

Ana Maria Alves de Oliveira

Reprodução e Citogenética de
Espécies de Passiflora



1910000727



ANA MARIA ALVES DE OLIVEIRA

REPRODUÇÃO E CITOGENÉTICA DE ESPÉCIES DE *PASSIFLORA*

Tese apresentada para obtenção do grau de
Doutor em Ciências, no Curso de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas, Área de
Concentração em Genética do Instituto de
Biociências, Letras e Ciências Exatas da
Universidade Estadual Paulista "Júlio de
Mesquita Filho"-UNESP.



727/96

São José do Rio Preto
São Paulo
1996



Este trabalho foi realizado nos Departamentos de Biologia e Botânica do Instituto de
Ciências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de
Mesquita Filho" - UNESP, Campus de São José do Rio Preto

Orientador: Prof. Dr. James Robert Coleman



Este trabalho foi realizado nos Departamentos de Biologia e Botânica do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"- UNESP, Campus de São José do Rio Preto.



Dedico

*ao grande companheiro Jacó César, pelas idéias e energia, o
apoio e o amor*

aos meus filhos, Gustavo, Guilherme e Augusto com amor

*aos meus pais Ignis e Arcírio e irmãos pela harmonia,
liberdade e carinho*

AGRADECIMENTOS

Impossível agradecer aqui a todos aqueles que conviveram comigo e colaboraram para a conclusão deste trabalho, contudo, expresso minha gratidão a todos que se tornaram responsáveis pelas condições nas quais foi possível sua realização.

Em especial ao Prof. Dr. James Robert Coleman, amigo e grande pesquisador, meu agradecimento pela orientação segura, dedicação e apoio constantes que muito contribuíram para a minha formação científica, pelos incentivos e grande entusiasmo que enriqueceram-me como pessoa e como profissional.

Ao Prof. Dr. João Carlos de Oliveira e às Profas. Dras. Eliana Fomins Margis, Maria Aparecida Maria-Moreira e Maria Tereza Vilela de Azeredo Oliveira, pela atenção e valiosas sugestões durante a análise e interpretação dos dados.

Aos Chefes dos Departamentos de Botânica, Prof. Dr. Arys Tenfuss Campbell, e Biologia, Prof. Dra. Maria Tereza Vilela de Azeredo Oliveira, pela ajuda e cessão das dependências e equipamentos necessários para a realização deste trabalho.

Aos professores dos Departamentos de Biologia e Botânica, pelas inúmeras orientações e experiências profissionais que proporcionaram meu amadurecimento científico.

Ao Prof. Dr. João Carlos de Oliveira, do Departamento de Fitotecnia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, UNESP, pelo fornecimento das sementes de Passiflora, pelos conselhos e estímulo.

Ao Prof. Antonio Carlos de Oliveira, do Departamento de Estatística e Computação, pela orientação e auxílio durante a análise estatística.

Aos Professores Roberto José Faria Feres, Dr. Jorge Luis Machado Diniz e Dr. Jorge Luis Machado Diniz, da Faculdade de Ciências e Letras de São Paulo, pela identificação dos dados.

À Profa. Dra. Cláudia Márcia A. Carareto, da quem recebi especial ajuda durante a análise estatística dos dados, pelo apoio e incentivo.

À Profa. Dra. Mary M. Itoyama, amiga e grande companheira que incentivou-me durante todos estes anos de vida acadêmica, pela disponibilidade, dedicação e paciência e valiosas sugestões e incentivos durante a realização deste trabalho.

"A ciência é conhecimento cumulativo. Cada geração de cientistas trabalha para enriquecer o tesouro congregado por seus predecessores. Uma descoberta feita hoje não pode ter significado ou mesmo não será compreensível por si mesma, mas ela fará sentido associada às que foram conhecidas antes."

Dobzhansky (1974)

AGRADECIMENTOS

Impossível agradecer aqui a todos aqueles que conviveram comigo e colaboraram para a concretização deste trabalho, contudo, expresso minha gratidão a todos que se tornaram responsáveis pelas condições nas quais foi possível sua realização.

Em especial ao Prof. Dr. **James Robert Coleman**, amigo e grande pesquisador, meu agradecimento pela orientação segura, dedicação e apoio constantes que muito contribuíram para a minha formação científica, pelos incentivos e grande entusiasmo que enriqueceram-me como pessoa e como profissional.

Ao Prof. Dr. **João Carlos de Oliveira** e às Profas. Dras. **Eliana Fornis Martins**, **Maria Aparecida Marin-Morales** e **Maria Tercília Vilela de Azeredo Oliveira**, pela atenção e valiosas sugestões durante a análise da pró-forma.

Aos Chefes dos Departamentos de Botânica, Prof. Dr. **Atys Tenfuss Campbell**, e Biologia, Profa. Dra. **Maria Tercília Vilela de Azeredo Oliveira**, pela acolhida e cessão das dependências e equipamentos necessários para a realização deste trabalho.

Aos professores dos Departamentos de Biologia e Botânica, pelos incentivos, conhecimentos e experiência profissional que proporcionaram meu amadurecimento científico.

Ao Prof. Dr. **João Carlos de Oliveira**, do Departamento de Fitotecnia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinária de Jaboticabal, UNESP, pelo fornecimento das sementes de *Passiflora*, pelos conselhos e estímulo.

Ao Prof. **Antonio José Manzato**, do Departamento de Ciências da Computação e Estatística, deste Instituto, pelos esclarecimentos e sugestões durante a análise estatística.

Aos Professores do Departamento de Zoologia, deste Instituto, Dr. **Reinaldo José Fazzio Feres**, pela assessoria na coleta dos insetos, Dr. **Arif Cais** e Dr. **Jorge Luis Machado Diniz** e ao Dr. **João Maria F. Camargo**, do Departamento de Ecologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, pela identificação dos insetos.

À Profa. Dra. **Cláudia Márcia A. Carareto**, de quem recebi especial ajuda durante a análise estatística dos dados, pelo seu empenho, incentivo e amizade.

À Profa. Dra. **Mary M. Itoyama**, amiga e grande companheira que incentivou-me durante todos estes anos de vida acadêmica, pela disponibilidade, dedicação e paciência e, valiosas sugestões e inestimável ajuda na finalização deste trabalho.

À Profa. Dra. **Lilian Madi Ravazzi**, pelo convívio amigável e solidário durante os momentos de dificuldades e realizações.

À funcionária **Maria Helena C. de Sá**, pela disponibilidade e atenção, sendo responsável pela realização dos serviços fotográficos e pelo auxílio técnico-laboratorial, pela amizade e carinho.

Ao funcionário **Izabelino Fávaro**, pelo carinho e responsabilidade com que executou os serviços de manutenção do canteiro experimental e, pela amizade.

À Profa. Dra. **Neusa Taroda Ranga**, pela amizade, interesse e apoio na leitura da Pró-forma.

À Profa. Dra. **Alba Regina de Abreu Lima Catelani**, querida amiga e grande incentivadora, pelo empenho e dedicação na execução dos gráficos, pelo esforço inestimável no auxílio da edição final do texto e, principalmente, pelo companheirismo e convívio solidário.

À amiga Profa. **Maristela Sanches Bertasso Borges**, pelo seu empenho e interesse na valiosa leitura do texto, com expressivas sugestões e, pela amizade.

Às amigas e grandes companheiras de curso **Fádua Rosana Coelho Hitz, Lilian Castiglioni Ruiz, Mara Garcia Tavares**, pela presença constante nestes anos de pleno convívio e amizade e principalmente pela presença e ajuda durante a finalização deste trabalho, que foram imprescindíveis.

Ao amigo Prof. **Marcelo Ferreira Lourenço**, pela incalculável ajuda e dedicação, principalmente, durante a digitação do texto e análise estatística dos dados e à Profa. **Sheila Vayego**, pela presença companheira e encorajadora.

Aos amigos Prof. **Sebastião Taboga** e **Valéria Stranguetti**, pela colaboração eficaz na confecção das pranchas e pelas valiosas sugestões.

Aos amigos do Curso de Pós-Graduação, cujos nomes seriam demasiados e muitos os predicados, pelo convívio maravilhoso, companheirismo e alegria em tê-los como incentivadores constantes, em especial à **Ana Silvia, Mônica, Yara, Andréa Rossit, Andréia Bortuci, Érika, Rosa, Patrícia, Nilce, Valéria, Dorotéia, Eny e Sirlei**.

Aos Coordenadores do curso de Pós-Graduação, Prof. Dr. **Wladimir João Tadei** e Profa. Dra. **Hermione Elly Melara de Campos Bicudo**, pelo exemplo de profissionalismo e dedicação.

À **Nanci A. Pereira**, chefe da Seção de Pós-Graduação, e aos funcionários **Onilda N. O. Okasaki** e **Oscar J. Marques**, pela atenção e pelos serviços prestados.

À **Olinda Vacari T. Luchezi**, Diretora Técnica do Serviço de Biblioteca e Documentação, deste Instituto, às bibliotecárias, **Maria do Carmo Junqueira**, pela orientação e revisão das referências bibliográficas, **Wilse Teresinha B. A. Soares, Gislaíne de Lourdes Gameiro** e aos funcionários **Elza Mitico Sato** e

Rogério Pereira Vaz, pela dedicação e presteza no atendimento dos serviços de comutação bibliográfica.

À funcionária **Soraia F. R. Soares**, pelo desenho dos ideogramas e trabalho xerográfico, e a **Maria Aparecida A. de Marchi**, pelo serviço de encadernação da pró-forma.

Ao **José Maria de Almeida**, gerente do Pólo Computacional, deste Instituto, e aos funcionários **Sandra, Guilherme, Batista, Queiroz e Nicola**, pela atenção e presteza nos atendimentos.

Aos funcionários dos Departamentos de Biologia, em especial à **Simone C. Fernandes, Olga B. Pelicer, e Laura N. A. Pinheiro** e de Botânica, **Vilma T. S. Strengari**, pela colaboração e amizade nestes anos de convívio, e **Ademir O. Veschi**, ainda, pela presteza nas observações dos dados de germinação durante o mês que precisei ausentar-me.

À direção do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto - UNESP, pelas condições materiais que possibilitaram a realização deste trabalho.

À Reitoria e Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, em especial à Coordenação do PICD, da Universidade Federal do Acre, cujo apoio possibilitou o cumprimento do Programa de Doutorado.

À Profa. **Maria do Carmo Cunha Forneck**, chefe do Departamento de Ciências da Natureza, da Universidade Federal do Acre, pelo apoio e incentivo, sempre com o objetivo de estimular a qualificação de seus docentes.

Desejo, sobretudo, os maiores agradecimentos aos principais responsáveis pela minha realização, como cidadã e profissional e, pela concretização de mais um ideal, aos meus pais, **Arcírio e Ignis**, pela dedicação e solidariedade.

Ao **Jacó César Piccoli**, companheiro e amigo, que mesmo distante, sempre me incentivou, colaborando durante todos estes anos, sendo responsável pela documentação fotográfica das espécies estudadas.

Aos meus filhos **Gustavo Cauê, Guilherme Cretã e Augusto Nauê**, que mesmo sem perceber contribuíram para o cumprimento de mais uma etapa importante da minha vida.

À Deus, por mais um ideal alcançado.



ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO.....	1
1. Aspectos da Biologia Reprodutiva.....	1
2. Aspectos Citogenéticos Gerais.....	9
3. A Família Passifloraceae e o Gênero <i>Passiflora</i> : Caracterização Geral.....	11
4. Aspectos Citogenéticos do Gênero <i>Passiflora</i>	16
5. Objetivos.....	21
II. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
1. Material Vegetal.....	22
2. Biologia Reprodutiva.....	34
3. Análises Citogenéticas.....	37
4. Análises Estatísticas.....	39
III. RESULTADOS.....	40
1. Biologia Reprodutiva.....	40
1.1. Floração e Frutificação.....	40
1.2. Autopolinização e Auto-incompatibilidade.....	45
1.3. Produção de Frutos em Situação de Polinização Livre.....	49
1.4. Produção de Sementes.....	60
1.5. Produção, Viabilidade de Grãos de Pólen e Razão Pólen/Óvulo.....	67
1.6. Germinabilidade de Sementes.....	74
2. Estudos Citogenéticos.....	77
2.1. Análise do Cariótipo de <i>P. cincinnata</i>	79
2.2. Análise do Cariótipo de <i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	83
2.3. Análise do Cariótipo de <i>P. giberti</i>	89
2.4. Análise do Cariótipo de <i>P. coccinea</i>	97
2.5. Números Cromossômicos de <i>P. coriacea</i> e <i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	105
2.6. Análise Comparativa dos Cariótipos.....	107
2.7. Estudos de Meiose.....	109
IV. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	111
V. RESUMO.....	130
VI. SUMMARY.....	133
VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	135
VIII. APÊNDICE.....	148

I. INTRODUÇÃO

1. Aspectos da biologia reprodutiva

Os indivíduos de uma população apresentam variações, sendo mais adaptados os portadores de características vantajosas para sua sobrevivência e reprodução. Um caráter, quando adaptativo, aumenta no indivíduo que o possui a possibilidade de contribuir com descendentes para a constituição da geração seguinte.

A adaptação, como processo, ocorre continuamente em resposta às variações ambientais. Segundo Dobzhansky (1956), um caráter adaptativo é uma característica estrutural ou funcional ou, ainda, um aspecto do desenvolvimento do organismo que o habilita a sobreviver e reproduzir-se. A reprodução sexuada é reconhecida como um mecanismo capaz de aumentar a variabilidade genética e a probabilidade de serem produzidos indivíduos que respondem melhor a ambientes em transformação (Willson, 1983).

A reprodução sexuada, em plantas, compreende três fases distintas: a. a polinização, que se efetiva com a transferência do pólen (gametófitos masculinos) para a superfície estigmática receptiva e a subsequente fertilização; b. a dispersão da progênie após a fertilização; c. a germinação da semente e o estabelecimento da plântula (Faegri & van der Pijl, 1971). Estas fases agem num conjunto que pode ser caracterizado como a estratégia reprodutiva da planta. A eficiência de cada fase limita o processo reprodutivo e os indivíduos têm que ajustar a alocação de recursos em cada uma, de modo a otimizar a reprodução como um todo (Lloyd, 1980a).

No sistema reprodutivo sexual, no caso de plantas com flores hermafroditas, ocorre a autopolinização, se o pólen da flor aderir e germinar no estigma receptivo desta mesma flor. Se ocorrer a autofecundação, é efetuada a autogamia. Por outro modo, se o estigma de uma flor receber o pólen de outra flor, ocorre polinização cruzada e a fertilização é dita alógama. Se a polinização cruzada envolve flores de uma mesma planta, ocorre geitonogamia e se for entre flores de plantas diferentes, diz-se xenogamia (Percival, 1969). Faegri & van der Pijl (1971) consideraram geitonogamia equivalente à autogamia, no entanto, envolve o mesmo esforço por parte do polinizador que na xenogamia.

A autopolinização tem ampla distribuição entre as Angiospermas, com

predominância em plantas herbáceas e anuais, conforme Grant (1975). A autogamia é uma condição derivada da alogamia e, provavelmente, originou-se das plantas cuja polinização era feita por abelhas e borboletas (Stebbins, 1950; Grant, 1975).

De modo geral, as plantas exibem uma diversidade de sistemas reprodutivos, variando de autopolinização obrigatória em associação com autocompatibilidade, à polinização cruzada obrigatória em conjunto com auto-incompatibilidade (De Nettancourt, 1977), o que resulta em vários graus de transição entre autogamia e alogamia, principalmente quando há combinação de hermafroditismo com auto-incompatibilidade (Grant, 1975). Assim, a auto-incompatibilidade é definida como a inability de uma planta funcionalmente bissexual produzir zigotos após a autopolinização (Becerra & Lloyd, 1992).

No caso de auto-incompatibilidade, a autofertilização é bloqueada por uma reação de rejeição entre o pólen e o estigma do mesmo indivíduo. A germinação ou penetração do tubo polínico é impedida por uma barreira fisiológica (Bateman, 1952). A inibição do crescimento do tubo polínico é devida a presença de um gene S, que determina as relações de compatibilidade-incompatibilidade e, muitas formas alélicas diferentes deste gene são possíveis em diferentes plantas da mesma espécie (Bateman, 1954; 1955; De Nettancourt, 1977). Tais sistemas de incompatibilidade tornam impossível a autofecundação e agem para promover a troca de genes entre plantas (Bateman, 1952).

Dos sistemas que favorecem a alogamia, o mais comum é a incompatibilidade que pode ocorrer tanto em espécies hermafroditas, como nas espécies monóicas. O monoicismo só se torna um mecanismo que força obrigatoriamente a polinização cruzada, quando combinado com a auto-incompatibilidade (Grant, 1975).

A prevalência de sistemas de auto-incompatibilidade é, provavelmente, devida às pressões seletivas para a manutenção de variabilidade genética, pois todos os sistemas de incompatibilidade mantêm um alto nível de heterozigosidade (Bawa, 1974; Heslop-Harrison, 1975; Frankel & Galun, 1977).

Os sistemas genéticos de auto-incompatibilidade, quando determinados pelo genótipo haplóide do grão de pólen, são considerados gametofíticos, enquanto que, a incompatibilidade esporofítica é controlada geneticamente, por genótipos diplóides do esporófito que produziu o grão de pólen (Heslop-Harrison et al., 1974; Bell, 1995). Conforme Heslop-Harrison (1983), o sistema gametofítico é mais amplamente distribuído entre as Angiospermas do que

o esporofítico e este, geralmente, é considerado como sendo originado do primeiro (Zavada & Taylor, 1986).

Há interferência do pólen sobre o estigma da própria flor, em plantas auto-incompatíveis, podendo reduzir o sucesso reprodutivo, tanto masculino quanto feminino, o que ocorre em consequência do espaço reduzido para a recepção do pólen compatível e da resultante falta de fecundação de óvulos (Broyles & Wyatt, 1993; Morse, 1994). Isto resulta, conseqüentemente, na redução do número de frutos produzidos e/ou na produção de frutos com poucas sementes ou sementes pouco vigorosas (Bertin & Sullivan, 1988).

Em algumas espécies, as plantas produzem seus frutos e sementes após a autopolinização, porém, podem discriminar o próprio pólen na presença de pólen competitivamente superior, favorecendo o pólen oriundo da polinização cruzada (Bowman, 1987, Baker & Shore, 1995).

A diversidade dos sistemas reprodutivos em plantas tem sido atribuída à seleção pela otimização da recombinação genética. Entretanto, estes sistemas reprodutivos, tal como hermafroditismo (incluindo heterostilia), podem ser considerados como padrões diferentes de alocação de recursos relativos às funções paterna e materna visando otimizar o sucesso reprodutivo parental, de diferentes modos. Estes diferentes padrões de alocação podem produzir, em grande parte, respostas à competição reprodutiva resultante de seleção natural, determinadas muitas vezes pelo comportamento do polinizador (Bawa & Beach, 1981).

Cruden (1977), sugeriu que a compreensão dos sistemas reprodutivos requer, além das análises habituais de polinizações controladas e naturais, a investigação minuciosa de alguns aspectos como: número de grãos de pólen por antera, a viabilidade dos grãos de pólen, o crescimento do tubo polínico, a razão de produção de grãos de pólen por óvulo, as dimensões do ovário, a determinação do período de receptividade do estigma, dentre outros. De acordo com Webb (1979) estas características respondem diferentemente às pressões seletivas.

Segundo Willson (1983), as plantas, além de alocar seus recursos (energia, nutrição mineral e água) para a manutenção dos processos reprodutivos, assim como, os eventos da meiose, recombinação, substâncias químicas relacionadas à reprodução, mecanismos de dispersão do pólen e sementes, atividades estas que envolvem um alto custo energético, também distribuem recursos para as atividades de manutenção e crescimento da planta.

O valor reprodutivo de um indivíduo é a expectativa de descendência



futura (Fisher, 1930). Ao formular o conceito de esforço reprodutivo, como a quantidade de energia que o organismo destina ao processo de reprodução, Fisher (op. cit.) considerou importante saber, não só que mecanismos fisiológicos dividem apropriadamente os nutrientes destinados às gônadas e ao resto do organismo, para desenvolvimento e manutenção, mas também que circunstâncias ambientais e da história da vida poderiam tornar mais proveitosa a destinação de uma parcela maior ou menor dos recursos energéticos. O aumento do esforço reprodutivo de um organismo pode ocorrer pela redução da energia gasta no crescimento ou na manutenção, com conseqüente aumento na proporção de energia destinada à reprodução. A seleção favorecerá um genótipo com um certo nível de esforço reprodutivo se ele aumentar o valor adaptativo do indivíduo que exhibe este fenótipo (Doust, 1980; Willson, 1983).

De acordo com Willson (1983), um genótipo que determina alto nível de esforço reprodutivo, juntamente com altos custos necessários à manutenção, provavelmente seria eliminado rapidamente da população pela seleção natural, a menos que recursos adicionais estivessem disponíveis no momento.

No entanto, as plantas utilizam-se de mecanismos que regulam o investimento energético durante o período reprodutivo. Stephenson (1984) declarou que tais mecanismos atuam através de abortos de frutos jovens, mudança no número de flores produzidas, alteração do número de sementes produzidas por fruto e alteração na biomassa das sementes e frutos.

O hábito e o sistema reprodutivo das plantas implicam em diferentes estratégias reprodutivas. Vários tipos de estratégias reprodutivas contribuem para o valor adaptativo relativo de uma planta com reprodução sexual. Estratégias sexuais que maximizam o valor adaptativo, obtido a partir do esforço reprodutivo gasto durante uma sessão da reprodução sexual, têm sido pouco estudadas (Lloyd, 1980a).

O valor adaptativo é uma medida relativa da eficiência reprodutiva, pois genótipos ou populações são comparadas entre si. O valor adaptativo é definido como a contribuição média que indivíduos de um dado genótipo fazem para o conjunto gênico da geração seguinte, comparada à contribuição dos indivíduos de outro genótipo, tomado como referência (Dobzhansky, 1967).

Segundo Lloyd (1980a), investimentos em diferentes estruturas reprodutivas (inflorescências, flores e frutos) não são independentes, mas dentro do conjunto de cada uma destas estruturas há competição por recursos e, a condição

relativa de cada unidade pode ser determinada por sua posição na planta e pela estratégia de alocação de recursos da planta como um todo. O investimento materno é controlado, não somente pelo número de frutos que amadurecem, mas também pelo número de óvulos e sementes, dentro de cada flor e fruto.

As plantas maximizam seu valor adaptativo materno durante uma sessão reprodutiva, pelo ajustamento da quantidade do investimento dos seus recursos disponíveis, no decorrer dos seguintes estágios sequenciais: período de determinação do número de flores, período de desenvolvimento dos ovários antes da antese, e durante a maturação dos frutos, após a antese (Lloyd, 1980a).

O valor adaptativo, em plantas, é maximizado por compromissos adaptativos, associados com a reprodução, e cada um envolvendo custos e benefícios (Bookman, 1983). A abscisão de flores e frutos controla um complexo rol de custos e benefícios que determinam a produtividade e a biomassa de sementes e frutos, o intervalo entre as sessões reprodutivas e o padrão de crescimento das plantas (Stephenson, 1981).

O aborto, em larga escala, de flores e frutos imaturos é considerado um fenômeno comum nas Angiospermas (Stephenson, 1980; Willson & Schemske, 1980; Bawa & Webb, 1984; Sutherland & Delph, 1984; Guittian, 1993). A proporção de flores que se desenvolve em frutos maduros varia consideravelmente entre as espécies, sendo que a porcentagem de aborto de flores e frutos varia de 1 a 100% (Lloyd, 1980b; Lloyd et al., 1980; Stephenson, 1981).

Segundo Udovic & Aker (1981), o aborto de frutos apresenta as seguintes funções adaptativas: a. regulação da produção de sementes - o número de descendentes produzidos durante uma sessão reprodutiva é um importante componente da estratégia reprodutiva de um organismo; b. resposta ao estresse - o aborto de frutos pode ser uma resposta fisiológica a ambientes severos, aumentando a probabilidade de sobrevivência da planta, pela redução dos custos metabólicos; c. eliminação seletiva - o aborto pode ser um mecanismo para eliminar frutos indesejáveis, ou seja, frutos com óvulos abortados ou não fertilizados, sementes geneticamente inferiores ou danificadas por predadores ou patógenos, podendo assim, a planta alocar mais recursos para outros frutos ou para o crescimento vegetativo.

Lloyd (1980a) e Stephenson (1980), também consideraram o aborto como importante componente na regulação da produção de sementes, através da redução do número de frutos, uma vez que os recursos disponíveis seriam



direcionados para o desenvolvimento de sementes mais vigorosas. Estes autores também concordam que a regulação durante o estágio de maturação dos frutos seja importante, pois proporciona uma vantagem adicional uma vez que possibilita uma eliminação seletiva de frutos inferiores. O aborto seletivo, portanto, pode ser um mecanismo genético de regulação da qualidade da prole (Lloyd, 1980b; Stephenson, 1984; Sutherland, 1986).

Wiens (1984) definiu tamanho da prole, em plantas, como o número médio de sementes maduras por fruto. A redução do tamanho da progênie em plantas superiores é geralmente atribuída a fatores ecológicos, tais como: estresse ambiental, falta de polinização ou polinização inadequada, controle materno e a função de dispersão. O autor chamou a atenção para o fato de que, em condições naturais de polinização, espécies de polinização cruzada, geralmente têm razão semente/óvulo e razão fruto/flor inferiores em relação às espécies autopolinizadas. Se uma carga mutacional contribui para a perda dos produtos de fertilização em plantas de polinização cruzada, o aborto de sementes individuais será determinado pelo genótipo do zigoto.

Sutherland (1986), em estudos sobre fatores que controlam a razão fruto/flor, em plantas hermafroditas, preocupou-se com a disponibilidade de pólen em função dos limites de recursos e com o valor adaptativo da função masculina (doação de pólen).

Um custo comum da reprodução é a produção de excesso de ovários e frutos jovens, acima do número que normalmente desenvolve em frutos maduros (Lloyd, 1980a; Stephenson, 1981). Os benefícios ganhos pela produção deste excesso são geralmente relacionados com a causa da falta de frutificação. Se a produção de frutos é limitada pela insuficiência de polinizadores, o excesso de flores em uma inflorescência serviria para atrair um número maior de polinizadores (Stephenson, 1979; Willson & Price, 1980; Udovic, 1981). Se ovários ou frutos danificados por herbívoros ou doenças são abortados, o excesso funcionaria como reserva destes órgãos (Janzen, 1977; Stephenson, 1981; Ehrlén, 1991). Bookman (1983) entre muitos outros, considerou que o excesso de flores é uma estratégia para aumentar a produção de pólen.

Conforme Charlesworth (1989), além das Angiospermas produzirem muito menos frutos maduros do que flores, os frutos, também freqüentemente contêm menos sementes do que o número de óvulos que estão disponíveis para a fertilização. Uma possibilidade óbvia, é que algumas flores não recebem pólen

suficiente para fertilizar todos os seus óvulos. Segundo Snow (1982), em espécies auto-incompatíveis, os polinizadores podem depositar grande quantidade de pólen da própria flor em seu estigma, o que impede a ocorrência de fertilização por pólen compatível. Nas espécies autocompatíveis, os óvulos fertilizados pelo pólen da mesma flor podem produzir sementes inviáveis, reduzindo a produção de sementes na natureza. Achados preliminares indicam que as taxas de aborto de frutos, produtos de autopolinização, são consideravelmente superiores às taxas de abortos de frutos de polinização cruzada.

Stephenson (1981), considerou que mesmo ocorrendo abundância de pólen compatível sobre os estigmas, frutos e sementes freqüentemente são abortadas. O gasto de energia com a maturação dos frutos em excesso, seria maior do que a que a planta gastaria com a abscisão, propiciando assim, um cancelamento de investimentos futuros (Stephenson, 1981; Udovic & Aker, 1981).

A polinização mal sucedida pode ser responsável pela abscisão de flores, porém, a insuficiência de pólen não necessariamente acarretaria abortos de frutos em grande escala. Webb (1979) e Bawa & Webb (1984), consideraram o conjunto de abscisão de flores e aborto de frutos como responsável pela variação na produtividade entre populações e entre os períodos reprodutivos.

A proporção de frutos jovens que amadurecem é dependente de fatores extrínsecos, tais como condições de temperatura, predação das sementes e a habilidade da planta alocar os recursos necessários para o crescimento e desenvolvimento. Muitos agentes abióticos e bióticos danificam frutos e promovem a abscisão. A abscisão seletiva de frutos danificados pode ser vista como um mecanismo por meio do qual as plantas deixam de investir em frutos que provavelmente não contribuiriam com bons descendentes, nas gerações futuras, mesmo que continuassem a receber recursos (Stephenson, 1981).

A abscisão seletiva de frutos com poucas sementes pode ser considerada devido à produção insuficiente de hormônios de crescimento que mobilizam recursos para o desenvolvimento dos frutos (Udovic, 1981). Considerando a vantagem da maturação de frutos com muitas sementes, Lee & Bazzaz (1982) levantaram a hipótese de que: há menos gastos de recursos no pericarpo, há relação positiva entre o número de sementes e dispersão e também entre o número de sementes e o grau de competição entre os grãos de pólen e entre os óvulos.

Alguns frutos jovens sofrem abscisão devido a anormalidades

genéticas ou de desenvolvimento. No entanto, muitos abortos de frutos não danificados parecem ser uma resposta a recursos limitados, o que leva à competição entre frutos, acarretando uma diminuição com relação ao número de frutos iniciados (Willson & Price, 1977; Stephenson, 1980; Wyatt, 1980; Udovic & Aker, 1981).

Assim, a evidência da abscisão de flores e aborto de frutos imaturos, como resposta a recursos limitados, é substancial. Não ocorrendo o aborto, os poucos recursos seriam distribuídos entre muitos frutos e suas sementes teriam seu peso extremamente reduzido, o que causaria profundos efeitos na dispersão, germinação e maturação das plântulas (Stephenson, 1981).

A maturação seletiva minimiza a quantidade de recursos perdidos por abscisão, uma vez que são eliminadas as estruturas que receberam menor parcela de investimento de recursos, enquanto são preservadas estruturas com maior investimento. Vantagens espacial e temporal não são absolutas, sugerindo que outros fatores influenciam o padrão de maturação dos frutos. Variação natural na quantidade de pólen depositado sobre o estigma, também leva a uma variação no número de sementes e, isto ocorrendo, os frutos com um número inferior de sementes provavelmente abortarão (Bertin, 1981).

Doust & Harper (1980) e Harder et al. (1985) relataram que a quantidade de pólen que atinge os estigmas de flores visitadas, no caso de transporte por animais, é inferior àquela que é removida da flor, o que torna este tipo de polinização pouco eficiente, apesar do investimento ser muito dispendioso. Para Harder (1986), a liberação de pólen por períodos mais longos ou o aumento da produção do pólen em flores hermafroditas, que teriam a única função de produzir gametas masculinos, seria uma estratégia para aumentar a aptidão masculina. Tratamentos teóricos de seleção sexual sugerem que o esforço reprodutivo da função feminina das plantas seria limitado pela quantidade de recursos adquiridos por fruto e pela reserva da semente e não pela disponibilidade do pólen (Janzen, 1977; Bawa, 1980; Lloyd, 1980a).

Rocha & Stephenson (1990) afirmaram que há variação na alocação de recursos para óvulos e sementes, sendo que, a posição do óvulo tem efeitos no peso e maturação das sementes. A variação na biomassa de frutos ou número de sementes, também pode ser atribuída à posição dos óvulos no ovário podendo haver competição diferencial pelos recursos disponíveis.

Segundo Wyatt (1981), também são fatores importantes nesta



questão, a competição entre plantas e as condições ambientais em que estas se desenvolvem. O autor considera que há um número relativamente constante de óvulos por ovário em uma espécie, que se torna estabilizado devido à seleção para uma maior eficiência reprodutiva e, portanto, a variação no número de óvulos deveria ser menor do que a variação no número de sementes.

De acordo com Cruden (1973), espécies auto-incompatíveis e xenogâmicas produzem maior quantidade de grãos de pólen por óvulo quando comparadas com espécies relacionadas, autocompatíveis e autogâmicas. Estas últimas, por refletirem sistemas eficientes de polinização, apresentam um baixo índice pólen/óvulo. Assim, plantas de polinização cruzada que revelem ineficiência no transporte de grãos de pólen, caracterizam-se por apresentar índices bastante elevados (Cruden, 1977; Cruden & Miller-Ward, 1981; Preston, 1986). Estes autores relacionaram a razão pólen/óvulo com estudos que determinam sistemas reprodutivos.

2. Aspectos citogenéticos gerais

Estudos cromossômicos têm sido utilizados com sucesso na determinação das relações filogenéticas e evolutivas entre grupos de plantas (Raven, 1975). A utilização de dados citogenéticos na sistemática vegetal é considerada fundamental na compreensão das relações de parentesco, tanto dentro de pequenos taxons, como espécies e gêneros, quanto em níveis superiores, como famílias e divisões (Stebbins, 1971; Guerra, 1988).

A análise de cariótipos, envolvendo a avaliação de dados como número e tamanho dos cromossomos, relação entre os braços cromossômicos, presença de constrição secundária e de satélites, pode trazer informações extremamente valiosas, principalmente quando se quer comparar citogeneticamente espécies diferentes ou, examinar a variação entre indivíduos da mesma espécie (Ruas, 1989).

Técnicas introduzidas nos últimos anos, fornecem dados citogenéticos, que são comumente utilizados na citotaxonomia, como: a medida do conteúdo do DNA; a distribuição e quantidade de heterocromatina; a diferenciação dos tipos de heterocromatina, de acordo com seu conteúdo de AT e CG, através do uso de fluorocromos (DAPI e CMA); a localização de regiões organizadoras nucleolares,

através da impregnação pela prata; a identificação de DNAs satélites através da hibridação *in situ*, assim como, aspectos do núcleo interfásico, comportamento dos cromossomos meióticos e número e morfologia dos cromossomos mitóticos (Vosa, 1985; Guerra, 1988).

A divisão meiótica tem sido exaustivamente descrita em diversos organismos, principalmente do ponto de vista de seus eventos principais, sendo que tais eventos apresentam uma alta estabilidade evolutiva. Alterações cromossômicas podem ser barradas pela grande complexidade destes eventos, pela dificuldade no pareamento dos cromossomos, na formação e manutenção dos quiasmas e na co-orientação dos centrômeros (Moraes-Fernandes et al., 1985).

Estudos têm mostrado a ocorrência de várias irregularidades meióticas em células mães de pólen, que estão relacionadas com o comportamento e distribuição dos cromossomos. As irregularidades mais freqüentes são: presença de células com desvios do número cromossômico normal; ocorrência de univalentes originados por falta de pareamento de alguns pares de homólogos; bivalentes não orientados, possivelmente originados por problemas de fuso; pontes acompanhadas por fragmentos, causadas por quebras e reuniões cromossômicas; pontes devidas a aderências entre telômeros ou, terminalização inadequada dos quiasmas; aderências causadas por problemas de condensação ou desespiralização cromossômica (em metáfase II); micronúcleos em quartetos de pólen constituídos por material cromatínico, resultantes de quebras ou univalentes (Coleman & Coleman, 1984; Moraes-Fernandes et al., 1985). A fertilidade dos gametas masculinos e femininos é dependente da normalidade meiótica.

A poliploidia é o tipo de variação cromossômica predominante na evolução das plantas e de interesse fundamental para o melhoramento vegetal. Diferentes tipos de células podem sofrer ciclos endomitóticos ou mesmo sofrer um erro meiótico (não-redução cromossômica) e tornarem-se poliplóides (Guerra, 1988). Nas duas situações, os gametas $2n$ formarão indivíduos triplóides, fecundando um gameta normal ou, um tetraplóide se a fecundação ocorrer com outro gameta $2n$. O poliplóide pode conter cópias a mais de um mesmo genoma, ou seja, os homólogos vêm de uma única espécie e apresentam seqüências similares de DNA, como é o caso da autopoliploidia. Pelo fato destes multivalentes não precisarem se segregar em pares, os complementos cromossômicos nos gametas são desequilibrados e, conseqüentemente, são estéreis. A alopoliploidia é a formação de um poliplóide pela hibridização de populações diplóides geneticamente

diferenciadas. Neste caso, se o conteúdo genético de cromossomos de duas formas parentais é suficientemente diferente, o híbrido tetraplóide é fértil porque forma conjuntos $2n$ de bivalentes pares que se segregam irregularmente (Futuyma, 1992). Devido ao fato da dupla dosagem gênica, os poliplóides são freqüentemente maiores e mais robustos que os diplóides, têm níveis mais altos de enzimas e hormônios e diferem dos diplóides em muitos aspectos fisiológicos e ecológicos (Levin, 1983).

A poliploidia é, sem dúvida, o caso mais típico de especiação simpátrica (John, 1980). Se o híbrido entre duas espécies diplóides torna-se tetraplóide, será isolado reprodutivamente, pois a progênie triplóide resultante do retrocruzamento produzirá gametas aneuplóides e inviáveis. O intercruzamento limitado entre as formas $2n$ e $4n$ ou entre tetraplóides diferentes pode originar outros poliplóides (Futuyma, 1992).

De acordo com Rieger et al. (1976) e Guerra (1988), dentro de um gênero ou mesmo de uma espécie, pode ocorrer diversos números gaméticos que são múltiplos perfeitos, denominados de série poliplóide, sendo considerado como número básico o menor número haplóide desta série, representado por x .

3. A família Passifloraceae e o gênero *Passiflora*: caracterização geral

A família Passifloraceae, pertencente à ordem *Violales* (Takhtajan, 1980; Cronquist, 1988), apresenta os seguintes gêneros: *Adenia*, *Chlorophoranthus*, *Dilkea*, *Crossostemma*, *Echinothamus*, *Hollrungia*, *Machadoa*, *Modecca*, *Paropsia*, *Passiflora*, *Smeathmannia*, *Tetraphathaea*, *Tryphostemma*, *Schlechterina*, *Mitostemma*, *Tetrastylis* e *Deidania* (Killip, 1938; Leitão Filho & Aranha, 1974). Segundo Leitão Filho & Aranha (1974) e Vanderplank (1991), a família é classificada na ordem Passiflorales. Há alguma discordância quanto ao número total de gêneros e quanto à aplicação dos nomes, por diversos autores.

A família Passifloraceae apresenta 18 gêneros, com mais de 580 espécies, distribuídos essencialmente nas regiões tropicais, ocorrendo nas Américas, Ásia, Oeste da Índia, Austrália, África, Filipinas, Ilhas do Pacífico Sul e Galápagos, sendo que 95% são predominantes da América do Sul (Vanderplank, 1991). No Brasil, a família é representada por quatro gêneros, de acordo com Sacco (1980) e Cervi (1986): *Passiflora* (ocorrência em todo o país), *Dilkea* (Amazonas e



Pará), *Mitostemma* (Mato Grosso, Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul) e *Tetrastylis* (Bahia, Minas Gerais e Rio de Janeiro), porém, segundo Leitão-Filho & Aranha (1974) e Oliveira (1987), apenas os dois primeiros gêneros representam esta família no País. Dentro da família, o gênero *Passiflora* é considerado o mais derivado (Benson et al., 1975).

O gênero *Passiflora*, o maior e o mais representativo da família, é constituído por 23 subgêneros, sendo alguns divididos em seções e/ou séries. Os subgêneros e os respectivos números de espécies, como dados por Vanderplank (1991), são: *Plectostemma* (140 espécies), *Passiflora* (120 espécies), *Astrophea*, (50 espécies), *Tacsonia* (35 espécies), *Dysosmia* (10 espécies), *Distephana* (sete espécies), *Pseudomurucuja* (cinco espécies), *Granadillastrum* (cinco espécies), *Tacsonioides* (quatro espécies), *Dysosmioides* (quatro espécies), *Murucuja* (quatro espécies), *Psilanthus* (quatro espécies), *Tacsoniopsis* (quatro espécies), *Thyphostemmatoides* (duas espécies), *Chloropathanthus* (duas espécies) e, os demais, com uma única espécie: *Astephia*, *Calopathanthus*, *Apodogyne*, *Deidamioides*, *Adenosepala*, *Rathea*, *Polyanthea* e *Tetrapathaea*.

O gênero *Passiflora* L. apresenta cerca de 430 espécies, das quais 360 são nativas das regiões tropicais e subtropicais da América do Norte e do Sul, e do Oeste da Índia, sendo as espécies remanescentes de ocorrência natural no Sudoeste da Ásia, Ilhas do Pacífico Sul, Austrália e uma única espécie em Madagascar (Killip, 1938; De Wilde, 1972). Estudos taxonômicos mais recentes deste gênero têm sido realizados em consequência de novos levantamentos florísticos (Knapp & Mallet, 1984; Escobar, 1986, 1994; Holm-Nielsen & Lawesson, 1987; Jorgensen et al., 1987; MacDougal, 1988a, b, 1989a, b, c, d, 1992; Cervi, 1994; Feuillet, 1994).

Killip (1938) descreveu 354 espécies americanas de *Passiflora* sendo, aproximadamente, 101 citadas para o Brasil. Hoehne (1946) apresentou mais de 150 espécies nativas amplamente distribuídas e, Oliveira et al. (1988), ampliaram este número para mais de 200 espécies, considerando a região Centro-Norte a maior área de distribuição geográfica do gênero, no Brasil.

As espécies silvestres são encontradas principalmente em matas úmidas e, freqüentemente, crescem nas clareiras e nas beiradas das matas. Mais raramente, algumas espécies são encontradas no interior de matas densas, em capoeiras, cerrados ou em matas de planalto (Semir & Brown,

1975).

O gênero *Passiflora* compreende trepadeiras herbáceas ou lenhosas, geralmente com gavinhas, raramente ervas eretas, espécies arbustivas ou pequenas árvores; caules cilíndricos ou quadrangulares, muito ramificados e, em algumas espécies podem apresentar-se pilosos.

As folhas são de disposição alternada, geralmente simples, inteiras ou lobadas de margem inteira ou serrilhada, às vezes com glândulas nectaríferas ocelares na face abaxial; pecíolos, estípulas e brácteas apresentam, em geral, glândulas nectaríferas em número, forma e posição variáveis, as estípulas podem ser lineares ou foliáceas, persistentes ou decíduas; as gavinhas, ausentes em espécies lenhosas, geralmente são solitárias e nascem nas axilas das folhas.

As flores são hermafroditas, actinomorfas, geralmente solitárias ou aos pares, ou ainda agrupadas em cachos, nascem nas axilas das folhas e são pedunculadas, protegidas na base por brácteas foliáceas, geralmente em número de três. O cálice é gamossépalo, esverdeado ou colorido, com o tubo calicinal de forma variável, com cinco longas sépalas, de consistência carnosa, lineares a amplamente ovadas, podendo apresentar uma quilha dorsal e aristada; corola com cinco pétalas, raramente ausentes, geralmente nascendo na margem do tubo calicinal, alternadamente com as sépalas. Estas são brancas, amareladas, esverdeadas ou brilhantemente coloridas. A coroa ou corona apresenta-se em uma ou várias séries, dispostas em círculos e constituídas de elementos filamentosos, carnosos, de forma e coloração variadas formando bandas, sendo os elementos dos círculos internos geralmente menores e, um deles, o opérculo, é membranoso, situado no interior do tubo calicinal e importante na diferenciação de subgêneros. O anel nectarífero geralmente está presente na base do tubo calicinal e o límem geralmente presente como uma fina membrana envolvendo a base do androginóforo, que suporta as partes reprodutivas da flor.

