B. Flor na fase masculina, com estilete e estigma ainda insertos. Escala = 5 mm. C. Corte longitudinal da flor no início da fase feminina mostrando posição do ovário (Ov) e cálcx (c), e o estigma ainda inserto (seta). Escala = 5 mm. D. Detalhe do corte longitudinal da flor mostrando o cálcx (c) e o nectário (n) na base do ovário (Ov). E. Grãos de pólen em vista polar (direita) e equatorial (esquerda). Seta mostra grão sem citoplasma e inviável. Fotos utilizando contraste de interferência (DIC). Escala = 5 μ m. F. Restos de flor apresentando ovário intumescido rompendo o tubo floral. Escala = 5 mm. G. Estrutura da placenta do fruto após a dispersão das sementes. Escala = 5 mm. H. Desenho baseado em fotografia de visita de *Phaethornis petrei* à inflorescência de *Cuphea melvilla*.

Tabela 1. Tratamentos para avaliação do sistema de reprodução em *Cuphea melvilla* (Lythraceae) em uma área de borda de Mata de Galeria, em Cerrado do sudeste do Brasil. ISI = Índice de autoincompatibilidade *sensu* Bullock (1985).

Tratamentos	Flores testadas	Frutos	
		No.	%
Polinização Natural	50	35	70 ^a
Polinização Cruzada	57	13	22,8 ^b
Autopolinização manual	50	7	14 ^b
Agamospermia	51	0	0
ISI= 0,61			

Resultados com letras iguais não diferiram significativamente quando comparados utilizando χ^2 de contingência.

**Figura 2.** Médias mensais do número de avistamentos de beija-flores nas populações de *Cuphea melvilla* (Lythraceae) durante o período de estudo. = *Chlorostilbon lucidus*, = *Eupetomena macroura*, = *Thalurania furcata*, = *Amazilia fimbriata*, = *Phaethornis pretrei*.

plantas são menores e com características florais diferentes (Graham 1990). Análises cladísticas indicam que a maioria dos caracteres florais de *C. melvilla* pode ser considerada derivada, como o nectário globular, ausência de pétalas e simetria zigomorfa (Tobe *et al.* 1998). Estas características florais de *C. melvilla* são bem diferentes das características de outras espécies do gênero, que apresentam predominantemente flores pequenas e associadas à polinização por abelhas (Graham 1990). São ainda, fundamentalmente diferentes das flores grandes de outros gêneros da família, tais como *Lafoensia*, que possui flores 12-meras polinizadas por morcegos (e.g., Sazima & Sazima 1975) e *Diplusodon*, que possui flores actinomorfas, polinizadas por abelhas (Cavalcanti 2007). As pétalas, que estão presentes na maioria das espécies das Lythraceae, são reduzidas em número ou

ausentes em algumas *Cuphea*, como na espécie aqui estudada, e em algumas outras espécies dos gêneros *Ammannia*, *Nesaea* e *Rotala* (Tobe *et al.* 1998). Mas inflorescências do tipo racemo politélicos, são características de quase todas as espécies de *Cuphea* (Graham 1998a, Weberling 1988), sendo que o desenvolvimento acrópeto faz com que se observe, numa mesma inflorescência, da base para a porção terminal, frutos em desenvolvimento, flores pistiladas, flores estaminadas e botões. Na seção *Melvilla* os racemos são simples e relativamente curtos (Graham 1990).

Cuphea melvilla possui características que mostram clara adaptação à polinização por aves já descrita para outras espécies ornitófilas no gênero (Graham 1989, 1998a). Suas flores, com hastes flexíveis e relativamente frágeis, podem ser exploradas quase que exclusivamente