O androceu é formado por cinco estames, com os filetes unidos na base em uma membrana tubular, fortemente aderida ao ginóforo, formando um androginóforo e livres na parte superior. As anteras são dorsifixas e versáteis, liberam grãos de pólen cremes, amarelos ou alaranjados. O gineceu é constituído por um ovário súpero, globoso, ovóide ou cilíndrico, um lóculo com muitos óvulos presos na parede, óvulos anátropo, com três placentas parietais, estiletes em número de três com estigmas livres. O fruto é uma baga globosa, ovóide, com polpa mucilaginosa. As sementes são ovais e comprimidas, numerosas, com testa

endurecida de aspecto reticulado, envolvidas por uma polpa sucosa, o arilo sacciforme, carnoso ou membranoso e endosperma carnoso (Sacco, 1980; Tillett, 1988; Vanderplank, 1991).

O gênero *Passiflora* merece atenção quanto aos estudos sobre a interação coevolutiva entre as plantas e as larvas de *Heliconius* (Lepdoptera), que se alimentam de folhas e brotos novos (Gilbert, 1971, 1991; Benson et al., 1975; Brown & Benson, 1977; Smiley, 1978; Williams & Gilbert, 1981; Spencer, 1988). Algumas espécies de *Passiflora* desenvolveram defesas especiais contra *Heliconius*, como pêlos em forma de gancho e estruturas que imitam ovos, e estes insetos, por sua vez, desenvolveram adaptações aos alcalóides e outros compostos secundários produzidos por estas plantas (Semir & Brown, 1975).

As flores de *Passiflora*, na maioria das espécies, apresentam traços florais, morfológicos e fisiológicos, como por exemplo: heterostilia, auto-incompatibilidade, protandria, etc. que exigem polinização cruzada (Janzen, 1968; Semir & Brown, 1975). Assim, a polinização é efetuada, principalmente, por abelhas de grande porte, principalmente do gênero *Xylocopa*, em espécies como *P. alata*, *P. amethystina*, *P. miersii* (Koschnitzke, 1993) e *P. edulis* (Corbert & Willmer, 1980; Sazima & Sazima, 1989), por abelhas do gênero *Ptiloglossa* em *P. foetida* (Janzen, 1968); por vespas em *P. suberosa* e mariposas em *P. capsularis* (Koschnitzke, 1993).

A polinização feita por beija-flores foi relatada para *P. vitifolia* por Janzen (1968) e Snow (1982), *P. coccinea* por Benson et al. (1975), *P. rugosa* por Escobar (1986) e para *P. sanguinolenta* por MacDougal (1989a). Benson et al. (1975), afirmaram que *P. kermesina* e *P. coccinea* são visitadas e, aparentemente, polinizadas por borboletas do gênero *Heliconius*. O primeiro relato de quiroptofilia, em *Passiflora*, foi feito por Sazima & Sazima (1978), investigando *P. mucronata*, e apenas mais um caso de Passifloracea polinizada por morcego foi demonstrado em *Tetrastylis ovalis*, evidenciado por Buzato & Franco (1992).

Muitas espécies de *Passiflora* são cultivadas por apresentarem muitas propriedades ornamentais e medicinais e pela qualidade de seus frutos comestíveis. De acordo com Martin & Nakasone (1970), cerca de 50 a 60 espécies produzem frutos comestíveis, sendo as mais difundidas e cultivadas em toda a América tropical, segundo Manica (1981) e Oliveira (1987), *P. edulis* Sims., *P. edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg., *P. ligularis* Juss., *P. mollissima* (HBK) Bailey, *P. quadrangularis* L., *P. laurifolia* L., *P. alata* Ait., *P. macrocarpa* Mast. e *P. caerulea* L.. Atualmente, no

Brasil (Oliveira *op. cit.*) e em muitos outros países (Vanderplank, 1991) a espécie cultivada, de maior importância comercial, é *P. edulis* e sua variedade *P. edulis* f. *flavicarpa*. Nos últimos anos, iniciou-se o cultivo de *P. alata*, para consumo do fruto ao natural (Oliveira et al., 1979).

O Brasil é o maior produtor mundial de frutos de maracujá e, segundo Ferraz (1987), Steinberg (1988), Brandão et al. (1991), Yamashiro (1991) e St. Hill (1992), as variedades de maracujá de interesse comercial são, em sua maioria, susceptíveis a doenças causadas por um grande número de agentes patogênicos (fungos, bactérias e vírus) e a diversas pragas (insetos, ácaros e nematóides) responsáveis por uma diminuição na produtividade e até mesmo pela morte da planta.

Segundo Oliveira & Ferreira (1991), a ocorrência de fenômenos de auto-incompatibilidade, protandria e variações na morfologia floral dificultam a prática do melhoramento genético. De acordo com Martin & Nakasone (1970), as barreiras reprodutivas interespecíficas não devem ser tão fortes, mesmo entre espécies poucos relacionadas, por isso, a hibridação interespecífica tem sido a melhor alternativa em busca de resistência a doenças, principalmente considerando-se que a espécie comercial mais cultivada *P. edulis* f. *flavicarpa*, é altamente susceptível a doenças e pragas (Yamashiro, 1987; Cole et al. 1992; Torres Filho & Ponte, 1994). Nesse sentido, vários trabalhos têm sido realizados com o objetivo de aumentar a resistência a doenças nesta e em outras espécies e mesmo para transferir traços desejáveis às espécies cultivadas (Martin & Nakasone, 1970; Ruberté-Torres & Martin, 1974; Payán & Martin, 1975; Oliveira, 1980; Oliveira et al., 1988; Oliveira & Ferreira, 1991).

Híbridos zigóticos interespecíficos são importantes para programas de melhoramento genético de maracujá e muitos têm sido obtidos apesar de certas dificuldades. No entanto, estes híbridos possuem graus variados de fertilidade, justificando a aplicação da técnica de hibridação somática. As técnicas de isolamento, cultura e fusão de protoplastos, com regeneração de plantas inteiras estão sendo otimizadas para a obtenção de híbridos somáticos interespecíficos (d'Utra Vaz et al., 1993; Dornelas, 1995). Estes recursos permitem a manutenção e multiplicação de genótipos desejados, aumentando a variabilidade genética, de grande utilidade para o melhoramento de *Passiflora* (Grattapaglia et al., 1991). As técnicas de cultura de tecidos facilitam a propagação *in vitro* de clones selecionados, além de possibilitarem a aplicação futura de métodos de

transformação genética (Dornelas & Vieira, 1991; 1994). Os híbridos somáticos, por serem alotetraplóides, geralmente apresentam fertilidade alta, porém podem apresentar baixa fertilidade e progênes estéreis, sobretudo, quando retrocruzados com as espécies parentais diplóides (Evans, 1991, apud Dornelas, 1995).

4. Aspectos citogenéticos do gênero *Passiflora*

Do ponto de vista citogenético, o gênero *Passiflora*, bem como os demais gêneros de passifloráceas, tem sido muito pouco estudado. Deste modo a caracterização citogenética realizada, até o momento, é limitada.

A relação das espécies do gênero *Passiflora*, das quais têm-se informações citogenéticas registradas na literatura, consta na Tabela 1, onde estão relacionados 65 espécies, 8 formas sub-específicas e 13 híbridos interespecíficos. A análise desta tabela mostra que apenas 18,4%, das 430 espécies conhecidas, apresentam identificação cromossômica e na maioria são trabalhos apenas com informações sobre o número cromossômico, muito raramente com detalhes sobre análises cariotípicas e mesmo sobre medidas dos cromossomos, apresentando somente aspectos aparentes da sua morfologia. Em parte, isto se justifica pelo pequeno tamanho dos cromossomos de algumas espécies do gênero.

A análise em cromossomos meióticos, no gênero *Passiflora*, foi mais intensamente estudada por Storey (1950) e Beal (1969), mas outros estudos realizados nos últimos anos têm se mostrado relevantes. Cerca de 29 espécies, ou seja, apenas 6,7% das espécies conhecidas são relatadas na literatura e constam na Tabela 1.

Estudos citogenéticos em híbridos interespecíficos têm sido pouco avaliados. Em revisão da literatura (Tabela 1), pode-se observar apenas 13 híbridos estudados, até o momento.

É importante considerar que todos os híbridos obtidos, mesmo aqueles citogeneticamente desconhecidos, são originados de progenitores pertencentes ao grupo $2n = 18$ cromossomos e envolvem espécies hortícolas. Apesar de serem estéreis, estes híbridos exibem um alto grau de compatibilidade interespecífica, sugerindo que sejam espécies relacionadas e possivelmente com origem comum.

Storey (1950) relatou que não conseguiu material para a análise de meiose nos híbridos *P. alata* X *P. caerulea*, *P. racemosa* X *P. coccinea*, *P.*

Tabela 1. Números cromossômicos de *Passiflora* spp.: espécies, formas sub-específicas e híbridos.

ESPÉCIES	n	2n	REFERÊNCIAS
Subg. <i>Plectostemma</i> Masters			
Seção <i>Xerogona</i> (Raf.) Killip			
<i>P. capsularis</i> L.		12	Bowden, 1945; Beal, 1971*; Snow e MacDougal, 1993
<i>P. capsularis</i> L. var <i>acutiflora</i> Hort.		12	Bowden, 1945
<i>P. citrina</i> J. MacDougal		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. cobanensis</i> Killip		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. konzattiana</i> Killip		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. costaricensis</i> Killip		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. escobariana</i> J MacDougal		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. quinquangularis</i> S. Calderón		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. rovirosae</i> Killip		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. rubra</i> L.		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. sanguinolenta</i> Masters & Linden		12	Snow e MacDougal, 1993
Seção <i>Cieca</i> (Medikus) Masters			
<i>P. coriacea</i> A.L.Juss.	6		Diers, 1961*; Beal, 1971*
		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. gracilis</i> J. Jacq. ex Link		20	Bowden, 1945
		18	La Cour, 1952*
<i>P. juliana</i> J. MacDougal		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. obtusifolia</i> Sessé & Mociño		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. suberosa</i> L.	12	24	Storey 1950; Beal, 1969
	18	36	Storey, 1950
		12	Diers, 1961*
<i>P. xikzodz</i> J. MacDougal ssp. <i>xikzodz</i>		24	Beal, 1971*; Snow e MacDougal, 1993
<i>P. xikzodz</i> J. MacDougal ssp. <i>itzensis</i> J, MacDougal		12	Snow e MacDougal, 1993
		12	Snow e MacDougal, 1993
Seção <i>Pseudodysosmia</i> (Harms) Killip			
<i>P. bryonioides</i> Kunth		12	Bowden, 1945; Snow e MacDougal, 1993
		24	Bowden, 1945
<i>P. exsudans</i> Zucc.		24	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. karwinskii</i> Masters	6		MacDougal, 1993
<i>P. lobata</i> (Killip) Hutch. ex. J. MacDougal		14	MacDougal, 1993
<i>P. morifolia</i> Masters	6		MacDougal, 1993
<i>P. oaxacensis</i> J. MacDougal		12	Snow e MacDougal, 1993
Seção <i>Decaloba</i> (DC) Masters			
<i>P. aff. candollei</i> Tr. & Planch.		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. aurantia</i> G. Foster	6	12	Beal, 1969
<i>P. aurantia</i> G. Foster var. <i>aurantia</i>		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. biflora</i> Lam.	6		Beal, 1971*
		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. cinnabarina</i> Lindley	6	12	Beal, 1969
<i>P. gilbertiana</i> J. MacDougal		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. herbertiana</i> Lindley	6	12	Beal, 1969
<i>P. lutea</i> L.		84	Bowden, 1940*; 1945; Darlington e Janaki Ammal, 1945*
		24	Baldwin, 1949
<i>P. nubicola</i> J. MacDougal	6		MacDougal, 1989b
<i>P. porphyretica</i> Masters var. <i>porphyretica</i>		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. sp.</i>		12	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. standleyi</i> Killip		12	Snow e MacDougal, 1993
Seção <i>Pseudogranadilla</i>			
<i>P. pulchella</i> HBK	6	12	Storey, 1950

Tabela 1. Cont.

ESPÉCIES	n	2n	REFERÊNCIAS
Seção desconhecida			
<i>P. holosericea</i> L.		14	Snow e MacDougal, 1993
Subg. <i>Passiflora</i>			
<i>P. alata</i> (Dryand)	9		Beal, 1969
		18	Guerra, 1986; Mayeda e Vieira, 1994
<i>P. amethystina</i> Mikan		18	Mayeda e Vieira, 1994
<i>P. caerulea</i> L.		18	Heitz, 1926*; Nakajima, 1931
			Simonet e Miedzyrzecki, 1932*; Bowden, 1940*;
			1945; Darlington e Janaki Ammal, 1945*
	9		Beal, 1969
<i>P. cincinnata</i> Masters		18	Beal, 1971*; Guerra, 1886
<i>P. edulis</i> Sims	9	18	Janaki Ammal, 1945*
		18	Storey, 1950; Dornelas e Vieira, 1991
			Mayeda e Vieira, 1994
	9		Beal, 1969
<i>P. edulis</i> Sims f. <i>flavicarpa</i> Deg.	9	18	Storey, 1950
		18	Mayeda e Vieira, 1994
	9		Beal, 1969
<i>P. filamentosa</i> Cav. Diss.	9	18	Beal, 1969
<i>P. giberti</i> N. E. Brown		18	Mayeda e Vieira, 1994
<i>P. incarnata</i> L.		18	Heitz, 1926*; Bowden, 1940*; 1945;
			Storey, 1950; Mayeda e Vieira, 1995
		36	Lloyd, 1963*
	9		Beal, 1969
<i>P. laurifolia</i> L.	9	18	Storey, 1950
		18	Simmonds, 1954
<i>P. ligularis</i> A.L. Juss.		18	Storey, 1950
	9	18	Beal, 1969
	9		Beal, 1971*
<i>P. kermesina</i> Link & Otto		18	Guerra, 1986
<i>P. magnifica</i> L. Escobar		18	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. maliformis</i> L.	9	18	Storey, 1950; Beal, 1969
		18	Mayeda e Vieira, 1995
<i>P. manicata</i> (Juss) Pers.		18	Storey, 1950
<i>P. mucronata</i> Lam.		18	Guerra, 1986
<i>P. nitida</i> HBK		18	Dornelas e Vieira, 1991
<i>P. quadrangularis</i> L.		18	Janaki Ammal, 1945*; Beckett, 1960
	9	18	Beal, 1969
	9		Storey, 1950
<i>P. seemannii</i> Griseb	9	18	Storey, 1950; Beal, 1969
<i>P. subpeltata</i> Ortega	9	18	Storey, 1950; Beal, 1969
<i>P. trisulca</i> Masters		18	Snow e MacDougal, 1993
Subg. <i>Distephana</i> (A.L. Juss.) Killip			
<i>P. coccinea</i> Aubl.		18	Beal, 1971*; Mayeda e Vieira, 1995
<i>P. vitifolia</i> Kunth (HBK)	9	18	Storey, 1950
	9		Beal, 1969
		18	Snow e MacDougal, 1993
Subg. <i>Tacsonia</i> (A.L. Juss.) Triana & Planchon			
<i>P. antioquiensis</i> Karsten	9		Beal, 1969
		18	Snow e MacDougal, 1993
<i>P. cumbalensis</i> (Karsten) Harms var. <i>goudotiana</i> (Tr. & Planch.) L. Escobar	9		Escobar, 1986
<i>P. mixta</i> L. f.		18	La Cour, 1952*
<i>P. mollissima</i> (HBK) Bailey		18	Bowden, 1945; Storey, 1950;
			Heiser, 1963*
	9		Beal, 1969; Berry, 1987
<i>P. tripartita</i> (Juss.) Poirlet		18	Heiser, 1963*

Tabela 1. Cont.

ESPÉCIES	n	2n	REFERÊNCIAS
Subg. <i>Astrophea</i>			
<i>P. lindeniana</i> Tr. & Planch.	12		Berry, 1987
Subg. <i>Astephia</i>			
<i>P. penduliflora</i> Bert.	6		Beal, 1971*
Subg. <i>Dysosmia</i>			
<i>P. foetida</i> L.		18	Heitz, 1927*; Janaki Ammal, 1945*
		20	Nishiyama e Kondo, 1942*; Guerra, 1986
		22	Bowden, 1945; Harvey, 1966*
	10	20	Storey, 1950
	10		Beal, 1969
<i>P. foetida</i> L. var. <i>gossypifolia</i> (Desv.) Masters	10	20	Storey, 1950
	10		Beal, 1969
Subg. <i>Pseudomurucuja</i>			
<i>P. perfoliata</i> L.	12		Beal, 1971*
Subg. <i>Murucuja</i>			
<i>P. cubensis</i> Urban		12	Lepper & Duharte Gongora, 1988*
Subg. <i>Calopathanthus</i>			
<i>P. racemosa</i> Brot.		18	Beckett, 1960
<i>P. alata</i> X <i>P. caerulea</i>		18	Storey, 1950
<i>P. racemosa</i> X <i>P. coccinea</i>	9	18	Darlington e Janaki Ammal, 1945*; Storey, 1950
<i>P. maliformis</i> X <i>P. laurifolia</i>		18	Storey, 1950
X <i>P. caerulea</i> (híbrido)		18	Storey, 1950
<i>P. caerulea</i> X <i>P. quadrangularis</i>	9		La Cour, 1951*
<i>P. quadrangularis</i> X <i>P. racemosa</i>		27	Beckett, 1960
<i>P. edulis</i> X <i>P. edulis</i> var. <i>flavicarpa</i>		18	Lopes, 1991
<i>P. edulis</i> var. <i>flavicarpa</i> X <i>P. alata</i>		36	Dornelas, 1995; Soares-Scott et al., 1995
<i>P. edulis</i> var. <i>flavicarpa</i> X <i>P. amethystina</i>		36	Dornelas, 1995
<i>P. edulis</i> var. <i>flavicarpa</i> X <i>P. cincinnata</i>		36	Dornelas, 1995
<i>P. edulis</i> var. <i>flavicarpa</i> X <i>P. giberti</i>		36	Dornelas, 1995
<i>P. edulis</i> var. <i>flavicarpa</i> X <i>P. setacea</i>		36	Soares- Scott et al., 1995
<i>P. edulis</i> var. <i>flavicarpa</i> X <i>P. incarnata</i>		36	Soares- Scott et al., 1995; Knight, 1991

* Apud SNOW & MacDOUGAL (1993)

maliformis X *P. laurifolia* e X *P. caerulea*, porém, registrou que todos estes híbridos zigóticos são completamente estéreis.

Em seus estudos com o híbrido *P. quadrangularis* X *P. racemosa*, cujas espécies parentais são ambas diplóides, $2n=18$, Beckett (1960) relatou o surgimento de um híbrido triplóide, com $2n=27$. A opinião do autor para este fato é de que o híbrido tenha se originado da fusão de uma oosfera não reduzida de *P. quadrangularis* com pólen reduzido de *P. racemosa*, o que explicaria a predominância de características de *P. quadrangularis* no híbrido. Estudos mais detalhados de meiose deste híbrido não foram registrados.

Lopes (1991), mostrou que híbridos F1 de um cruzamento entre *P. edulis* e *P. edulis* f. *flavicarpa*, apresentaram o mesmo número cromossômico das formas parentais, $2n=18$, e a análise meiótica mostrou normalidade no híbrido tanto quanto nos parentais, embora, os híbridos tenham apresentado uma menor frequência de quiasmas e uma porcentagem reduzida de quiasmas terminalizados na diacinese.

Segundo Dornelas & Vieira (1991, 1993), técnicas de manipulação celular, como a fusão de protoplastos, devem ser utilizadas para a transferência de genes de espécies selvagens de *Passiflora* para a espécie comercial, sendo possível a regeneração de plantas inteiras a partir destes protoplastos. Estes autores realizaram a produção de híbridos somáticos entre a espécie comercial *P. edulis* f. *flavicarpa* e quatro outras espécies de *Passiflora* (Tabela 1), não cultivadas comercialmente, mas que são uma fonte potencial de genes para o melhoramento de maracujá. As contagens dos números cromossômicos destes híbridos somáticos, revelaram, como esperado, uma tetraploidia com $2n=36$, já que todas as espécies parentais, sabidamente possuíam $2n=18$, sendo que o fenótipo destes híbridos mostrou-se intermediário aos das espécies parentais.

Híbridos somáticos também foram estudados por Soares-Scott et al. (1995): *P. edulis* f. *flavicarpa* X *P. alata*, *P. edulis* f. *flavicarpa* X *P. setacea*, *P. edulis* f. *flavicarpa* X *P. incarnata*, cujas análises indicaram o número cromossômico de $2n=36$, confirmando citologicamente a fusão de protoplastos. Com relação ao comportamento dos cromossomos meióticos destes híbridos, ficaram evidenciadas anormalidades como pontes e presença de cromossomos retardatários na placa metafásica.

A tetraploidização, obtida por tratamentos com colchicina, pode atenuar a esterilidade, comum em híbridos zigóticos, como a realizada por Knight

(1991), visando a duplicação do complemento cromossômico e a restauração da fertilidade, em consequência da normalidade no pareamento dos cromossomos. Este processo permitiu a obtenção de progênes entre os híbridos de *P. incarnata* com *P. edulis* f. *flavicarpa*. O desempenho das plantas tetraplóides, quando avaliadas em campo, foi semelhante ou superior ao das plantas parentais diplóides, o que permitiu ao autor recomendar o uso destes híbridos para a produção de uma cultivar tetraplóide de maracujá.

Da mesma forma, poderia ser utilizado, em programa de melhoramento de cultivares tetraplóides, os híbridos somáticos de *Passiflora* que apresentassem características de interesse agrônomo, já que plantas tetraplóides de *P. edulis* X *P. incarnata* já foram avaliadas quanto às propriedades físico-químicas de seus frutos por Senter et al. (1993).

5. Objetivos

Apesar da importância, distribuição e ampla variação genética do gênero *Passiflora*, verifica-se poucos estudos de cariótipos e do comportamento meiótico dos cromossomos, bem como estudos sobre a biologia da reprodução. No entanto, estes estudos são importantes na sistemática vegetal e na compreensão das relações de parentesco e dos mecanismos genéticos de evolução, contribuindo, também, para o desenvolvimento de um eficiente programa de melhoramento genético de espécies cultivadas, tendo como pré-requisitos estudos sobre a origem, número de cromossomos, nível de ploidia, comportamento e estabilidade cromossômica, hibridação intra e interespecífica de espécies cultivadas e silvestres.

Este trabalho teve como objetivos a realização de:

- a) estudos da biologia da reprodução, em espécies de *Passiflora*, através de autopolinizações, para verificação da existência de sistemas reprodutivos autocompatíveis e auto-incompatíveis e a produção de frutos e sementes em situações de polinização livre e autopolinização manual e espontânea, incluindo a avaliação da taxa de germinabilidade das sementes.
- b) estudos citogenéticos visando a caracterização de cariótipos, em espécies de *Passiflora*, bem como o estudo do comportamento de cromossomos meióticos durante a microsporogênese.

II. MATERIAL E MÉTODOS

1. Material vegetal

1.1. Características botânicas das espécies

Neste trabalho foi possível estudar as seguintes espécies do gênero *Passiflora*: *Passiflora alata* Ait., *P. amethystina* Mikan, *P. cincinnata* Mast., *P. coccinea* Aubl., *P. coriacea* Juss, *P. edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg., *P. foetida* var. *foetida* L., *P. foetida* var. *fluminensis* L., *P. giberti* N.E.Brown, *P. nitida* HBK e *P. setacea* DC.

A descrição das espécies utilizadas foi baseada em Killip (1938), Sacco (1980) e Vanderplank (1991).

P. alata Dryander, espécie conhecida por maracujá-doce, maracujá de refresco ou maracujá-guassú, é pertencente ao subgênero *Passiflora*, série *Quadrangulares*. Caracteriza-se por ser uma trepadeira vigorosa, com caule quadrangulado e alado, totalmente glabra. Estípulas lineares ou lineares-lanceoladas. As folhas são inteiras, oblongo-ovadas, com aproximadamente 14cm de comprimento por 10cm de largura (Figura 1A.1), apresentando um a dois pares de glândulas peciolares. Possui flores grandes, solitárias e pendentes, de coloração vermelho-romã (Figura 3A). Os frutos, em média com 10cm em maior diâmetro, apresentam formato oval, oboval ou piriforme, sendo comestíveis, de polpa muito perfumada e ácida, servindo para preparação de refrescos e consumo ao natural (Figura 5A). As sementes apresentam testa reticulada, com 0,6cm de comprimento por 0,55cm de largura, envoltas por um arilo doce e saboroso (Figura 6A). Provavelmente originária do Brasil (Manica, 1980; Sacco, 1980), região Oeste (Killip, 1938), mas com distribuição em várias regiões (Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina), segundo Sacco, 1980. Esta espécie é a segunda em importância econômica neste País, mas muito susceptível a nematóides (Oliveira et al. 1979; Ferraz, 1987). As folhas são utilizadas como sedativos e as raízes, folhas e sementes, como anti-helmínticas (Leitão Filho & Aranha, 1974).

P. amethystina Mikan, pertence ao subgênero *Passiflora*, série *Lobatae*. Caracteriza-se como liana de caule delgado, cilíndrico e glabro. Suas folhas são trilobadas, com 5cm de comprimento e 7,5cm de largura, cujos pecíolos podem

apresentar até três pares de glândulas, sendo as estípulas ovado-oblongas (Figura 1A.2). As flores são solitárias, com 6 a 10cm de diâmetro, de cor azul-púrpura. O fruto, com formato elipsoidal, tem cerca de 5 a 8cm de comprimento e 2 a 2,5cm de largura. As sementes apresentam testa reticulada, ovadas, com cerca de 0,45cm de comprimento por 0,3cm de largura (Figura 6B). É uma espécie selvagem, de distribuição restrita à região da Floresta Atlântica, no Brasil.

P. cincinnata Mast., conhecida como maracujá-do-mato ou, apenas, maracujá, espécie que pertence ao subgênero *Passiflora*, série *Incarinatae*. Liana inteiramente glabra, de caule cilíndrico. As folhas 3-5 palmatipartidas, com 3 a 8cm de comprimento a 2 a 5cm de largura, com um par de glândulas peciolares (Figura 1A.3). As flores são axilares, com 7 a 12cm de diâmetro, de cor violeta ou azul-rosada (Figura 3B). O fruto é ovóide, medindo 5cm de comprimento e 3cm de largura (Figura 5B). As sementes são ovais, tendo 0,5 a 0,6cm de comprimento e 0,4cm de largura, de testa reticulada (Figura 6C). Pode ser encontrada do leste do Brasil até ao Paraguai, Bolívia e Argentina (Killip, 1938; Vanderplank, 1991).

P. coccinea Aubl., espécie conhecida como thomé-assú, pertence ao subgênero *Distephana*. Caracteriza-se por ser uma trepadeira vigorosa com caules cilíndricos que, quando jovens, apresentam coloração apurpurada, apresentando-se sulcado quando mais velho. As estípulas são estreitas e lineares. As folhas são oblongas, medindo de 6 a 14cm de comprimento por 3 a 7cm de largura (Figura 1B.1). As glândulas peciolares podem estar ausentes ou em número de duas na base, ou ainda, duas ou três adicionais na metade do pecíolo. As flores apresentam coloração vermelho-intenso (Figura 3C). Os frutos, ovóides ou subglobosos, medem 5cm de diâmetro, e apresentam-se mosqueados com seis faixas longitudinais de coloração verde mais clara, tornando-se amarelo ou alaranjado quando maduro, sendo comestíveis. As sementes são abovaladas, com 0,6cm de comprimento e 0,4cm de largura, minuciosamente reticuladas (Figura 6D). É uma espécie nativa das regiões Amazônicas Brasileira e Peruana, Guianas, Venezuela, e Bolívia, (Killip, 1938; Vanderplank, 1991).

P. coriacea Juss., espécie conhecida como murcilago, pertence ao subgênero *Plectostemma*, seção *Cieca*, sendo amplamente distribuída por toda a América do Sul, em regiões de grandes altitudes. A planta lisa, com estípulas estreitas e lineares e apresentando duas glândulas peciolares. As folhas são oblongas e elípticas, com cerca de 3 a 7cm de largura, de cor verde-pálido e manchas amareladas (Figura 1B.2). As flores são pequenas, com 2,5 a 3,5cm de

diâmetro, sendo pouco atrativas. Dispõem-se aos pares e suas sépalas apresentam coloração amarelo-esverdeada. Não apresentam brácteas e nem pétalas (Figura 3D). O fruto é globoso de cor púrpura (azul intenso), com cerca de 1 a 2cm de diâmetro (Figura 5C). As sementes, de cor acinzentada, medem 0,5cm de comprimento por 0,25cm de largura (Figura 6E). É amplamente distribuída pela América do Sul, do Peru ao México (em altitudes de até 2000m), segundo Vanderplank, 1991. Esta espécie não tem sido comercialmente explorada, apesar de ser bem adaptada a cultivo em casa de vegetação. Sua semente moída tem sido usada como inseticida na Guatemala (Vanderplank, *op. cit.*).

P. edulis Sims f. *flavicarpa* Deg., o maracujá-azedo, maracujá-mirim ou maracujá amarelo, pertence ao subgênero *Passiflora*, série *Incarnatae* (Vanderplank, 1991). Trata-se de uma trepadeira de caule cilíndrico ou levemente anguloso, quando jovem. As folhas são trilobadas, em média com 10cm de comprimento, com pecíolo biglanduloso (Figura 1B.3). As flores são de coloração branca, púrpura e rosa (Figura 4A), com abertura a partir do meio-dia. O fruto, esférico com aproximadamente 7 cm em seu maior diâmetro, apresenta coloração amarela, quando maduro (Figura 5F). As sementes são ovais, com 0,5 a 0,6cm de comprimento por 0,3 a 0,4cm de largura, de testa finamente reticulada (Figura 6F). Planta nativa da América do Sul (Fouqué, 1972, *apud* Torres-Filho & Ponte, 1994), sendo muito cultivada no Havaí, Quênia, Índia, Austrália, Caribe e Brasil. As folhas são utilizadas contra as irritações do aparelho bronco-pulmonar e as raízes, folhas e sementes, usadas como anti-helmínticas. Esta espécie é considerada de grande valor econômico, sendo muito cultivada para a produção de frutos destinados ao consumo natural ou, à extração de suco para processamento industrial (Oliveira & Ferreira, 1991).

P. foetida var. *foetida* L., conhecida como maracujá-de-cheiro, maracujá-de-pedra, maracujá-catinga, maracujá-de-lagartinho ou maracujá-fedido, pertence ao subgênero *Dysosmia*. Caracteriza-se por ser uma liana herbácea, de odor desagradável, apresenta caule hirsuto, com pêlos finos e esparsos, branco-amarelados, estípulas semi-anulares, profundamente partidas e filiformes. As folhas, 3-5 lobadas, são hirsutas em ambas as faces, densa ou levemente glandular-ciliadas (Figura 2A.1), sem glândulas peciolares. As flores são brancas, rosadas ou lilases, com 2 a 5cm de diâmetro. As brácteas involucradas apresentam segmentos filiformes glandulares no ápice (Figura 4B). Esta variedade apresenta ovário hirsuto, com pêlos brancos e pardacentos. O fruto globoso ou subgloboso, mede 2 a 2,5cm de

diâmetro, de cor alaranjada, esparsamente hirsuto, sendo protegidos por brácteas filamentosas e ramificadas (Figura 5D). As sementes são ovado-cuneiformes, medindo cerca de 0,5cm de comprimento por 0,25cm de largura, e tridentadas no ápice, com testa parcialmente reticulada (Figura 6H). Com distribuição pela América Central e do Sul sendo que, no Brasil, ocorre em vários Estados do Nordeste, Rio de Janeiro, Paraná e Santa Catarina.

P. foetida var. *fluminensis* L., o maracujá-de-cobra, maracujá-de-cheiro ou maracujá-de-lagarto é pertencente ao subgênero *Dysosmia*. É uma trepadeira totalmente pilosa e de caule cilíndrico. As folhas são cordadas, oblongo-ovadas ou levemente 3-lobadas, com estípulas falcadas, pequenas e profundamente laciniadas cujos pecíolos não possuem glândulas (Figura 2A.2). Apresenta flores brancas, com 2,5 a 3,0cm de diâmetro (Figura 4C), com ovário liso. O fruto é globoso, seco, glabro e de coloração amarelada na maturação, pequeno, com cerca de 2,0cm de diâmetro, permanece protegido por suas brácteas filamentosas (Figura 5E). As sementes têm 0,55cm de comprimento por 0,25cm de largura (Figura 6G). As brácteas plumosas são características das diversas variedades desta espécie e circundam botões, flores e frutos. É uma espécie cultivada por suas aplicações medicinais (Leitão Filho & Aranha, 1974). No Brasil, esta espécie ocorre principalmente no Rio de Janeiro e Santa Catarina.

P. giberti N. E. Brown, o maracujá de veado, pertence ao subgênero *Passiflora*, série *Lobatae*. A planta é glabra, com estípulas semi-ovadas, lanceoladas e pecíolos com duas a seis glândulas. As folhas são trilobadas, com cerca de 5 a 7cm de comprimento por 7 a 10cm de largura (Figura 2B.1). As flores possuem 6 a 8 cm de diâmetro e apresentam coloração azulada (Figura 4D). O fruto é ovóide, de cor amarelo-cenoura quando maduro e, o pericarpo, coriáceo e amarelado. As sementes têm 0,5cm de comprimento por 0,3cm de largura (Figura 6I). Esta espécie é tolerante à murcha causada por *Fusarium* e à morte prematura (Oliveira, 1987; Oliveira et al., 1982, 1983, 1986). Distribui-se pelas regiões Central e Sul do Brasil, Paraguai e nordeste da Argentina.

P. nitida HBK, conhecida, no Brasil, como maracujá suspiro ou maracujá do mato, espécie do subgênero *Passiflora*, série *Laurifoliae*. Caracteriza-se por ser uma trepadeira totalmente lisa e de caule cilíndrico. As folhas são ovado-oblongas e brilhantes em ambas as faces, medem de 9 a 17cm de comprimento por 6 a 10cm de largura (Figura 2B.2), exibem estípulas linear-subuladas e apresentam duas glândulas peciolares. As flores são grandes e vistosas, de cor branca e azul-púrpura,

com 9 a 11cm de largura (Figura 4E). O fruto é globoso, com 3 a 4cm de diâmetro (Figura 5G). As sementes, com 0,6cm de comprimento por 0,4cm de largura, são tridentadas no ápice e reticuladas (Figura 6J). Os frutos, embora comestíveis não são cultivados comercialmente. É encontrada naturalmente em florestas abertas próximas a regiões costeiras da Colômbia, Guianas, Sul do Panamá, Peru e Brasil (Estado de Goiás) (Killip, 1938). Segundo Cavalcante (1988) apud Menezes (1990), esta espécie é comum por toda a Amazônia, crescendo espontaneamente em vegetação secundária.

P. setacea DC., conhecida como sururuca, pertence ao subgênero *Passiflora*, série *Setaceae*. Planta de caule cilíndrico, apresenta estípulas setáceas e duas glândulas pecilolares. As folhas, com 5 a 8cm de comprimento por 6 a 10cm de largura, são trilobadas (Figura 2B.3). As flores são brancas, pouco vistosas, medindo cerca de 10cm de largura (Figura 4F). Os frutos são ovóides, com cerca de 4cm de comprimento por 3cm de largura. As sementes são finamente reticuladas, medem 0,5cm de comprimento por 0,3cm de largura, (Figura 6L). Sua distribuição, segundo Killip (1938) é restrita ao Brasil (Estado de Rio de Janeiro).

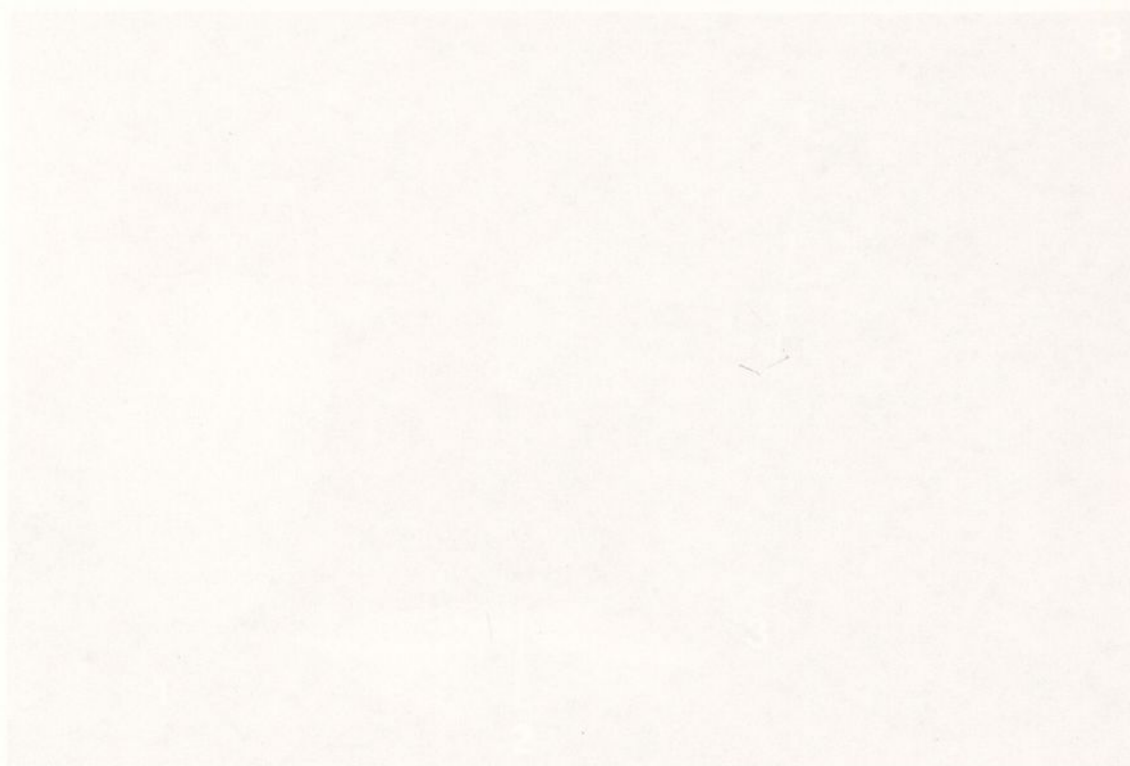


Figura 2. Folhas de (A) *P. platy* (1), *P. amabilis* (2) e *P. cincinnata* (3); (B) *P. acuminata* (1), *P. setacea* (2) e *P. foetida* f. *flavida* (3); (C, D, E, F)

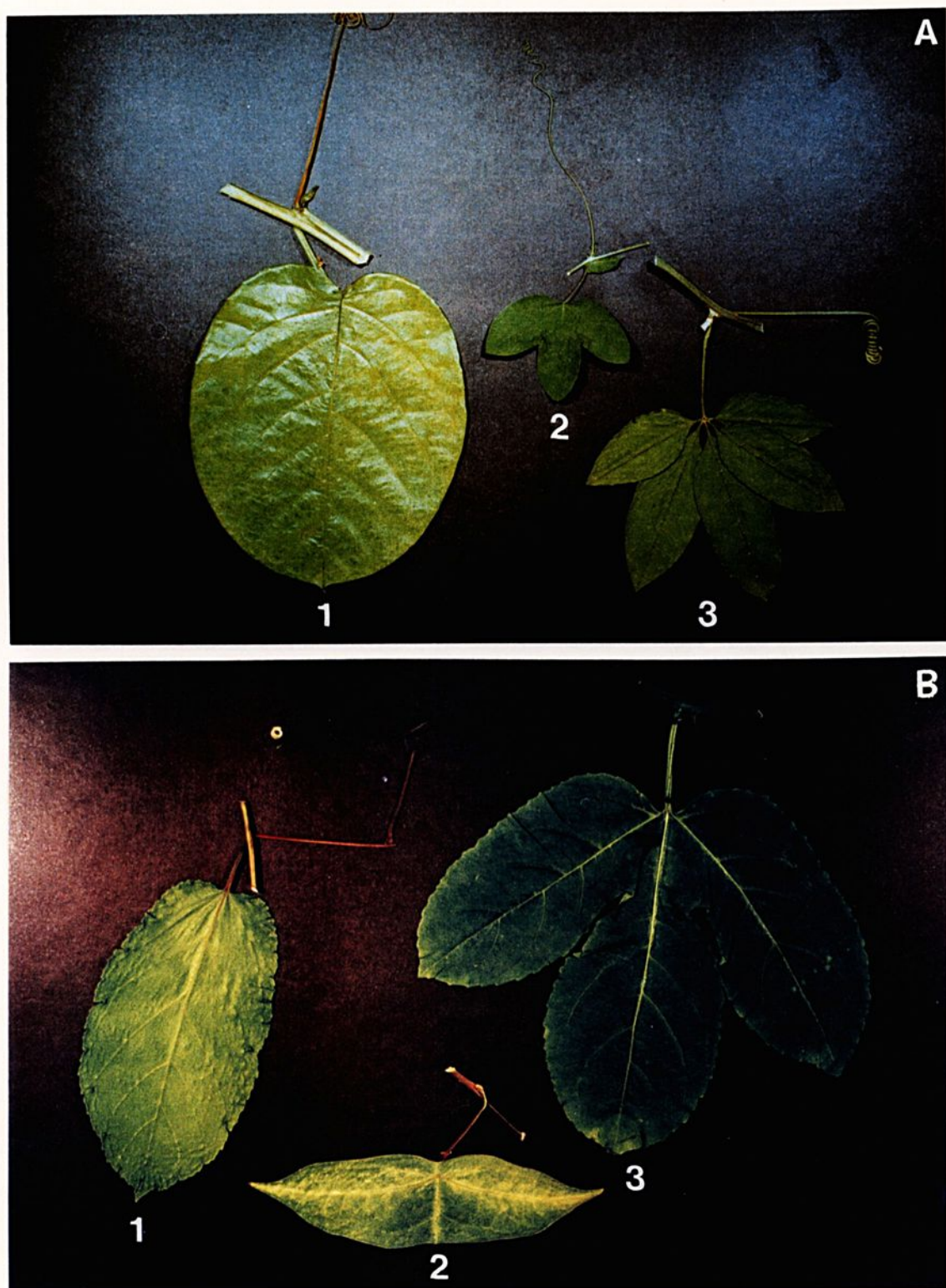


Figura 1. Folhas de (A) *P. alata* (1), *P. amethystina* (2) e *P. cincinnata* (3); (B) *P. coccinea* (1), *P. coriacea* (2) e *P. edulis* f. *flavicarpa* (3). (0,4X)

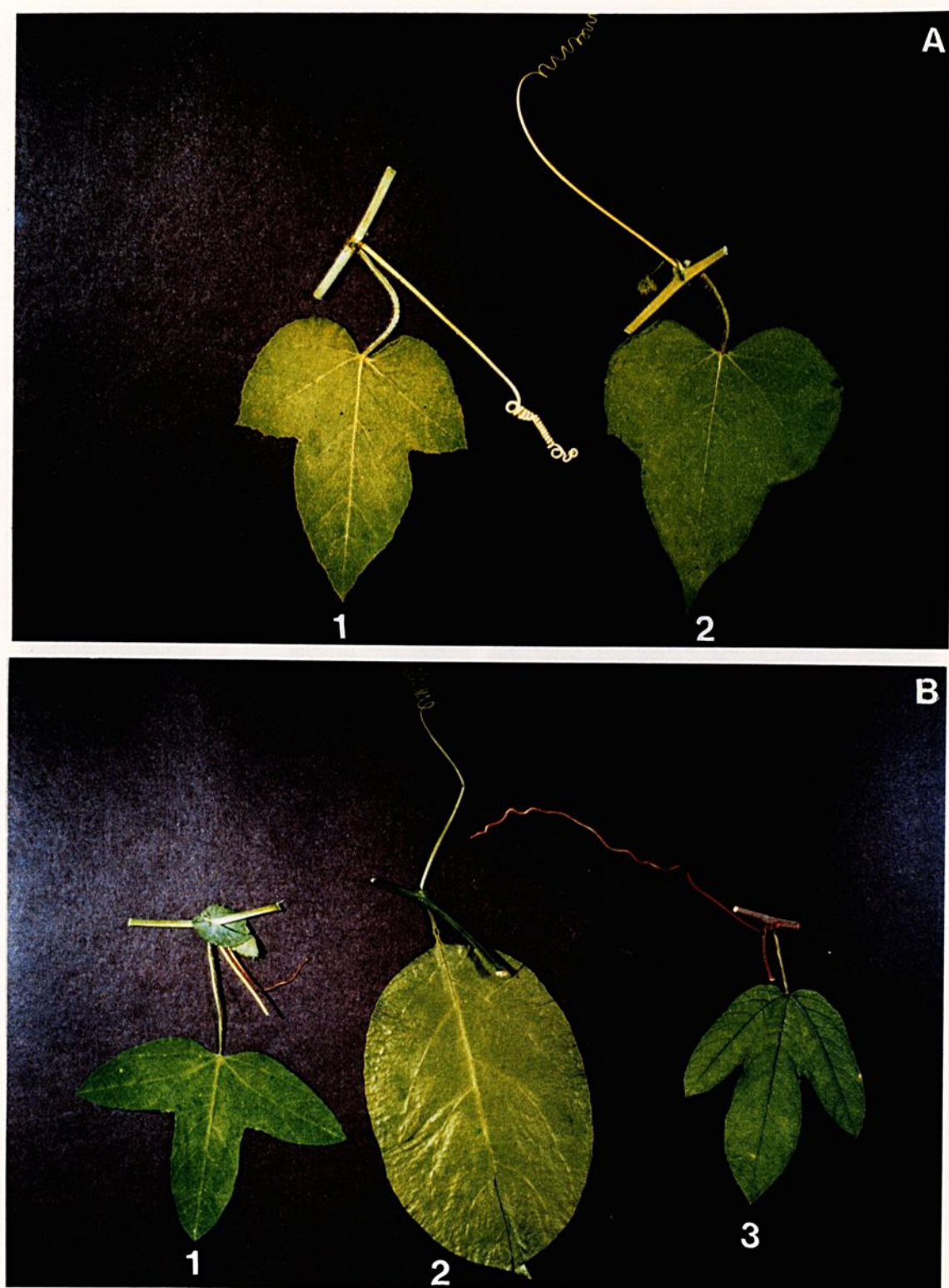


Figura 2. Folhas de (A) *P. foetida* var. *foetida* (1) e *P. foetida* var. *fluminensis* (2). (B) *P. giberti* (1), *P. nitida* (2) e *P. setacea* (3). (0,4X)



Figura 3. Flores de (A) *P. alata* (0,5X), (B) *P. cincinnata* (0,6X); (C) *P. coccinea* (0,6X) e (D) *P. coriacea* (0,7X).

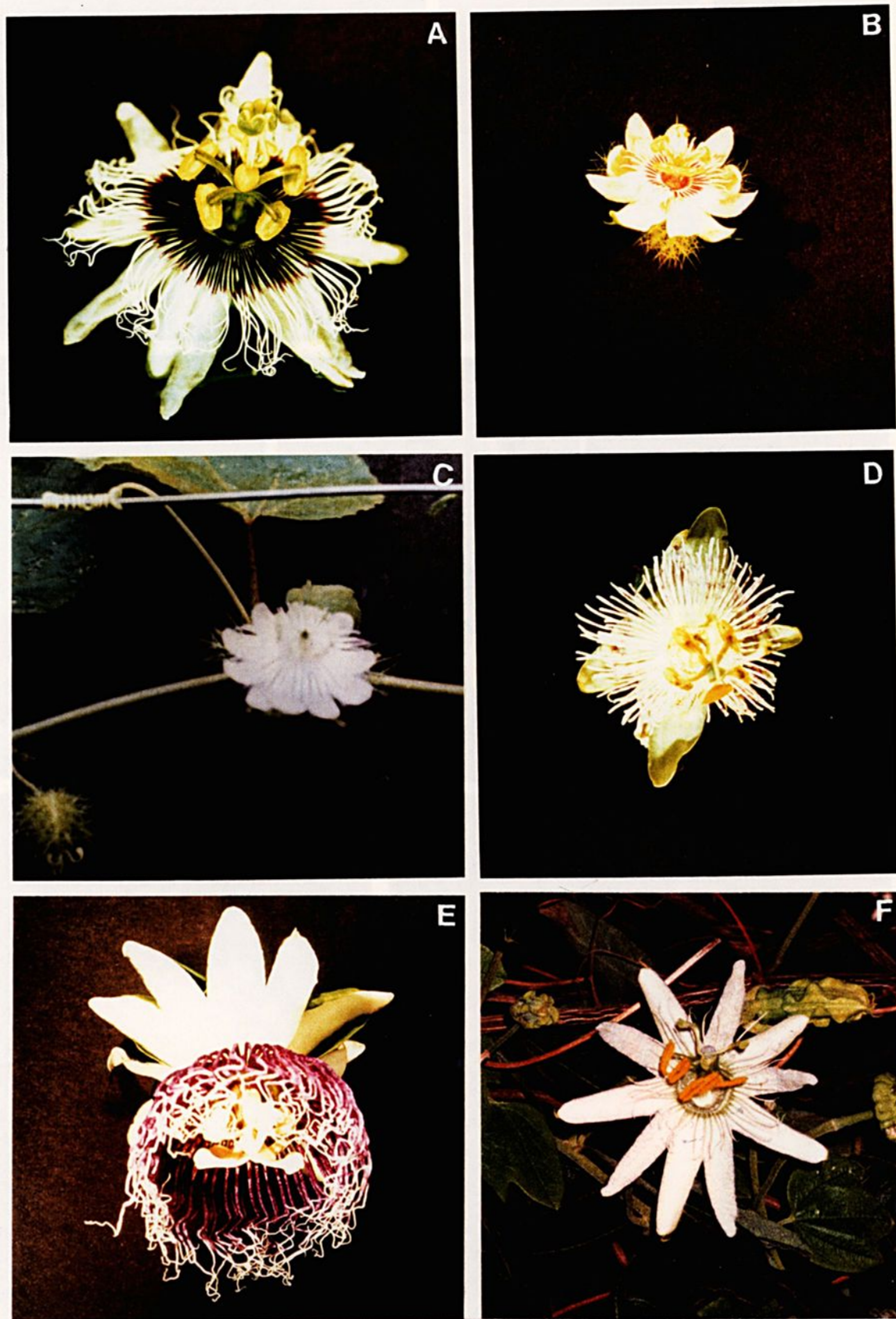


Figura 4. Flores de (A) *P. edulis* f. *flavicarpa* (0,8X), (B) *P. foetida* var. *foetida* (0,8X), (C) *P. foetida* var. *fluminensis* (0,7X), (D) *P. giberti* (0,6X), (E) *P. nitida* (0,7X) e (F) *P. setacea* (0,3X).

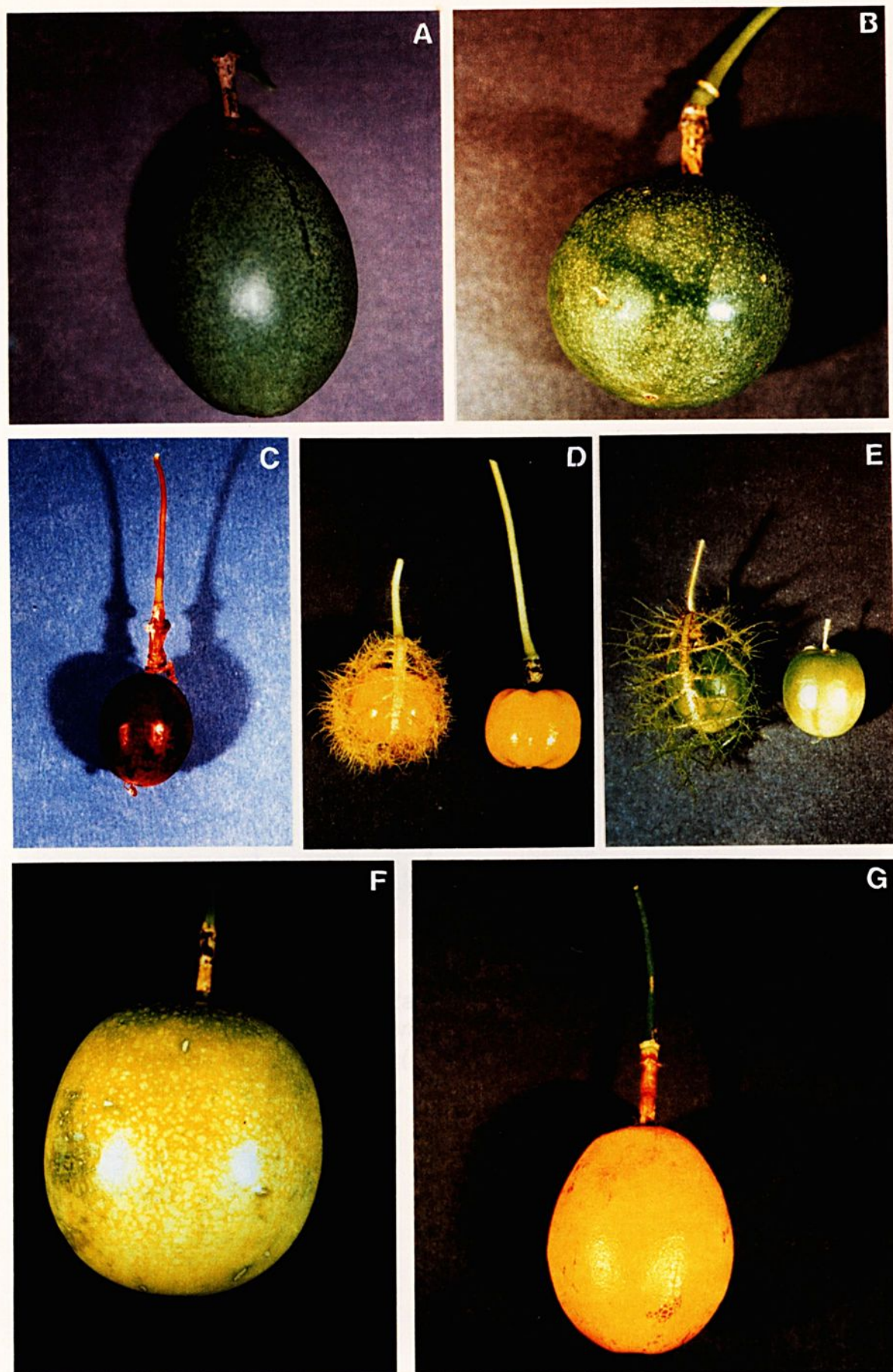


Figura 5. Frutos de (A) *P. alata* (0,5X), (B) *P. cincinnata* (0,6X), (C) *P. coriacea* (0,5X), (D) *P. foetida* var. *foetida* (0,7X), (E) *P. foetida* var. *fluminensis* (0,8X), (F) *P. edulis* f. *flavicarpa* (0,7X) (G) e *P. nitida* (0,7X).

1.2. Implantação do canteiro experimental

Para estes estudos um canteiro experimental foi formado e mantido no Campus do IBILCE/UNESP, em São José do Rio Preto, SP, que se encontra a 537m de altitude, na latitude Sul 20° 45' e longitude Oeste 49° 23'. As temperaturas médias máxima e mínima, em 1994, foram de 30,45°C e 20,43°C e a precipitação pluviométrica anual de 1570mm e, em 1995, as temperaturas médias máxima e mínima foram 30,17°C e 20,70°C e precipitação pluviométrica anual de 1537mm.

As sementes utilizadas foram provenientes do Banco de Germoplasma de maracujá da FCAV/UNESP de Jaboticabal, SP. Foram realizadas coletas do material de plantas matrizes, que fazem parte da coleção de plantas de Pezizaceae.

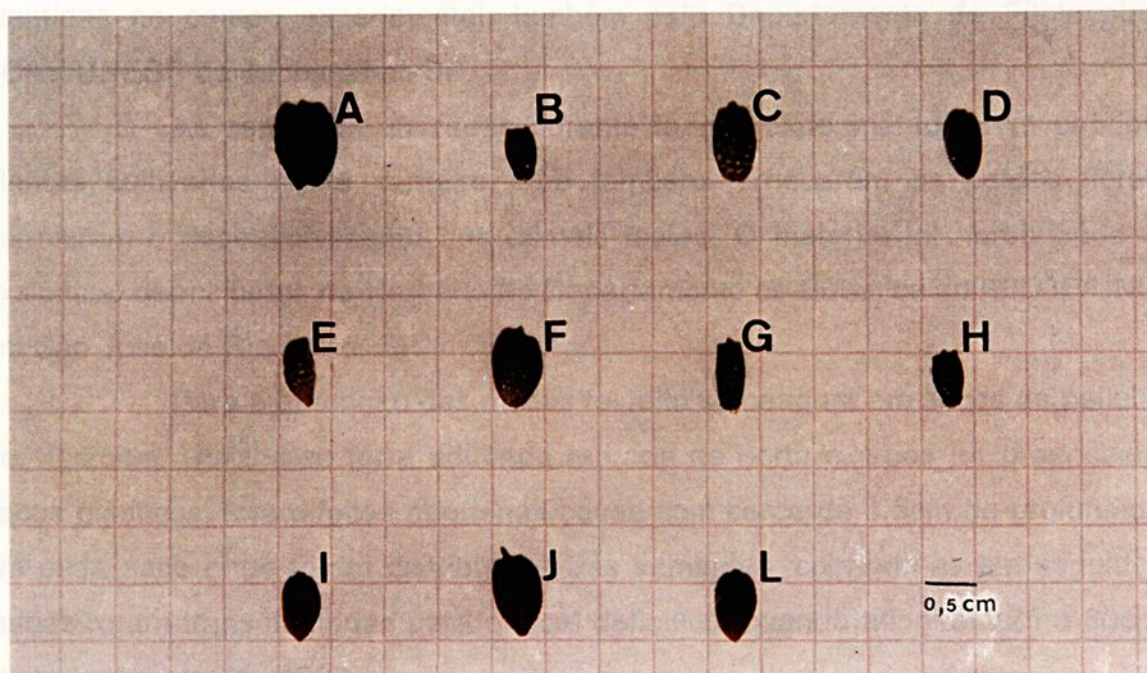


Figura 6. Sementes de (A) *P. alata*, (B) *P. amethystina*, (C) *P. cincinnata*, (D) *P. coccinea*, (E) *P. coriacea*, (F) *P. edulis* var. *flavicarpa*, (G) *P. foetida* var. *fluminensis*, (H) *P. foetida* var. *foetida*, (I) *P. giberti*, (J) *P. nitida* e (L) *P. setacea*.

1.2. Implantação do canteiro experimental

Para estes estudos um canteiro experimental foi formado e mantido no Campus do IBILCE/UNESP, em São José do Rio Preto, SP, que se encontra a 521m de altitude, na latitude Sul 20° 48' e longitude Oeste 49° 23'. As temperaturas médias máxima e mínima, em 1994, foram de 30,48°C e 20,43°C e a precipitação pluviométrica anual de 1370mm e, em 1995, as temperaturas médias máxima e mínima foram 30,17°C e 20,70°C e precipitação pluviométrica anual de 1537mm.

As sementes utilizadas foram provenientes do Banco de Germoplasma de maracujá da FCAV/UNESP de Jaboticabal, SP. Foram realizadas coletas do material de plantas matrizes, que fazem parte da coleção de plantas de *Passiflora*, mantidas no campo experimental, também pelo Departamento de Fitotecnia, da FCAV/UNESP de Jaboticabal, SP.

As sementes utilizadas durante todo o experimento foram obtidas de plantas cultivadas neste canteiro, que também forneceram os botões florais e permitiram o desenvolvimento dos demais testes. O material foi herborizado e as exsiccatas, depositadas no Herbário do Departamento de Botânica do IBILCE/UNESP, em São José do Rio Preto, SP.

Para a obtenção das mudas foi feito semeadura em sacos de polietileno de 10x25cm. Utilizou-se terra adubada retirada de horta e, após ter preenchido os sacos plásticos, foram feitas pequenas covas com cerca de 1,5cm de profundidade, em cada saco onde foram distribuídas três sementes, cobrindo-as em seguida. As mudas foram transplantadas para o local definitivo, quando atingiram 25 a 30cm de altura, em março de 1992.

Na formação do canteiro, o sistema de condução escolhido foi o tipo espaldadeira vertical, pois este proporciona boa distribuição dos ramos. Este método consiste em uma cerca formada por postes espaçados em 4m, sendo os laterais e um do meio, estacas tipo caibro, de 5cm x 2m, intercalados com estacas menores, tipo sarrafo, de 1,5cm x 2m, onde foram colocados dois fios de arame liso (n°12), estando o superior a 2m do solo e com 40cm de distância entre si. As estacas tiveram uma das extremidades mergulhada em óleo queimado e envolvida em saco plástico, para evitar o apodrecimento quando fossem enterradas. As linhas de plantio foram orientadas na direção leste-oeste, de modo a proporcionar a maior insolação possível às plantas.

As covas foram distribuídas em nove fileiras, num total de 40 covas, com profundidade de 40cm. A distância entre as fileiras foi mantida em 1m, e o

espaçamento entre as covas foi de 2m, possibilitando ter cinco covas em cada fileira. A abertura das covas ocorreu antes do estiramento do arame para facilitar a abertura das mesmas e, o plantio foi feito depois, para que possíveis acidentes fossem evitados durante a colocação dos postes e dos fios de arame. As covas foram preparadas com fungicida, da marca Dithane-M-45, misturado à terra.

O plantio definitivo ocorreu em março de 1992, sendo utilizadas, inicialmente quatro mudas por espécie mas, após a morte de algumas delas, houve substituição por outras da mesma espécie ou de espécie diferente. O número de indivíduos por espécie ficou assim estabelecido, em função da disponibilidade de espaço, uma vez que as plantas atingem dimensões de até 10m. Para as espécies *P. amethystina*, *P. coccinea*, *P. giberti* e *P. setacea* várias plantas foram formadas posteriormente, nem todas atingiram a fase reprodutiva.

2. Biologia reprodutiva

2.1. Floração e Frutificação

Durante dois anos consecutivos, 1994 e 1995, foram feitas observações, com dados coletados mensalmente e, mais esporadicamente, nos dois anos anteriores, referentes ao período de floração e frutificação das espécies estudadas. Verificou-se o início, a duração, o pico da floração, e o término dos períodos de floração e frutificação, nas condições ambientais em que foi realizado o estudo.

2.2. Testes de autopolinização e auto-incompatibilidade

Visando estudar o sistema reprodutivo de *Passiflora* spp., botões florais utilizados nos vários experimentos, foram ensacados no dia anterior à antese. Testes de autopolinização manual foram realizados, geralmente um dia após o ensacamento, com auxílio de pincéis, transferindo-se pólen de estames para os estigmas receptivos da mesma flor, durante a antese, sendo reensacadas em seguida, e assim mantidas por três a quatro dias. Para verificar a ocorrência de autopolinização espontânea botões de *P. coriacea*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida* foram ensacados para verificação de formação de frutos e sementes, em consequência de mecanismos de autopolinização verificados anteriormente, não sendo, portanto, manipuladas. Testes para verificar possíveis

mecanismos de agamospermia foi realizado para as duas variedades de *P. foetida*, cujos botões foram emasculados e ensacados no dia anterior à antese, sendo 12 para *P. foetida* var. *fluminensis* e 20 para *P. foetida* var. *foetida*. Para polinização cruzada, realizada apenas em *P. coccinea*, considerando a difícil ação dos polinizadores e necessidade de frutos para o estudo, o pólen das flores de um indivíduo foi transferido para estigmas de flores de indivíduos diferentes.

A polinização livre foi avaliada pela produtividade potencial observada de frutos e sementes, para cada planta de cada espécie.

2.3. Produção de frutos em condição de polinização livre

Os dados que permitiram avaliar a produção de frutos por planta, foram obtidos pela contagem do número de cicatrizes (número de flores e/ou de frutos abortados) e pelo número de frutos formados, obtidos através de polinização livre, por ramos escolhidos aleatoriamente por amostragem, em cada planta. A produtividade potencial por planta foi estimada pela soma dos dois números, que foi considerado o número total de inserções.

2.4. Produção de sementes

Visando avaliar a produção de sementes, 10 frutos por planta de *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. foetida* var. *foetida* e cinco frutos por planta nas demais espécies cultivadas no canteiro experimental foram coletados e suas sementes, contadas, obtendo-se, deste modo, a produção média de sementes por fruto de cada espécie. Para *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida* também foi avaliado o número de sementes por fruto, produzido através de autopolinização manual e natural.

O número de sementes normais e abortadas foram obtidos, para as mesmas espécies, e a produtividade potencial de sementes por fruto, como estimativa do número de óvulos produzidos por ovário.

2.5. Produção e viabilidade de pólen.

Para a contagem do número total de grãos de pólen, botões florais em pré-antese, foram coletados e fixados em Carnoy, por 24 horas, sendo, no dia seguinte, estocados em álcool 70% e mantidos sob refrigeração. As anteras, uma por botão e, três botões por planta, foram retiradas e cuidadosamente divididas ao meio, em sentido longitudinal, com auxílio de estiletes. O conteúdo foi removido, colocando-o sobre uma gota de azul de algodão-lactofenol em lâminas de



microscopia. Várias lâminas foram montadas, dado ao grande número de grãos de pólen por antera, e todos os grãos foram contados ao microscópio com o auxílio de um contador.

O número encontrado em cada meia antera foi multiplicado por dois, para estimar-se o número total por antera e, por cinco, que representa o número de estames por flor, obtendo-se assim, um valor estimado do número de grãos de pólen por flor. Esta metodologia foi utilizada, pois ficou constatada pequena variação no número de grãos por antera bem como o grande número destes previamente observados por antera.

A viabilidade dos grãos de pólen foi determinada para todas as espécies, utilizando-se a técnica de coloração com azul de algodão-lactofenol (Darlington & La Cour, 1970). Botões florais em fase de pré-antese foram ensacados, um por planta, e, posteriormente, após a antese, as anteras foram retiradas e os grãos de pólen foram submetidos à coloração. Amostras com cerca de 800 grãos foram analisadas por planta, para cada uma das espécies, sendo considerados viáveis os grãos que apresentaram-se intensamente corados, enquanto, os inviáveis tinham seu tamanho e capacidade de absorção do corante pelo citoplasma reduzidos.

2.6. Razão pólen/óvulo

O número de óvulos foi obtido pelo número de sementes normais e sementes abortadas, contadas por frutos maduros, sendo avaliados 10 frutos por planta de *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. foetida* var. *foetida* e cinco frutos por planta nas demais espécies. A contagem das sementes abortadas foi feita com o auxílio de um estereomicroscópio Zeiss SRBr. Com os dados referentes à quantidade média de grãos de pólen por flor e o número de sementes normais e abortadas por fruto (produção total de óvulos) foi calculada a razão pólen/óvulo (Cruden, 1977).

2.7. Germinabilidade das sementes

Estudos preliminares de germinação confirmaram as dificuldades mencionadas na literatura quanto à germinabilidade das sementes de espécies do gênero *Passiflora*.

Para os testes de germinação foram colhidos frutos maduros de plantas do canteiro experimental, com exceção das espécies: *P. amethystina*, *P. giberti* e *P. setacea*, cujas sementes tiveram procedência da FCAV/UNESP de



Jaboticabal. As sementes foram retiradas dos frutos e lavadas para remoção da mucilagem ou, no caso das espécies com muitas sementes, colocadas em recipiente de vidro para fermentação, o que facilitou a separação das sementes e da mucilagem que as envolvem (Oliveira, 1992)¹. Nos dois casos as sementes foram colocadas para secar à sombra e, posteriormente, armazenadas em saquinhos de papel à temperatura ambiente, por alguns dias.

A avaliação da germinabilidade de sementes foi feita através de dois testes: germinação em capelas de vidro, colocadas em lugar arejado, com temperatura e umidade ambientes, não controladas (Experimento I) e, em germinador, com estes dois fatores controlados (Experimento II). No primeiro caso, a semeadura feita em copinhos de plástico, três sementes em cada um e colocados em bandejas de alumínio com água. Utilizou-se como recipiente para o teste em germinador, vasilhas de alumínio Rochedo de 10X13cm, onde foram colocadas 50 sementes. A câmara, do tipo Mangeldorf-Biomatic, teve a temperatura mantida em 30°C sendo que também a umidade foi controlada.

A contagem e retirada das sementes germinadas foram feitas diariamente, sendo consideradas germinadas as sementes nas quais observou-se a emergência da radícula. Quanto à duração, os testes foram mantidos por um período de seis meses.

Foram semeadas 100 sementes para cada espécie, nos dois tratamentos, tendo como substrato a vermiculita extra-fina, da marca Plantmax.

3. Análises Citogenéticas

3.1. Estudo de cariótipo

Para contagem do número de cromossomos e estudo de cariótipos foram utilizados ápices de meristemas de raiz, obtidas de sementes germinadas em capelas ou germinador, provenientes de plantas mantidas no canteiro experimental do IBILCE/UNESP, em São José do Rio Preto, SP., tendo sido montados pelo menos 10 ápices, sendo analisadas, no mínimo, 20 metáfases por lâmina com o número cromossômico bem definido.

O material foi pré-tratado em uma solução de 8-hidroxiquinoleína 0,002M, a uma temperatura de 15°C, sob aeração constante, durante seis horas. Em seguida, as raízes das plântulas foram fixadas em solução de Carnoy por 15

minutos e mantidas em álcool 70%, em refrigerador. As raízes foram submetidas à hidrólise em HCl 1N a 60°C por 5 minutos, para que as células fossem separadas com maior facilidade, e então, coradas com Carmim acético. Em seguida, após aquecimento em chama de lamparina, foram mantidas no corante por 30 minutos. Para a preparação das lâminas, cerca de 1mm da raiz foi removida e transferida para uma lâmina com uma gota de meio de Hoyer e, com auxílio de estilete, o meristema apical da extremidade terminal da raiz foi macerado e coberto com lamínula, sendo pressionada para que as células fossem achatadas e os cromossomos espalhados (Coleman & Coleman, 1984).

As metáfases favoráveis foram fotografadas em fotomicroscópio Zeiss Standard WL, com sistema fotográfico MC-63 automático acoplado, utilizando-se filme Ilford ASA 50 e papel fotográfico Kodabromide F-3 e F-4.

As medidas dos cromossomos foram feitas com auxílio de uma lâmina graduada em milímetros, subdivididos em décímetros, utilizando-se fotografias com ampliação de 3750X.

O cariótipo das espécies estudadas foi determinado com base nas medidas do comprimento total de cada cromossomo e dos braços cromossômicos longo e curto, o que permitiu o cálculo da proporção dos braços. Os cromossomos foram classificados de acordo com a proposta considerada por Levan et al. (1964), na qual os cromossomos são designados conforme a posição do centrômero: (M) e (m) para mediana, com relação de 1,00 e de 1,01 a 1,70, respectivamente, (sm) para submediana, com relação de 1,71 a 3,00, (st) subterminal, para a relação de 3,01 a 7,0 e (t) para terminal, com relação acima de 7,0.

Com a finalidade de se comparar os cariótipos das diferentes espécies entre si, foram utilizadas as médias dos valores de índice de assimetria, em porcentagem, que obtém-se pela relação da soma dos braços curtos pelo comprimento total dos cromossomos, conforme Huziwara (1962).

3.2. Estudos de meiose

Para o estudo de cromossomos meióticos, botões florais, coletados de plantas matrizes, foram fixados em solução de Carnoy, durante 24 horas e, em seguida, transferidos para álcool 70% e estocados sob refrigeração.

A técnica utilizada para estudo de microsporogênese foi a de esmagamento (Darlington & La Cour, 1970), que consiste na retirada da antera, com o botão mergulhado em álcool 70% em placa de Petri, com o auxílio de um



esteriomicroscópio. Em seguida, a antera foi colocada em uma lâmina com uma gota de Carmim acético, prosseguindo-se a maceração com uma espátula, de modo que os meiócitos se dispersassem fora da antera, sendo retirado o excesso de material visível a olho nú. O material, então, foi coberto com lamínula e aquecido levemente em uma chama, a fim de se obter o clareamento do citoplasma.

Seguiu-se a observação ao microscópio e, se presentes fases da meiose de interesse, o procedimento, então, foi tornar a lâmina permanente. Para isto, retirou-se o excesso de corante, colocando pressão à lâmina, com a lamínula voltada para baixo, sobre papel toalha, evitando qualquer movimento lateral da lâmina. Com o auxílio de uma lâmina Gillete levantou-se a lamínula por uma das extremidades, colocando-se uma gota de meio de Hoyer sobre o material e repondo-se a lamínula. Para que os cromossomos fossem suficientemente espalhados, aplicou-se pressão tanto quanto necessária.

As fases desejadas foram fotografadas utilizando-se filme Kodak Plus X-Plan ASA 125 e o papel fotográfico empregado foi Kodabromide F-3 e F-4.

4. Análises estatísticas

Análises descritivas foram realizadas para verificar as médias e erros padrões dos dados obtidos, análises de variância para verificação de homogeneidade entre as médias e testes de Tukey para comparações múltiplas. Foi realizado teste t de Student para comparações de médias, bem como, análises de correlação para se verificar associações entre variáveis em cada espécie.

III. RESULTADOS

1. Biologia reprodutiva

1.1. Floração e frutificação

Na Figura 7 está ilustrada a representação linear do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo observados nas espécies de *Passiflora*. Tais observações foram realizadas no período de janeiro de 1994 a dezembro de 1995, em plantas cultivadas em canteiro experimental.

P. alata floresceu de junho a agosto de 1994, com os primeiros botões surgindo no mês de maio. O único fruto formado permaneceu na planta até abril do ano seguinte, quando novos botões surgiram. Foi observada alta taxa de abscisão destes botões. Em 1995, o pico de floração ocorreu nos meses de junho e julho, com produção de raríssimos frutos iniciada em junho, que permaneceram na planta por quatro meses. Em outubro do mesmo ano raros botões surgiram e algumas flores abriram-se, sendo produzido apenas um fruto, continuando a floração até o mês seguinte. Das três plantas mantidas no canteiro experimental, uma apresentou apenas crescimento vegetativo durante o período de observação. De janeiro a abril destes dois anos, as plantas investiram apenas no seu crescimento vegetativo. Nesta espécie várias flores abrem no mesmo dia, por indivíduo e, sua abertura dura apenas um dia, com a fase de murcha iniciando-se ao final da tarde. As flores exalam um odor agradável durante a fase de antese e são visitadas por abelhas de grande porte, que não foram identificadas.

P. amethystina iniciou seu período reprodutivo com os primeiros botões surgindo em fevereiro de 1995 e floresceu de março a setembro, apresentando, esporadicamente, flores em novembro. O pico de floração se deu nos meses de maio e junho. Foi observado, para esta espécie, que os primeiros botões que se formavam tornavam-se escuros e caíam. As flores abrem-se pela manhã e a murcha completa ocorre no dia seguinte. Apesar do fato de que duas plantas atingiram o período reprodutivo concomitantemente, ainda assim não ocorreu a formação de frutos, o que seria esperado através de polinização cruzada. Outras três plantas não atingiram a fase reprodutiva, limitando-se apenas ao crescimento vegetativo. As flores não se abrem seqüencialmente nos ramos reprodutivos, como na maioria das espécies.

P. cincinnata floresceu de janeiro a maio de 1994, com pico de floração em fevereiro, sendo que os frutos produzidos permaneceram nas plantas até a próxima floração, que se iniciou em outubro, sobrepondo-se à produção de frutos novos. Durante 1995, a floração continuou de janeiro a abril, com pico de floração em janeiro e fevereiro. A floração foi retomada em setembro, com aumento na formação de flores em novembro e dezembro, com muitos frutos verdes. Também nesta espécie as flores abrem-se pela manhã e murcham ao fim da tarde, sendo o visitante mais freqüente *Ptilotopus scopipes*, da família *Anthophoridae*. Esta espécie apresentou alguns brotos surgindo de suas raízes, os quais sempre foram podados. Duas plantas, de um total de sete, não atingiram o ciclo reprodutivo nos últimos sete meses.

P. coccinea floresceu durante todo o período de observação, apresentando picos de maior produção de flores nos meses de janeiro e maio de 1994 e nos meses de janeiro, fevereiro e setembro de 1995, intercalados com longos períodos de menor produtividade. A produção de frutos foi muito pequena, pois mesmo quando duas ou três plantas estiveram florando ao mesmo tempo, estes nunca atingiram a fase de maturação, devido à abscisão enquanto ainda verdes. As flores murcham no fim do dia da antese. Nunca foi observada a presença de abelhas em contato com flores desta espécie. No entanto, por duas vezes, constatou-se a presença de beija-flores visitando flores, podendo-se supor que tenha ocorrido a transferência de pólen.

P. coriacea floresceu de março a junho de 1994, com produção de poucos frutos até agosto. De setembro a dezembro foi possível observar apenas raros botões, caracterizando pequena floração. A floração intensificou-se de janeiro a abril, sendo o pico de floração nos dois primeiros meses, com produção de poucos frutos, sendo que, logo em seguida, a planta foi danificada. Em abril uma nova planta iniciou a produção de botões, que se prolongou até dezembro, sem no entanto, apresentar picos de floração e nem frutos. Suas flores abrem e fecham no mesmo dia, podendo duas flores em fase de antese estarem na mesma inserção. Seus frutos comumente eram predados. Foi possível observar *Trigona rufricus* (arapuá) freqüentemente visitando estas flores.

P. foetida var. *fluminensis* caracteriza-se por apresentar grandes períodos de floração e frutificação e intenso crescimento vegetativo. Das observações dos anos anteriores a 1994, afirma-se que plantas desta espécie floresceram durante 19 meses ininterruptamente, iniciando por volta de quatro meses

após a semeadura. Nos dois anos de observação, apenas duas novas plantas puderam ser avaliadas, uma de março de 1994 a junho de 1995 e, outra, de fevereiro a outubro de 1995. No primeiro caso, houve intenso crescimento vegetativo até maio, quando surgiram os primeiros botões, flores e frutos, apresentando pico de floração em abril de 1995. A floração e frutificação no ano de 1994, ocorreu em setembro e outubro e, menos intensamente, nos meses de novembro e dezembro. Em março de 1995, uma nova planta floresceu e frutificou até setembro, quando atingiu o pico de floração e, logo em seguida, morreu. As pequenas flores desta espécie são visitadas, durante toda a antese, por *Trigona rufricus*, que pode ser considerado o visitante mais freqüente.

P. foetida var. *foetida* floresceu de dezembro de 1994, apenas três meses após ser transplantada, até dezembro de 1995, com picos de floração de abril a julho, sendo que, sempre permaneceu produzindo, com muitas flores abrindo-se por dia em uma mesma planta. O visitante mais freqüente também foi *Trigona rufricus*, que permanecia nas flores por longos períodos durante o dia. Durante uma única vez, foi observada uma abelha de grande porte, não identificada, coletando néctar nas pequenas flores desta espécie. Plantas desta espécie foram prejudicadas por terem sido atacadas por lagartas de lepdópteros, que alimentavam-se de suas folhas e por heterópteros, que danificavam seus frutos, durante os meses mais quentes.

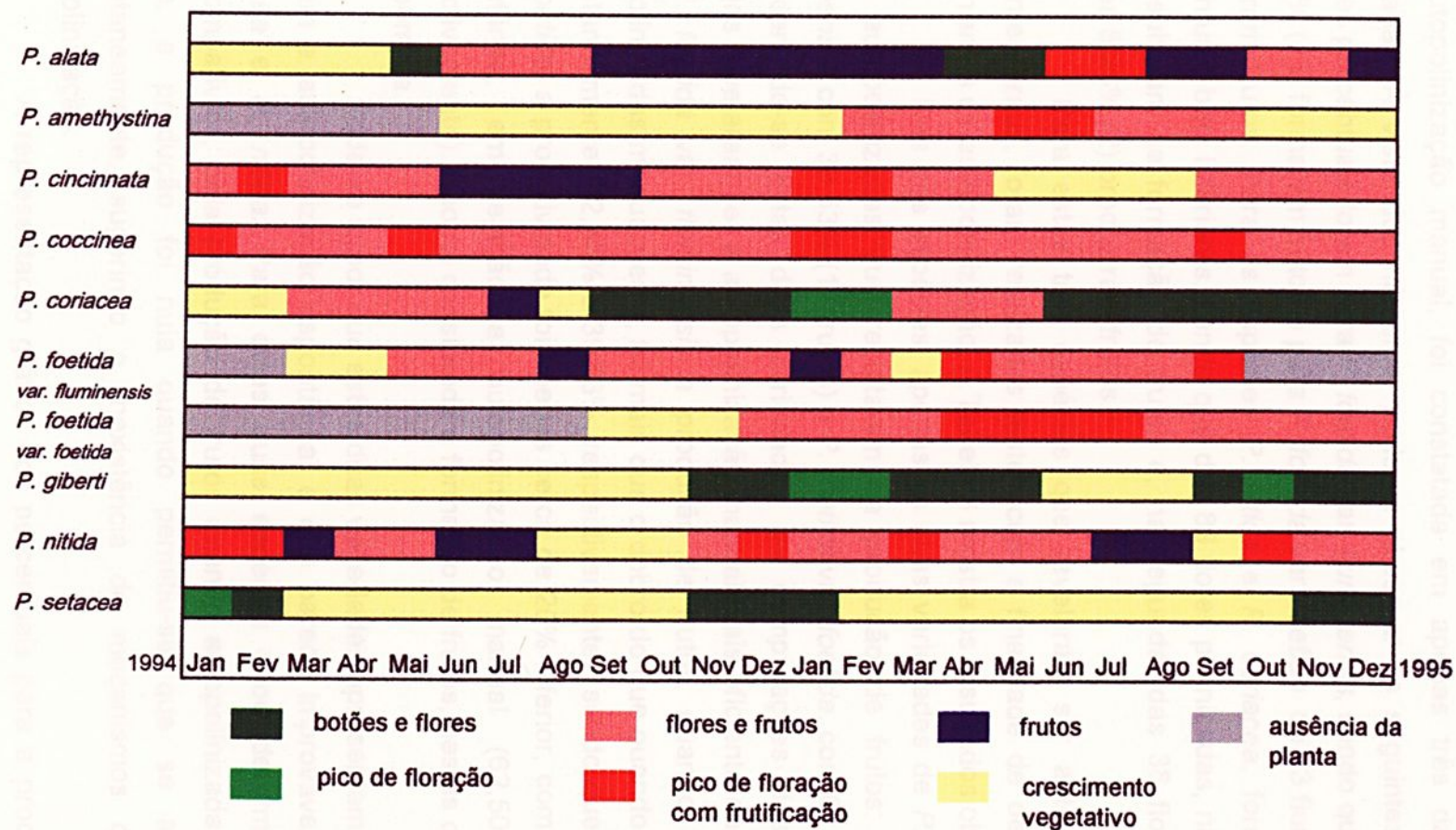
P. giberti floresceu de novembro de 1994 a maio de 1995, intercalando, em seguida, três meses de apenas crescimento vegetativo, retomando seu ciclo reprodutivo de setembro a dezembro. Os picos de floração se deram nos meses de janeiro-fevereiro e outubro. No entanto, apesar de duas plantas atingirem o período de reprodução simultaneamente, o que permitiria a polinização cruzada, não houve produção de frutos. Estas plantas apresentaram intensa abscisão de botões durante o período de chuvas (outubro e novembro). Nesta espécie também ocorreu a formação de brotos grandes surgindo das raízes.

P. nitida floresceu mais intensamente em janeiro e fevereiro de 1994, interrompendo a floração em março, voltando a florescer em abril e maio com frutos permanecendo na planta até a maturação, que se completou em julho. Em novembro, deste mesmo ano, houve floração com um outro pico em dezembro. No ano seguinte floresceu de janeiro a junho, com maior intensidade no mês de março. Novamente a maturação dos frutos ocorreu em julho e agosto, com outro pico de floração registrado em outubro. Esta espécie caracteriza-se por apresentar um



amadurecimento simultâneo da maioria de seus botões, acarretando períodos de apenas três a quatro dias de abertura de suas flores, chegando a apresentar cerca de 100 flores, por planta, num único dia. Suas flores são muito perfumadas e intensamente visitadas por abelhas da família *Anthophoridae*, *Ptilotopus scopipes*.

P. setacea teve poucos períodos de floração não ocorrendo frutificação, pois apenas uma planta atingiu a fase reprodutiva. Houve várias tentativas de formação de novas plantas, no entanto, cinco outras mudas não se desenvolveram, pois permaneceram por vários meses com o próprio crescimento vegetativo estacionado. Foi possível registrar períodos de floração em janeiro, quando ocorreu maior floração, e fevereiro de 1994, e de novembro deste mesmo ano a janeiro do ano seguinte. Uma pequena floração só voltou a ocorrer em novembro e dezembro de 1995. Foi observada a presença de pequenas abelhas visitando as flores desta espécie, porém, estas não foram identificadas.



1.2. Autopolinização e auto-incompatibilidade

O sistema reprodutivo em espécies de *Passiflora* foi avaliado através de autopolinização manual. Os resultados obtidos para as 10 espécies, estão na Tabela 2, que apresenta o número total de flores autopolinizadas, o total de frutos produzidos e a porcentagem da produtividade. A produção de frutos, em condição de autopolinização manual, foi constatada em apenas três das 10 espécies estudadas. À vista dos números, pode-se observar os seguintes resultados: os maiores percentuais foram para *P. foetida* var. *fluminensis*, sendo que, das 14 flores, 92,85% (13) formaram frutos e para *P. foetida* var. *foetida* de 83 flores, 80,72% (67) formaram frutos. Para as espécies *P. nitida* e *P. coriacea*, foram encontrados percentuais bem inferiores, sendo que das 89 flores polinizadas, na primeira, 7,9% (7) resultaram na formação de frutos e, na segunda, das 38 flores polinizadas, apenas 5,26% (2) produziram frutos.

Para estas três espécies que revelaram ser autocompatíveis, em diferentes graus, foram realizados testes com a finalidade de detectar possíveis mecanismos de autopolinização. A Tabela 3 mostra os resultados obtidos.

Das três espécies, apenas as duas variedades de *P. foetida* tiveram flores autopolinizadas que resultaram na produção de frutos: *P. foetida* var. *fluminensis*, com 39,53% (17 frutos) e *P. foetida* var. *foetida*, com 62,50% (50 frutos). Considerando-se estas duas variedades, as comparações dos dois sistemas testados revelaram ser a autopolinização manual mais eficiente que a espontânea. Em *P. foetida* var. *fluminensis* a produção de frutos, quando as flores foram autopolinizadas manualmente, foi mais que o dobro do que quando autopolinizadas espontaneamente (92,85% e 39,53%, respectivamente), sendo que, para *P. foetida* var. *foetida*, a produtividade foi apenas cerca de 20% inferior, com autopolinização espontânea, em relação a autopolinização manual (62,50% e 80,72%, respectivamente). Não foi constatada a formação de frutos, nestas duas variedades, por apomixia.

Pode-se supor que estas duas variedades apresentam mecanismo que efetuam a autopolinização espontânea, o que parece improvável ocorrer em *P. coriacea* e *P. nitida*. Para estas duas espécies ficou determinado que são autocompatíveis, pela produção de frutos quando autopolinizadas manualmente, porém, a produção foi nula quando permitiu-se que se autopolinizassem espontaneamente, sugerindo a inexistência de mecanismos que facilitam a autopolinização.