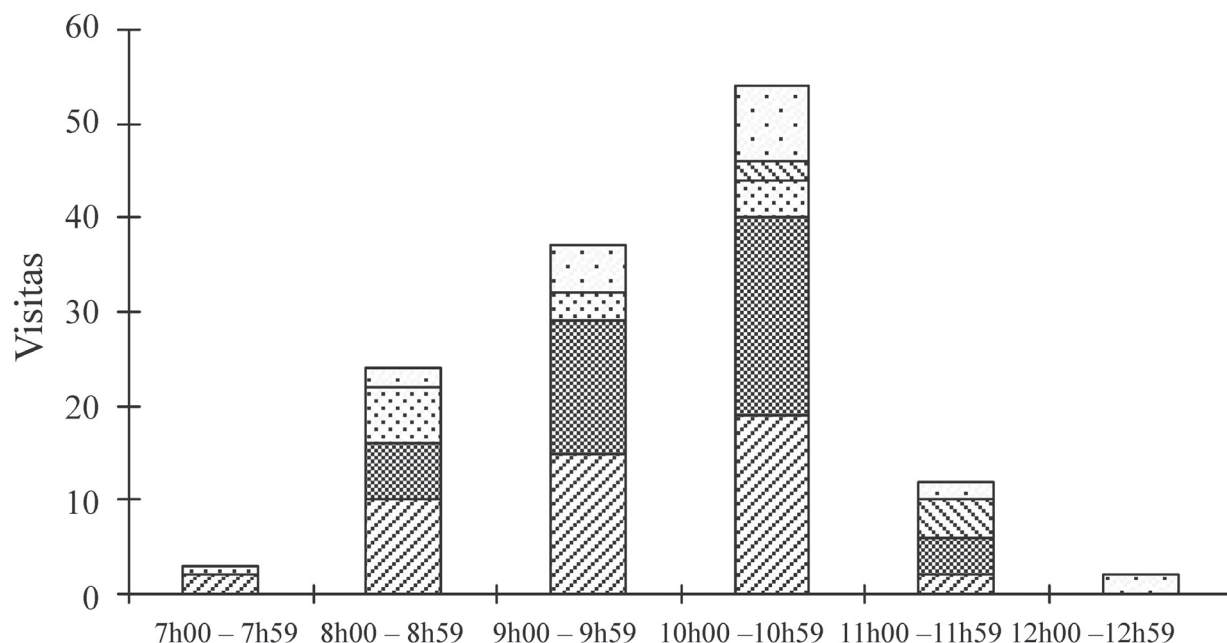


Figura 3. Número de visitas de beija-flores às flores de *Cuphea melvilla* (Lythraceae) observadas em diferentes períodos do dia. [.] = *Chlorostilbon lucidus*, [//] = *Eupetomena macroura*, [■] = *Thalurania furcata*, [■] = *Amazilia fimbriata*, [//] = *Phaethornis pretrei*.

por beija-flores. A corola tubular com coloração avermelhada e conspícua são características comuns em plantas ornitófilas (Stiles 1981; Proctor *et al.* 1996) e descritas para muitas famílias de plantas brasileiras (Franco & Buzato 1992; Passos & Sazima 1995; Buzato *et al.* 2000; Mendonça & Anjos 2003; Consolaro *et al.* 2005; Machado *et al.* 2010). A diferença na espécie aqui estudada é que o tubo floral e o pequeno cálcio são formados pelo cálice e hipanto e as pétalas são ausentes.

Cuphea seção *Melvilla* tem características heterogêneas de pólen e morfologia floral que talvez indiquem polifilia no grupo (Graham & Graham 1971). Como as espécies incluídas na seção têm flores relativamente grandes, com tubo floral mais robusto e cor vermelha, a heterogeneidade palinológica e possível polifilia podem sugerir que, mesmo no gênero *Cuphea*, a adaptação à polinização por beija-flores pode ter surgido mais de uma vez (existem espécies com flores amarelas e sem adaptações óbvias para ornitofilia na própria seção *Melvilla*, Graham & Cavalcanti 1999). Homoplasia na adaptação secundária à polinização por beija-flores parece ser comum em outros grupos, como em espécies de *Penstemon* (Scrophulariaceae), em que a adaptação à polinização por beija-flores parece ter ocorrido muitas vezes e de maneira independente (Wolfe *et al.* 2006; Wilson *et al.* 2006).