A representação gráfica dos percentuais para a produção de frutos, nos testes de autopolinização manual e livre, para as 10 espécies analisadas, é apresentada nas Figuras 8 e 9.

Tabela 2. Número total de flores polinizadas, número total de frutos produzidos e a frequência de produção de frutos por autopolinização manual, em 10 espécies de *Passiflora*.

ESPÉCIE	Nº TOTAL DE FLORES POLINIZADAS	Nº TOTAL DE FRUTOS PRODUZIDOS	% DE PRODUÇÃO DE FRUTOS
<i>P. alata</i>	13	0	0
<i>P. amethystina</i>	36	0	0
<i>P. cincinnata</i>	66	0	0
<i>P. coccinea</i>	42	0	0
<i>P. coriacea</i>	38	2	5,26
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	77	0	0
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	14	13	92,85
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>	83	67	80,72
<i>P. giberti</i>	40	0	0
<i>P. nitida</i>	89	7	7,90
<i>P. setacea</i>	52	0	0

Tabela 3. Número total de flores ensacadas, número total de frutos produzidos e a frequência de produção de frutos por autopolinização espontânea, em três espécies de *Passiflora*.

ESPÉCIE	Nº TOTAL DE FLORES ENSACADAS	Nº TOTAL DE FRUTOS PRODUZIDOS	% DE PRODUÇÃO DE FRUTOS
<i>P. coriacea</i>	16	0	0
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	43	17	39,53
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>	80	50	62,50
<i>P. nitida</i>	80	0	0

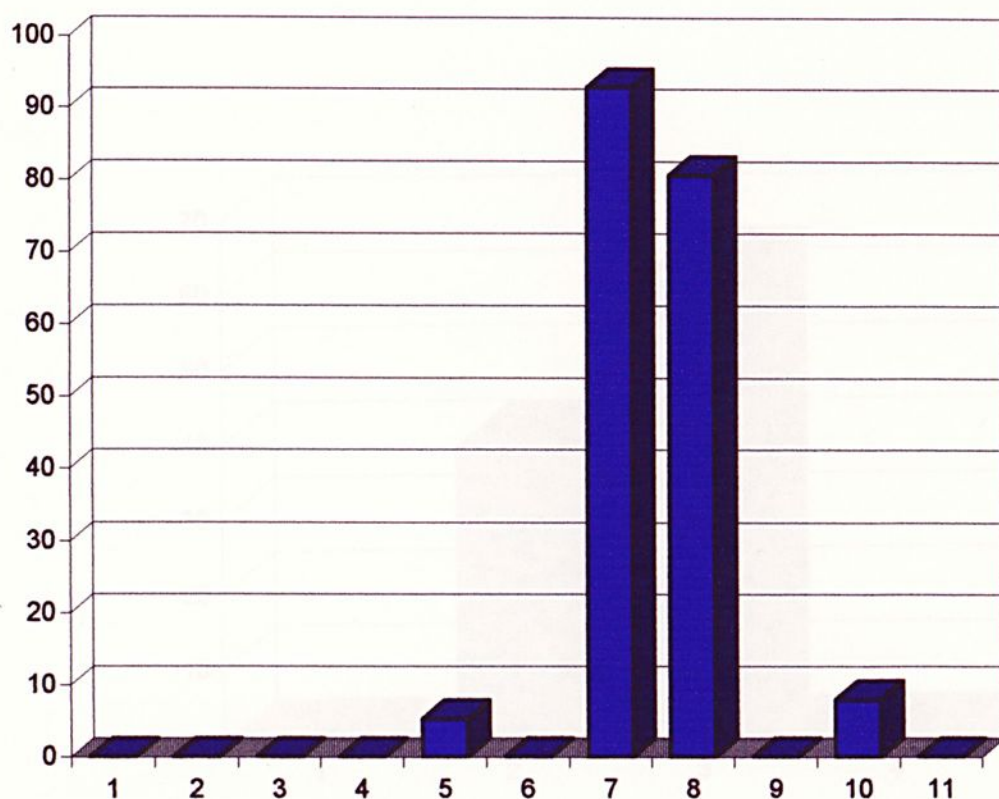


Figura 8. Percentuais de produtividade de frutos por autopolinização manual, em relação à produtividade potencial (nº de flores autopolinizadas) em *P. alata* (1), *P. amethystina* (2), *P. cincinnata* (3), *P. coccinea* (4), *P. coriacea* (5), *P. edulis* f. *flavicarpa* (6), *P. foetida* var. *fluminensis* (7), *P. foetida* var. *foetida* (8), *P. giberti* (9), *P. nitida* (10) e *P. setacea* (11).

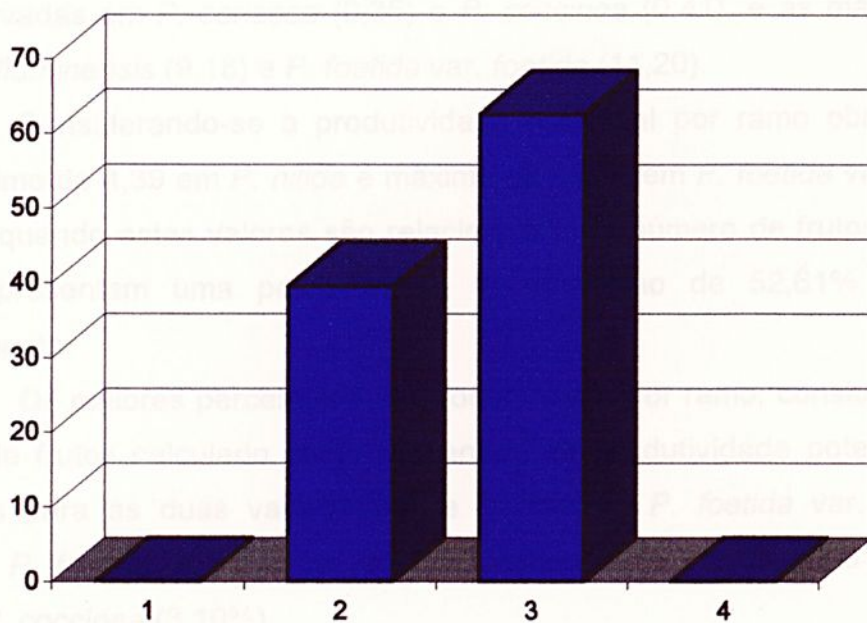


Figura 9. Percentuais de produtividade de frutos por autopolinização espontânea, em relação à produtividade potencial (nº de flores ensacadas) em *P. coriacea* (1), *P. foetida* var. *fluminensis* (2), *P. foetida* var. *foetida* (3) e *P. nitida* (4).

1.3. Produção de frutos em situação de polinização livre

As médias e erros padrões do número de cicatrizes (número de flores e/ou frutos abortados), de frutos, da produtividade potencial (frutos + cicatrizes) e do percentual de produtividade por ramo estão apresentados na Tabela 4. O menor valor do número médio de cicatrizes por ramo foi o de *P. foetida* var. *fluminensis* (1,14) e os maiores o de *P. coccinea* (12,06), próximo ao de *P. cincinnata* (13,21). Quanto ao número médio de frutos produzidos por ramo, as menores produtividades foram observadas em *P. coriacea* (0,35) e *P. coccinea* (0,41), e as maiores em *P. foetida* var. *fluminensis* (9,18) e *P. foetida* var. *foetida* (11,20).

Considerando-se a produtividade potencial por ramo observaram-se valores mínimo de 4,39 em *P. nitida* e máximo de 18,17 em *P. foetida* var. *foetida*, o que indica, quando estes valores são relacionados ao número de frutos, que estas espécies apresentam uma perda média de produção de 52,61% e 40,08%, respectivamente.

Os maiores percentuais de produtividade por ramo, considerada como o número de frutos calculado como percentual da produtividade potencial, foram encontrados para as duas variedades de *P. foetida*: *P. foetida* var. *fluminensis* (90,72%) e *P. foetida* var. *foetida* (59,92%) sendo os menores, para *P. coriacea* (2,43%) e *P. coccinea* (3,10%).

Foram realizadas análises de correlação entre os valores da produtividade potencial e o número de frutos, por ramo, para cada espécie (Tabela 5). As correlações entre estas duas variáveis foram positivas e altamente significativas, para *P. foetida* var. *fluminensis* ($r=0,926$; $t_{53}=17,85$; $p<0,01$) e *P. foetida* var. *foetida* ($r=0,923$; $t_{64}=19,19$; $p<0,01$) indicando forte associação entre o número de frutos produzidos e a produtividade potencial por ramos. Os valores de r foram positivos e significativos ao nível de 1% nas demais espécies, exceto para *P. coccinea* ($r=0,440$; $t_{15}=1,90$; $p>0,05$) e *P. coriacea* ($r=0,552$; $t_{15}=2,57$; $p<0,05$). Na primeira, excluindo-se o ponto que se encontrava fora da tendência de distribuição dos demais e que representava o maior número de frutos de um ramo, a associação permanece não-significativa ($r=0,108$; $t_{14}=0,41$; $p>0,05$). Entretanto, para a segunda espécie ao se excluir o ponto referente ao maior número de frutos e que estava fora da tendência de distribuição dos demais, o valor de r torna-se significativo ao nível de 1% ($r=0,865$; $t_{14}=6,70$; $p<0,01$). Os diagramas de dispersão das análises de correlação são apresentados nas Figuras 10 a 14. Os Algarismos representam a

freqüência do par (X,Y), ou seja, o número de pontos sobrepostos.

A correlação entre o número de ramos e o percentual de produtividade potencial de todas as plantas (Figura 15), mostrou ausência de associação entre estas variáveis ($r=-0,046$; $t_{25}=0,23$; $p>0,01$). Com a exclusão de uma planta de *P. nitida*, com maior número de ramos e potencial inferior a 50%, a correlação permaneceu não-significativa ($r=0,081$; $t_{24}=0,40$; $p>0,01$).

A análise de correlação entre número médio de ramos e de frutos produzidos, consideradas as médias e números das seis espécies (Figura 16), foi positiva e não-significativa ($r=0,301$; $t_{25}=1,58$; $p>0,05$), indicando à primeira vista, ausência de associação entre as variáveis. Entretanto, com a exclusão dos pontos referentes às plantas das duas variedades de *P. foetida* (as que se encontram no extremo superior esquerdo da figura), esta correlação torna-se altamente significativa, acima de 0,8. Estes resultados indicam que a estratégia usada para a espécie *P. foetida*, relativa à alocação de recursos no crescimento vegetativo e reprodução, é diferente das demais.

Tabela 4. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) do número de cicatrizes e de frutos, da produtividade potencial (frutos + cicatrizes) e do percentual da produtividade, por ramo, em *Passiflora* spp.

ESPÉCIES	N(a)	Nº DE CICATRIZES	Nº DE FRUTOS	PRODUTIVIDADE POTENCIAL	%
<i>P. alata</i>	26	7,08 $\pm$ 1,06	1,15 $\pm$ 0,12	8,23 $\pm$ 1,11	16,80 $\pm$ 2,10
<i>P. cincinnata</i>	177	13,21 $\pm$ 0,80	1,33 $\pm$ 0,09	14,67 $\pm$ 0,84	12,13 $\pm$ 0,91
<i>P. coccinea</i>	17	12,06 $\pm$ 2,00	0,41 $\pm$ 0,21	12,47 $\pm$ 2,09	3,10 $\pm$ 1,64
<i>P. coriacea</i>	17	8,76 $\pm$ 1,69	0,35 $\pm$ 0,21	9,12 $\pm$ 1,79	2,43 $\pm$ 1,78
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	55	1,14 $\pm$ 0,21	9,18 $\pm$ 0,75	10,14 $\pm$ 0,75	90,72 $\pm$ 5,40
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>	66	6,97 $\pm$ 0,46	11,20 $\pm$ 0,87	18,17 $\pm$ 1,12	59,92 $\pm$ 1,79
<i>P. nitida</i>	227	2,64 $\pm$ 0,15	1,75 $\pm$ 0,07	4,39 $\pm$ 0,17	47,39 $\pm$ 1,97

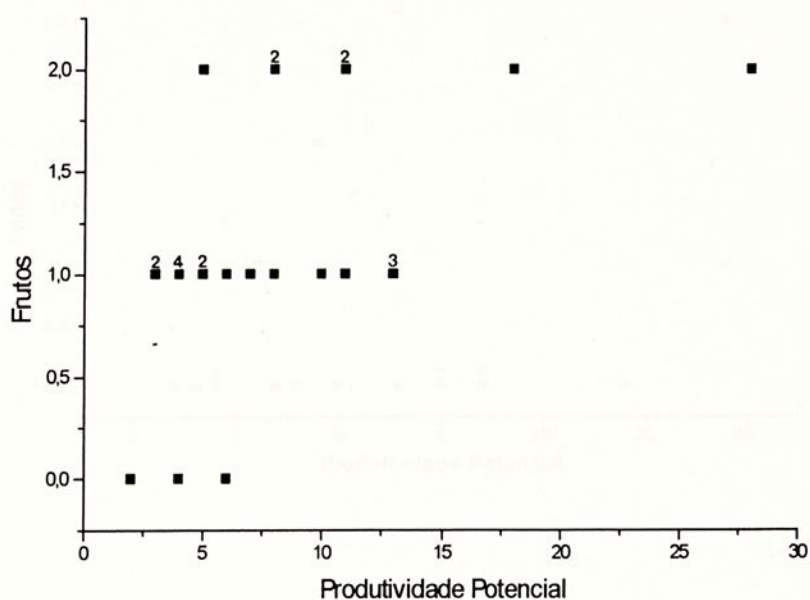
a) N=número de ramos analisados

Tabela 5. Correlações entre a produtividade potencial (frutos + cicatrizes) e o número de frutos por ramo, em *Passiflora* spp. (t para significância de r; *p<0,05; **p< 0,01).

ESPÉCIES	r	t	com exclusão de pontos	
			r	t
<i>P. alata</i>	0,507	2,88**		
<i>P. cincinnata</i>	0,306	4,26**		
<i>P. coccinea</i>	0,440	1,90	0,108	0,41
<i>P. coriacea</i>	0,552	2,57*	0,865	6,70**
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	0,926	17,85**		
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>	0,923	19,19**		
<i>P. nitida</i>	0,537	9,59**		

Figura 10. Gráficos de dispersão entre produtividade potencial e número de frutos de *P. alata* (A) e *P. cincinnata* (B), em situação de polinização livre.

A



B

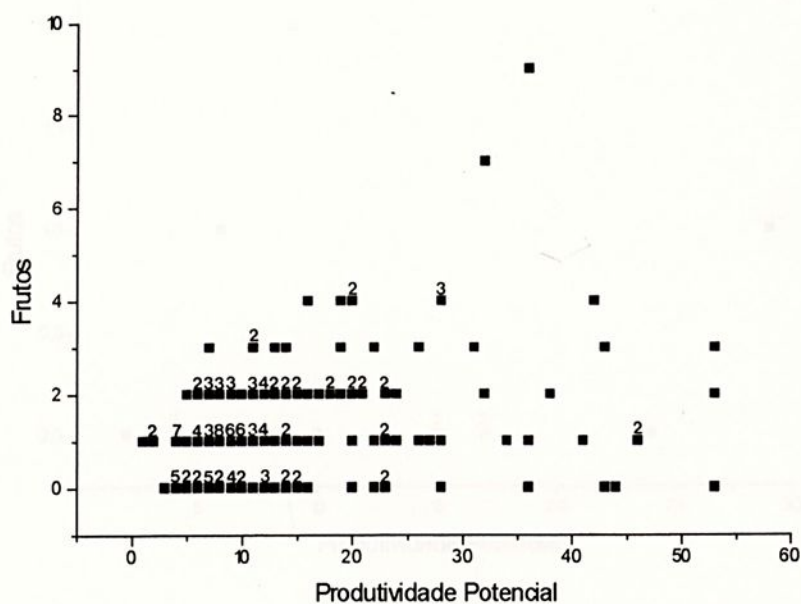
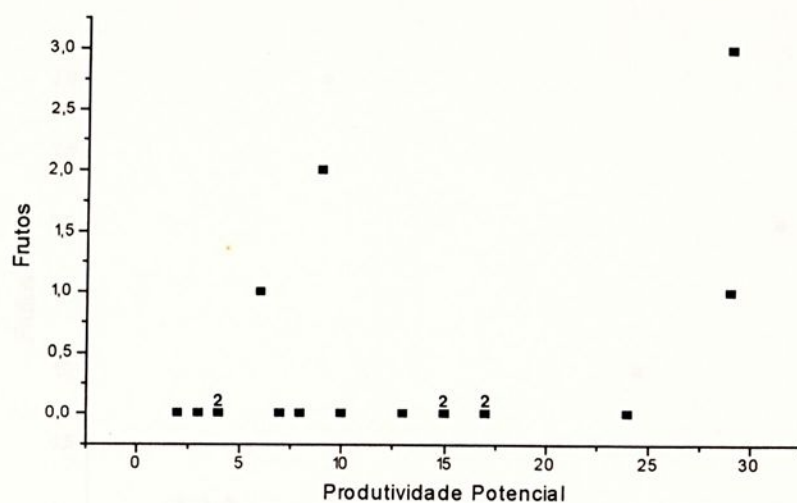


Figura 10. Gráficos de dispersão entre produtividade potencial e o número de frutos de *P. alata* (A) e *P. cincinnata* (B), em situação de polinização livre.



B

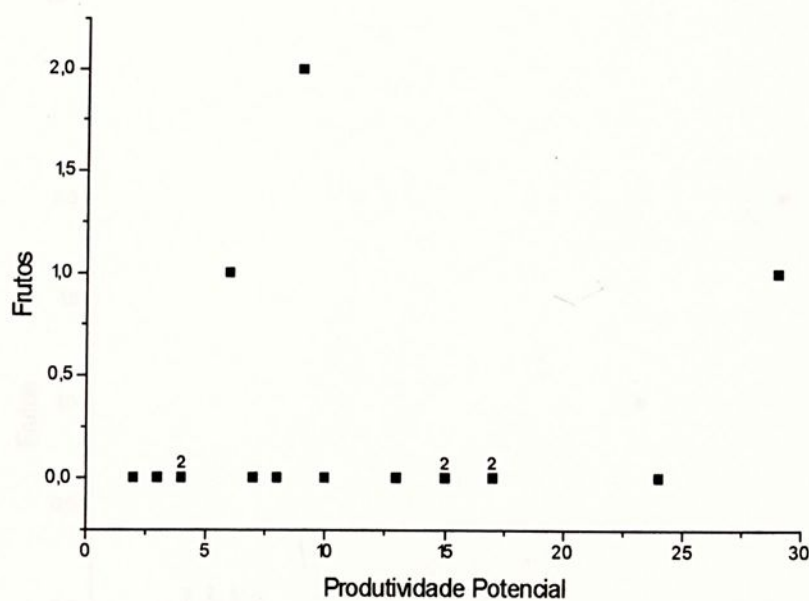
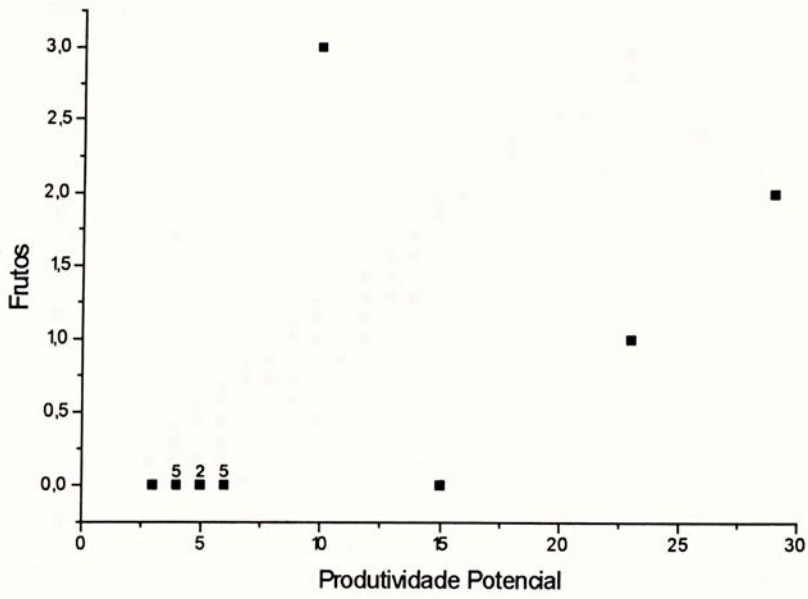


Figura 11. Gráficos de dispersão entre produtividade potencial e o número de frutos de *P. coccinea* (A) e *P. coccinea* com a exclusão de um ponto (B), em situação de polinização livre.

A



B

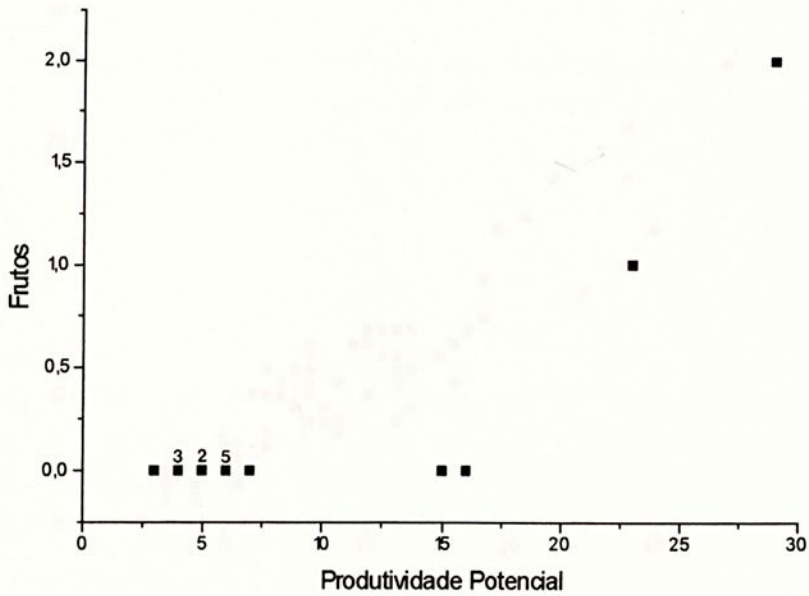
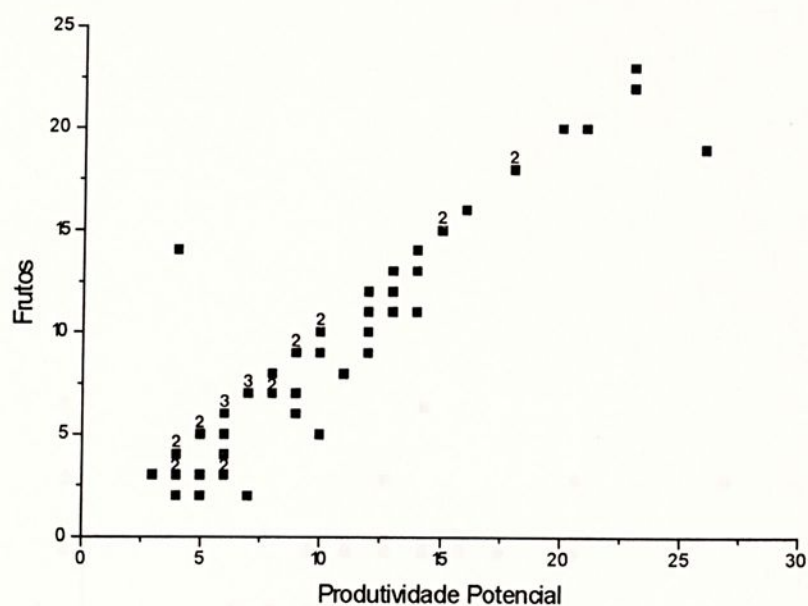


Figura 12. Gráficos de dispersão entre produtividade potencial e o número de frutos de *P. coriacea* (A) e *P. coriacea* com a exclusão de um ponto (B), em situação de polinização livre.

A



B

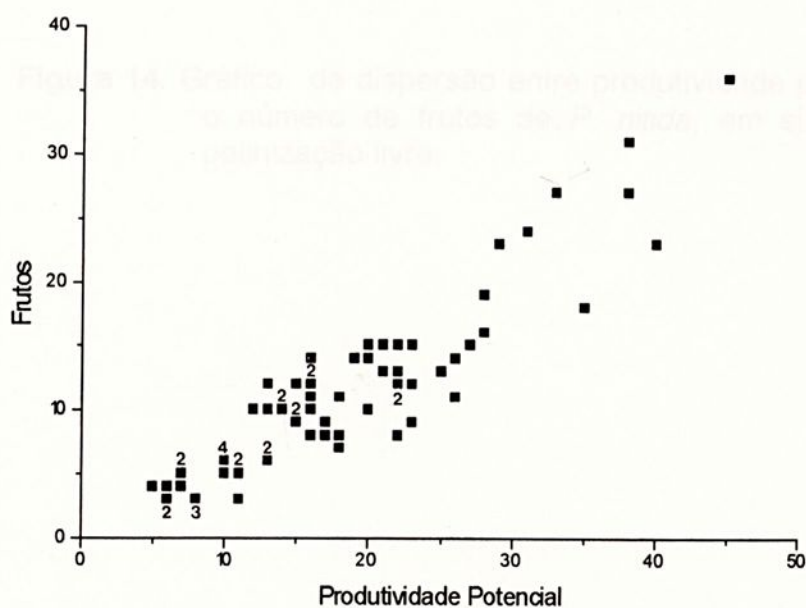


Figura 13. Gráficos de dispersão entre produtividade potencial e o número de frutos de *P. foetida* var. *fluminensis* (A) e *P. foetida* var. *foetida* (B), em situação de polinização livre.

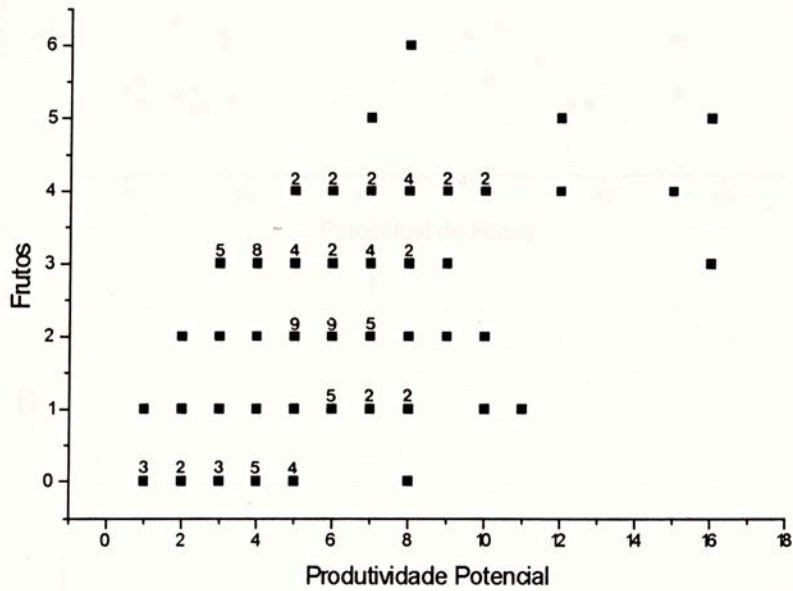
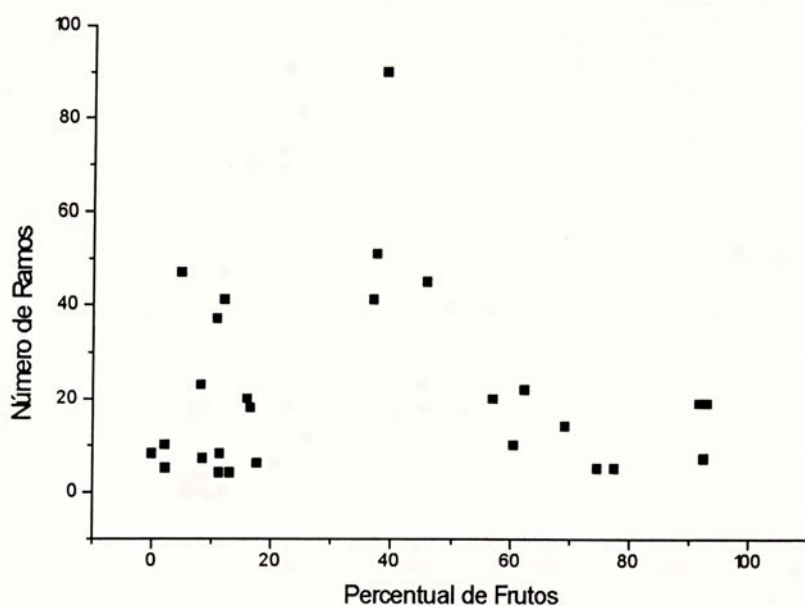


Figura 14. Gráfico de dispersão entre produtividade potencial e o número de frutos de *P. nitida*, em situação de polinização livre.



B

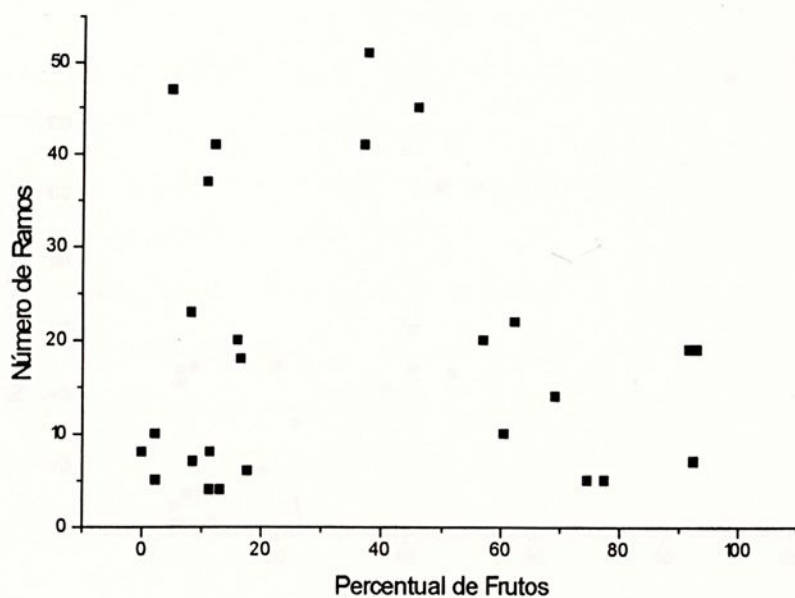
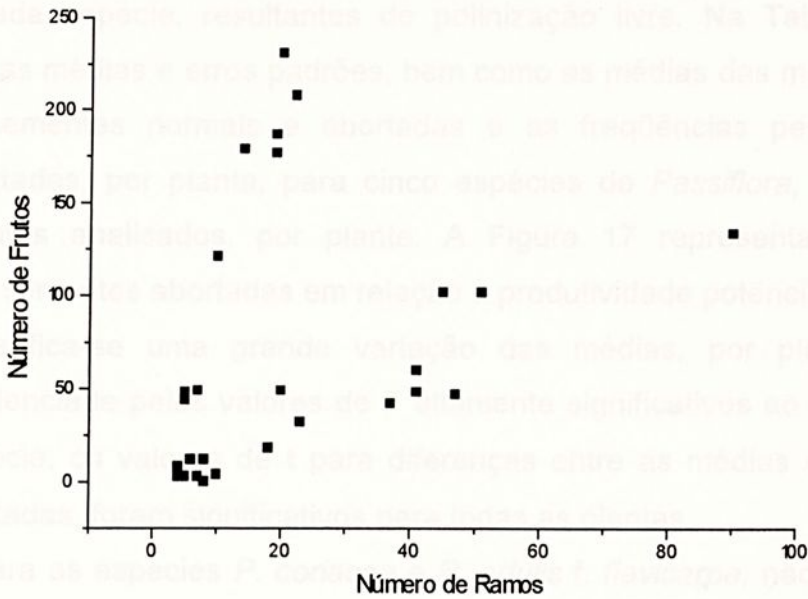


Figura 15. Gráficos de dispersão entre o número de ramos e percentual de frutos produzidos por planta de *P. alata*, *P. cincinnata*, *P. coccinea*, *P. coriacea*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida* (A) e com exclusão de um ponto (B), em situação de polinização livre.

A



B

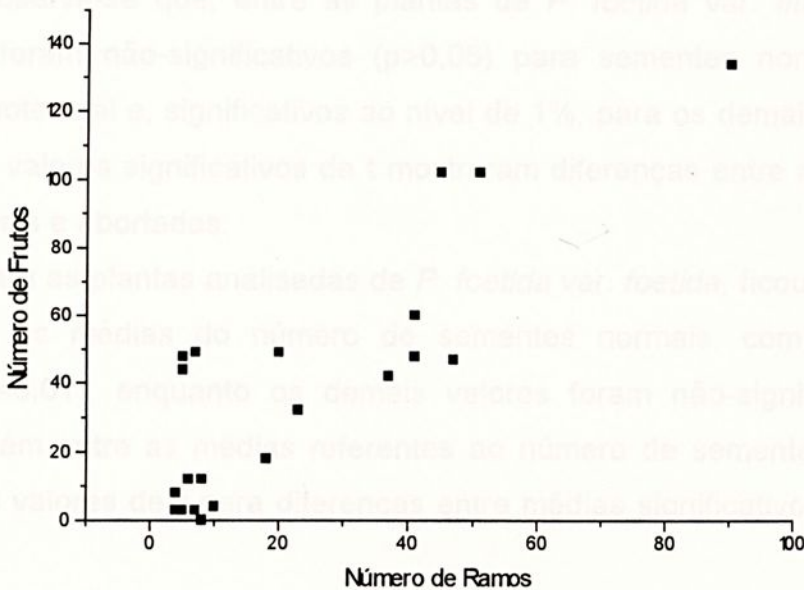


Figura 16. Gráficos de dispersão entre o número de ramos e o número de frutos produzidos por planta de *P. alata*, *P. cinnamomum*, *P. coccinea*, *P. coriacea*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida* (A) e com exclusão de pontos (B), em situação de polinização livre.

1.4. Produção de sementes

A produção de sementes normais e abortadas foi avaliada em frutos colhidos de cada espécie, resultantes de polinização livre. Na Tabela 6 estão representadas as médias e erros padrões, bem como as médias das médias e erros padrões, de sementes normais e abortadas e as frequências percentuais de sementes abortadas, por planta, para cinco espécies de *Passiflora*, onde N é o número de frutos analisados, por planta. A Figura 17 representa as médias percentuais de sementes abortadas em relação à produtividade potencial por fruto.

Verifica-se uma grande variação das médias, por planta, em *P. cincinnata*, evidenciada pelos valores de F altamente significativos ao nível de 1%. Para esta espécie, os valores de t para diferenças entre as médias de sementes normais e abortadas, foram significativos para todas as plantas.

Para as espécies *P. coriacea* e *P. edulis* f. *flavicarpa*, não foi possível avaliar mais de uma planta. Portanto, foi apenas observado, pelo valores de t, que não há diferença significativa ao nível de 1%, entre o número de sementes normais e abortadas, para a primeira espécie e ao nível de 5%, para a segunda. As frequências de sementes abortadas, para estas duas espécies ficaram acima de 50%.

Observa-se que, entre as plantas de *P. foetida* var. *fluminensis*, os valores de F foram não-significativos ($p > 0,05$) para sementes normais e para produtividade potencial e, significativos ao nível de 1%, para os demais parâmetros analisados. Os valores significativos de t mostraram diferenças entre as médias de sementes normais e abortadas.

Para as plantas analisadas de *P. foetida* var. *foetida*, ficou evidenciada variação entre as médias do número de sementes normais, com valor de F significativo ($p < 0,01$), enquanto os demais valores foram não-significativos. Há variações também entre as médias referentes ao número de sementes normais e abortadas, com valores de t para diferenças entre médias significativos para todas as plantas.

Pode-se verificar para *P. nitida*, que todas as variáveis analisadas apresentaram variações entre as diferentes plantas, pois os valores de F, com probabilidade menor que 0,01, indicam heterogeneidade em todos os grupos de médias. Os valores de t da comparação entre as médias de sementes normais e abortadas, mostraram diferenças significativas ao nível de 1%.



As médias das médias e erros padrões para quatro das seis espécies relacionadas na Tabela 6, mostram que as menores proporções de sementes abortadas com relação ao total de sementes por fruto, foram apresentadas por *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. nitida*, com 14,89 e 15,28%, respectivamente. As outras duas espécies, *P. foetida* var. *foetida* e *P. cincinnata* apresentaram percentuais maiores, 30,81 e 33,47%, respectivamente.

Com relação à produtividade potencial de cada espécie, verifica-se que as de maior potencial foram *P. edulis* f. *flavicarpa* e *P. cincinnata*, um total de 490,0 e 450,5 sementes, respectivamente. Os menores valores foram observados em *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. coriacea*, com os respectivos totais de 29,2 e 31,3 sementes. *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida* apresentaram médias de produtividade potencial intermediárias, respectivamente, 57,28 e 134,7 sementes.

Na Tabela 6 observa-se valores médios de sementes normais e abortadas, de uma única planta de *P. nitida*, pela análise de cinco frutos produzidos por autopolinização manual. Verifica-se que a produção de semente nesta situação foi inferior (78,2 sementes) à situação de polinização livre (113,2 sementes). Quanto ao número médio de sementes abortadas pode-se observar um valor três vezes maior em frutos de autopolinização manual (64,8 sementes), correspondendo a 47,8%, do que em polinização livre (21,4 sementes), 15,28%. Entretanto, à vista dos números, a produtividade média potencial de sementes por fruto não diferenciou muito nas duas situações de polinização.

A produção de sementes normais e abortadas foi analisada para *P. foetida* var. *foetida* sob três situações de polinização: polinização livre, autopolinização manual e autopolinização espontânea. As médias e erros padrões de sementes normais e abortadas e as frequências percentuais de sementes abortadas estão na tabela 7, bem como as médias das médias e erros padrões.

Considerando-se todos os três tipos de polinização, analisados para esta variedade, observa-se que, o número de sementes abortadas, no caso de polinização livre, sempre foi menor em relação ao número de sementes normais, com valores de *t* significativos para todas as médias. Nos outros dois tipos, quando os valores médios de sementes abortadas não foram superiores aos de sementes normais, a diferença entre estas médias não foram significativas, evidenciada pelos valores de *t*, exceto para uma única planta (*t*=7,94; *p*<0,01) de autopolinização manual e de outras duas (*t*=3,95; *p*<0,01 e *t*=2,64; *p*<0,05) de autopolinização espontânea.

Os valores de t para diferença entre médias das médias de sementes normais e abortadas foram significativos, exceto para a autopolinização espontânea ($t=0,07$; $p>0,01$), o que significa que nesta situação há menor eficiência na polinização. No geral, as variações referentes a todas as médias das médias, para todos os parâmetros analisados, foram significativas pois os valores de F têm todos probabilidade menor que 0,01, exceto para o total de sementes, cujo valor é significativo ao nível de 5%.

As análises pelo teste de Tukey mostraram as seguintes distribuições das médias:

Número de sementes normais

29,23	32,75	39,80
-------	-------	-------

Número de sementes abortadas

17,50	25,90	29,05
-------	-------	-------

Produtividade Potencial

57,27	58,27	58,65
-------	-------	-------

Freqüências percentuais

30,80	44,40	50,00
-------	-------	-------

A produtividade potencial de sementes dos frutos analisados, mostrou pouca variação no conjunto dos tipos de polinização. No entanto, os percentuais de sementes abortadas tiveram variação entre as diferentes plantas em cada tipo de polinização e, também, quando consideradas as médias das médias há variação significativa, com valor de F com probabilidade menor que 0,01. Os resultados percentuais referentes à polinização livre apresentaram um valor médio de sementes abortadas inferior aos dos dois tipos de autopolinização, o que demonstra pouca eficácia deste tipo de polinização, nesta espécie, com cerca de 50% do seu potencial produtivo revertido em aborto.

Tabela 6. Médias e erros padrões de sementes normais e abortadas, produtividade potencial sementes (total) e freqüências percentuais de sementes abortadas, em *Passiflora* s (t para diferença entre médias e F para homogeneidade das médias; *:p<0, **:p<0,01).

PLANTA	N	NORMAIS	ABORTADAS	t	TOTAL	%
		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$
<i>P. cincinnata</i>						
1	5	303,4±17,3	60,0±8,8	12,55**	363,4±12,4	16,68±2,5
2	5	281,8±18,0	115,2±15,1	7,10**	397,0±11,9	29,05±3,78
3	5	146,8±16,3	269,0±33,3	3,27*	415,8±27,1	64,04±4,93
4	5	382,0±7,96	152,2±15,1	13,44**	534,2±7,68	28,35±2,54
5	5	354,2±7,97	123,8±9,6	18,45**	478,0±11,4	25,82±1,70
6	5	323,8±18,3	190,6±22,9	4,54**	514,4±5,56	36,90±4,07
F		30,24**	13,59**		22,53**	22,60**
$\bar{X} \pm S\bar{x}$		298,7±33,7	151,8±29,3	3,29**	450,5±28,0	33,47±3,05
<i>P. coriacea</i>						
1	3	13,3±1,45	18,0±3,79	1,15	31,3±4,7	56,38±4,42
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>						
1	5	198,8±24,2	291,2±20,5	2,91*	490,0±20,0	59,68±4,40
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>						
1	10	23,6±1,7	6,2±1,9	6,78**	29,8±0,6	20,42±5,91
2	10	26,0±1,1	2,6±0,6	18,60**	28,6±0,7	9,35±2,43
F		1,38	3,24**		1,71	3,00**
$\bar{X} \pm S\bar{x}$		24,8±1,2	4,4±1,8	9,43**	29,2±0,6	14,89±3,36
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>						
1	10	36,6±3,0	20,2±2,7	4,05**	56,7±1,4	35,8±4,8
2	10	39,3±3,5	16,7±3,2	4,71**	56,0±0,6	30,1±5,9
3	10	48,0±1,7	12,6±1,0	17,74**	60,6±1,7	20,8±1,6
4	10	35,3±2,0	20,5±2,3	4,80**	55,8±1,5	36,4±3,7
F		4,52**	2,28		2,70	2,82
$\bar{X} \pm S\bar{x}$		39,80±2,86	17,50±1,85	6,55**	57,28±1,12	30,81±2,30
<i>P. nitida</i>						
1	5	98,8±2,9	12,2±1,3	27,14**	111,0±3,7	10,92±0,95
2	5	108,8±2,67	13,2±1,7	30,41**	122,0±2,1	10,83±1,39
3	5	138,2±3,4	17,0±1,3	32,82**	155,2±4,0	10,93±0,74
4	5	107,2±3,8	43,4±6,5	8,47**	150,6±4,7	28,45±3,94
F		28,41**	17,92**		32,66**	16,28**
$\bar{X} \pm S\bar{x}$		113,2±8,6	21,4±7,4	8,11**	134,7±10,8	15,28±4,39
4	5	78,2±22,1 ^(a)	64,8±16,3 ^(a)	0,49	142,80±8,04 ^(a)	47,8±13,6 ^(a)

^(a) Médias obtidas de frutos produzidos por autopolinização manual, em uma única planta de *P. nitida*.

Tabela 7. Médias e erros padrões de sementes normais e abortadas, produtividade potencial de sementes (total) e freqüências percentuais de sementes abortadas, nos três tipos de reprodução em *Passiflora foetida* var. *foetida* (t para diferença entre médias e F para homogeneidade das médias; *:p<0,05; **:p<0,01).

PLANTA	N	NORMAIS	ABORTADAS	t	TOTAL	%
		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$
polinização livre						
1	10	36,60±3,03	20,20±2,68	4,05**	56,70±1,44	35,83±4,79
2	10	39,30±3,54	16,70±3,23	4,71**	56,00±0,58	30,11±5,93
3	10	48,00±1,73	12,60±1,00	17,74**	60,60±1,69	20,83±1,61
4	10	35,30±2,04	20,50±2,31	4,80**	55,80±1,50	36,45±3,69
F		4,52**	2,28*		2,70**	2,82**
$\bar{X} \pm S\bar{x}$		39,80±1,51	17,50±1,25	5,82**	57,27±0,73	30,80±2,30
autopolinização manual						
1	10	27,30±2,15	31,10±3,33	0,96	58,40±1,75	52,52±4,04
2	10	30,90±4,40	29,30±3,39	0,29	60,20±1,71	49,61±6,25
3	10	42,30±2,11	18,00±2,22	7,94**	60,30±1,71	29,72±3,39
4	10	30,50±3,45	25,20±2,87	1,18	55,70±1,25	45,76±5,77
F		4,28**	3,79**		1,77	4,13**
$\bar{X} \pm S\bar{x}$		32,75±1,78	25,90±1,65	2,83**	58,65±0,83	44,40±2,79
autopolinização espontânea						
1	10	23,60±3,29	35,90±3,29	2,64*	59,50±1,27	60,37±5,56
2	10	29,50±4,80	30,30±4,18	0,13	59,80±1,38	51,47±7,79
3	10	27,30±2,78	27,50±2,95	0,05	54,80±1,22	50,09±5,12
4	10	36,50±2,47	22,50±2,54	3,95**	59,00±1,01	38,08±4,18
F		2,47*	2,88**		3,64**	2,48*
$\bar{X} \pm S\bar{x}$		29,23±1,82	29,05±1,76	0,07	58,28±0,63	50,00±3,07
F		5,11**	5,52**		2,25*	5,28**

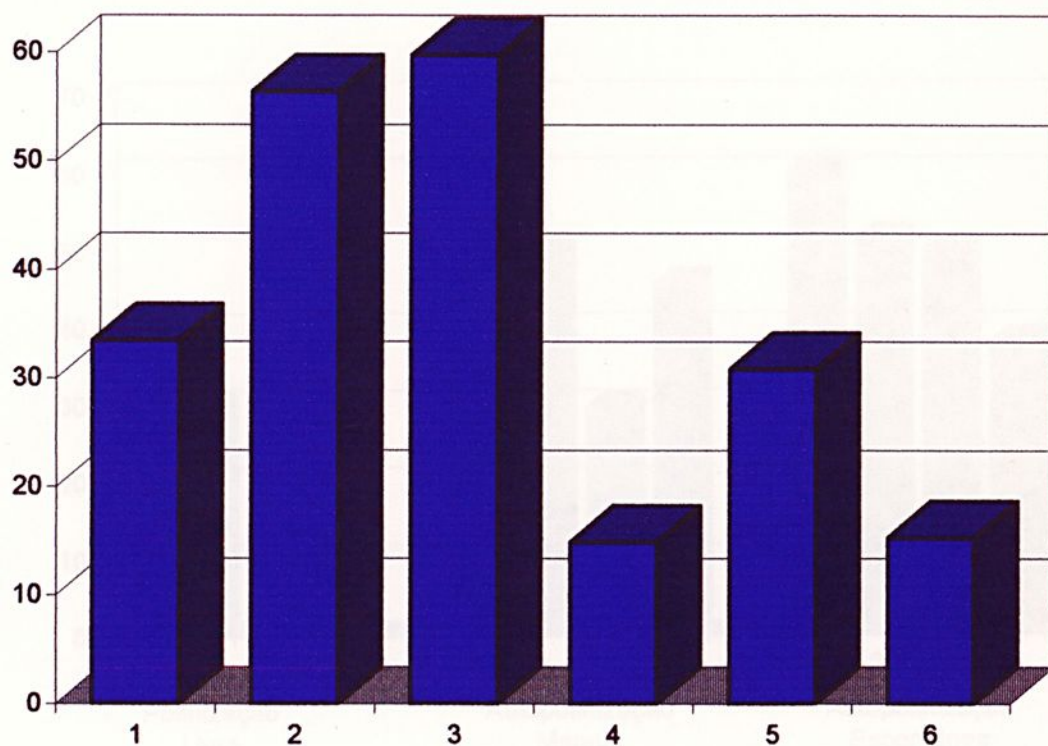


Figura 17. Percentuais de produção de sementes abortadas em relação à produtividade potencial (normais + abortadas) em *P. cincinnata* (1), *P. coriacea* (2), *P. edulis* f. *flavicarpa* (3), *P. foetida* var. *fluminensis* (4), *P. foetida* var. *foetida* (5), e *P. nitida* (6).

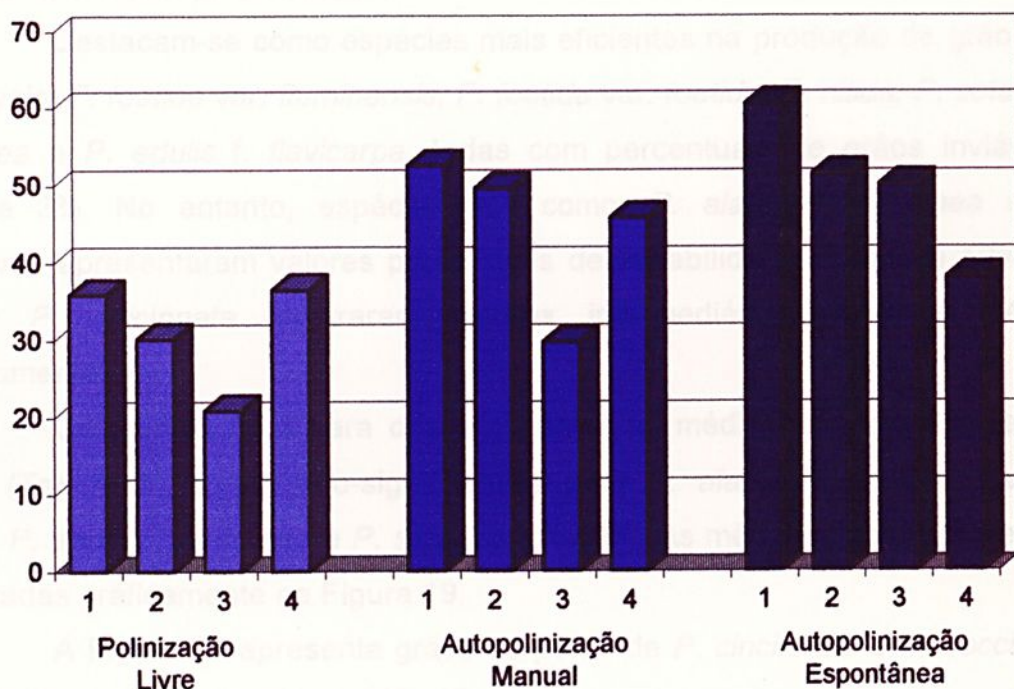


Figura 18. Percentuais de produção de sementes abortadas em relação à produtividade potencial (normal + abortadas), em três situações de polinização em *P. foetida* var. *foetida*.

1.5. Produção, viabilidade de grãos de pólen e razão pólen/óvulo

Os dados de viabilidade de grãos de pólen foram obtidos pela contagem de cerca de 800 grãos, nas diferentes plantas, para cada espécie. A Tabela 8 mostra os valores das médias e erros padrões do número de grãos de pólen viáveis (corados) e inviáveis (não corados), o número total de grãos analisados e as freqüências de grãos de pólen inviáveis, por espécie. Estas freqüências variaram de 1,15 a 16,42%, sendo o menor valor para *P. foetida* var. *fluminensis* e, o maior, para *P. alata*.

Destacam-se como espécies mais eficientes na produção de grãos de pólen viáveis: *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida*, *P. nitida*, *P. setacea*, *P. coriacea* e *P. edulis* f. *flavicarpa*, todas com percentuais de grãos inviáveis, abaixo de 3%. No entanto, espécies tais como: *P. alata*, *P. coccinea* e *P. amethystina*, apresentaram valores percentuais de inviabilidade acima de 10%. *P. giberti* e *P. cincinnata* mostraram valores intermediários, 4,18 e 7,47%, respectivamente.

Os valores de *t* para diferença entre as médias de grãos viáveis e inviáveis (Tabela 8), foram não-significativos para *P. alata*, *P. amethystina*, *P. coccinea*, *P. edulis* f. *flavicarpa* e *P. setacea* ($p > 0,05$). As médias percentuais estão representadas graficamente na Figura 19.

A Figura 20 apresenta grãos de pólen de *P. cincinnata* e *P. coccinea*. As setas indicam grãos de pólen inviáveis.

Os dados correspondentes à produção de grãos de pólen, por flor, foram obtidos por estimativas feitas pela multiplicação do número total de grãos de meia antera, pelo número total de anteras de cada flor. A estimativa do número de óvulos foi determinada pela contagem do total de sementes normais e abortadas, por fruto. A razão pólen/óvulo foi determinada, para cada espécie, a partir do número total de grãos de pólen e do número de óvulos por flor.

A Tabela 9 apresenta as médias e erros padrões dos números de grãos de pólen por antera (onde *N* é o número de anteras analisadas), a estimativa do número de grãos de pólen por flor, o número de óvulos e a razão pólen/óvulo.

A Figura 21 representa graficamente os percentuais de grãos de pólen, óvulos e razão pólen/óvulo para *P. cincinnata*, *P. coriacea*, *P. edulis* f. *flavicarpa*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida*.

Considerando-se todas as espécies analisadas, verifica-se que os valores médios de grãos de pólen por antera e, por estimativa, por flor, mostraram-

se menores para *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. coriacea* e *P. foetida* var. *foetida*, que foram: 3153, 4191 e 4780, respectivamente, enquanto que, os maiores valores encontrados foram 36017, 33744 e 29782, para *P. edulis* f. *flavicarpa*, *P. cincinnata* e *P. nitida*, respectivamente. *P. coccinea* mostrou um valor médio intermediário de 18179 grãos por antera (Figura 21).

Com relação ao número médio estimado de óvulos por flor, verifica-se que os menores valores ocorreram para *P. foetida* var. *fluminensis* (29,2), *P. coriacea* (31,3), *P. foetida* var. *foetida* (57,3), enquanto que, os maiores foram encontrados para *P. edulis* f. *flavicarpa* (490,0), *P. cincinnata* (450,5) e *P. nitida* (134,7). Observa-se que há certa correspondência entre as espécies quanto à quantidade de grãos de pólen e de óvulos.

Os resultados da razão pólen/óvulo mostraram grande variação entre as espécies estudadas de *Passiflora*. A menor razão foi encontrada para *P. edulis* f. *flavicarpa* (367,5), indicando que há pouca produção de grãos de pólen para cada óvulo. Situação semelhante pode ser observada em *P. cincinnata* (374,9). A maior razão pólen/óvulo foi apresentada por *P. nitida* com cerca de 1103 grãos de pólen por óvulo, enquanto que, valores intermediários para este índice foram encontrados nas espécies *P. foetida* var. *foetida* (419,3), *P. foetida* var. *fluminensis* (543,6) e *P. coriacea* (676,0).

Tabela 8. Médias e erros padrões de grãos de pólen viáveis, inviáveis e total, em espécies de *Passiflora* (t para diferença entre médias; **: $p < 0,01$).

ESPÉCIE	VIÁVEIS	INVIÁVEIS	t	TOTAL	%
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	
<i>P. alata</i>	474,0 $\pm$ 246,0	70,0 $\pm$ 3,0	1,64	544,0 $\pm$ 243,0	16,42 $\pm$ 7,91
<i>P. amethystina</i>	767,0 $\pm$ 107,0	84,0 $\pm$ 83,3	5,04	851,3 $\pm$ 25,4	10,50 $\pm$ 10,30
<i>P. cincinnata</i>	663,2 $\pm$ 79,1	49,8 $\pm$ 17,3	7,58**	713,0 $\pm$ 71,0	7,47 $\pm$ 2,59
<i>P. coccinea</i>	881,5 $\pm$ 3,5	145,0 $\pm$ 128,0	5,77	1027,0 $\pm$ 124,0	12,90 $\pm$ 10,90
<i>P. coriacea</i>	780,0 $\pm$ 125,0	19,7 $\pm$ 5,5	6,09*	800,0 $\pm$ 130,0	2,37 $\pm$ 0,33
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	672,0 $\pm$ 93,0	16,0 $\pm$ 15,0	6,96	688,0 $\pm$ 78,0	2,61 $\pm$ 2,48
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	691,0 $\pm$ 35,8	8,0 $\pm$ 0,4	19,07**	699,0 $\pm$ 35,9	1,15 $\pm$ 0,08
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>	795,3 $\pm$ 52,5	10,0 $\pm$ 1,5	14,94**	805,2 $\pm$ 53,3	1,24 $\pm$ 0,15
<i>P. giberti</i>	889,0 $\pm$ 7,0	39,0 $\pm$ 18,0	44,01**	929,0 $\pm$ 11,0	4,18 $\pm$ 1,89
<i>P. nitida</i>	847,2 $\pm$ 32,3	16,7 $\pm$ 3,5	25,5**	864,0 $\pm$ 32,4	1,94 $\pm$ 0,42
<i>P. setacea</i>	618,0 $\pm$ 75,0	14,5 $\pm$ 5,5	8,03	632,5 $\pm$ 80,5	2,22 $\pm$ 0,59

Tabela 9. Médias e erros padrões dos números de grãos de pólen por antera, estimativa do número de grãos de pólen por flor, de óvulos (número de sementes normais e abortadas) e razão pólen/óvulo em espécies de *Passiflora*.

ESPÉCIE	N	PÓLEN/ANTERA	ESTIMATIVA	ÓVULO	PÓLEN/ÓVULO
		$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$\bar{X} \pm S\bar{x}$
<i>P. cincinnata</i>	6	33744 $\pm$ 2430	168720 $\pm$ 12151	450,5 $\pm$ 28,0	374,9
<i>P. coccinea</i>	6	18179 $\pm$ 498	90895 $\pm$ 2491		
<i>P. coriacea</i>	6	4191 $\pm$ 112	20957 $\pm$ 561	31,3 $\pm$ 4,7	676,0
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	3	36017 $\pm$ 1277	180083 $\pm$ 6383	490,0 $\pm$ 20,0	367,5
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	6	3153 $\pm$ 68,7	15765 $\pm$ 344	29,2 $\pm$ 0,6	543,6
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>	12	4780 $\pm$ 86,7	23903 $\pm$ 433	57,3 $\pm$ 1,12	419,3
<i>P. nitida</i>	6	29782 $\pm$ 1588	148912 $\pm$ 7942	134,7 $\pm$ 10,8	1103,0

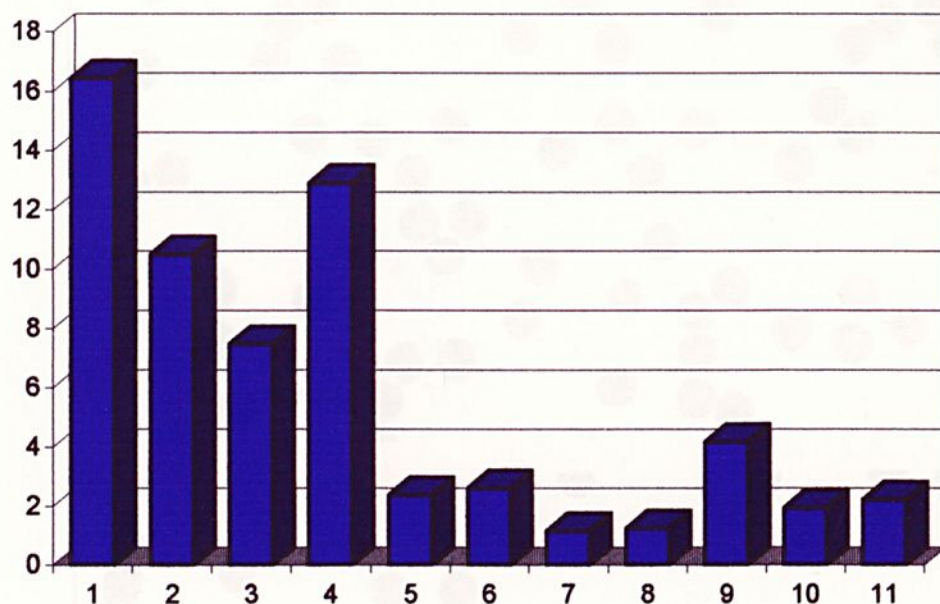


Figura 19. Frequências percentuais de grãos de pólen inviáveis em *P. alata* (1), *P. amethystina* (2), *P. cincinnata* (3), *P. coccinea* (4), *P. coriacea* (5), *P. edulis f. flavicarpa* (6), *P. foetida* var. *fluminensis* (7), *P. foetida* var. *foetida* (8), *P. giberti* (9), *P. nitida* (10) e *P. setacea* (11).

Figura 20. Grãos de pólen azuis e amarelos de *Passiflora cincinnata* (A) e *P. coccinea* (B). As setas mostram grãos de pólen inviáveis (Barras 10 µm).

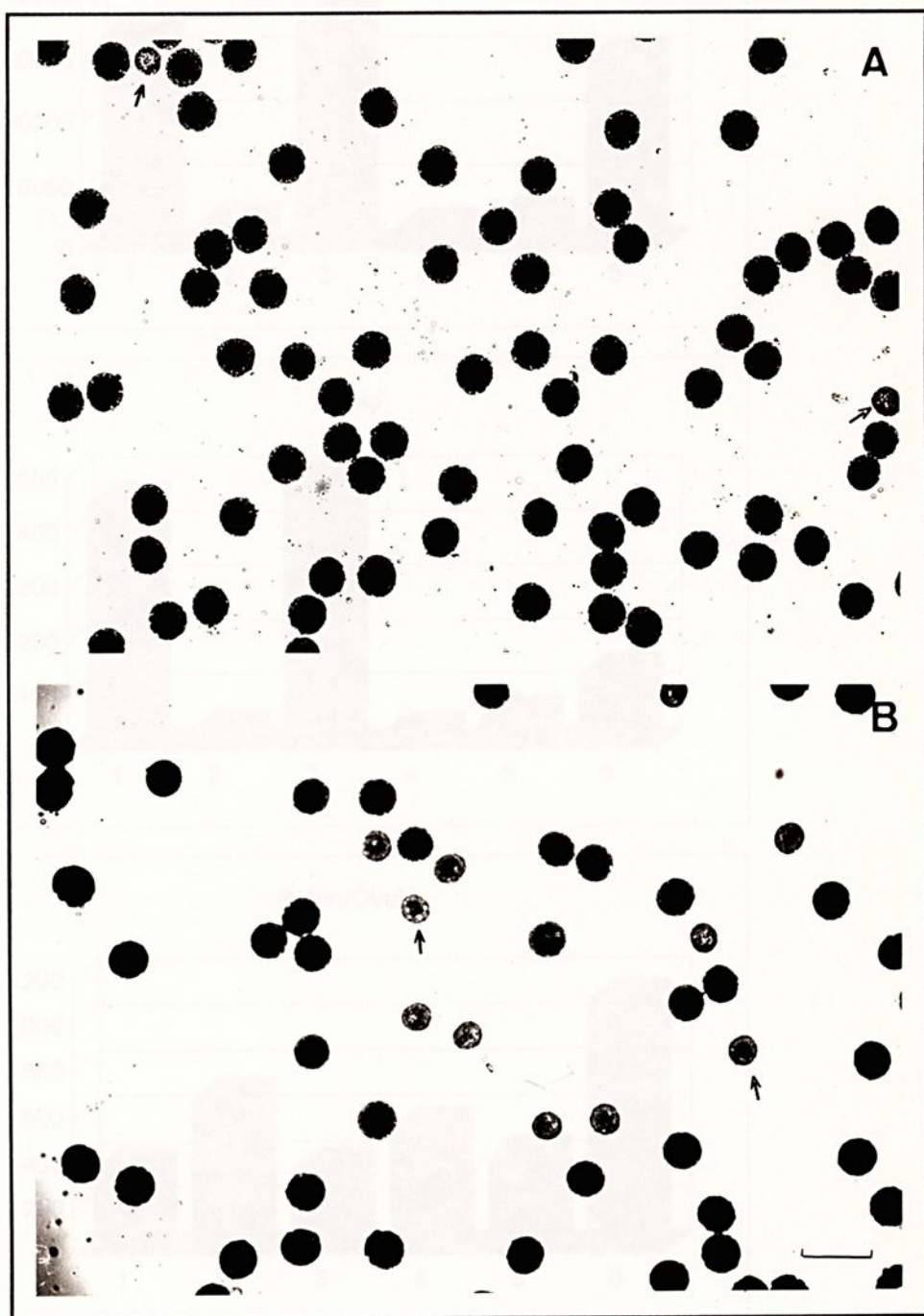


Figura 20. Grãos de pólen viáveis e inviáveis de *Passiflora cincinnata* (A) e *P. coccinea* (B). As setas mostram grãos de pólen inviáveis. (Barra= 10 μ m).

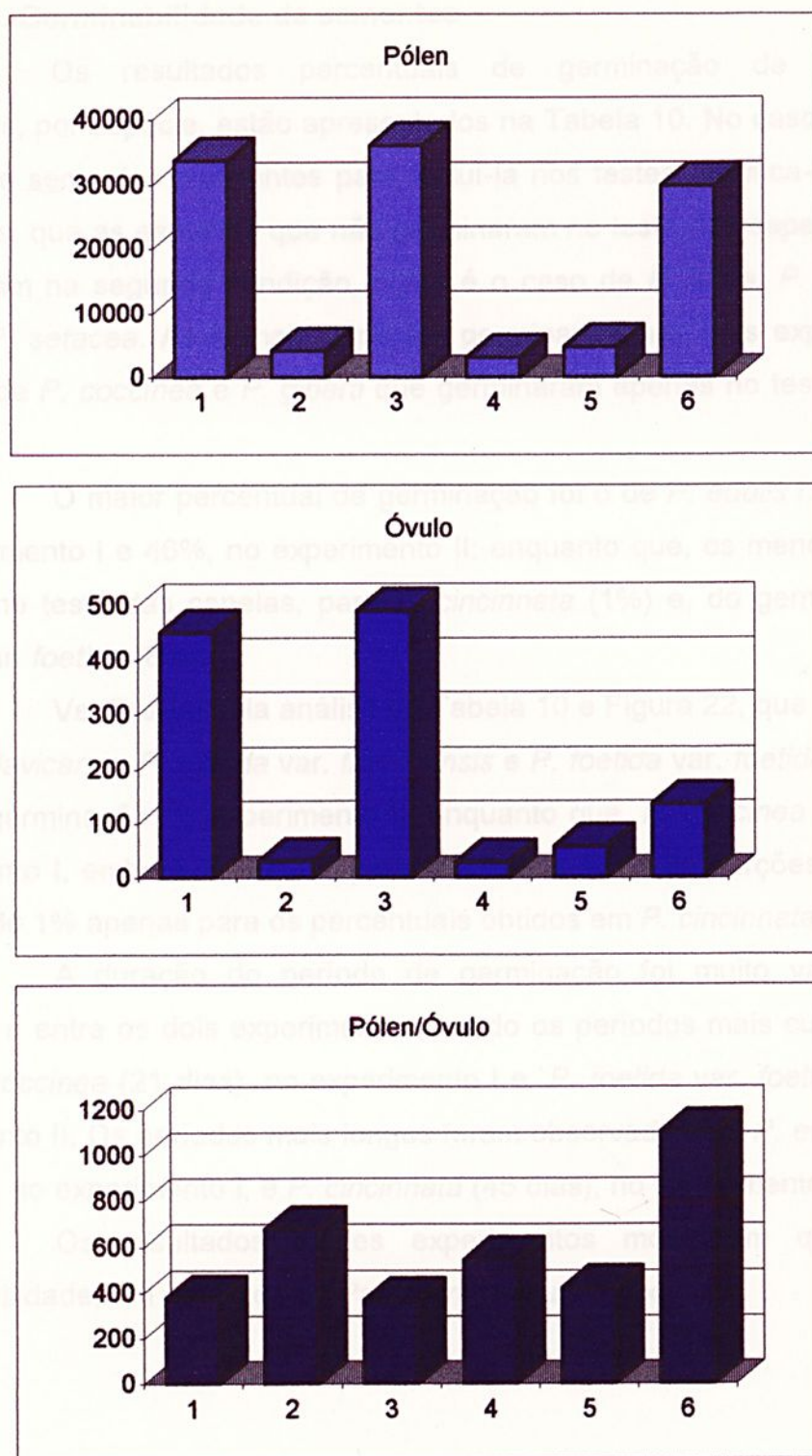


Figura 21. Número médio de grãos de pólen, de óvulos e razão pólen/óvulo em *P. cincinnata* (1), *P. coriacea* (2), *P. edulis* f. *flavicarpa* (3), *P. foetida* var. *fluminensi* (4), *P. foetida* var. *foetida* (5) e *P. nitida* (6).

1.6. Germinabilidade de sementes

Os resultados percentuais de germinação de 100 sementes analisadas, por espécie, estão apresentados na Tabela 10. No caso de *P. coriacea*, não houve sementes suficientes para incluí-la nos testes. Verifica-se, pela análise dos dados, que as espécies que não germinaram no teste das capelas também não germinaram na segunda condição, como é o caso de *P. alata*, *P. amethystina*, *P. nitida* e *P. setacea*. As demais espécies germinaram nos dois experimentos, com exceção de *P. coccinea* e *P. giberti* que germinaram apenas no teste realizado nas capelas.

O maior percentual de germinação foi o de *P. edulis* f. *flavicarpa*: 33% no experimento I e 46%, no experimento II; enquanto que, os menores percentuais ficaram, no teste das capelas, para *P. cincinnata* (1%) e, do germinador, para *P. foetida* var. *foetida* (8%).

Verifica-se pela análise da Tabela 10 e Figura 22, que *P. cincinnata*, *P. edulis* f. *flavicarpa*, *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. foetida* var. *foetida* exibiram maior taxa de germinação no experimento II, enquanto que, *P. coccinea* e *P. giberti*, no experimento I, embora, o teste Z para diferenças entre proporções foi significativo ao nível de 1% apenas para os percentuais obtidos em *P. cincinnata*.

A duração do período de germinação foi muito variável entre as espécies e entre os dois experimentos, sendo os períodos mais curtos observados para *P. coccinea* (21 dias), no experimento I e, *P. foetida* var. *foetida* (14 dias), no experimento II. Os períodos mais longos foram observados em *P. edulis* f. *flavicarpa* (76 dias), no experimento I, e *P. cincinnata* (45 dias), no experimento II.

Os resultados destes experimentos mostraram que o grau de germinabilidade, em espécies de *Passiflora*, é muito baixo.



Tabela 10. Início e término da germinação de sementes (em dias) e porcentagem de germinação em *Passiflora* spp. (Z para diferenças entre proporções; **:p<0,01).

ESPÉCIES	EXPERIMENTO I			EXPERIMENTO II			Z
	início	término	%	início	término	%	
<i>P. cincinnata</i>	28		1	9	54	41	8,00**
<i>P. coccinea</i>	26	47	7			0	
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	30	106	33	23	57	46	1,91
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	25	78	23	5	23	31	1,29
<i>P. foetida</i> var. <i>foetida</i>	33	60	4	10	24	8	1,21
<i>P. giberti</i>	36	98	10			0	

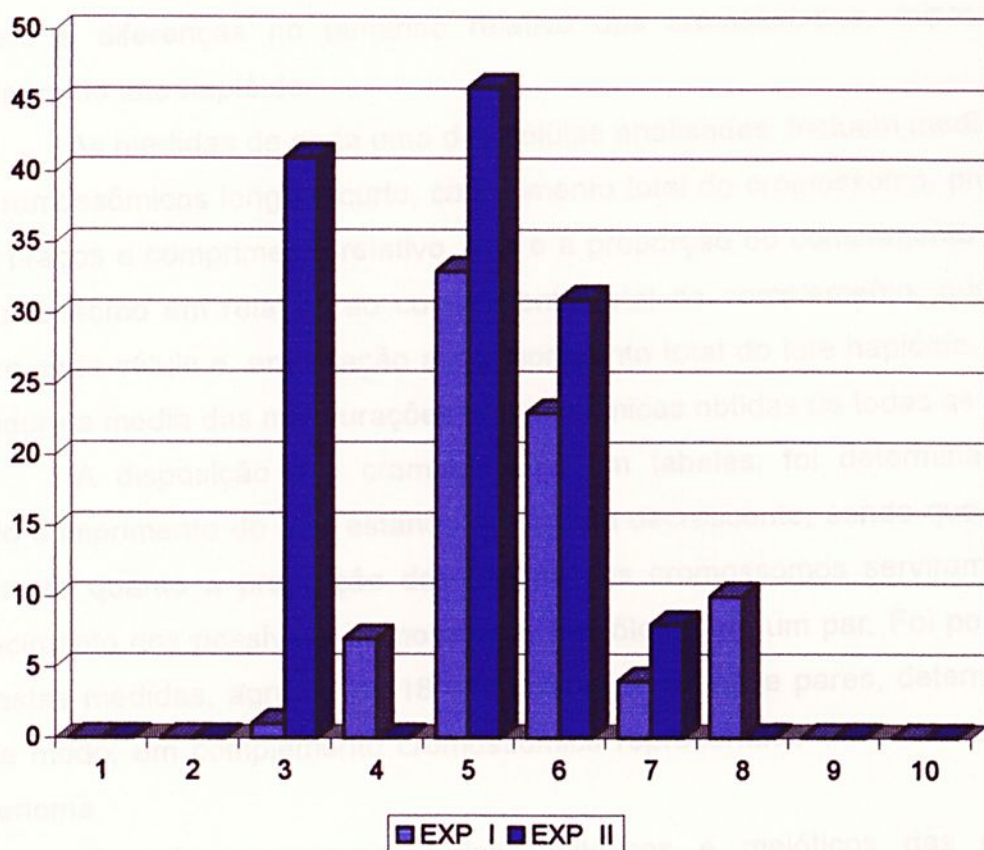


Figura 22. Percentuais de germinabilidade de sementes no Experimento I e no Experimento II em *P. alata* (1), *P. amethystina* (2), *P. cincinnata* (3), *P. coccinea* (4), *P. edulis* f. *flavicarpa* (5), *P. foetida* var. *fluminensis* (6), *P. foetida* var. *foetida* (7), *P. giberti* (8), *P. nitida* (9) e *P. setacea* (10).

2. Estudos citogenéticos

A análise da constituição cromossômica foi feita em cinco células nas espécies *P. coccinea* e *P. giberti*, em três de *P. edulis* f. *flavicarpa* e em uma única célula em *P. cincinnata*, sendo cada célula representante de uma plântula.

Considerou-se três características na determinação dos cariótipos: diferenças no tamanho absoluto dos cromossomos, diferenças na posição do centrômero e diferenças no tamanho relativo dos cromossomos, expresso em porcentagem do lote haplóide.

As medidas de cada uma das células analisadas, incluem medidas dos braços cromossômicos longo e curto, comprimento total do cromossomo, proporção entre os braços e comprimento relativo, que é a proporção do comprimento total de cada cromossomo em relação ao comprimento total do complemento, quando se considera cada célula e, em relação ao comprimento total do lote haplóide, quando se considera a média das mensurações cromossômicas obtidas de todas as células.

A disposição dos cromossomos, em tabelas, foi determinada pela média do comprimento do par, estando em ordem decrescente, sendo que, tanto o comprimento quanto a proporção dos braços dos cromossomos serviram para o reconhecimento dos possíveis cromossomos homólogos de um par. Foi possível, a partir destas medidas, agrupar os 18 cromossomos em nove pares, determinando-se deste modo, um complemento cromossômico representado duas vezes por um único genoma.

Os números cromossômicos mitóticos e meióticos das espécies analisadas estão na tabela 11.



2.1. Análise do cariótipo de *P. cincinnata* (subgênero *Passiflora*)

A Figura 23 mostra uma célula metafásica de *P. cincinnata* com seu cariótipo e ideograma. A caracterização de seu cariótipo, baseada nesta única célula evidenciou um par submetacêntrico, o par 4 e os demais metacêntricos, sendo os pares 3, 6 e 9 próximos de serem do tipo M, com a relação entre os braços superior a 1,0.

Tabela 11. Números cromossômicos das espécies analisadas do gênero *Passiflora*.

ESPÉCIES	2n	n
Subg. <i>Plectostemma</i>		
Seção Cieca		
<i>P. coriacea</i>	12	
Subg. <i>Passiflora</i>		
<i>P. cincinnata</i>	18	9
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	18	
<i>P. giberti</i>	18	9
<i>P. nitida</i>		9
<i>P. setacea</i>		9
Subg. <i>Distephana</i>		
<i>P. coccinea</i>	18	9
Subg. <i>Dysosmia</i>		
<i>P. foetida</i> var. <i>fluminensis</i>	20	10



2.1. Análise do cariótipo de *P. cincinnata* (subgênero *Passiflora*)

A Figura 23 mostra uma célula metafásica de *P. cincinnata* com seu cariótipo e ideograma. A caracterização de seu cariótipo, baseada nesta única célula evidencia um par submetacêntrico, o par 4 e os demais metacêntricos, sendo os pares 3, 6 e 9 próximos de serem do tipo M, com a relação entre os braços próximo de 1,0.

A Tabela 12 contém os dados referentes às medidas cromossômicas e a Tabela 13 mostra as médias dos braços de cada par de cromossomos desta metáfase e o tipo cromossômico.

Quanto ao comprimento dos braços cromossômicos, os dados mostram uma variação de $1,20\mu\text{m}$ a $2,09\mu\text{m}$ para o braço longo, nos cromossomos 9 e 1, respectivamente, e $1,01\mu\text{m}$ a $1,53\mu\text{m}$ para o braço curto, nos cromossomos 8 e 3, respectivamente. A variação encontrada com relação ao comprimento total dos cromossomos foi de $2,37\mu\text{m}$ para o cromossomo menor (par 9) e $3,43\mu\text{m}$ para o cromossomo maior (par 1), enquanto que os valores menor e maior, para o comprimento relativo foram, respectivamente, de $9,18\mu\text{m}$, par 9, e de $13,28\mu\text{m}$, par 1. O comprimento total do genoma ficou estabelecido em $25,82\mu\text{m}$.

As variações observadas com relação à proporção entre os braços cromossômicos ficaram entre 1,02, para o menor valor observado no par 9, e 1,73, o maior, para o par 4.

Nesta espécie conseguiu-se apenas uma célula em condições de registro fotográfico para a caracterização de seu cariótipo.

Em pelo menos 30 células, que permitiram a contagem dos números cromossômicos, não foi possível a identificação de cromossomos com satélites e nem mesmo a presença de constrições secundárias nesta espécie.

Figura 23. Caracterização cromossômica de *Passiflora cincinnata*. A. Célula metafásica em preparação mostrando 18 cromossomos. B. Cariótipo. C. Ideograma (Braços em μm).

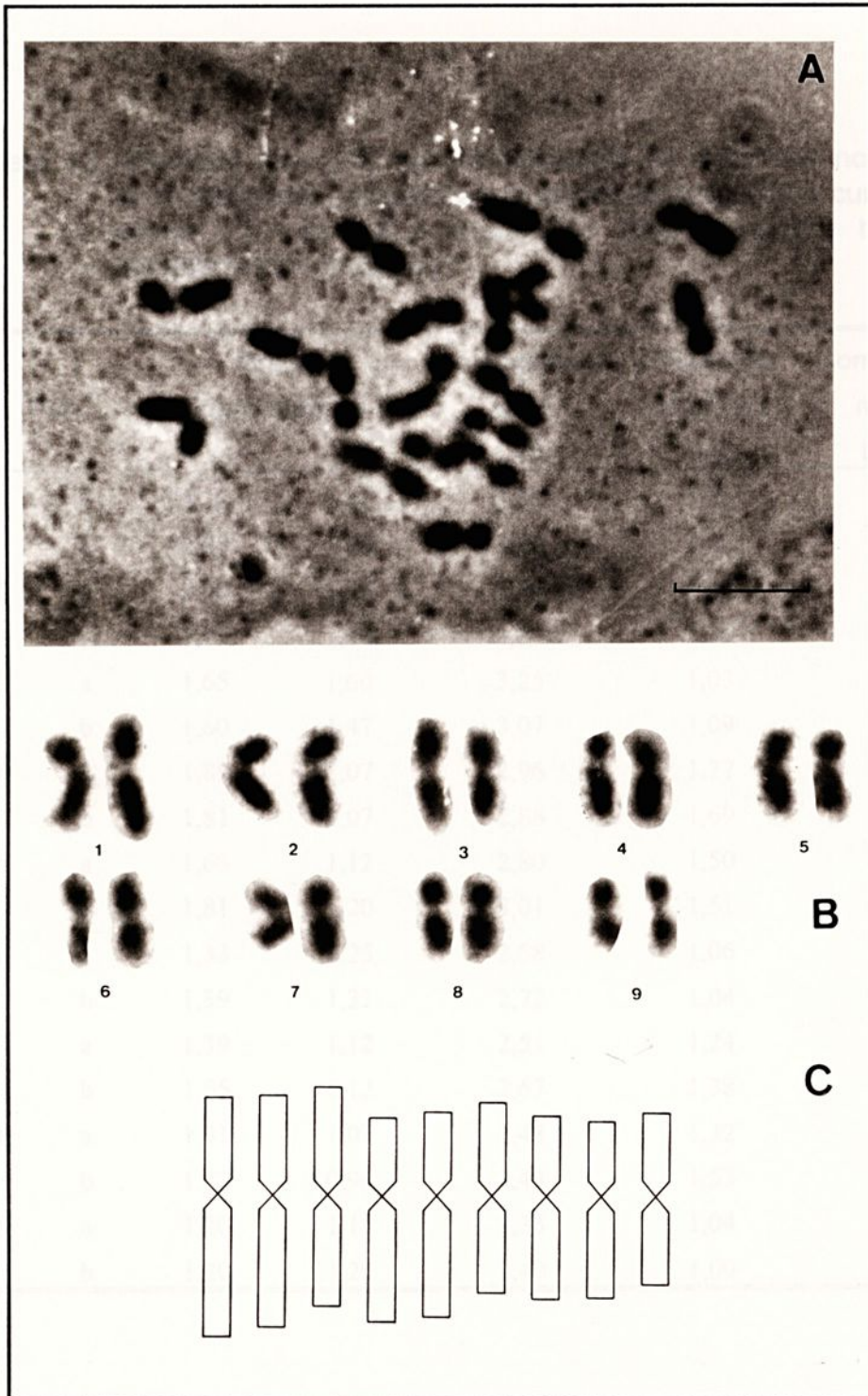


Figura 23. Cromossomos mitóticos de *Passiflora cincinnata*. A. Célula mitótica em metáfase mostrando 18 cromossomos; B. Cariótipo; C. Ideograma. (Barra= 5 μ m).

Tabela 12. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 1 de *P. cincinnata* (Comprimento total do complemento=51,68 μm).

Par		Braço		Comprimento	Proporção	Comprimento
		cromossômico		total	de braços	relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	2,13	1,41	3,54	1,51	6,85
	b	2,05	1,28	3,33	1,60	6,44
2	a	2,00	1,39	3,39	1,44	6,56
	b	1,87	1,44	3,31	1,30	6,40
3	a	1,65	1,60	3,25	1,03	6,29
	b	1,60	1,47	3,07	1,09	5,94
4	a	1,89	1,07	2,96	1,77	5,73
	b	1,81	1,07	2,88	1,69	5,57
5	a	1,68	1,12	2,80	1,50	5,42
	b	1,81	1,20	3,01	1,51	5,82
6	a	1,33	1,25	2,58	1,06	4,99
	b	1,39	1,33	2,72	1,04	5,26
7	a	1,39	1,12	2,51	1,24	4,86
	b	1,55	1,12	2,67	1,38	5,17
8	a	1,41	1,07	2,48	1,32	4,80
	b	1,47	0,96	2,43	1,53	4,70
9	a	1,20	1,15	2,35	1,04	4,55
	b	1,20	1,20	2,40	1,00	4,64

2.2. Análise do cariótipo de *P. edulis* f. *flavicarpa* (subgênero *Paspallora*)

Na Figura 24 estão representados uma metáfase, o cariótipo e o ideograma de *P. edulis* f. *flavicarpa*. Ficou evidenciado, pela análise do cariótipo, que todo o genoma é constituído por cromossomos metacêntricos.

Os valores das medidas cromossômicas de cada uma das três células

estão apresentadas na Tabela 14 e 15. As médias de cada uma das

Tabela 13. Médias dos braços cromossômicos (L e C) de cada par de cromossomos de uma célula analisada de *P. cincinnata*. Comprimento total médio do genoma=25,82µm*.

Pares cromossômicos	Braço cromossômico		Comprimento total L+C	Proporção de braços L/C	Comprimento relativo L+C/X*	Tipo
	L	C				
1	2,09	1,34	3,43	1,55	13,28	m
2	1,93	1,41	3,35	1,37	12,93	m
3	1,62	1,53	3,16	1,06	12,24	m
4	1,85	1,07	2,92	1,73	11,31	sm
5	1,74	1,16	2,90	1,50	11,23	m
6	1,36	1,29	2,65	1,05	10,26	m
7	1,47	1,12	2,59	1,31	10,03	m
8	1,44	1,01	2,45	1,42	9,49	m
9	1,20	1,17	2,37	1,02	9,18	m

de 13,51µm para o par 1, 13,51µm para o par 2, 13,51µm para o par 3, 13,51µm para o par 4, sendo o primeiro par o mais próximo de ser submetacêntrico.

Nesta espécie, a visualização dos satélites foi possível em várias células, porém não foi favorável a documentação fotográfica dos mesmos, provavelmente pela alta condensação cromossômica. Uma outra célula utilizada na análise do cariótipo, permitiu a observação de uma constrição secundária em um dos cromossomos do par 8.

2.2. Análise do cariótipo de *P. edulis* f. *flavicarpa* (subgênero *Passiflora*)

Na Figura 24 estão representados uma metáfase, o cariótipo e o ideograma de *P. edulis* f. *flavicarpa*. Ficou evidenciado, pela análise do cariótipo, que todo o genoma é constituído por cromossomos metacêntricos.

Os valores das medidas cromossômicas, de cada uma das três células analisadas, encontram-se representados nas Tabelas 14 a 16. As médias e os erros padrões dos braços cromossômicos (L e C) e o tipo cromossômico de seis cromossomos destas células estão representados na Tabela 17. As variações referentes ao tamanho dos cromossomos do lote são significativas, pois os valores de F têm todos probabilidade menor que 0,01, para cada medida efetuada, bem como para o comprimento relativo calculado.

Os valores médios do comprimento dos braços cromossômicos longo e curto, variaram entre $0,92 \pm 0,03 \mu\text{m}$ (par 9) a $1,55 \pm 0,06 \mu\text{m}$ (par 1) e $0,70 \pm 0,03 \mu\text{m}$ (par 8) a $1,12 \pm 0,04 \mu\text{m}$ (par 4), respectivamente. A variação do comprimento total dos cromossomos foi de $1,68 \pm 0,05 \mu\text{m}$ (par 9) a $2,61 \pm 0,13 \mu\text{m}$ (par 1). Para o comprimento relativo, os valores extremos foram $8,73 \pm 0,30 \mu\text{m}$ para o par menor e $13,51 \pm 0,33 \mu\text{m}$ para o maior. O comprimento total do genoma foi de $19,30 \mu\text{m}$.

Com relação aos valores observados para a proporção entre os braços cromossômicos, o maior valor encontrado foi $1,56 \pm 0,04$ para o par 8 e o menor, $1,06 \pm 0,03$ para o par 4, sendo o primeiro par o mais próximo de ser submetacêntrico.