A dicogamia, ou seja, a separação temporal das funções masculina e feminina nas flores tem sido tradicionalmente tratada como meio de se evitar a autopolinização (Lloyd & Webb 1986). A protandria pode ser observada em inúmeras famílias como Asteraceae, Campanulaceae, Lamiaceae,

Fabaceae, Malvaceae e Rubiaceae (Dafni 1992) e todas as espécies de *Cuphea* seção *Diploptychia* são protândricas (Graham 1998b). Protandria e alongamento do estilete antes do início da fase feminina, comportamento praticamente idêntico ao observado para *C. melvilla*, foi observado em *Ferdinandusa speciosa* (Rubiaceae), espécie simpátrica na EEP e também autocompatível (Castro & Oliveira 2001).

A concentração de açúcar em flores primariamente visitadas por beija-flores varia tipicamente entre 20-25% em equivalentes de sacarose (Roberts 1996), o que está de acordo com o encontrado para *C. melvilla*. Em áreas de Mata Atlântica, 23 espécies de plantas polinizadas por beija-flores alcançaram uma média de concentração de açúcar de 22,1 % e o volume de néctar por flor foi em média de 16,9 µl (Sazima *et al.* 1996). O volume e concentração de néctar de *C. melvilla* foi relativamente baixo, mas semelhante ao obtido para flores de ornitófilas de *Mannettia* spp. (Rubiaceae) (Consolaro *et al.* 2005; Passos & Sazima 1995) e *Costus spiralis* (Costaceae) (Araújo & Oliveira 2007), o que caracterizaria *C. melvilla* como tendo flores agrupadas com moderada recompensa energética (“clumped moderate flowers” *sensu* Feinsinger & Colwell 1978).

A autocompatibilidade observada nos experimentos é coerente com os valores médios de P/O (Cruden 1977) e tem sido demonstrada para numerosas outras espécies ornitófilas (e.g. Castro & Oliveira 2001; Araújo & Oliveira 2006). A autocompatibilidade pode ser importante em plantas ornitófilas ocorrendo em populações mais ou menos isoladas em fragmentos de matas da região do Cerrado, pois confere flexibilidade e segurança reprodutiva (Consolaro

2004). Mas é necessário notar que a dicogamia observada deve dificultar a autopolinização automática.

Apesar de ter sido incluída entre os grupos de *Cuphea* que apresentam anomalias na morfologia polínica (Graham & Graham 1971), a espécie apresentou viabilidade polínica alta e nenhuma anomalia morfológica foi detectada nas lâminas de pólen estudadas. A ausência de diferenças marcadas no crescimento dos tubos polínicos para polinização cruzada e autopolinização indica a inexistência de mecanismos crípticos de incompatibilidade pré-zigótica. Mas não foi possível excluir a existência de depressão endogâmica ou barreiras pós-zigóticas, como observadas para outras espécies ornitófilas (e.g., Araújo & Oliveira 2007).

A alta produção natural de frutos possivelmente está relacionada ao efetivo transporte de pólen pelos beija-flores (Hicks *et al.* 1985; Araújo & Oliveira 2007). Pode-se inferir que *P. pretrei*, *C. lucidus* e *A. fimbriata* são os principais polinizadores de *C. melvilla*, pelo número de visitas realizadas às flores e pelo tipo de forrageamento. Beija-flores de bicos grandes e curvos como *P. pretrei*, apresentam tipicamente forrageamento do tipo linha de captura ("trapline"), obtendo nas suas rotas de visita alto ganho energético com um custo energético baixo (Stiles 1981) e promovendo polinizações cruzadas entre indivíduos diferentes (Araújo & Oliveira 2007). Já os beija-flores de bico curto e reto como *C. lucidus*, tendem a apresentar comportamento territorial diante de agrupamentos de plantas floridas. Espécies ornitófilas estudadas na região oferecendo recompensa energética similar foram visitadas principalmente por *P. pretrei* com comportamento de forrageamento aparentemente em linhas de captura (Consolaro *et al.* 2005; Araújo & Oliveira 2007).