Nesta espécie, a visualização dos satélites foi possível em várias células, porém, não foi favorável a documentação fotográfica dos mesmos, possivelmente pela alta condensação cromossômica. Uma outra célula utilizada na análise do cariótipo, permitiu a observação de uma constrição secundária em um dos cromossomos do par 8.



Figura 24. Cromossomos mitóticos de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*. A: Célula mitótica em metáfase mostrando 18 cromossomos. B: Cariótipo. C: Ideograma. (Barra=5 μm).

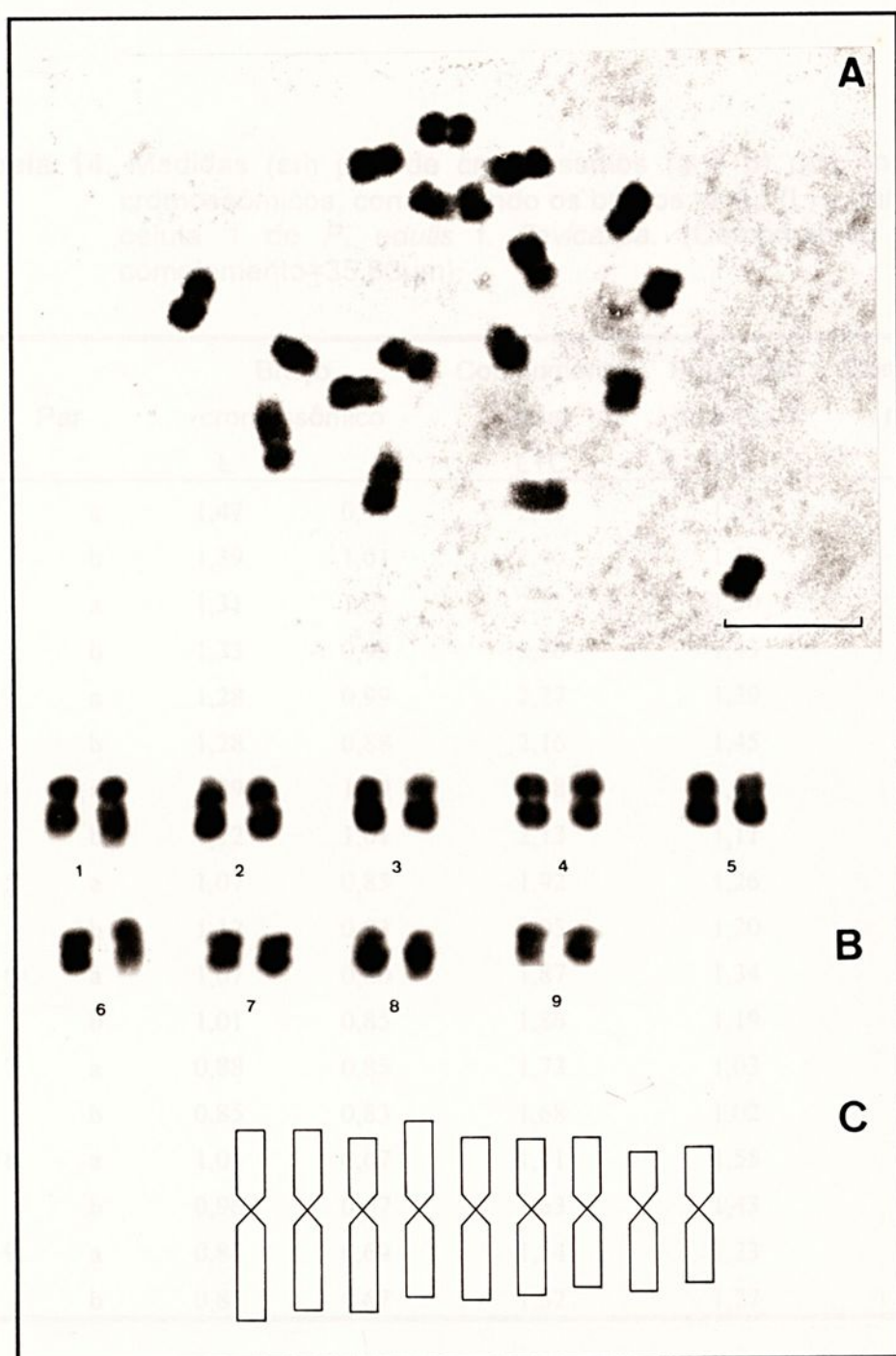


Figura 24. Cromossomos mitóticos de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*. A. Célula mitótica em metáfase mostrando 18 cromossomos; B. Cariótipo; C. Ideograma. (Barra= 5 μ m).

Tabela 14. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 1 de *P. edulis* f. *flavicarpa*. (Comprimento total do complemento=35,63 μm).

Par		Braço		Comprimento	Proporção	Comprimento
		cromossômico		total	de braços	relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,47	0,93	2,40	1,58	6,73
	b	1,39	1,01	2,40	1,38	6,73
2	a	1,31	1,01	2,32	1,30	6,51
	b	1,33	0,93	2,26	1,43	6,34
3	a	1,28	0,99	2,27	1,29	6,37
	b	1,28	0,88	2,16	1,45	6,06
4	a	1,09	1,09	2,18	1,00	6,12
	b	1,12	1,01	2,13	1,11	5,98
5	a	1,07	0,85	1,92	1,26	5,39
	b	1,12	0,93	2,05	1,20	5,75
6	a	1,07	0,80	1,87	1,34	5,25
	b	1,01	0,85	1,86	1,19	5,22
7	a	0,88	0,85	1,73	1,03	4,85
	b	0,85	0,83	1,68	1,02	4,71
8	a	1,04	0,67	1,71	1,55	4,80
	b	0,96	0,67	1,63	1,43	4,57
9	a	0,85	0,69	1,54	1,23	4,32
	b	0,85	0,67	1,52	1,27	4,27

Tabela 15. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 2 de *P. edulis* f. *flavicarpa*. (Comprimento total do complemento=37,18 μm).

Par		Braço		Comprimento	Proporção	Comprimento
		cromossômico		total	de braços	relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,49	0,93	2,42	1,60	6,51
	b	1,47	0,93	2,40	1,58	6,45
2	a	1,17	1,12	2,29	1,04	6,16
	b	1,20	1,20	2,40	1,00	6,45
3	a	1,23	0,93	2,16	1,32	5,81
	b	1,20	0,93	2,13	1,29	5,73
4	a	1,07	1,07	2,14	1,00	5,75
	b	1,07	1,07	2,14	1,00	5,75
5	a	1,15	0,99	2,14	1,16	5,75
	b	1,04	0,99	2,03	1,05	5,46
6	a	1,17	0,80	1,97	1,46	5,30
	b	1,20	0,80	2,00	1,50	5,38
7	a	1,04	0,96	2,00	1,08	5,38
	b	1,01	0,93	1,94	1,09	5,22
8	a	1,15	0,67	1,82	1,72	4,89
	b	1,07	0,67	1,74	1,60	4,68
9	a	0,93	0,80	1,73	1,16	4,65
	b	0,93	0,80	1,73	1,16	4,65

Tabela 16. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 3 de *P. edulis* f. *flavicarpa*. (Comprimento total do complemento=43,06 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,73	1,28	3,01	1,35	6,99
	b	1,73	1,33	3,06	1,30	7,11
2	a	1,60	1,07	2,67	1,49	6,20
	b	1,65	1,04	2,69	1,59	6,25
3	a	1,73	0,93	2,66	1,86	6,18
	b	1,65	1,01	2,66	1,63	6,18
4	a	1,33	1,15	2,48	1,16	5,76
	b	1,47	1,33	2,80	1,10	6,50
5	a	1,47	0,96	2,43	1,53	5,64
	b	1,47	0,93	2,40	1,58	5,57
6	a	1,20	1,01	2,21	1,19	5,13
	b	1,20	1,01	2,21	1,19	5,13
7	a	1,20	1,07	2,27	1,12	5,27
	b	1,15	0,99	2,14	1,16	4,97
8	a	1,07	0,67	1,74	1,60	4,04
	b	1,23	0,85	2,06	1,45	4,78
9	a	0,93	0,80	1,73	1,16	4,02
	b	1,04	0,80	1,84	1,30	4,27

2.3. Análise do cariótipo de *P. giberti* (subgênero *Pessifera*)

Uma metáfase de *P. giberti* o cariótipo o karyograma está representado na Figura 23. Na análise do cariótipo desta espécie, ficou constatado que todos os seus cromossomos são metacêntricos (Figura 25B e 25C).

Nas Tabelas 15 e 22 encontram-se as medidas dos cromossomos efetuadas para cada uma das células analisadas.

Tabela 15. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) dos braços cromossômicos (L e C) de seis cromossomos das três células analisadas de *P. edulis* f. *flavicarpa*. Comprimento total médio do genoma = $19,30 \mu\text{m}^*$ (F para homogeneidade de médias; **: $p < 0,01$).

Pares cromossômicos	Braço cromossômico		Comprimento total L+C	Proporção de braços L/C	Comprimento relativo L+C/X*	Tipo
	L	C				
1	1,55 $\pm$ 0,06	1,07 $\pm$ 0,08	2,61 $\pm$ 0,13	1,46 $\pm$ 0,05	13,51 $\pm$ 0,33	m
2	1,38 $\pm$ 0,08	1,06 $\pm$ 0,04	2,44 $\pm$ 0,08	1,31 $\pm$ 0,10	12,64 $\pm$ 0,12	m
3	1,39 $\pm$ 0,09	0,94 $\pm$ 0,02	2,34 $\pm$ 0,10	1,47 $\pm$ 0,09	12,11 $\pm$ 0,29	m
4	1,19 $\pm$ 0,07	1,12 $\pm$ 0,04	2,31 $\pm$ 0,11	1,06 $\pm$ 0,03	11,95 $\pm$ 0,23	m
5	1,22 $\pm$ 0,08	0,92 $\pm$ 0,03	2,16 $\pm$ 0,08	1,30 $\pm$ 0,09	11,19 $\pm$ 0,02	m
6	1,14 $\pm$ 0,06	0,90 $\pm$ 0,04	2,02 $\pm$ 0,06	1,31 $\pm$ 0,06	10,47 $\pm$ 0,12	m
7	1,02 $\pm$ 0,06	0,94 $\pm$ 0,04	1,96 $\pm$ 0,09	1,08 $\pm$ 0,02	10,13 $\pm$ 0,30	m
8	1,09 $\pm$ 0,04	0,70 $\pm$ 0,03	1,78 $\pm$ 0,06	1,56 $\pm$ 0,04	9,25 $\pm$ 0,22	m
9	0,92 $\pm$ 0,03	0,76 $\pm$ 0,02	1,68 $\pm$ 0,05	1,21 $\pm$ 0,02	8,73 $\pm$ 0,30	m
F8;81	9,50**	11,50**	11,77**	7,23**	45,12**	

2.3. Análise do cariótipo de *P. giberti* (subgênero *Passiflora*)

Uma metáfase de *P. giberti*, o cariótipo e o ideograma estão representados na Figura 25. Na análise do cariótipo desta espécie, ficou constatado que todos os seus cromossomos são metacêntricos (Figura 25B e 25C).

Nas Tabelas 18 a 22 encontram-se as medidas dos cromossomos efetuadas para cada uma das cinco células estudadas. A Tabela 23 contém as médias e erros padrões dos braços cromossômicos (L e C) e os tipos cromossômicos, representando 10 cromossomos, dois de cada uma destas células. As análises de variância, para igualdade das médias dos nove pares, revelaram valores de F significativos, ao nível de 1% de probabilidade, para todas as medidas analisadas, mostrando variações significativas nos tamanhos dos nove pares cromossômicos desta espécie.

O comprimento do braço cromossômico longo teve valores entre $1,00 \pm 0,04 \mu\text{m}$ (par 9) e $1,48 \pm 0,04 \mu\text{m}$ (par 1) e o braço curto entre $0,87 \pm 0,02 \mu\text{m}$ (pares 5 e 8) e $1,12 \pm 0,03 \mu\text{m}$ (par 1). Com relação ao comprimento total destes cromossomos, os valores variaram entre $1,93 \pm 0,07 \mu\text{m}$ e $2,59 \pm 0,07 \mu\text{m}$, para os cromossomos menor e maior, respectivamente, enquanto que o comprimento relativo ficou entre $9,59 \pm 0,21 \mu\text{m}$ e $12,95 \pm 0,20 \mu\text{m}$. Os valores extremos encontrados para a proporção entre os braços foram $1,06 \pm 0,01$ e $1,55 \pm 0,04$ respectivamente, para os pares 9 e 3.

De modo geral, os cromossomos podem ser considerados pequenos, sendo o comprimento total médio do genoma $20,10 \mu\text{m}$. Os cromossomos mais próximos de serem submetacêntricos são os de número 3 e 5, com valores de $1,53 \pm 0,04$ e $1,55 \pm 0,04$ na relação entre os braços cromossômicos, respectivamente (Tabela 23).

No material estudado, um máximo de dois satélites foi encontrado por célula (Figura 25 A e B), porém, a diferença na morfologia destes cromossomos portadores de satélites sugere que sejam membros de diferentes pares, o que indica a presença de até quatro cromossomos satelitados, por célula. Neste caso, os pares de cromossomos portadores de satélites correspondem aos cromossomos de número 4 e 9 (célula 4).

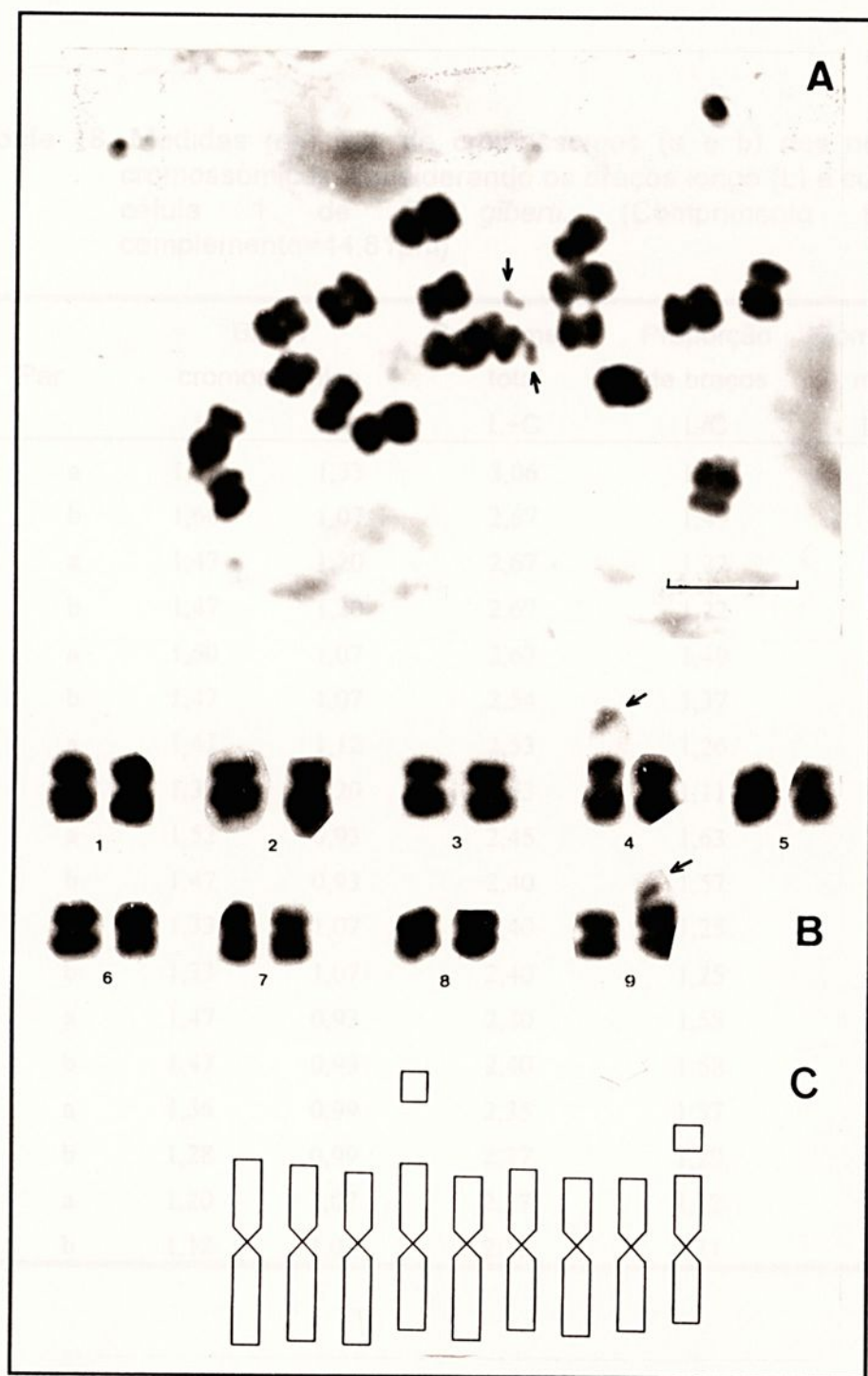


Figura 25. Cromossomos mitóticos de *Passiflora giberti*. A. Célula mitótica em metáfase mostrando 18 cromossomos; B. Cariótipo; C. Ideograma. As setas indicam satélites. (Barra= 5 μ m).

Tabela 18. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 1 de *P. giberti*. (Comprimento total do complemento=44,81 μm).

Par		Braço		Comprimento	Proporção	Comprimento
		cromossômico		total	de braços	relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,73	1,33	3,06	1,30	6,83
	b	1,60	1,07	2,67	1,49	5,96
2	a	1,47	1,20	2,67	1,22	5,96
	b	1,47	1,20	2,67	1,22	5,96
3	a	1,60	1,07	2,67	1,49	5,96
	b	1,47	1,07	2,54	1,37	5,67
4	a	1,41	1,12	2,53	1,26	5,65
	b	1,33	1,20	2,53	1,11	5,65
5	a	1,52	0,93	2,45	1,63	5,47
	b	1,47	0,93	2,40	1,57	5,35
6	a	1,33	1,07	2,40	1,25	5,35
	b	1,33	1,07	2,40	1,25	5,35
7	a	1,47	0,93	2,40	1,58	5,35
	b	1,47	0,93	2,40	1,58	5,35
8	a	1,36	0,99	2,35	1,37	5,24
	b	1,28	0,99	2,27	1,29	5,06
9	a	1,20	1,07	2,27	1,12	5,06
	b	1,12	1,01	2,13	1,11	4,75

Tabela 19. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares

Tabela 19. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 2 de *P. giberti*. (Comprimento total do complemento=37,58 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,33	1,07	2,40	1,24	6,39
	b	1,36	1,04	2,40	1,31	6,39
2	a	1,20	1,01	2,21	1,19	5,88
	b	1,33	1,07	2,40	1,24	6,39
3	a	1,41	0,88	2,29	1,60	6,09
	b	1,33	0,93	2,26	1,43	6,01
4	a	1,12	1,07	2,19	1,05	5,83
	b	1,07	1,04	2,11	1,03	5,61
5	a	1,33	0,85	2,18	1,56	5,80
	b	1,15	0,85	2,00	1,35	5,32
6	a	1,17	0,96	2,13	1,22	5,67
	b	1,07	0,85	1,92	1,26	5,11
7	a	1,20	0,80	2,00	1,50	5,32
	b	1,17	0,69	1,86	1,69	4,95
8	a	0,99	0,83	1,82	1,19	4,84
	b	1,04	0,83	1,87	1,25	4,98
9	a	0,88	0,85	1,73	1,03	4,60
	b	0,93	0,88	1,81	1,06	4,82

Tabela 20. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 3 de *P. giberti*. (Comprimento total do complemento=39,78 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,60	1,20	2,80	1,33	7,04
	b	1,49	1,17	2,66	1,27	6,69
2	a	1,47	0,99	2,46	1,48	6,18
	b	1,20	0,93	2,13	1,29	5,35
3	a	1,52	0,83	2,35	1,83	5,91
	b	1,33	0,80	2,13	1,66	5,35
4	a	1,15	1,04	2,19	1,10	5,50
	b	1,12	1,07	2,19	1,05	5,50
5	a	1,25	0,88	2,13	1,42	5,35
	b	1,25	0,88	2,13	1,42	5,35
6	a	1,07	1,07	2,14	1,00	5,38
	b	1,07	1,01	2,08	1,06	5,23
7	a	1,25	0,88	2,13	1,42	5,35
	b	1,25	0,80	2,05	1,56	5,15
8	a	1,20	0,88	2,08	1,36	5,23
	b	1,20	0,88	2,08	1,36	5,23
9	a	1,01	0,99	2,00	1,02	5,03
	b	1,09	0,96	2,05	1,13	5,15

Tabela 21. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 4 de *P. giberti*. (Comprimento total do complemento=38,50 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,47	1,07	2,54	1,37	6,60
	b	1,33	1,07	2,40	1,24	6,23
2	a	1,44	0,96	2,40	1,50	6,23
	b	1,44	0,96	2,40	1,50	6,23
3	a	1,39	0,93	2,32	1,49	6,02
	b	1,33	0,93	2,26	1,43	5,87
4	a	1,20	1,07	2,27	1,12	5,90
	b	1,20	1,07	2,27	1,12	5,90
5	a	1,33	0,80	2,13	1,66	5,53
	b	1,25	0,88	2,13	1,42	5,53
6	a	1,12	1,01	2,13	1,11	5,53
	b	1,07	0,93	2,00	1,15	5,19
7	a	1,20	0,93	2,13	1,29	5,53
	b	1,15	0,80	1,95	1,44	5,06
8	a	1,07	0,80	1,87	1,34	4,86
	b	1,07	0,80	1,87	1,34	4,86
9	a	0,85	0,80	1,65	1,06	4,28
	b	0,93	0,85	1,78	1,09	4,62

Tabela 22. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 5 de *P. giberti*. (Comprimento total do complemento=40,46 μm).

Par		Braço		Comprimento	Proporção	Comprimento
		cromossômico		total	de braços	relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,41	1,07	2,48	1,32	6,33
	b	1,47	1,07	2,54	1,37	6,28
2	a	1,49	1,07	2,56	1,39	6,33
	b	1,41	0,99	2,40	1,42	5,93
3	a	1,47	0,93	2,40	1,58	5,93
	b	1,47	0,93	2,40	1,58	5,93
4	a	1,15	1,12	2,27	1,03	5,61
	b	1,20	1,07	2,27	1,12	5,61
5	a	1,33	0,80	2,13	1,66	5,26
	b	1,47	0,93	2,40	1,58	5,93
6	a	1,25	1,01	2,26	1,23	5,58
	b	1,28	0,99	2,27	1,29	5,61
7	a	1,20	0,93	2,13	1,29	5,26
	b	1,17	0,88	2,05	1,32	5,07
8	a	1,20	0,80	2,00	1,50	4,94
	b	1,12	0,88	2,00	1,27	4,94
9	a	0,88	0,88	1,76	1,00	4,35
	b	1,07	1,07	2,14	1,00	5,29

2.4. Análise do cariótipo de *P. coerulea* Aubl. (subgênero *Dialephana*)

Na Figura 20 está representada uma célula metáfase, seu respectivo cariótipo e idiograma de *P. coerulea*. Para análise do cariótipo, observa-se seis pares (1, 2, 3, 4, 5 e 6) de cromossomos metacêntricos e seis pares (7, 8 e 9) de cromossomos submetacêntricos (Figura 20a e 20b).

Os dados apresentados nas Tabelas 24 e 25 representam as medidas morfométricas de cada uma das cinco células analisadas. Na Tabela 24 estão

Tabela 23. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) dos braços cromossômicos (L e C) de 10 cromossomos das cinco células analisadas de *P. giberti*. Comprimento total médio do genoma = $20,10 \mu\text{m}$ *(F para homogeneidade de médias; **: $p < 0,01$).

Pares cromossômicos	Braço cromossômico		Comprimento total L+C	Proporção de braços L/C	Comprimento relativo L+C/X*	Tipo
	L	C				
1	1,48 $\pm$ 0,04	1,12 $\pm$ 0,03	2,59 $\pm$ 0,07	1,32 $\pm$ 0,02	12,95 $\pm$ 0,20	m
2	1,39 $\pm$ 0,03	1,04 $\pm$ 0,03	2,43 $\pm$ 0,05	1,34 $\pm$ 0,04	12,09 $\pm$ 0,16	m
3	1,43 $\pm$ 0,03	0,93 $\pm$ 0,03	2,36 $\pm$ 0,05	1,55 $\pm$ 0,04	11,75 $\pm$ 0,14	m
4	1,19 $\pm$ 0,03	1,09 $\pm$ 0,01	2,28 $\pm$ 0,04	1,10 $\pm$ 0,02	11,35 $\pm$ 0,13	m
5	1,33 $\pm$ 0,03	0,87 $\pm$ 0,01	2,21 $\pm$ 0,05	1,53 $\pm$ 0,04	10,98 $\pm$ 0,09	m
6	1,18 $\pm$ 0,03	1,00 $\pm$ 0,02	2,17 $\pm$ 0,05	1,18 $\pm$ 0,03	10,80 $\pm$ 0,10	m
7	1,25 $\pm$ 0,04	0,88 $\pm$ 0,04	2,11 $\pm$ 0,05	1,47 $\pm$ 0,04	10,48 $\pm$ 0,08	m
8	1,15 $\pm$ 0,04	0,87 $\pm$ 0,02	2,02 $\pm$ 0,06	1,33 $\pm$ 0,03	10,04 $\pm$ 0,14	m
9	1,00 $\pm$ 0,04	0,94 $\pm$ 0,03	1,93 $\pm$ 0,07	1,06 $\pm$ 0,01	9,59 $\pm$ 0,21	m
F8;81	18,58**	12,32**	14,11**	29,60**	50,31**	

2.4. Análise do cariótipo de *P. coccinea* Aubl. (subgênero *Distephana*)

Na Figura 26 está representada uma célula metafásica, seu respectivo cariótipo e ideograma de *P. coccinea*. Pela análise do cariótipo, observa-se seis pares (1, 2, 3, 4, 8 e 9) de cromossomos metacêntricos e três pares (5, 6 e 7) submetacêntricos (Figura 26B e 26C).

Os dados apresentados nas Tabelas 24 a 28 representam as medidas cromossômicas de cada uma das cinco células analisadas. Na Tabela 29 estão apresentadas as médias e os erros padrões dos braços cromossômicos (L e C) e os tipos cromossômicos, caracterizando a constituição cromossômica das cinco células analisadas desta espécie. Tais valores representam 10 cromossomos, dois de cada uma das cinco células estudadas.

O resultado das análises de variância, para igualdade das médias dos nove pares cromossômicos, mostra que não há homogeneidade das médias, com valores de F significativos, ao nível de 1%, para todas as medidas efetuadas, indicando diferenças entre os pares cromossômicos (Tabela 29).

O braço cromossômico longo variou de $0,88 \pm 0,01 \mu\text{m}$ a $1,50 \pm 0,04 \mu\text{m}$, pares 9 e 1 respectivamente, e o braço cromossômico curto, de $0,62 \pm 0,03 \mu\text{m}$ a $1,08 \pm 0,03 \mu\text{m}$, pares 7 e 3 respectivamente. Os valores extremos referentes ao comprimento total dos cromossomos e ao comprimento relativo foram, respectivamente, $1,65 \pm 0,03 \mu\text{m}$ e $8,92 \pm 0,17 \mu\text{m}$, os menores valores para o par 9, e, $2,53 \pm 0,08 \mu\text{m}$ e $13,85 \pm 0,29 \mu\text{m}$, os maiores valores para o par 1. Considerando-se a proporção entre os braços cromossômicos, os extremos foram 1,12 para o par 8 e 1,84 para o par 7.

Pode-se verificar, com relação às médias referentes ao tamanho dos cromossomos, que estes são pequenos, apresentando medidas entre $1,65 \pm 0,03 \mu\text{m}$ ($1,52 \mu\text{m}$ a $1,73 \mu\text{m}$ para o par 9) e $2,53 \pm 0,08 \mu\text{m}$ ($2,27 \mu\text{m}$ a $3,10 \mu\text{m}$ para o par 1). O lote haplóide apresenta um comprimento total de $18,28 \mu\text{m}$.

Na análise desta espécie, não foi possível evidenciar satélites ou constrições secundárias, o que pode ter sido causado por um maior grau de condensação dos cromossomos.



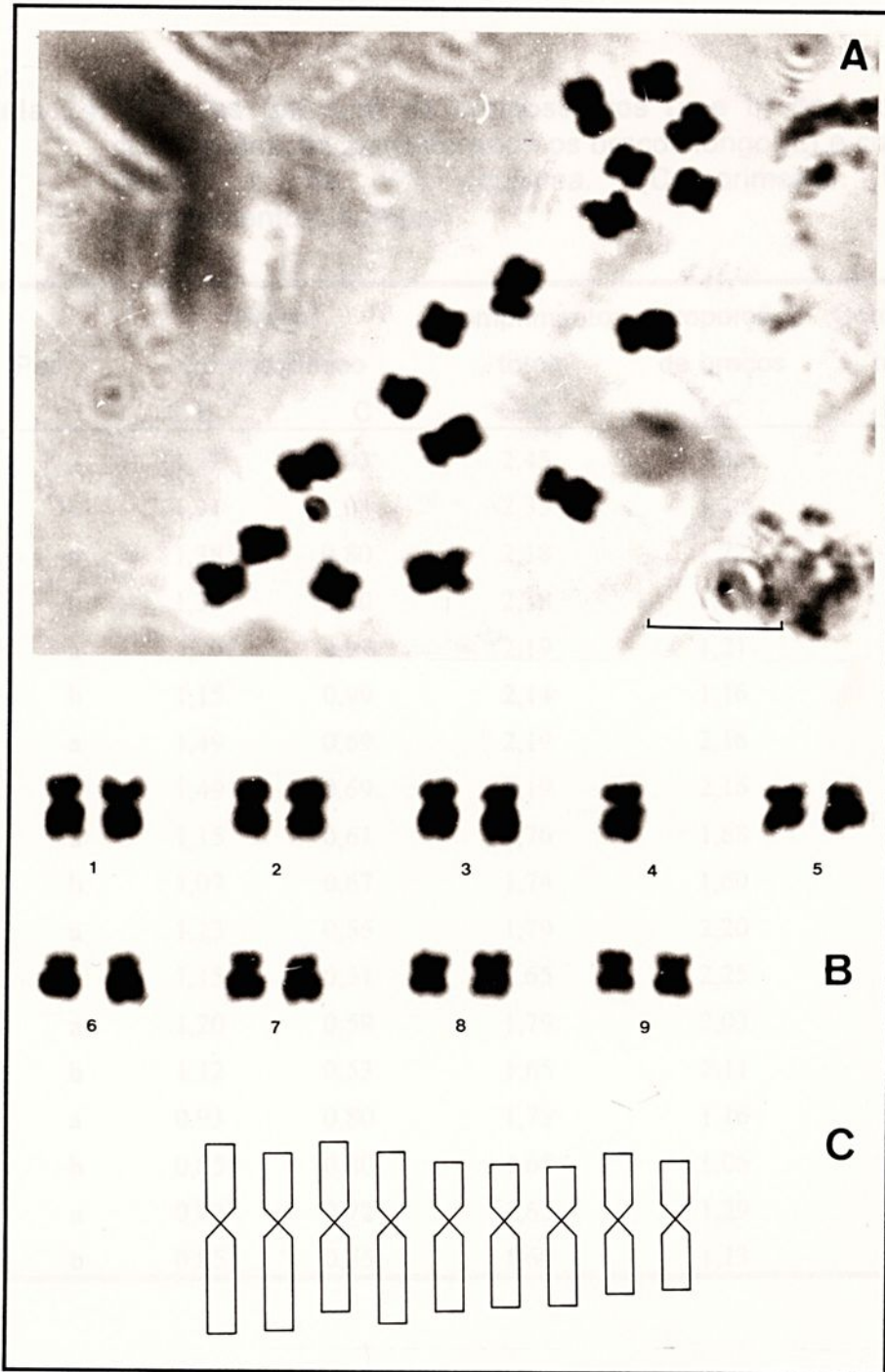


Figura 26. Cromossomos mitóticos de *Passiflora coccinea*. A. Célula mitótica em metáfase mostrando 18 cromossomos; B. Cariótipo; C. Ideograma. (Barra= 5 μ m).

Tabela 24. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 1 de *P. coccinea*. (Comprimento total do complemento=34,88 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,52	0,93	2,45	1,63	7,02
	b	1,31	1,04	2,35	1,26	6,74
2	a	1,38	0,80	2,18	1,72	6,25
	b	1,38	0,80	2,18	1,72	6,25
3	a	1,20	0,99	2,19	1,21	6,28
	b	1,15	0,99	2,14	1,16	6,13
4	a	1,49	0,69	2,19	2,16	6,28
	b	1,49	0,69	2,19	2,16	6,28
5	a	1,15	0,61	1,76	1,88	5,04
	b	1,07	0,67	1,74	1,60	4,99
6	a	1,23	0,56	1,79	2,20	5,13
	b	1,15	0,51	1,65	2,25	4,73
7	a	1,20	0,59	1,79	2,03	5,13
	b	1,12	0,53	1,65	2,11	4,73
8	a	0,93	0,80	1,73	1,16	4,96
	b	0,85	0,80	1,65	1,06	4,73
9	a	0,93	0,72	1,65	1,29	4,73
	b	0,85	0,75	1,60	1,13	4,59

Tabela 25. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 2 de *P. coccinea*. (Comprimento total do complemento=37,81 μm).

Par		Braço		Comprimento	Proporção	Comprimento
		cromossômico		total	de braços	relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,65	1,01	2,66	1,63	7,03
	b	1,52	0,93	2,45	1,63	6,48
2	a	1,60	0,93	2,53	1,72	6,69
	b	1,47	0,93	2,40	1,58	6,35
3	a	1,25	1,12	2,37	1,12	6,27
	b	1,23	1,12	2,35	1,10	6,22
4	a	1,41	1,04	2,45	1,35	6,48
	b	1,33	0,88	2,21	1,51	5,84
5	a	1,36	0,75	2,11	1,81	5,58
	b	1,25	0,75	2,00	1,67	5,29
6	a	1,33	0,67	2,00	1,98	5,29
	b	1,25	0,62	1,87	2,02	4,94
7	a	1,07	0,80	1,87	1,33	4,94
	b	1,15	0,61	1,76	1,88	4,65
8	a	0,93	0,80	1,73	1,16	4,57
	b	0,93	0,80	1,73	1,16	4,57
9	a	0,93	0,80	1,73	1,16	4,57
	b	0,93	0,66	1,59	1,41	4,20



Tabela 26. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 3 de *P. coccinea*. (Comprimento total do complemento=34,35 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,55	0,99	2,54	1,56	7,39
	b	1,52	0,93	2,45	1,63	7,13
2	a	1,60	0,85	2,45	1,88	7,13
	b	1,52	0,75	2,27	2,03	6,61
3	a	1,09	1,04	2,13	1,05	6,20
	b	0,99	0,93	1,92	1,06	5,59
4	a	1,12	0,88	2,00	1,27	5,82
	b	1,07	0,85	1,92	1,26	5,59
5	a	1,33	0,69	2,02	1,93	5,88
	b	1,07	0,59	1,66	1,81	4,83
6	a	1,01	0,67	1,68	1,51	4,89
	b	1,01	0,67	1,68	1,51	4,89
7	a	1,15	0,53	1,68	2,17	4,89
	b	1,07	0,51	1,58	2,10	4,60
8	a	0,85	0,80	1,65	1,06	4,80
	b	0,83	0,72	1,55	1,15	4,51
9	a	0,93	0,72	1,65	1,29	4,80
	b	0,85	0,67	1,52	1,27	4,42

Tabela 27. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 4 de *P. coccinea*. (Comprimento total do complemento=40,44 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,63	1,47	3,10	1,11	7,66
	b	1,60	1,15	2,75	1,39	6,80
2	a	1,71	0,93	2,64	1,84	6,53
	b	1,60	0,93	2,53	1,72	6,26
3	a	1,41	1,25	2,66	1,13	6,58
	b	1,20	1,20	2,40	1,00	5,93
4	a	1,60	1,07	2,67	1,49	6,60
	b	1,39	1,01	2,40	1,38	5,93
5	a	1,41	0,77	2,18	1,83	5,39
	b	1,33	0,67	2,00	1,98	4,94
6	a	1,07	0,83	1,90	1,29	4,70
	b	1,12	0,80	1,92	1,40	4,75
7	a	1,28	0,67	1,95	1,91	4,82
	b	1,23	0,56	1,79	2,20	4,43
8	a	1,20	1,07	2,27	1,12	5,61
	b	1,07	0,83	1,90	1,29	4,70
9	a	0,85	0,80	1,65	1,06	4,08
	b	0,93	0,80	1,73	1,16	4,28

Tabela 28. Medidas (em μm) de cromossomos (a e b) dos nove pares cromossômicos, considerando os braços longo (L) e curto (C) da célula 5 de *P. coccinea*. (Comprimento total do complemento=35,04 μm).

Par		Braço cromossômico		Comprimento total	Proporção de braços	Comprimento relativo
		L	C	L+C	L/C	L+C/X
1	a	1,36	0,93	2,29	1,46	6,53
	b	1,36	0,91	2,27	1,49	6,48
2	a	1,33	1,07	2,40	1,24	6,85
	b	1,20	0,91	2,11	1,32	6,02
3	a	1,17	1,09	2,26	1,07	6,45
	b	1,17	1,07	2,24	1,09	6,39
4	a	1,39	0,88	2,27	1,58	6,48
	b	1,41	0,75	2,16	1,88	6,16
5	a	1,12	0,80	1,92	1,40	5,48
	b	1,07	0,69	1,76	1,55	5,02
6	a	1,15	0,69	1,84	1,67	5,25
	b	1,12	0,67	1,79	1,67	5,11
7	a	0,96	0,75	1,71	1,28	4,88
	b	0,93	0,67	1,60	1,39	4,57
8	a	0,85	0,85	1,70	1,00	4,85
	b	0,83	0,77	1,60	1,08	4,57
9	a	0,85	0,75	1,60	1,13	4,57
	b	0,80	0,72	1,52	1,11	4,34

2.5. Números cromossômicos de *P. coccinea* (subgênero *Plectostemma*, seção *Clece*) e *P. foetida* var. *fluminensis* (subgênero *Dysosmia*)

Para *P. coccinea*, a análise de 10 células revelou ter esta espécie 2n=12 cromossomos, não sendo possível a documentação em fotografias, em parte, pelo fato de seus cromossomos serem muito pequenos e, também, em consequência da baixa taxa de captura celular de suas semeadas.

Tabela 29. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) dos braços cromossômicos (L e C) de 10 cromossomos das cinco células analisadas de *P. coccinea*. Comprimento total médio do genoma=18,25 μ m* (F para homogeneidade de médias; **: p<0,01).

Pares cromossômicos	Braço cromossômico		Comprimento total L+C	Proporção de braços L/C	Comprimento relativo L+C/X*	Tipo
	L	C				
1	1,50 $\pm$ 0,04	1,03 $\pm$ 0,10	2,53 $\pm$ 0,08	1,48 $\pm$ 0,06	13,85 $\pm$ 0,29	m
2	1,48 $\pm$ 0,05	0,89 $\pm$ 0,03	2,37 $\pm$ 0,06	1,64 $\pm$ 0,08	12,99 $\pm$ 0,21	m
3	1,19 $\pm$ 0,03	1,08 $\pm$ 0,03	2,27 $\pm$ 0,06	1,10 $\pm$ 0,02	12,41 $\pm$ 0,17	m
4	1,37 $\pm$ 0,05	0,87 $\pm$ 0,04	2,25 $\pm$ 0,07	1,60 $\pm$ 0,11	12,29 $\pm$ 0,23	m
5	1,22 $\pm$ 0,04	0,70 $\pm$ 0,02	1,91 $\pm$ 0,05	1,75 $\pm$ 0,06	10,49 $\pm$ 0,15	sm
6	1,14 $\pm$ 0,03	0,67 $\pm$ 0,03	1,81 $\pm$ 0,04	1,75 $\pm$ 0,11	9,94 $\pm$ 0,16	sm
7	1,12 $\pm$ 0,03	0,62 $\pm$ 0,03	1,74 $\pm$ 0,04	1,84 $\pm$ 0,11	9,53 $\pm$ 0,10	sm
8	0,93 $\pm$ 0,04	0,82 $\pm$ 0,03	1,75 $\pm$ 0,06	1,12 $\pm$ 0,02	9,57 $\pm$ 0,20	m
9	0,88 $\pm$ 0,01	0,74 $\pm$ 0,02	1,65 $\pm$ 0,03	1,20 $\pm$ 0,03	8,92 $\pm$ 0,17	m
F8;81	31,78**	22,48**	33,65**	14,49**	85,76**	

2.5. Números cromossômicos de *P. coriacea* (subgênero *Plectostemma*, seção *Cieca*) e *P. foetida* var. *fluminensis* (subgênero *Dysosmia*)

Para *P. coriacea*, a análise de 10 células revelou ter esta espécie, $2n=12$ cromossomos, não sendo possível a documentação em fotografias, em parte, pelo fato de seus cromossomos serem muito pequenos e, também, em consequência da baixa taxa de germinabilidade de suas sementes.

A Figura 27 apresenta apenas uma metáfase de *P. foetida* var. *fluminensis*. Devido ao tamanho reduzido dos cromossomos desta espécie, foi impossível distinguir detalhes da estrutura cromossômica para realizar as devidas medidas, essenciais na elaboração do cariótipo e ideograma. A descrição do cariótipo ficou restrita ao número cromossômico, ficando determinado, para esta espécie, um número diplóide de $2n=20$ cromossomos, pela análise de 20 células.



Figura 27. Célula em metáfase de *Paspalum foetida* var. *fluminensis*, mostrando 20 cromossomos. (Lupa 5 μ m)

2.5. Análise comparativa dos cariótipos

Nas Tabelas 30 e 31 constam os dados correspondentes aos valores médios do comprimento absoluto dos pares dos cromossomos maiores e menores, respectivamente. Estes dados foram obtidos a partir da análise de cinco metáfases de *P. coarctata* e *P. gibbifolia*, três de *P. edulis* e *P. foetida*. A análise de variância revelou um valor de *F* não-significativo para os valores dos cromossomos maiores, porém, para os menores, houve diferença significativa entre as espécies. Enquanto que, as variações entre as médias do comprimento absoluto dos cromossomos maiores e menores são significativas, evidenciadas pelo valor de *F* significativo entre as espécies.

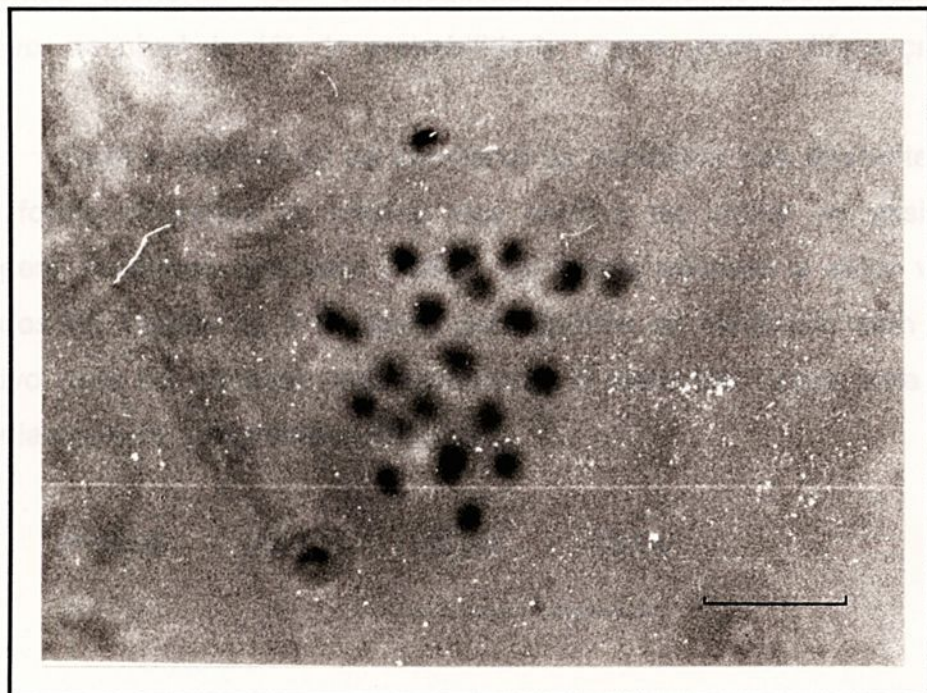


Figura 27. Célula mitótica em metáfase de *Passiflora foetida* var. *fluminensis*, mostrando 20 cromossomos. (Barra= 5 μ m)

2.6. Análise comparativa dos cariótipos

Nas Tabelas 30 e 31 constam os dados correspondentes aos valores médios do comprimento absoluto dos pares dos cromossomos maiores e menores, respectivamente. Estes dados foram obtidos a partir da análise de cinco metáfases de *P. coccinea* e *P. giberti*, três de *P. edulis* f. *flavicarpa*. A análise de variância revelou um valor de F não-significativo para os valores dos cromossomos maiores, das diferentes espécies, mostrando que há homogeneidade entre estas médias. Enquanto que, as variações entre as médias do comprimento absoluto dos cromossomos menores são significativas, evidenciadas pelo valor de F significativo, ao nível de 1% de probabilidade, o que mostra diferenças entre as espécies.

Com o objetivo de se comparar os cariótipos das diferentes espécies entre si, foram utilizadas as médias dos valores de índice de assimetria, em porcentagem, conforme Huziwara (1962). Os dados relativos a estes valores são encontrados na Tabela 32 e mostram pela análise de variância, com valor de F significativo, que há variação interespecífica. O teste de Tukey para diferenças entre médias mostra a seguinte distribuição:

P<0,05	40,65	43,28	43,64
--------	-------	-------	-------

P<0,01 40,65 43,28 43,64

Tabela 30. Valores médios do comprimento do cromossomo maior das espécies analisadas de *Passiflora*.

ESPÉCIE	METÁFASES					$\bar{X} \pm S\bar{x}$
	1	2	3	4	5	
<i>P. coccinea</i>	2,40	2,55	2,49	2,92	2,28	2,53 $\pm$ 0,11
<i>P. giberti</i>	2,86	2,40	2,73	2,47	2,51	2,59 $\pm$ 0,09
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	2,40	2,41	3,03			2,61 $\pm$ 0,21
F(2,10)						0,13

Tabela 31. Valores médios do comprimento do cromossomo menor das espécies analisadas de *Passiflora*.

ESPÉCIE	METÁFASES					$\bar{X} \pm S\bar{x}$
	1	2	3	4	5	
<i>P. coccinea</i>	1,62	1,66	1,58	1,69	1,56	1,62 $\pm$ 0,02
<i>P. giberti</i>	2,20	1,77	2,02	1,71	1,95	1,93 $\pm$ 0,09
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	1,53	1,73	1,78			1,68 $\pm$ 0,08
F(2,10)						6,39*

Tabela 32. Valores médios do comprimento de braço menor dos cromossomos em relação ao comprimento total do lote haplóide para cálculo do índice de assimetria.

ESPÉCIE	METÁFASES					$\bar{X} \pm S\bar{x}$
	1	2	3	4	5	
<i>P. coccinea</i>	38,61	40,25	40,14	41,57	42,72	40,66 $\pm$ 0,70
<i>P. giberti</i>	42,80	43,91	43,39	43,27	43,05	43,28 $\pm$ 0,19
<i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i>	43,95	44,62	42,34			43,64 $\pm$ 0,68
F(2,10)						8,99**

2.7. Estudos de Meiose

Estudos de microsporogênese foram realizados para as 10 espécies cultivadas no canteiro experimental. No entanto, apenas para *P. cincinnata*, *P. coccinea*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. giberti*, *P. nitida* e *P. setacea* foi possível obter resultados em fases desejadas da meiose ou que permitissem documentação fotográfica.

A análise em *P. cincinnata* e *P. coccinea* (Figura 28A e 28B) evidenciou micrósporos, em metáfase I de meiose, com nove bivalentes, apresentando normalidade quanto ao comportamento no pareamento dos cromossomos, nas duas espécies.

Em *P. foetida* var. *fluminensis* (Figura 28C), 10 bivalentes foram observados, com pareamento normal.

A análise da microsporogênese em *P. giberti* (Figura 28D), mostra um conjunto haplóide formado por nove bivalentes, cujo pareamento apresentou-se normal.

Os estudos de meiose para *P. nitida*, revelaram a ocorrência regular de nove bivalentes (Figura 28E), em final de prófase I (diacinese).

Para *P. setacea* (Figura 28F) estudos dos cromossomos meióticos também evidenciaram nove bivalentes, cujas análises demonstraram pareamento normal dos mesmos.

A regularidade da microsporogênese encontrada nas seis espécies analisadas, permite supor alta fertilidade masculina e formação de grãos de pólen viáveis.

Figura 28. Células meióticas de *Paspalum* spp. (A) *P. coccinea* (C), *P. foetida* var. *fluminensis* (C), *P. giberti* (C), *P. nitida* (C) e *P. setacea* (F). (Barras 10 µm).

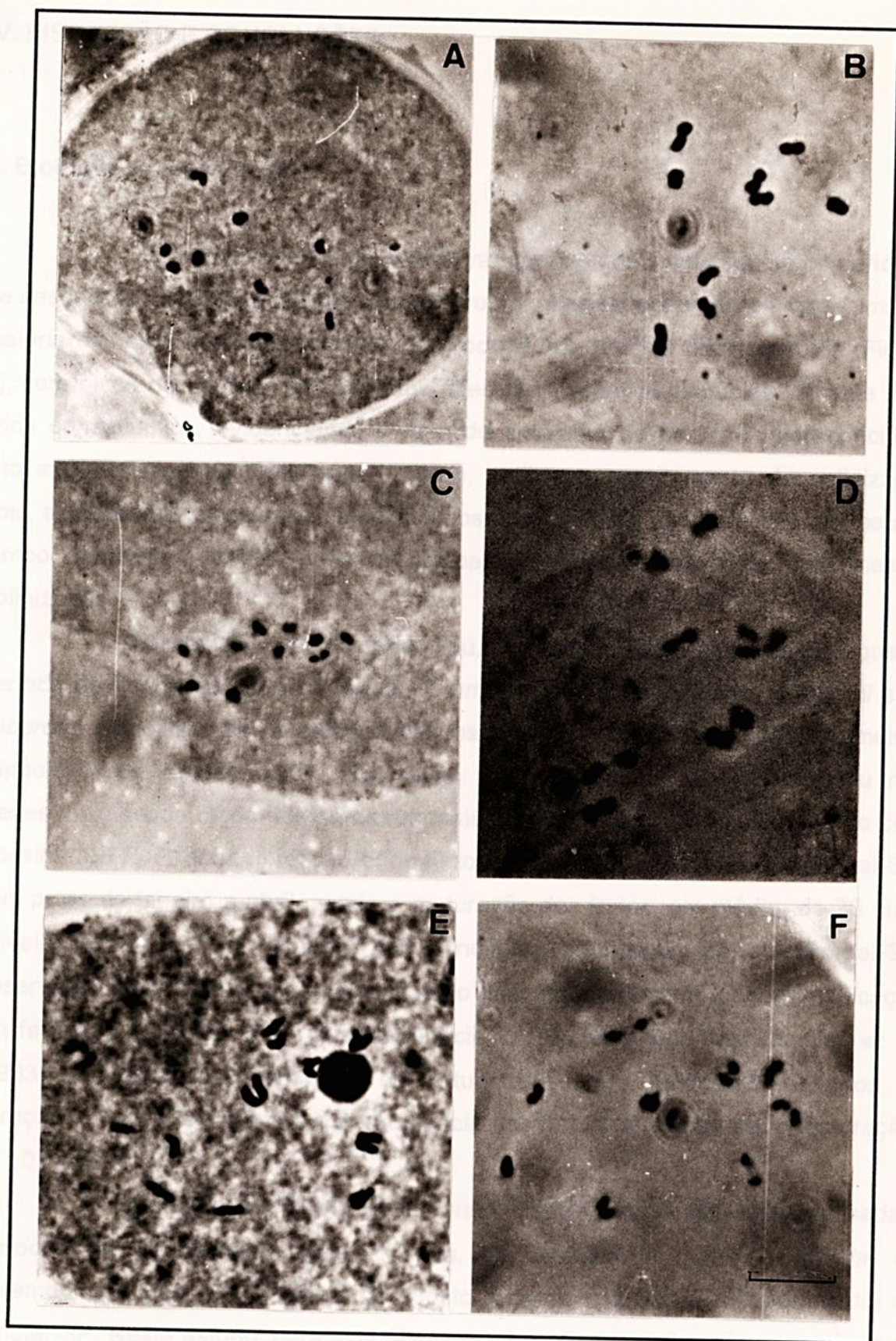


Figura 28. Células meióticas de *Passiflora cincinnata* (A), *P. coccinea* (B), *P. foetida* var. *fluminensis* (C), *P. giberti* (D), *P. nitida* (E) e *P. setacea* (F). (Barra= 10 μ m).

IV. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

1. Biologia da reprodução

Em nove espécies de *Passiflora*, para as quais analisou-se os períodos de desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, foi possível observar, em cada uma da maioria das espécies, sobreposição de produção de botões, flores e frutos (Figura 7), com picos de floração em períodos diferentes, entre as espécies, durante dois anos consecutivos, evidenciando a falta de sincronia de floração interespecífica. Isto sugere, segundo Gottsberger (1994), melhor aproveitamento do polinizador pois, espécies que competem pelos mesmos polinizadores não florescem ao mesmo tempo, diminuindo desta forma, a competição entre as espécies pelo mesmo polinizador.

Koschnitzke (1993) observou, na região de Campinas-SP, que o período de florescimento de *P. alata*, *P. amethystina*, *P. capsularis*, *P. miersii* e *P. suberosa* coincidiu com a estação chuvosa. Entretanto, para as duas primeiras espécies, que também foram analisadas neste estudo, a floração ocorreu nos meses mais secos e com temperaturas mais baixas (junho e julho). De acordo com Rossini (1977) *P. alata* floresceu durante todo o ano, na região de Jaboticabal-SP, com picos de janeiro a abril, sendo a maturação dos frutos, em média, de 75 dias. Oliveira et al. (1979), também nas condições ambientais de Jaboticabal-SP, observaram que *P. alata* teve florescimento máximo em dezembro, com frutificação em fevereiro e março. Esta mesma espécie foi estudada por Vasconcellos et al. (1993), nas condições climáticas de Botucatu-SP, que verificaram períodos de floração de junho a outubro e a permanência dos frutos na planta, até a maturação, de 102 dias.

Meletti et al. (1992) observaram, dentre outras espécies analisadas, períodos de florescimento para *P. alata*, de setembro a maio, *P. foetida*, de novembro a março e *P. setacea*, de agosto a março, na Estação Experimental de Jundiá-SP. Neste estudo, para esta última espécie, ficou confirmado um período de florescimento de novembro a janeiro e para as duas variedades de *P. foetida*, durante todo o ano.

Os estudos realizados por Menezes (1990), nas condições climáticas de Jaboticabal-SP, mostraram que *P. nitida* floresceu abundantemente de outubro a

abril, enquanto que, neste trabalho, a floração desta espécie foi de novembro a junho, com picos de floração com frutificação em dezembro e março.

Coincidências totais não seriam necessariamente esperadas, considerando as variações climáticas de cada região, o ano e as condições de cultivo e prováveis diferenças genéticas entre as plantas utilizadas.

Os trabalhos relacionados com os diferentes tipos de estratégia de floração (Gentry, 1974; Janzen, 1980) mostraram que, em um primeiro tipo, a produção de flores é grande e evidente, ocorrendo durante um curto período de tempo e em sincronia com os demais indivíduos da população. A principal vantagem é a atração de polinizadores não-especializados que localizam a planta durante os percursos para a coleta de pólen e/ou néctar. Neste trabalho, foi observada sincronização intraespecífica pronunciada somente em *P. nitida* que apresentou vários picos de floração durante os dois anos consecutivos, cuja produção de flores ocorreu em períodos curtos (2 ou 3 dias) e numerosas vezes durante o ano. Nestes picos, as plantas ficaram carregadas de flores, em contraste com as outras espécies. De acordo com Gentry (op. cit.), neste caso, a planta pode ser polinizada por maior número de indivíduos do mesmo polinizador, o que foi confirmado pelas observações em *P. nitida*.

Em um segundo tipo, há pequena produção diária de flores, tornando-se pouco evidente, sendo as flores produzidas aos poucos durante um longo período de tempo (geralmente um mês ou mais). Estas espécies dependem de animais para polinização, que têm a "memória" adequada para permitir que voltem às mesmas plantas dia após dia. As demais espécies de *Passiflora*, estudadas neste trabalho, apresentaram esta estratégia, sendo visivelmente mais pronunciada nas espécies *P. cincinnata* e *P. coccinea*.

As flores de *Passiflora*, como já mencionado anteriormente, exigem polinização cruzada na maioria das espécies (Janzen, 1968; Semir & Brown, 1975), sendo efetuada, principalmente, por abelhas de grande porte, beija-flores e, em algumas espécies, por morcegos.

Foram observadas neste estudo, abelhas de grande porte, *Ptilotopus scorpipes*, visitando *P. cincinnata* e *P. nitida* e a presença de beija-flores em *P. coccinea*. A polinização feita por beija-flores em *P. coccinea* foi relatada também por Benson et al. (1975) e, afirmaram ainda, que esta espécie também foi visitada e, aparentemente, polinizada por borboletas do gênero *Heliconius*.

Neste estudo, para as espécies *P. coriacea* e *P. foetida*, que



apresentam flores menores, foi observada *Trigona rufricus* freqüentemente coletando néctar por longos períodos durante a antese. Janzen (1968) relatou que *P. foetida* era visitada e, provavelmente, polinizada por abelhas do gênero *Ptiloglossa*.

Sazima & Sazima (1989) consideraram ser semelhante o comportamento das diversas abelhas visitantes de espécies melitófilas de *Passiflora*, devido à sua arquitetura floral característica: flores actinomorfas, com os filamentos da coroa desenvolvidos e vistosos e câmara nectarífera parcialmente recoberta por opérculo.

Semir & Brown (1975) ressaltaram que o período de antese em *Passiflora* é relativamente curto, raramente estendendo-se além de oito horas. Como observado neste estudo, *P. foetida* apresentou um período de antese curto, com suas flores permanecendo abertas apenas durante quatro horas, confirmando Gottsberger et al. (1988), apud Koschnitzke (1993).

Sazima & Sazima (1989) consideraram *Trigona spinipes* uma espécie pilhadora de recursos florais e relataram que sua presença em flores de *P. edulis* reduziu as visitas de mamangavas, diminuindo drasticamente o número de frutos. Intensa atividade de destruição das partes florais de *P. alata*, por esta espécie de abelha, foi descrita por Janzen (1968). Entretanto, Snow (1982) relatou que abelhas deste gênero, coletam pólen e, ocasionalmente, esbarram nos estigmas enquanto se movimentam entre as anteras. De fato, a ação de *Trigona*, como polinizador efetivo, precisa ser melhor estudada, uma vez que as informações ainda são escassas.

A investigação dos sistemas reprodutivos em *Passiflora* foi feita através de teste de autopolinização manual e demonstraram que apenas três das dez espécies autopolinizadas produziram frutos, indicando serem autocompatíveis: *P. coriacea*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida* (Tabelas 2 e 3). Pode-se considerar que há autogamia e xenogamia facultativas para estas espécies. As demais espécies estudadas são auto-incompatíveis como a maioria das espécies de *Passiflora* (Janzen, 1968; Semir & Brown, 1975; Sazima & Sazima, 1978, 1989; Snow, 1982; Koschnitzke, 1993).

Menezes (1990) também observou autocompatibilidade em *P. nitida*, obtendo quatro frutificações entre 10 flores autopolinizadas manualmente.

Dentre outras espécies autocompatíveis de *Passiflora*, encontram-se *P. suberosa* e *P. capsularis* (Koschnitzke, 1993), *P. eglandulosa* (MacDougal,

1988a) e *P. rutilans* (Lewis, 1979 apud Koschnitzke, 1993), sendo considerada característica destas espécies, flores pequenas e inconspícuas.

A consideração de que as espécies autocompatíveis de *Passiflora* pertencem à subgêneros distintos, sendo: *P. coriacea*, *P. eglandulosa* e *P. suberosa* pertencentes à seção *Cieca* do subgênero *Plectostemma*; *P. capsularis*, seção *Xerogona*, do mesmo subgênero; *P. nitida*, subgênero *Passiflora* e *P. foetida*, subgênero *Dysosmia*, indica que a autocompatibilidade, no gênero *Passiflora*, tenha tido origens independentes.

Como foi observado (Tabela 3), quando as três espécies autocompatíveis foram submetidas à autopolinização espontânea, apenas as variedades de *P. foetida* produziram frutos. Em *P. foetida* var. *fluminensis* a produção de frutos através de autopolinização manual foi maior que o dobro em relação à autopolinização espontânea (92,85% e 39,53%, respectivamente) e para *P. foetida* var. *foetida* foi cerca de 20% maior (80,72% e 62,50%, respectivamente). Considera-se que a autopolinização espontânea ocorra no momento em que os estigmas encontram-se abaixo do nível das anteras, sendo relativamente poucos, os grãos de pólen que atingem a superfície dos estigmas. Este mecanismo de autopolinização também foi observado em *P. suberosa* por Koschnitzke (1993).

Movimentos dos órgãos reprodutivos durante a antese são comuns em *Passiflora*. Conforme Janzen (1968), neste gênero, a simetria trímica dos estigmas não é compatível com a simetria pentâmera das anteras, mantendo o estigma apoiado sobre o dorso das tecas, pois não há encaixe deste entre duas anteras. A deflexão dos estiletes em *P. foetida* dura dez minutos e está sincronizada aos períodos de atividade de seus polinizadores (Janzen, op. cit.). Este autor considera que o movimento dos estiletes, após um período de tempo longo do início da antese é um mecanismo que favorece a polinização cruzada. As observações desta investigação confirmam esta consideração.

Koschnitzke (1993) considerou que, embora *P. capsularis* seja autocompatível, praticamente foi impossível ocorrer autopolinização espontânea, pois os estigmas se posicionam acima das anteras. Neste trabalho, os resultados referentes às espécies *P. coriacea* e *P. nitida*, para as quais não foi observada produção de frutos após autopolinização espontânea, apesar de serem autocompatíveis, sugerem, como em *P. capsularis*, a ausência de contato entre os estigmas e as anteras. Porém, o fato de *P. nitida* ter muitas flores abertas simultaneamente, por planta, possibilitaria a geitonogamia e a autofertilização.

De acordo com Douglas & Cruden (1994) os sistemas reprodutivos de plantas xenogâmicas incluem adaptações que facilitam a polinização e a fertilização cruzadas, minimizando a autopolinização e/ou a autofertilização. Nas investigações sobre a biologia reprodutiva de *Anemone canadensis* (Ranunculaceae), os autores observaram que flores autopolinizadas manualmente produziram muito poucos frutos quando comparadas com àquelas submetidas à polinização livre ou polinização cruzada manual.

De acordo com Koschnitzke (1993), pode-se chegar a possível história evolutiva das espécies autocompatíveis, baseando-se na filogenia hipotética sobre os sistemas reprodutivos das Angiospermas, proposta por Frankel & Galun (1977). A autora sugere, com base em Stebbins (1970) e Levin (1972) que o ancestral de *P. suberosa*, possivelmente espécie auto-incompatível, possuía flores altamente atrativas aos polinizadores específicos, e em resposta à colonização de habitats pioneiros, provavelmente, na ausência de polinizadores efetivos, desenvolveu a autogamia facultativa.

As plantas utilizam-se de mecanismos que regulam o investimento energético durante o período reprodutivo. Os recursos alocados para a função reprodutiva da planta mãe são divididos entre número e peso de frutos e sementes. Investigar os fatores que limitam a produção de frutos e sementes, entre a antese e a dispersão, e determinar se a abscisão de flores e frutos exerce alguma função no controle do número e qualidade da descendência, tem sido o propósito de vários estudos (Janzen, 1977; Stephenson, 1981).

A produtividade potencial de flores, frutos e sementes foi avaliada em espécies de *Passiflora*. Foi verificado, como acontece com a grande maioria das plantas hermafroditas, que a produção de frutos foi notavelmente inferior em relação ao número de flores produzidas. Nas seis espécies analisadas, nas quais avaliou-se o número de cicatrizes e de frutos e a produtividade potencial (cicatrizes+frutos) (Tabela 4), observou-se que todas apresentaram perdas de produção, que variaram de, no mínimo 9,28% a um máximo de 97,57% em *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. coriacea*, respectivamente. A produtividade em *P. foetida* var. *fluminensis*, apresentou pequena perda em relação às demais espécies, representando a menor frequência de abscisão de flores e/ou frutos jovens. Portanto, maior frequência de abscisão foi verificada em *P. coriacea* e *P. coccinea*.

Nas demais espécies, ficou evidenciado, pelo percentual de produtividade, por ramo, que o número de flores que resultaram em frutos ficou



abaixo de 16% para *P. alata*, *P. cincinnata*, *P. coccinea* e *P. coriacea* e, em torno de 47% para *P. nitida* (Tabela 4). Nestes casos, as plantas investiram recursos na produção de flores que não resultaram na formação de frutos.

As análises de correlação entre os valores da produtividade potencial e o número de frutos, por ramo, para cada espécie, mostraram associação positiva para estas variáveis, em *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. foetida* var. *foetida* (Figura 13). Sugere-se que, para esta espécie, as plantas tenham investido na produção de muitos frutos, compensando, assim, o menor número de sementes por fruto.

Pela análise de correlação entre o número médio de ramos e de frutos produzidos, ficou evidenciado que a estratégia usada por *P. foetida*, relativa à alocação de recursos no crescimento vegetativo e reprodutivo é diferente das demais espécies, no sentido de que maior número de frutos está associado com menor número de ramos (Figura 16). Pode-se supor que as plantas desta espécie tenham investido mais recursos na reprodução do que com o crescimento vegetativo, em relação às demais espécies.

De acordo com Stephenson (1980, 1981, 1984) e Stephenson & Winsor (1986) há quatro possíveis explicações para justificar a função do excesso de produção de flores: a. limitação do polinizador; b. disponibilidade imprevisível de recursos; c. predação de sementes e mortalidade de frutos, e d. seleção para a qualidade de frutos e sementes. Entretanto, Cohen & Dukan (1990) questionaram se não há desperdício de recursos que são investidos pela planta na produção de flores em excesso e propuseram quantificar através de modelo matemático um ótimo de alocação de recursos gastos no processo reprodutivo.

Ehrlén (1991) sugeriu que as flores em excesso constituem uma reserva de ovários, caso ocorra mortalidade de flores durante a floração, assim, a planta conseguiria manter o padrão de produção de frutos pelas flores sobreviventes. Sutherland & Delph (1984), Sutherland (1986, 1987) e Bertin & Sullivan (1988) consideraram que as flores em excesso, embora morfologicamente hermafroditas, funcionam puramente como doadoras de pólen. Esta afirmativa, segundo Guitian (1993) não foi confirmada experimentalmente. A produção de frutos pode ser inferior em espécies que apresentam grande número de flores vistosas, destinadas à atração de polinizadores (Willson & Price, 1977, 1980; Stephenson, 1979, 1981).

Snow (1982) não observou grande quantidade de aborto de frutos em *Passiflora vitifolia*, em qualquer estágio do desenvolvimento, embora não tenha

considerado aborto os frutos que caíam após 10 dias da formação. Wyatt (1981) demonstrou que frutos resultantes de flores situadas em sua rota de assimilação de raízes e folhas, têm vantagens espaciais e temporais se comparados àquelas flores situadas longe dos recursos nutritivos. Coleman (1992) observou que houve maior desenvolvimento de frutos maduros nas regiões basais e medianas e maior quantidade de abortos nas regiões distais dos racemos em *Crotalaria*.

As observações feitas neste trabalho com relação ao amadurecimento dos frutos mostraram que nas espécies *P. alata* e *P. cincinnata*, os frutos permaneceram vários meses até completar o amadurecimento, enquanto em outras, como *P. foetida* e *P. nitida*, estes frutos desenvolveram-se rapidamente, amadurecendo suas sementes num prazo bastante curto. A distinção entre estes dois sistemas de amadurecimento de frutos foi estabelecida por Janzen (1980), entre árvores da floresta tropical decídua. A maior parte das árvores floresce e rapidamente desenvolve seus frutos, conseguindo sementes amadurecidas dentro de curto prazo. Geralmente, nesta época, a árvore está desfolhada e alocando seus recursos para o amadurecimento dos frutos que tornam-se rapidamente disponíveis à dispersão das sementes. Por outro lado, há espécies que atrasam o amadurecimento dos frutos em até um ano, depois da época da floração. Neste grupo de plantas, observa-se uma outra dicotomia: plantas com frutos que permanecem pequenos durante vários meses, maximizando seu tamanho apenas no final do desenvolvimento. Enquanto isso, a planta converte parte do seu produto fotossintético em reserva, e os abortos ocorrem na fase de frutos pequenos. Outras plantas apresentam frutos plenamente desenvolvidos em tamanho, mas não em maturação, logo depois da floração que, por serem verdes e fotossintetizantes, contribuem para o orçamento energético global da planta. O aborto de frutos imaturos, neste caso, ocorre no início de sua formação.

Vasconcellos et al. (1993) relataram para *P. alata*, que os frutos apresentaram grande crescimento no início de seu desenvolvimento, atingindo um máximo aos 46 dias, apresentando uma pequena redução aos 120 dias. Segundo Oliveira et al. (1979) o tempo de permanência dos frutos na planta, até a maturação completa, foi de 75 dias, necessitando de colheita, pois não caem livremente. Estudos realizados por Menezes (1990), para *P. nitida*, revelaram que a maturação do fruto iniciou-se em torno de 60 dias após a fertilização, período em que iniciou a diminuição de seu tamanho e a casca assumiu uma coloração amarelo-pálido ou alaranjada. Estes frutos também permaneceram fortemente presos aos ramos, após

a completa maturação.

Situação de abortos de frutos jovens foi observada em *P. coccinea*, na qual poucos frutos atingiram o amadurecimento, no caso de polinização livre e mesmo de polinizações manuais com pólen alógamo, na tentativa de aumentar a produção de frutos. No caso de polinização manual, 10 frutos foram formados e houve abscisão de todos, sugerindo falta de recursos nutritivos. Nesta espécie, as flores polinizadas manualmente iniciaram mais frutos do que quando polinizadas livremente. Situação semelhante foi observada por Snow (1982) em *P. vitifolia*, em que plantas com flores polinizadas manualmente, tiveram a produção de frutos intensamente aumentada, com relação às polinizadas por beija-flores. Snow (op. cit.) interpretou seus resultados como demonstrando a ineficiência da polinização por pássaros, considerando-se a quantidade de pólen encontrada nos estigmas.

Com base na produção de frutos e sementes, em flores de polinização manual ser superior quando comparada com a de polinização livre, muitos pesquisadores têm argumentado que a produtividade é limitada pelo polinizador (Bertin, 1982; Snow, 1982, entre outros). Este aumento de produção de frutos e sementes obtido experimentalmente, pode resultar em realocação de recursos de outras partes da planta (Janzen et al., 1980, apud Bawa & Webb, 1984), o que pode afetar outros componentes do valor adaptativo, como sobrevivência e fecundidade.

Aumentar a produção de frutos através de polinização manual, pode esgotar as reservas armazenadas pelas plantas para uso na próxima floração (Stephenson, 1981) ou, ainda, diminuir a produção de flores ou frutos durante o período de amadurecimento dos frutos produzidos artificialmente (Bawa & Webb, 1984). Estes autores ressaltaram que pode haver um aumento na produção de frutos nestas condições, porém, mesmo assim os níveis de aborto de flores e frutos mantêm-se altos. Sementes abortadas também ocorrem, mesmo havendo pólen suficiente para fecundar todos os óvulos.

Neste estudo, a produção de sementes em cinco espécies de *Passiflora* (Tabela 6), revelou que 40,32% dos óvulos formaram sementes em *P. edulis* f. *flavicarpa* e 43,62% em *P. coriacea*, representando as menores produtividades. As maiores produtividades foram observadas em *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. nitida*, que produziram 85,11% e 84,72%, respectivamente, se consideradas a produtividade média potencial de sementes por fruto, de cada espécie.



A comparação da produtividade de sementes entre frutos de *P. nitida*, formados por flores de polinização livre e autopolinização manual, demonstrou ser 30% menor na segunda situação de polinização. Com relação à produtividade potencial de sementes, 52,2% dos óvulos formaram sementes em autopolinização manual, enquanto que, em situação de polinização livre a produção de sementes foi superior (84,7%). O aborto de sementes foi alto em *P. coriacea* e *P. edulis* var. *flavicarpa*, em frutos produzidos por polinização livre sendo que mais da metade dos óvulos não produziram sementes. Esta baixa produtividade pode ser devida à ausência do polinizador ou transferência inadequada de pólen compatível (Bawa & Webb, 1984), escassez de recursos suficientes para amadurecer as sementes iniciadas (Lee & Bazzaz, 1982) ou ainda, à qualidade e quantidade de pólen que atinge o estigma (Udovic & Aker, 1981; Byers, 1995). No caso de espécies auto-incompatíveis a falta de pólen compatível pode ser considerada a causa da baixa produção de sementes (Aspinwall & Christian, 1992; Whisler & Snow, 1992).

Os experimentos de polinização livre e de autopolinização manual e autopolinização espontânea, realizados neste trabalho com *P. foetida* var. *foetida*, mostraram variações nos três experimentos em relação à produção de sementes (Tabela 7). Maior produtividade média foi verificada em situação de polinização livre (39,80), sendo significativamente inferior na condição de autopolinização espontânea (29,28). Assim, pode-se considerar que esta espécie apresenta, apesar de autógama, maior tamanho da prole havendo possibilidade de polinização cruzada. Os dados desta mesma tabela revelaram, com relação aos valores médios de sementes abortadas nos três tipos de reprodução, que o maior número de sementes abortadas e/ou óvulos não fecundados, ocorreu na situação de autopolinização espontânea, sendo equivalente ao número de sementes normais. Em condições de polinização livre o número de sementes abortadas foi bem inferior, com menos da metade do número médio de sementes normais.

Ramirez & Seres (1994) verificaram, em várias espécies, que a produção de frutos e sementes em espécies autocompatíveis, após polinização cruzada, não diferiu significativamente da autopolinização. Entretanto, em espécies parcialmente autocompatíveis, o número de sementes produzidas foi superior quando houve polinização cruzada.

Wyatt (1981) considerou que o número de óvulos por ovário é relativamente constante em uma espécie e que a variação no número de óvulos deve ser menor do que a variação no números de sementes. Em *P. foetida* var.



foetida pode-se confirmar a consideração acima, uma vez que não foram constatadas variações no número total de sementes normais e abortadas (estimativa do número de óvulos) em 120 frutos analisados, enquanto que, variações significativas foram observadas com relação ao número de sementes produzidas por estes frutos.

A importância da limitação de recursos como um fator no aborto de sementes é menos clara do que no aborto de frutos. Bawa & Webb (1984) consideraram como possíveis responsáveis pelo aborto de sementes, tanto a competição por recursos dentro e entre ovários quanto à disponibilidade de recursos, bem como, as diferenças na qualidade e quantidade de pólen.

A razão pólen/óvulo foi determinada para cinco espécies de *Passiflora*: *P. cincinnata* e *P. edulis* f. *flavicarpa* com menos de 400 grãos de pólen por óvulo; *P. foetida* var. *foetida*, *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. coriacea* com 400 a 700 e *P. nitida* com valor superior a 1000 (Tabela 8). É importante ressaltar que as duas primeiras espécies são auto-incompatíveis e as demais apresentam diferentes graus de autocompatibilidade. Portanto, nesta investigação, observou-se que baixos índices estão relacionados com espécies auto-incompatíveis.

Em *P. nitida*, espécie que apresentou um grau moderado de autocompatibilidade quando autopolinizada manualmente, verificou-se razão pólen/óvulo superior às demais (1103). Esta espécie apresentou também grande viabilidade de pólen e uma das menores proporções de sementes abortadas. Conclui-se que, com índice de Cruden relativamente alto, esta espécie esteja dentro do padrão das espécies xenogâmicas facultativas.

A polinização livre em *P. foetida* var. *foetida*, mostrou-se mais eficiente na produção de sementes, se comparada com as autopolinizações, havendo maior aproveitamento de pólen. Portanto, pode-se considerar que seja autogâmica facultativa, como indica o índice de Cruden. A razão pólen/óvulo pode indicar, não somente se uma espécie apresenta xenogamia ou autogamia, mas ainda, se é obrigatória ou facultativa (Cruden, 1977).

Os estudos de Mione & Anderson (1992), com espécies de *Solanum*, mostraram que a razão pólen/óvulo em espécies auto-incompatíveis foi significativamente superior a das espécies autocompatíveis. Estes resultados foram concordantes com a afirmação de Cruden (1973), de que espécies auto-incompatíveis e, portanto, de polinização cruzada, produzem maior quantidade de grãos de pólen por óvulo, quando comparadas com espécies relacionadas,

autocompatíveis e autopolinizadas. Preston (1986) observou em Crucíferas que, tanto o número de grãos de pólen por flor quanto a razão pólen/óvulo foram significativamente maiores em espécies alógamas que em autógamias, enquanto que, a diferença do número médio de óvulos por flor não foi significativa. Porém, neste estudo, as espécies *P. cincinnata* e *P. edulis* f. *flavicarpa*, plenamente auto-incompatíveis, foram as que apresentaram menor razão pólen/óvulo. Nos estudos de Ramirez & Seres (1994) as razões pólen/óvulo, para 25 espécies de floresta tropical, não foram estatisticamente diferentes entre espécies autocompatíveis e auto-incompatíveis e entre espécies autogâmicas e xenogâmicas.

Em *Passiflora* pode-se concluir que diferentes fatores possam estar influenciando a razão pólen/óvulo. Espécies com diferentes histórias evolutivas, podem ter diferentes índices, mesmo tendo sistemas reprodutivos semelhantes (Preston, 1986). Pode ser que a alta produção de pólen indica que a autocompatibilidade em *P. nitida* seja uma aquisição recente da espécie e, os genes que determinam esta alta produção de grãos de pólen ainda não tenham sido eliminados.

2. Estudos citogenéticos

2.1. Análise de kariótipos

Dados sobre o número cromossômico em espécies do gênero *Passiflora* são ainda limitados. Dos 23 subgêneros reconhecidos para o gênero *Passiflora*, por Vanderplank (1991), 10 apresentam pelo menos uma espécie com número cromossômico conhecido, restando mais de 50% dos subgêneros totalmente desconhecidos sob este ponto de vista.

Pode-se considerar que espécies localizadas em ambientes de difícil acesso e/ou de rara ocorrência, justificam o fato de se ter pouco ou nenhum estudo, sendo feitas análises mais detalhadas somente para aquelas de maior interesse comercial.

O subgênero *Plectostemma* é o mais estudado citogeneticamente, sendo que, 25% (35) das 140 espécies conhecidas têm seu número cromossômico relatado, a maioria com $2n=12$ cromossomos, baseada em $x=6$. Em *P. gracilis* a situação citogenética é incerta, uma vez que as duas contagens feitas, $2n=18$ e $2n=20$, são discordantes e diferentes das demais contagens registradas no



subgênero. Registros com números de $2n=14$ cromossomos para *P. lobata* e *P. holosericea* são citados por Snow & MacDougal (1993).

P. suberosa, deste mesmo subgênero, apresenta registros ao nível diplóide, tetraplóide e hexaplóide com $2n=12$, 24 e 36 cromossomos. Storey (1950) considerou a forma $2n=36$ um autotriplóide, derivada da forma $2n=24$. Este autor relatou que a raça autotriplóide deva ter surgido espontaneamente nas populações naturais da raça diplóide, reproduzindo-se e propagando-se em condições naturais, através de sementes férteis, em consequência de um alto grau de regularidade na microsporogênese o que, de acordo com este autor, foi inesperado. Ainda, segundo este trabalho, não ocorrem na natureza, grandes diferenças morfológicas entre as duas formas. Foi registrado poliploidia também para *P. lutea*, nos níveis de $4x$ e $14x$. A contagem de $2n=84$ é o número mais elevado encontrado no gênero.

O número cromossômico básico de $x=6$ está presente em 32 (91.4%) das 35 espécies registradas no subgênero *Plectostemma*, sendo as exceções: *P. gracilis* com $2n=20$ e, *P. lobata* e *P. holosericea* com $2n=14$. Do total destas 35 espécies, 30 (86%) são exclusivamente diplóides nas contagens até agora registradas, enquanto que, *P. bryonioides*, tem diploidia associada a tetraploidia e *P. suberosa*, além de diploidia, tem poliploidia em dois níveis, triploidia e tetraploidia. *P. lutea* é a única espécie que apresenta apenas poliploidia, em dois níveis: $2n=24$ e $2n=84$, e *P. exsudans* apresenta apenas tetraploidia.

A maioria das espécies da seção *Xerogona*, subgênero *Plectostemma*, analisadas por Snow & MacDougal (1993), apresentou uma variação no tamanho dos cromossomos do complemento, podendo ser diferenciados, de acordo com os autores, um ou dois pares de cromossomos maiores e pelo menos um par de cromossomos menores que os demais. *P. escobariana* foi a única espécie em que encontraram satélites e constrições secundárias. Na seção *Decaloba*, deste subgênero, estes autores ainda observaram satélites em *P. aurantia* var. *aurantia*, que foram evidenciados em um par metacêntrico relativamente grande e em outro metacêntrico menor. Na seção *Cieca* foram encontradas constrições secundárias em *P. suberosa*, dados que se mostraram concordantes com os de Beal (1973) apud Snow & MacDougal (1993). É preciso ressaltar que os estudos destes autores foram realizados visando primeiramente a contagem dos números cromossômicos, não objetivando, portanto, a análise de cariótipos, sendo feitas observações apenas dos aspectos mais evidentes.

Deste subgênero, apenas *P. coriacea* foi analisada neste estudo,



constatando-se que seus cromossomos apresentaram tamanho muito reduzido em relação ao dos demais subgêneros, impossibilitando o registro fotográfico das metáfases obtidas.

Das 120 espécies que representam o subgênero *Passiflora*, das quais 20 (16,7%) foram analisadas, todas apresentaram o número diplóide $2n=18$, baseado em $x=9$. Um único registro de poliploidia foi feito neste subgênero, isto para *P. incarnata*, que apresenta tanto tetraploidia ($2n=36$), como diploidia ($2n=18$).

Os estudos de cariótipos das espécies do subgênero *Passiflora*, revelaram ser freqüentes a presença de satélites e constrições secundárias. No presente estudo, três espécies, pertencentes a este subgênero, foram analisadas: *P. cincinnata*, *P. edulis* f. *flavicarpa* e *P. giberti*. O cariótipo desta última espécie (Figura 25B) caracteriza-se por apresentar cromossomos portadores de satélites, correspondendo ao par 4 e 9, resultados que concordam em parte com os de Mayeda & Vieira (1994), que encontraram para esta espécie satélites no cromossomo 9 e constrições secundárias no cromossomo 8. Os resultados deste trabalho, com relação aos estudos de cariótipos de *P. edulis* f. *flavicarpa*, são concordantes com as observações de Mayeda & Vieira (op. cit.) também quanto à presença de constrição secundária no cromossomo 8.

A presença de constrições secundárias e satélites são características de outros cariótipos estudados por Mayeda & Vieira (1994, 1995) que observaram a presença de constrição secundária no cromossomo 8 e satélites no cromossomo 9, também em *P. alata*, *P. amethystina*, *P. edulis*, e *P. maliformis*. Apenas *P. incarnata* apresentou constrição secundária nos cromossomos 4, 5 e 7 e satélites no cromossomo 8.

Snow & MacDougal (1993) estudaram duas espécies do subgênero *Passiflora*, *P. magnifica* e *P. trisulca*, e observaram que os cromossomos deste subgênero são maiores que os encontrados no subgênero *Plectostemma*, concordando com o observado neste estudo, apesar de ter sido analisada uma única espécie. As diferenças no comprimento dos cromossomos são menores em *P. trisulca*, com a posição do centrômero variando de metacêntrico a submetacêntrico, sendo evidenciada uma constrição secundária em apenas um dos homólogos de um par. A presença de pelo menos um par de satélites em *P. cincinnata* foi detectado por Guerra (1986). No entanto, este resultado não foi corroborado pelas observações do presente estudo, pois não foram identificados cromossomos portadores de satélites e nem constrição secundária nesta espécie. Este autor

observou satélites também em *P. edulis* e *P. mucronata*. Satélites também foram evidentes nas análises de Dornelas & Vieira (1991) observando um par em *P. edulis* e *P. nitida*.

Apenas duas espécies, das sete que são relacionadas no subgênero *Distephana*, já foram analisadas e ambas apresentam $2n=18$ cromossomos. Segundo Mayeda & Vieira (1995), *P. coccinea* caracteriza-se pela presença de constrição secundária no cromossomo 8 e satélites no cromossomo 9, características não observadas nesta investigação. De acordo com a análise de Snow & MacDougal (1993), *P. vitifolia* apresenta grande variação no comprimento dos cromossomos e puderam ser evidenciados satélites.

No subgênero *Tacsonia* a análise citogenética foi efetuada em cinco das 35 espécies conhecidas, significando 14% do total, e mostrou para todas as espécies um número cromossômico de $2n=18$. Pela análise citogenética realizada por Snow & MacDougal (1993), ficou evidenciado pelo menos um par de satélites em *P. antioquiensis*.

Outros estudos mostraram para *P. foetida*, do subgênero *Dysosmia*, três contagens diferentes, $2n=18$, 20 e 22. Neste estudo o número encontrado foi o mesmo de Storey (1950) e Guerra (1986), $2n=20$. Considera-se como provável número básico neste subgênero, $x=10$, embora os registros de $2n=18$ e $2n=22$ sugiram a possibilidade de também ocorrer $x=9$ e $x=11$. Não há registro de poliploidia.

Os pequenos subgêneros *Pseudomurucuja* e *Murucuja*, apresentam cada um, uma espécie com o número cromossômico $2n=12$.

A única espécie do subgênero *Calopathanthus*, *P. racemosa*, tem seu número cromossômico conhecido, $2n=18$.

2.2. Análise comparativa dos cariótipos

Na análise comparativa dos cromossomos entre as espécies estudadas ficou evidenciado pequenas variações com relação ao comprimento absoluto e à posição do centrômero entre os pares cromossômicos e, também, pequenas diferenças no tamanho do lote haplóide. Acredita-se que estas variações estejam relacionadas com variações no conteúdo de DNA. Pequenas variações no lote haplóide foram detectadas nesta investigação, obtendo valores entre $18,28\mu\text{m}$ em *P. coccinea* a $20,10\mu\text{m}$ em *P. giberti*, sendo demonstradas também por Mayeda

& Vieira (1994) que encontraram valores variando de 17,70 μ m em *P. alata* a 22,16 μ m em *P. giberti*.