Em conclusão, *Cuphea melvilla* é uma espécie autocompatível e não apomítica, com características florais peculiares e aparentemente derivadas, resultado de adaptação convergente à polinização por beija-flores dentro de um gênero majoritariamente melitófilo. Apesar de distribuição restrita no ambiente, a espécie oferece uma fonte de recursos suplementar para a comunidade de beija-flores na região.

Agradecimentos

À Dra. Taciana B. Cavalcanti (EMBRAPA/CENARGEN), pela identificação da espécie e discussão dos resultados. À CAPES, pela bolsa de Mestrado da primeira autora. A revisão dos dados e preparação do manuscrito final foi feito no âmbito de projeto FAPEMIG (CRA1689-05). O segundo autor agradece ao CNPq pela bolsa de produtividade vigente durante a realização do trabalho.

Referências bibliográficas

Araújo, F.P. & Oliveira, P.E. 2007. Biologia floral de *Costus spiralis* (Jacq.) Roscoe (Costaceae) e mecanismos para evitar a autopolinização. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 59-67.

- Armbruster, W.S.; Pelabon, C.; Hansen, T.F. & Bolstad, G.H. 2009. Macro-evolutionary patterns of pollination accuracy: a comparison of three genera. *New Phytologist* 183: 600-617.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest. *Biotropica* 17: 287-301.
- Buzato, S.; Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- Cardoso, E.; Moreno, M.I.C.; Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. 2009. Mudanças fitofisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia - MG. *Caminhos de Geografia* 10: 254-268.
- Castro, C.C. & Oliveira, P.E. 2001. Reproductive biology of the protandrous *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae) in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 167-172.
- Cavalcanti, T.B. 1990. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Lythraceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 12: 67-93.
- Cavalcanti, T.B. 2007. Diversidade e distribuição em *Diplusodon* Pohl (Lythraceae). *Fontqueria* 55: 397-404.
- Consolaro, H.N. 2004. Biologia reprodutiva de espécies de Rubiaceae de Matas do Triângulo Mineiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia - MG.
- Consolaro, H.N.; Silva, E.B. & Oliveira, P.E. 2005. Variação floral e biologia reprodutiva de *Manettia cordifolia* Mart. (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28: 85-94.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology. a practical approach*. New York, Oxford University Press.
- Feinsinger, P. & Cowell, R.K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- Franco, A.L.M. & Buzato, S. 1992. Biologia floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 52: 661-666.
- Graham, S.A. 1989. Revision of *Cuphea* sect. *Leptocalyx* (Lythraceae). *Systematic Botany* 14: 43-76.
- Graham, S.A. 1990. New species of *Cuphea* section *Melvilla* (Lythraceae) and an annotated key to the section. *Brittonia* 42: 12-32.
- Graham, S.A. 1998a. Revision of *Cuphea* Section *Diploptychia* (Lythraceae). *Systematic Botany Monographs* 53: 1-29.
- Graham, S.A. 1998b. Relações entre plantas autógamas de *Cuphea* P. Browne seção *Brachyandra* Koehne (Lythraceae). *Acta Botanica Brasiliensis* 12: 203-214.
- Graham, S.A. & Cavalcanti, T.B. 1999. The yellow-flowered species of *Cuphea* (Lythraceae), including three new taxa. *Brittonia* 51: 24-30.
- Graham, S.A.; Crisci, J.V. & Hoch, P.C. 1993. Cladistic analysis of the Lythraceae *sensu lato* based on morphological characters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 1-33.
- Graham, S.A. & Graham, A. 1971. Palynology and systematics of *Cuphea* (Lythraceae). II. Pollen morphology and infrageneric classification. *American Journal of Botany* 58: 844-857.
- Graham, S.A.; Hall, J.; Sytsma, K. & Shi, S. 2005. Phylogenetic analysis of the Lythraceae based on four gene regions and morphology. *International Journal of Plant Sciences* 166: 995-1017.
- Grantsau, R. 1989. *Os beija-flores do Brasil: uma chave de identificação para todas as formas de beija-flores do Brasil*. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- Hicks, D.J.; Wyatt, R. & Meagher, T.R. 1985. Reproductive biology of distylous partridgeberry, *Mitchella repens*. *American Journal of Botany* 72: 1503-1514.
- Hirsinger, F. & Knowles, P.F. 1984. Morphological and agronomic description of selected *Cuphea* germplasm. *Economic Botany* 38: 439-451.
- Inouye, D.W.; Favre, N.D.; Lenum, J.A.; Levine, D.M.; Meyers, J.B.; Roberts, M.S.; Tsao, F.C. & Wang, Y.Y. 1980. The effect of non-sugar constituents on estimates of nectar energy content. *Ecology* 61: 992-995.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2008. *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. 3 ed. Porto Alegre, Artmed.
- Knapp, S.J. 1993. Breakthroughs towards the domestication of *Cuphea*. Pp. 372-379. In: Janick, J. & Simon, J.E. (Eds.). *New Crops*. New York, Wiley.

- Lloyd, D.G. & Webb, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. **New Zealand Journal of Botany** **24**: 135-162.
- Machado, A.O.; Silva, A.P.; Consolaro, H.; Barros, M.A.G. & Oliveira, P.E. 2010. Breeding biology and distyly in *Palicourea rigida* H. B. & (Rubiaceae) in the Cerrados of Central Brazil. **Acta Botanica Brasilica** **24**: 686-696.
- Machado, I.C. & Sazima, M. 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica** **18**: 27-33.
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technology** **34**: 125-128.
- Mendonça, L.B. & Anjos, L. 2003. Bird-flower interactions in Brazil: a review. **Ararajuba** **11**: 195-205.
- Passos, L. & Sazima, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Manettia luteo-rubra* (Rubiaceae). **Botanica Acta** **108**: 309-313.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. Portland, Timber Press.
- Radford, A.E.; Dickson, W.C.; Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. **Vascular plant systematics**. New York, Harper & Row Publishers.
- Roberts, W.M. 1996. Hummingbirds' nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. **Animal Behaviour** **52**: 361-370.
- Sazima, I. & Sazima, M. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Ciência e Cultura** **27**: 406-416.
- Sazima, I.; Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in Southeastern Brazil. **Botanica Acta** **109**: 149-160.
- Schiavini, I. & Araújo, G. 1989. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. **Sociedade e Natureza** **1**: 61-66.
- Schoenberg, M.M. 1989. Morfo e histogênese de flor, fruto e semente em *Cuphea calophylla* ssp. *mesostemon* (Koehne) Lourt. **Estudos de Biologia** **19**: 3-48.
- Sick, H. 1984. **Ornitologia brasileira**. Brasília, Ed. UnB.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. **Biometry**. New York, Freeman.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Gardens** **68**: 323-351.
- Tobe, H.; Graham, S.A. & Raven, P.H. 1998. Floral morphology and evolution in Lythraceae *sensu lato*. Pp.329-344. In: Owens S.J. & Rudall P.J. (Eds.) **Reproductive biology**. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Weberling, F. 1988. The architecture of inflorescences in the Myrtales. **Annals of the Missouri Botanical Gardens** **75**: 226-310.
- Wolfe, A.D.; Randle, C.P.; Datwyler, S.L.; Morawetz, J.J.; Arguedas, N. & Diaz, J. 2006. Phylogeny, taxonomic affinities, and biogeography of *Penstemon* (Plantaginaceae) based on ITS and cpDNA sequence data. **American Journal of Botany** **93**: 1699-1713.
- Wilson, P.; Castellanos, M.C.; Wolfe, A.D. & Thomson, J.D. 2006. Shifts between bee- and bird-pollination among penstemons. Pp. 47-68. In: Waser N.M. & Ollerton J. (Eds.). **Specialization and generalization in pollination systems**. Chicago, University of Chicago Press.