Com base no tamanho do par de cromossomos maior, ficou evidenciada grande semelhança entre estas espécies, pois os valores médios não mostraram variações significativas (Tabela 30) e, com base na relação entre os braços cromossômicos, com valores de $1,48 \pm 0,06$ para *P. coccinea*, $1,32 \pm 0,02$ para *P. giberti* e $1,46 \pm 0,05$ para *P. edulis* f. *flavicarpa*, pode-se considerar que ocorreram poucas variações estruturais que tenham afetado a forma destes cromossomos (Tabelas 29, 23 e 17).

Em relação ao tamanho do par de cromossomos menor (Tabela 31), houve variações, evidenciando diferenças entre as espécies. No entanto, no geral, os cariótipos mostraram-se semelhantes e simétricos, com índices de assimetria (TF%) de $40,66 \pm 0,70\%$ para *P. coccinea*, do subgênero *Distephana*, $43,28 \pm 0,19\%$ e $43,64 \pm 0,68\%$ para *P. giberti* e *P. edulis* f. *flavicarpa*, respectivamente, sendo estas últimas pertencentes ao subgênero *Passiflora* (Tabela 32). Dados sobre a variação interespecífica, neste subgênero, também foram investigados por Mayeda & Vieira (1994), que consideraram os cariótipos de *P. edulis* f. *flavicarpa*, *P. edulis*, *P. amethystina*, *P. alata* e *P. giberti* semelhantes e simétricos com índice TF médio de $43,50 \pm 1,13\%$, caracterizando-se pela presença de dois pares de cromossomos maiores (1 e 2).

Beal (1973) apud Lopes (1991), avaliou o comprimento médio dos cromossomos de várias espécies do gênero *Passiflora* encontrando uma variação de 2,3 μ m a 3,7 μ m. Este autor classificou os cromossomos como sendo metacêntricos e sub-metacêntricos, com a proporção entre os braços variando de 1,2 a 1,5. Comparando-se os cariótipos das espécies estudadas neste trabalho, observou-se uma variação de 1,62 μ m a 2,61 μ m e grande freqüência de cromossomos do tipo metacêntrico. Apenas *P. coccinea* e *P. cincinnata* apresentaram cromossomos submetacêntricos em pequeno número (3 e 1, respectivamente). A proporção entre os braços variou de 1,06 a 1,84.

2.3. Estudos de microsporogênese

No subgênero *Plectostemma*, 10 espécies já foram analisadas e apresentam o menor número haplóide descrito no gênero ($n=6$). *P. suberosa*, analisada por Storey (1950), é a única representante daquele subgênero com $n=12$



e 18. No tetraplóide a microsporogênese foi normal, com forte associação secundária entre os bivalentes da metáfase. A forma hexaplóide ($n=18$) apresentou um comportamento regular, produzindo quatro micrósporos normais, porém, foram observadas configurações cromossômicas multivalentes em alguns microsporócitos o que, no entanto, não interferiu significativamente na anáfase, apresentando assim, o mesmo número de cromossomos em cada uma das células filhas.

Os subgêneros *Astrophea* e *Pseudomurucuja*, apresentam espécies com um conjunto genômico de $n=12$ e o subgênero *Astephia*, $n=6$, para os quais não foram feitas avaliações ao nível do comportamento dos cromossomos meióticos.

As espécies dos subgêneros *Passiflora*, *Distephana* e *Tacsonia*, com $n=9$, caracterizaram-se, em geral, por um comportamento normal da meiose e alta fertilidade (Storey, 1950; Beal, 1969; Escobar, 1986), com exceção de *P. filamentosa*, do subgênero *Passiflora*. para a qual Beal (op. cit.), analisou o pareamento em nove microsporócitos. Este autor observou que algumas células não apresentaram nenhum bivalente, outras um, dois ou três bivalentes por célula, e mesmo com todos os 18 cromossomos ocorrendo como univalentes, o que resultou na segregação irregular dos cromossomos na segunda divisão e a ocorrência de micronúcleos. Os dados encontrados no presente estudo em prófase e metáfase de meiose, realizados em *P. cincinnata*, representante do subgênero *Passiflora*, e *P. coccinea*, do subgênero *Distephana*, revelaram a ocorrência regular de nove bivalentes nas duas espécies, para as quais não há nenhum estudo anterior (Figura 28A e B).

Para a espécie *P. foetida*, do subgênero *Dysosmia*, apenas o conjunto haplóide de $n=10$ foi verificado na meiose, por Storey (1950) e Beal (1969), cujas análises das divisões dos microsporócitos revelaram pareamento normal dos bivalentes. Os resultados observados no presente trabalho, para esta espécie, são concordantes com os resultados encontrados pelos autores acima, que também revelaram ser $n = 10$, com todas as fases de microsporogênese normais (Figura 28D).

Os números cromossômicos encontrados nesta análise de meiose confirmam os números obtidos em análises mitóticas (Tabela 32), para *P. cincinnata* (Beal, 1971, apud Snow & MacDougal, 1993), *P. coccinea* (Beal, 1971, apud Snow & MacDougal, 1993; Mayeda & Vieira, 1995), *P. foetida* var. *fluminensis* (Storey, 1950; Guerra, 1986), *P. giberti* (Mayeda & Vieira, 1994) e *P. nitida*

(Dornelas & Vieira, 1991).

2.4. Número básico e as relações filogenéticas do gênero *Passiflora*

Número básico de cromossomos é o menor número haplóide de uma série poliplóide. No gênero *Passiflora*, o menor número haplóide até agora encontrado é $n=6$, ocorrendo poliploidia nos processos evolutivos. Porém, outros números haplóides, $n=9$ e $n=10$, também ocorrem, indicando ser polibásico este gênero: $x=6$, $x=9$ ou $x=10$.

Na série baseada em $x=6$ são encontrados os números $n=6$, 12, 18 e 42, havendo então espécies diplóides, tetraplóides, hexaplóides e um caso de alta poliploidia ($14x$). O número básico $x=6$ ocorre nos subgêneros: *Plectostemma*, *Astropheia*, *Astephia*, *Pseudomurucuja* e *Murucuja*. Uma segunda série poliplóide é baseada em $x=9$ e inclui espécies diplóides ($2n=18$) e tetraplóides ($2n=36$). Os seguintes subgêneros: *Passiflora*, *Distephana*, *Tacsonia*, e *Calopathanthus* apresentam o número básico de $x=9$. Existe ainda, um terceiro número básico, $x=10$, representado apenas por diplóides da espécie *P. foetida*, do subgênero *Dysosmia*, porém, já foram registradas contagens de $2n=18$ e 22, para esta mesma espécie.

Da série baseada em $x=6$, apenas quatro das 40 espécies estudadas apresentam poliploidia (Tabela 1). Porém, é interessante observar que cada uma destas espécies tem mais de um número cromossômico registrado, três delas apresentando claramente diferentes graus de poliploidia. Números diplóides, tetraplóides e hexaplóides são registrados para *P. suberosa*. Estas considerações sugerem que, em certas espécies, a poliploidia pode ser um mecanismo importante para aumentar a variabilidade intra-específica. À medida que novas contagens são registradas para as espécies atualmente conhecidas exclusivamente como diplóides, novos casos de poliploidia intra-específica poderão ser revelados.

Das 29 espécies baseadas em $x=9$, apenas uma, *P. incarnata*, apresenta poliploidia no nível de $4x$, porém, há um número diplóide registrado para esta mesma espécie.

Stebbins (1971) considerou como espécies primitivas ou ancestrais de um gênero aquelas que apresentam o menor número de cromossomos, que no caso de *Passiflora* é $2n=12$. Neste contexto, Beal (1969) considerou primitivas as espécies de *Passiflora* com $x=6$.

Stebbins também considerou cariótipos simétricos primitivos e os



assimétricos derivados através de inversões pericêntricas e translocações desiguais. Snow & MacDougal (1993) consideraram $x=9$ mais primitivo do que $x=6$, no gênero *Passiflora*, havendo concordância com Raven (1975) que considerou $x=6$ como derivado para o gênero, já que espécies baseadas em $x=9$ têm cariótipos mais simétricos. Neste caso é importante salientar que não foi encontrado, na literatura, nenhuma análise de cariótipo para espécies com $x=6$.

No que se refere ao conhecimento dos outros gêneros da família Passifloraceae, contagens do número cromossômico são limitadas, sendo já realizadas em *Adenia* ($2n=24$, $2n=48$), *Tetrapathaea* ($2n=24$), *Deidamia* ($2n=22$) e *Crossostemma* ($2n=22$), portanto, o número básico destes gêneros ficou estabelecido como $x=6$ (ou $x=12$) e $x=11$ (Snow & MacDougal, 1993). De acordo com estes autores, não consta para certos subgêneros morfologicamente mais primitivos, do gênero *Passiflora*, (*Tryphostemmatoides*, por exemplo), nenhuma contagem de número cromossômico. O subgênero *Astropheia*, é considerado primitivo no gênero, por Benson et al. (1975), por ser constituído, na maior parte, de espécies lenhosas, lianas, arbustos ou até árvores, apresentar nectários extraflorais reduzidos e inflorescências de estrutura simples. A consideração de que a única espécie com número cromossômico conhecido, deste subgênero, *P. lindeniana*, é $2n=12$, torna prematura qualquer afirmativa de que seja $x=9$ o número básico primitivo no gênero *Passiflora*. Porém, por apresentar a morfologia do pólen semelhante a de espécies mais recentes, Presting (1965), apud Snow & MacDougal (1993) aproximou este subgênero do subgênero *Plectostemma*.

Um número cromossômico básico primitivo de $x=6$ sugeriria uma possível origem triplóide para o número básico de $x=9$. No entanto, segundo Beal (1969), a irregularidade meiótica e a esterilidade que, normalmente, estariam associadas aos indivíduos triplóides não condizem com a alta fertilidade e microsporogênese normal encontradas neste grupo, o que implicaria em uma origem diferente para tais espécies.

Storey (1950) considerou $x=3$ mais indicado do que $x=6$ como número cromossômico básico primitivo, para o gênero. Ele explicou a origem de espécies com $2n=18$ cromossomos como sendo hexaplóides de origem remota. No entanto, para *P. lutea* com $2n=84$, caso o número básico fosse $x=3$, evidenciaria uma ploidia extremamente alta ($28x$). Conforme Beal (1969) é mais provável que seja $x=6$ o número básico primitivo de *Passiflora*, quando considera o fato de que os números cromossômicos registrados em espécies dos gêneros relacionados, *Tetrapatheae* e

Adenia, sejam $2n=24$ e $2n=48$.

De acordo com Beal (1969), a evolução das espécies de *Passiflora* com $2n=18$ cromossomos, a partir daquelas com $2n=24$, teria ocorrido por sucessivas perdas de pares de cromossomos, assim, sustentando o número básico primitivo de $x=6$, para o gênero, o que também justificaria os números intermediários de $2n=20$ e $2n=22$ encontrados para *P. foetida* do subgênero *Dysosmia*. Snow & MacDougal (1993) consideraram $x=9$ o número básico para esta espécie, com possível aneuploidia ascendente. Para Storey (1950), o número cromossômico $2n=20$ determinado para *P. foetida* possivelmente surgiu através de poliploidia secundária a partir de plantas $2n=18$ ou, ainda, que existe uma série euplóide, com número básico de $x=5$. Storey (op. cit.) considerou incorretas as determinações de $2n=18$, para esta espécie.



V. RESUMO

O gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae) possui cerca de 430 espécies tropicais e subtropicais, sendo algumas cultivadas por possuírem propriedades medicinais, ornamentais e pela qualidade dos frutos comestíveis. Neste trabalho realizou-se estudos da biologia da reprodução e citogenéticos em: *Passiflora alata* Dryand., *P. amethystina* Mikan, *P. cincinnata* Mast., *P. coccinea* Aubl., *P. coriacea* Juss, *P. edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg., *P. foetida* var. *fluminensis* L., *P. foetida* var. *foetida* L., *P. giberti* N.E. Brown., *P. nitida* HBK e *P. setacea* DC. Os períodos de desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, com dados de floração e frutificação, foram observados em canteiro experimental. Em cada uma da maioria das espécies, ocorreu sobreposição de produção de botões, flores e frutos, com picos de floração em períodos diferentes, entre as espécies, evidenciando a falta de sincronia de floração interespecífica. Abelhas de grande porte, como *Ptilotopus scorpipes*, visitaram *P. cincinnata* e *P. nitida* e a presença de beija-flores foi constatada em *P. coccinea*. Nas espécies *P. coriacea* e *P. foetida*, que apresentam flores menores, foi observada *Trigona rufricus*. A investigação dos sistemas reprodutivos foi feita por teste de autopolinização manual e demonstraram que apenas três das dez espécies autopolinizadas produziram frutos, indicando serem autocompatíveis: *P. coriacea*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida*. Pode-se considerar que há autogamia e xenogamia facultativas nestas espécies. As demais são auto-incompatíveis, como a maioria das espécies de *Passiflora*. Quando as três espécies autocompatíveis foram submetidas à autopolinização espontânea, apenas as variedades de *P. foetida* produziram frutos. Em autopolinização manual a formação de frutos foi maior do que quando autopolinizadas espontaneamente. A produtividade potencial de flores, frutos e sementes foi avaliada, sendo que a produção de frutos foi notavelmente inferior em relação ao número de flores produzidas. Todas as espécies apresentaram perdas de produção, porém, *P. foetida* var. *fluminensis* apresentou a menor frequência de abscisão de flores e/ou frutos jovens (9,28%). Maiores frequências de abscisão foram verificadas em *P. coriacea* (97,67%) e *P. coccinea* (96,90%). O percentual de produtividade, por ramo, ficou abaixo de 16% para *P. alata*, *P. cincinnata*, *P. coccinea* e *P. coriacea* e, em torno de 47% para *P. nitida*, indicando que as plantas tenham investido recursos na produção de flores que não resultaram na formação de frutos. A produção de sementes

revelou que 40,32% dos óvulos formaram sementes em *P. edulis* f. *flavicarpa* e 43,62% em *P. coriacea*, representando as menores produtividades. As maiores foram observadas em *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. nitida*, que produziram 85,11% e 84,72%, respectivamente. A produtividade de sementes em frutos de *P. nitida*, formados por flores de polinização livre e autopolinização manual, demonstrou ser 30% menor na segunda situação de polinização. O aborto de sementes foi alto em *P. coriacea* e *P. edulis* f. *flavicarpa*, sendo que mais da metade dos óvulos não produziu sementes. Experimentos de polinização livre e de autopolinização manual e livre em *P. foetida* var. *foetida* mostraram maior produtividade média em situação de polinização livre, sendo significativamente inferior na condição de autopolinização espontânea. Pode-se considerar que esta espécie apresenta, apesar de autógama, maior tamanho da prole havendo possibilidade de polinização cruzada. O maior número de sementes abortadas e/ou óvulos não fecundados, ocorreu na situação de autopolinização espontânea, sendo que, em condições de polinização livre o número foi o menor observado. A razão pólen/óvulo foi determinada para cinco espécies: *P. cincinnata* e *P. edulis* f. *flavicarpa* com menos de 400 grãos de pólen por óvulo; *P. foetida* var. *foetida*, *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. coriacea* com 400 a 700 e *P. nitida* com valor superior a 1000. Portanto, baixos índices estão relacionados com espécies auto-incompatíveis. Em *P. nitida*, espécie que apresentou um grau moderado de autocompatibilidade quando autopolinizada manualmente, verificou-se razão pólen/óvulo superior às demais. Esta espécie apresentou também grande viabilidade de pólen e uma das menores proporções de sementes abortadas. Conclui-se que, com índice de Cruden relativamente alto, esta espécie esteja dentro do padrão das espécies xenogâmicas facultativas. A polinização livre realizada em *P. foetida* var. *foetida*, mostrou-se mais eficiente na produção de sementes, se comparada com as autopolinizações, portanto, pode-se considerar que seja autogâmica facultativa, como indica o índice de Cruden. Estudos de cariótipos revelaram um número cromossômico de $2n=18$ para *P. cincinnata*, *P. coccinea*, *P. edulis* f. *flavicarpa* e *P. giberti*, que apresentaram os respectivos valores para o comprimento do genoma: 25,82 μ m, 18,28 μ m, 19,30 μ m e 20,10 μ m. As duas primeiras espécies apresentaram cromossomos metacêntricos e submetacêntricos e as outras, apenas metacêntricos. O comprimento médio dos cromossomos, nestas espécies, apresentou uma variação de 1,62 μ m a 2,61 μ m. Os cariótipos mostraram-se simétricos em todas estas espécies, com índice de assimetria médio de 42,53. O cariótipo de *P. edulis* f. *flavicarpa* caracteriza-se pela



presença de constrição secundária no cromossomo 8 e o de *P. giberti*, por apresentar satélites nos cromossomos 4 e 9. Foram determinados os números cromossômicos de $2n=12$ e $2n=20$ para *P. coriacea* e *P. foetida* var. *fluminensis*, respectivamente. Estudos de prófase e metáfase de meiose evidenciaram microsporócitos com nove pares de cromossomos para *P. cincinnata*, *P. coccinea*, *P. giberti*, *P. nitida* e *P. setacea* e, para *P. foetida* var. *fluminensis*, $n=10$. Foi observado pareamento normal dos bivalentes indicando alta fertilidade masculina, confirmada por coloração de grãos de pólen, em azul de algodão.

VI. SUMMARY

The genus *Passiflora* L. (Passifloraceae) has about 430 tropical and subtropical species some of which are cultivated for their medicinal properties, ornamental value and comestible fruits. In this work studies were done on reproductive biology and cytogenetics in: *Passiflora alata* Dryand., *P. amethystina* Mikan, *P. cincinnata* Mast., *P. coccinea* Aubl., *P. coriacea* Juss, *P. edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg., *P. foetida* var. *fluminensis* L., *P. foetida* var. *foetida* L., *P. giberti* N.E. Brown., *P. nitida* HBK e *P. setacea* DC. The periods of vegetative and reproductive development, with data on flowering and fruiting, were observed, in an experimental garden. In each of the majority of the species, there occurred an overlapping of bud, flower and fruit production, with flowering peaks in different periods for different species, showing the lack of synchronization in interespecific flowering. Large bees, such as *Ptilotopus scorpius* visited *P. cincinnata* e *P. nitida* and hummingbirds were observed on *P. coccinea*. On the species *P. coriacea* and *P. foetida*, which have smaller flowers, *Trigona ruficus* was observed. The investigation of the reproductive systems was done by manual self-pollination testes and demonstrated that only three of the ten species self-pollinated produced fruits, indicating them to be self-compatible: *P. coriacea*, *P. foetida* var. *fluminensis*, *P. foetida* var. *foetida* e *P. nitida*. It can be considered that facultative autogamy and xenogamy occurs in these species. The remaining species are self-incompatible, as are most species of *Passiflora*. When the three self-compatible species were submitted to spontaneous self-pollination, only the varieties of *P. foetida* produced fruits. With manual self-pollination fruit formation was greater than with spontaneous self-pollination. The potential productivity of flowers, fruits and seeds was evaluated and the production of fruits was determined to be notably inferior in relation to the number of flower produced. All species presented production loss; however, *P. foetida* var. *fluminensis* showed the lowest frequency of flower and/or young fruit abscission (9.28%). The highest frequency of abscission was verified for *P. coriacea* (97.67%) e *P. coccinea* (96.90%). Percentage productivity per branch was below 16% for *P. alata*, *P. cincinnata*, *P. coccinea* and *P. coriacea* and about 47% for *P. nitida*, which indicates that the plants invested resources in flower production which did not result in fruit production. Seed production showed that 40.32% of the ovules formed seeds in *P. edulis* f. *flavicarpa* and 43.62% in *P. coriacea*, which are the lowest productivities. The highest values were observed in *P. foetida* var. *fluminensis* e *P. nitida*, which

produced 85.11% and 84.72%, respectively. Fruit and seed production in *P. nitida*, with free pollination and manual self-pollination, was 30% less in the latter case. Seed abortion was high in *P. coriacea* and *P. edulis* f. *flavicarpa*, in which more than half of the ovules did not produced seeds. Experiments using free pollination and espontaneous and manual self-pollination in *P. foetida* var. *foetida* showed greater mean productivity with free pollination, productivity being significantly lower with espontaneous self-pollination. It can be considered that this species, although self-compatible, yields more progeny with the possibility of cross pollination. The greatest number of aborted seeds and/or unfertilized ovules occurred with free self-pollination and the lowest with free pollination. Pollen/ovulo ratios were determined for five species: *P. cincinnata* and *P. edulis* f. *flavicarpa* with less than 400 pollen grains per ovulo; *P. foetida* var. *foetida*, *P. foetida* var. *fluminensis* and *P. coriacea*, with 400 to 700 and *P. nitida* with more than 1000. Therefore, low indices are associated with self-incompatible species. In *P. nitida*, a species which showed moderate self-compatibility when self-pollinated manually, the highest pollen/ovule ratio was observed. This species also showed high pollen viability and one of the lowest percentages of aborted seeds. It is concluded that, with Cruden index relatively high, this species is within the range for facultatively xenogamic species. Free pollination in *P. foetida* var. *foetida* was more efficient for seed production than was self-pollination. It can, therefore, be considered facultatively autogamic, as the Cruden index indicates. Studies of karyotype revealed $2n=18$ for *P. cincinnata*, *P. coccinea*, *P. edulis* f. *flavicarpa* and *P. giberti*, which had, respectively, the following genome lengths: $25.82\mu\text{m}$, $18.28\mu\text{m}$, $19.30\mu\text{m}$ and $20.10\mu\text{m}$. The first two species apresent metacentric and submetacentric chromosomes and the others only metacentric. The mean lenght of the chromosomes in these species showed a variation of from $1.62\mu\text{m}$ to $2.6\mu\text{m}$. The karyotypes were symmetrical in each of these species, with a mean assymetry index of 42,53. The karyotype of *P. edulis* f. *flavicarpa* revealed the presence of a secondary constriction on chromosome 8 and that of *P. giberti* satellites on chromosomes 4 and 9. Chromosome numbers of $2n=12$ and $2n=20$ were determined for *P. coriacea* and *P. foetida* var. *fluminensis*, respectively. Studies of prophase and metaphase of meiosis showed microsporocytes with nine pairs of chromosomes for *P. cincinnata*, *P. coccinea*, *P. giberti* and *P. setacea* and $n=10$ for *P. foetida* var. *fluminensis*. Normal pairing of the bivalents was observed indicating high masculine fertility which was confirmed by pollen grain coloration tests.



VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASPINWALL, N., CHRISTIAN, T. Pollination biology, seed production, and population structure in queen-of-the-prairie, *Filipendula rubra* (Rosaceae) at botkin fen, Missouri. *Am. J. Bot.*, v. 79, p. 488-494, 1992.
- BAKER, A., SHORE, J.S. Pollen competition in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Am. J. Bot.*, v. 82, p. 717-725, 1995.
- BALDWIN, J.T. Polyploidy in *Passiflora lutea*. *Rhodora*, v. 51, p. 29, 1949.
- BATEMAN, A.J. Self-incompatibility systems in Angiosperms. I. Theory. *Heredity*, v. 6, p. 285-310, 1952.
- BATEMAN, A.J. Self-incompatibility systems in Angiosperms. II. *Iberis amara*. *Heredity*, p. 305-332, 1954.
- BATEMAN, A.J. Self-incompatibility systems in Angiosperms. III. Cruciferae. *Heredity*, v. 53, p. 53-58, 1955.
- BAWA, K.S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, v. 28, p. 85-92, 1974.
- BAWA, K.S. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* v. 11, p. 15-39, 1980.
- BAWA, K.S., BEACH, J.H. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 68, p. 254-274, 1981.
- BAWA, K.S., WEBB, C.J. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Am. J. Bot.*, v. 71, p. 736-751, 1984.
- BEAL, P.R. Chromosome numbers of the exotic *Passiflora* species in Australia. *Queensl. J. Agric. Anim. Sci.*, v. 26, p. 407-421, 1969.
- BECERRA, J.X., LLOYD, D.G. Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): a second action of self-incompatibility at the whole flower level? *Evolution*, v. 46, p. 458-469, 1992.
- BECKETT, K.A. A hibrid passion flower. *J. R. Hort. Soc.*, v. 85, p. 184-186, 1960.
- BELL, P.R. Incompatibility in flowering plants: adaptation of an ancient response. *Plant Cell*, v. 7, p. 5-16, 1995.
- BENSON, W.W., BROWN, K.S., GILBERT, L.E. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, v. 29, p. 659-680, 1975.

- BERRY, P.E. Chromosome number reports XCV. *Taxon*, v. 36, p. 493-498, 1987.
- BERTIN, R. I. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae). *Am. J. Bot.*, v. 69, p. 122-134, 1982.
- BERTIN, R. I., SULLIVAN, M. Pollen interference and cryptic self-fertility in *Campsis radicans*. *Am. J. Bot.*, v. 75, p. 1140-1147, 1988.
- BOOKMAN, S.S. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion in *Asclepias speciosa*. *Ecology*, v. 64, p. 264-273, 1983.
- BOWDEN, W.M. A list of chromosome numbers in higher plants. II. Menispermaceae to Verbenaceae. *Am. J. Bot.*, v. 32, p. 191-201, 1945.
- BOWMAN, R. N. Cryptic self-incompatibility and the breeding system of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae). *Am. J. Bot.*, v. 74, p. 471-476, 1987.
- BRANDÃO, A.L.S., SÃO JOSÉ, A.R., BOARETTO, M.A.C. Pragas do maracujazeiro. In: SÃO JOSÉ, A.R., FERREIRA, F.R., VAZ, R.L. (Ed.). *A cultura do maracujá no Brasil*. Jaboticabal: FUNEP, 1991. p. 139-168.
- BROWN, Jr. K.S., BENSON, W.W. Evolution in modern Amazonian non-forest islands: *Heliconius hermathena*. *Biotropica*, v. 9, p. 95-117, 1977.
- BROYLES, S. B., WYATT, R. The consequences of self-pollination in *Asclepias exaltata*, a self-incompatible milkweed. *Am. J. Bot.*, v. 80, p. 41-44, 1993.
- BUZATO, S., FRANCO, A. L. M. *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). *Plant Syst. Evol.*, v. 181, p. 261-267, 1992.
- BYERS, D.L. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *Am. J. Bot.*, v. 82, p. 1000-1006, 1995.
- CERVI, A.C. Passifloraceae. In: RIZZO, J.A. (Ed.). *Flora do Estado de Goiás*. Goiânia: 1986. (Coleção Rizzo, 7).
- CERVI, A.C. Studies in Brazilian Passifloraceae III. A new species of *Passiflora*. *Brittonia*, v. 46, p. 144-146, 1994.
- CHARLESWORTH, D. Why do plants produce so many more ovules than seeds. *Nature*, v. 338, p. 21-22, 1989.
- COHEN, D., DUKAS, R. The optimal number of female flowers and the fruits-to-flowers ratio in plants under pollination and resources limitation. *Am. Nat.*, v. 135, p. 218-241, 1990.
- COLE, D.L., HEDGES, T.R., NDOWORA, T. A wilt of passion fruit (*Passiflora edulis* f. *edulis* Sims) caused by *Fusarium solani* and *Phytophthora nicotianae* var.

- parasitica*. Trop. Pest Manage., v. 38, p. 362-366, 1992.
- COLEMAN, J., COLEMAM, M.A. Apomixis in two triploid Brazilian species of *Eupatorium*: *E. bupleurifolium* and *E. callilepis*. Rev. Bras. Genet., v. 3, p. 549-567, 1984.
- COLEMAN, M.T.A. Caracteres reprodutivos de quatro espécies de *Crotalaria*. São José do Rio Preto, 1992. 166p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista.
- CORBET, S.A., WILLMER, P.G. *Passiflora* and *Xylocopa*: economic and evolutionary considerations. Acta Bot. Neerl., v. 29, p. 55, 1980.
- CRONQUIST, A. The evolution and classification of flowering plants. New York: The New York Botanical Garden, 1988. 555 p.
- CRUDEN, R.W. Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* ((Nyctaginaceae). Am. J. Bot., v. 60, p. 802-809, 1973.
- CRUDEN, R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, v. 31, p. 32-46, 1977.
- CRUDEN, R.W., MILLER-WARD, S. Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. Evolution, v. 35, p. 964-974, 1981.
- DARLINGTON, C.D., LA COUR, L.F. The handling of chromosomes. Darien: Hafner, 1970. 272 p.
- DE NETTANCOURT, D. Incompatibility in angiosperms. Berlin: Springer, 1977. 230 p. (Monographs on theoretical and applied genetics, 3)
- DE WILDE, W.J.J.O. The indigenous old world passifloras. Blumea, v. 20, p. 227-250, 1972.
- DOBZHANSKY, TH. What is an adaptive trait? Am. Nat. v.90, p. 337-347, 1956.
- DOBZANSKY, TH. Considerações sobre a biologia Cartesiana e Darwiniana. Ciênc. Cult., v. 19, p. 3-13, 1967.
- DORNELAS, M.C. Cultura e fusão de protoplastos de *Passiflora* spp. Piracicaba, 1995. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura, Universidade de São Paulo.
- DORNELAS, M.C., VIEIRA, M.L.C. Citogenética e cultura de tecidos de espécies do gênero *Passiflora*. Rev. Bras. Genet., v.14, p.85, 1991.
- DORNELAS, M.C., VIEIRA, M.L.C. Plant regeneration from protoplast cultures of

- Passiflora edulis* var. *flavicarpa* Deg., *P. amethystina* Mikan. and *P. cincinnata* Mast.. **Plant Cell Rep.**, v. 13, p. 103-106, 1993.
- DORNELAS, M.C., VIEIRA, M.L.C. Tissue culture studies on species of *Passiflora*. **Plant Cell Tissue Organ Cult.**, v. 36, p. 211-217, 1994.
- DOUGLAS, K.L., CRUDEN, R.W. The reproductive biology of *Anemone canadensis* (Ranunculaceae): breeding system and facilitation of sexual selection. **Am. J. Bot.**, v. 81, p. 314-321, 1994.
- DOUST, J.L. Floral sex ratios in andromonoecious Umbelliferae. **New Phytol.**, v. 85, p. 265-273, 1980.
- DOUST, J.L., HARPER, J.L. The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniolobos olusatrum* L. **New Phytol.**, v. 85, p. 251-264, 1980.
- d'UTRA VAZ, F.B., SANTOS, A.V.P., MANDERS, G., COCKING, E.C., DAVEY, M.R., POWER, J.B. Plant regeneration from leaf mesophyll protoplasts of the tropical woody plant, passionfruit (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Degener): the importance of the antibiotic cefotaxime in the culture medium. **Plant Cell Rep.**, v. 12, p. 220-225, 1993.
- EHRLÉN, J. Why do plants produce surplus flowers? A reserve-ovary model. **Am. Nat.**, v. 138, p. 918-933, 1991.
- ESCOBAR, L.K. New species and varieties of *Passiflora* (Passifloraceae) from the Andes of South America. **Syst. Bot.**, v. 11, p. 88-97, 1986.
- ESCOBAR, L.K. Two new species and a key to *Passiflora* subg. *Astrophea*. **Syst. Bot.**, v. 19, p. 203-210, 1994.
- FAEGRI, K., VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. 2.ed. New York: Pergamon Press, 1971. 291 p.
- FERRAZ, L.C.C.B. Problemas causados por nematóides. In: RUGGIERO, C. (Ed.) **Cultura do maracujazeiro**. Ribeirão Preto: Legis Summa, 1987. p. 124-133.
- FEUILLET, C. Two new species of *Passiflora* (Passifloraceae) from French Guiana. **Novon**, v. 4, p. 236-241, 1994.
- FISHER, R.A. **Genetic theory of natural selection**. Oxford: Clarendon Press, 1930.
- FRANKEL, R., GALUN, E. **Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding**. Berlin: Springer, 1977. 281p. (Monographs on theoretical and applied genetics, 2).
- FUTUYMA, D.J. Hereditariedade: fidelidade e mutabilidade. In: _____. **Biologia**

- evolutiva. 2. ed. Ribeirão Preto: SBG/CNPq, 1992. cap. 3, p. 46-85.
- GENTRY, A.H. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, v. 6, p. 64-68, 1974.
- GILBERT, L.E. Butterfly-plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with *Heliconiine* butterflies? *Science*, v. 172, p. 585-586, 1971.
- GILBERT, L.E. Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: pattern, process, and problems. In: PRICE, P.W., LEWINSOHN, T.M., FERNANDES, G.W., BENSON, W.W. (Ed.), *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York: John Wiley & Sons, 1991. p. 403-427.
- GOTTSBERGER, G. As anonáceas do cerrado e a sua polinização. *Rev. Bras. Biol.*, v. 54, p. 391-402, 1994.
- GRANT, V. Sex determination. In: _____. *Genetics of flowering plants*. Columbia: Columbia University Press, 1975. cap. 14, p. 251-277.
- GRATTAPAGLIA, D., CALDAS, L.S., SILVA, J.R., MACHADO, M.A. Cultura de tecidos de maracujá. In: SÃO JOSÉ, A.R., FERREIRA, F.R., VAZ, R.L. (Ed). *A cultura do maracujá no Brasil*. Jaboticabal: FUNEP, 1991. p. 61-77.
- GUERRA, M.S. Citogenética de Angiospermas coletadas em Pernambuco. *Rev. Bras.. Genet.*, v. 9, p. 21-40, 1986.
- GUERRA, M.S. *Introdução à citogenética geral*. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988. 142 p.
- GUITIAN, J. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *Am. J. Bot.*, v. 80, p. 1305-1309, 1993.
- HARDER, L.D. Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. *Oecologia*, v. 69, p. 309-315, 1986.
- HARDER, L.D., THOMSON, D., CRUZAN, M.B., UNNASHCH, R.S. Sexual reproduction and variation in floral morphology in an ephemeral vernal lily, *Erythronium americanum*. *Oecologia*, v. 67, p. 286-291, 1985.
- HESLOP-HARRISON, J. Incompatibility and the pollen-stigma interaction. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, v. 26, p. 403-425, 1975.
- HESLOP-HARRISON, J. Self-incompatibility: phenomenology and physiology. *Proc. R. Soc. London B.*, v. 218, p. 371-395, 1983.
- HESLOP-HARRISON, J., KNOX, R.B., HESLOP-HARRISON, Y. Pollen-wall proteins: exine-held fractions associated with the incompatibility response in

- Cruciferae. *Theor. App. Genet.* v. 44, p. 133-137, 1974.
- HOEHNE, F.C. *Frutas indígenas*. São Paulo: Instituto de Botânica, 1946. 88 p.
- HOLM-NIELSEN, L.B., LAWESSON, J.E. New species of *Passiflora* subgenus *Passiflora* from Ecuador. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 74, p. 497-504, 1987.
- HUZIWARA, Y. Karyotype analysis in some genera of compositae. VIII. Further studies on the chromosomes of aster. *Am. J. Bot.*, v. 49, n. 2, p. 116-119, 1962.
- JANZEN, D.H. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. *Behaviour*, v. 32, p. 33-48, 1968.
- JANZEN, D.H. A note on optimal mate selection by plants. *Am. Nat.*, v. 111, n. 978, 1977.
- JANZEN, D.H. *Ecologia vegetal nos trópicos*. São Paulo: E.P.U., EDUSP, 1980. 79 p.
- JOHN, B. Genética de populações e citogenética de populações. In: _____. *Citogenética de populações*. São Paulo: EDUSP, 1980. cap. 6, p. 77-81.
- JORGENSEN, P.M., HOLM-NIELSEN, L.B., LAWESSON, J.E. New species of *Passiflora* subg. *Plectostemma* and subg. *Tacsonia* (Passifloraceae). *Nord. J. Bot.*, v. 7, p. 127-133, 1987.
- KILLIP, E.P. *The American species of Passifloraceae*. Chicago:Field Museum of Natural History, 1938. 613p. (Botanical Series, v.19).
- KNAPP, S., MALLET, J. Two new species of *Passiflora* (Passifloraceae) from Panama, with comments on their natural history. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 71, p. 1068-1074, 1984.
- KNIGHT JR, R.J. Development of tetraploid hybrid passion fruit clones with potencial for the north temperate zone. *Hortscience*, v. 26, p. 1541-1543, 1991.
- KOSCHNITZKE, C. *Morfologia e biologia floral de cinco espécies de Passiflora L. (Passifloraceae)*. Campinas, 1993. 81 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de Campinas.
- LEE, T.D., BAZZAZ, F.A. Regulation of fruit and seed production in an Annu. legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology*, v. 63, p. 1363-1373, 1982.
- LEITÃO-FILHO, H.F., ARANHA, C. Botânica do maracujazeiro. In: SIMPÓSIO DA CULTURA DO MARACUJÁ, 1972, Campinas. Sociedade Brasileira de Fruticultura, 1974. p. 1-12.
- LEVAN, A., FREDGA, K., SANDBERG, A.A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, v. 52, p. 201-220, 1964.



- LEVIN, D.A. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution*, v. 26, p. 668-669, 1972.
- LEVIN, D.A. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Am. Nat.*, v. 122, p. 1-25, 1983.
- LLOYD, D.G. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.*, v. 86, p. 69-79, 1980a.
- LLOYD, D.G. Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants. *N. Z. J. Bot.*, v. 18, p. 103-108, 1980b.
- LLOYD, D.G., WEBB, C.J., PRIMACK, R.B. Sexual strategies in plants. II. Data on the temporal regulation of maternal investment. *New Phytol.*, v. 86, p. 81-92, 1980.
- LLOYD, R.M. Tetraploid *Passiflora incarnata* in North Carolina. *Rhodora*, v. 65, p. 79-80, 1963.
- LOPES, S.C., Citogenética do maracujá, *Passiflora* spp. In: SÃO JOSÉ, A.R., FERREIRA, F.R., VAZ, R.L. (Ed.). *A cultura do maracujá no Brasil*. Jaboticabal: FUNEP, 1991. p. 201-209.
- MacDOUGAL, J.M. *Passiflora pusilla* (Passifloraceae), a new species from Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 75, p. 392-395, 1988a.
- MacDOUGAL, J.M. *Passiflora eglandulosa*, a new species in section *Cieca* (Medikus) DC. formerly included with *P. trinifolia* Masters. *Ann. Mo Bot. Gard.*, v. 75, p. 1658-1662, 1988b.
- MacDOUGAL, J.M. *Passiflora citrina*, a new species in section *Xerogona* (Passifloraceae) from Mesoamerica. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 76, p. 354-356, 1989a.
- MacDOUGAL, J.M. Two new species of *Passiflora* section *Decaloba* (Passifloraceae) from Costa Rica. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 76, p. 608-614, 1989b.
- MacDOUGAL, J.M. *Passiflora mayarum*, a new species related to *P. prolata* in subgenus *Passiflora* (Passifloraceae). *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 76, p. 615-618, 1989c.
- MacDOUGAL, J.M. *Passiflora malletii*, a new species in section *Decaloba* (Passifloraceae) from Mesoamerica. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 76, p. 1172-1174, 1989d.
- MacDOUGAL, J.M. New species of *Passiflora* subgenus *Plectostemma*



- (Passifloraceae). Novon, v. 2, p. 358-367, 1992.
- MANICA, I. Fruticultura tropical: maracujá. São Paulo: Agronômica Ceres, 1981. 160 p.
- MANICA, I., FIORAVANÇO, J.C., BARRADAS, C.I.N., KIST, H. Seis espaçamentos de plantio e produção do maracujazeiro-amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg.) em Porto Lucena, RS. *Pesqui. Agropecu. Bras.*, v. 29, p. 1083-1090, 1994.
- MARTIN, F.W., NAKASONE, H.Y. The edible species of *Passiflora*. *Econ. Bot.* v. 24, p. 333-343, 1970.
- MAYEDA, L.Y. , VIEIRA, M.L.C. Estudo cariotípico de cinco espécies do gênero *Passiflora* (Passifloraceae). *Rev. Bras. Genet.*, v. 17, p. 160, 1994.
- MAYEDA, L.Y., VIEIRA, M.L.C. Estudo cariotípico de três espécies do gênero *Passiflora* (Passifloraceae). *Rev. Bras. Genet.* v. 18, p. 426 , 1995.
- MELETTI, L.M.M., SOARES-SCOTT, M.D., PINTO-MAGLIO, C.A.F., MARTINS, F.P. Caracterização de germoplasma de maracujazeiro (*Passiflora* sp). *Rev. Bras. Frutic.* , v. 14, p. 157-162, 1992.
- MENEZES, J.M.T. Seleção de porta-enxertos tolerantes à morte prematura de plantas para *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg. e comportamento de *Passiflora nitida* HBK na região de Jaboticabal. Jaboticabal, 1990. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista.
- MIONE, T., ANDERSON, G.J. Pollen-ovule ratios and breeding system evolution in *Solanum* section *Basarthrum* (Solanaceae). *Am. J. Bot.*, v. 79, p. 279-287, 1992.
- MORAES-FERNANDES, M.I., ZANETTINI, M.H.B., GUERRA, M.S., DEL DUCA, L.J.A., SERENO, M.J.C, ZANELLA, C.C. Instabilidade cromossômica e adaptação em trigo. In: AGUIAR-PERECIN, M.L.R., MARTINS, P.S., BANDEL, G. *Tópicos de citogenética e evolução de plantas*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1985. p. 69-110.
- MORSE, D.H. The role of self-pollen in the female reproductive success of common milkweed (*Asclepias syriaca*: Asclepiadaceae). *Am. J. Bot.*, v. 81, p. 322-330, 1994.
- NAKAJIMA, G. The chromosome numbers in cultivated and wild angiosperms. *Bot. Mag.*, v. 45, p. 7-11, 1931.

- OLIVEIRA, J.C. Melhoramento genético de *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg. visando aumento de produtividade. Jaboticabal, 1980. 133 p. Tese (Livre-Docência) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista.
- OLIVEIRA, J.C. Melhoramento genético. In: RUGGIERO, C. (Ed). *Cultura do maracujazeiro*, Ribeirão Preto: Legis Summa, 1987. p. 218-246.
- OLIVEIRA, J.C., FERREIRA, F.R. Melhoramento genético do maracujazeiro. In: SÃO JOSÉ, A.R., FERREIRA, F.R., VAZ, R.L. (Ed). *A cultura do maracujá no Brasil*. Jaboticabal: FUNEP, 1991. p. 187-200.
- OLIVEIRA, J.C., SALOMÃO, T.A., RUGGIERO, C., ROSSINI, A.C. Observações sobre o cultivo de *Passiflora alata* Ait. (maracujá guaçu). *Científica*, v. 7, p. 59-63, 1979.
- OLIVEIRA, J.C., RUGGIERO, C., NAKAMURA, K., FERREIRA, F.R. Variações observadas em frutos de *Passiflora alata* Ait. *Proc. Trop. Region-Am. Soc. Hortic. Sci.*, v. 25, p. 343-345, 1982.
- OLIVEIRA, J.C., PAVANI, M.C.M.D., RUGGIERO, C., CASTRO JUNIOR, R.R. Caracterização morfológica e físico-química de *Passiflora maliformis* L. (maracujá-maçã) na região de Jaboticabal-SP. *Científica*, v. 11, p. 205-209, 1983.
- OLIVEIRA, J.C., NAKAMURA, K., RUGGIERO, C., FERREIRA, F.R. Determinação de fonte de resistência em Passifloraceae quanto à morte prematura de plantas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 8. Brasília, 1986. *Anais...* (Brasília), SBF. 1986. p. 403-408.
- OLIVEIRA, J.C., CARNIER, P.E., ASSIS, G.M. Preservação de germoplasma de maracujazeiros. In: ENCONTRO SOBRE RECURSOS GENÉTICOS, 1. Jaboticabal, 1988. *Anais...* (Jaboticabal), UNESP. 1988. p. 200.
- PAYÁN, F.R., MARTIN, F.W. Barriers to the hybridization of *Passiflora* species. *Euphytica*, v. 24, p. 709-716, 1975.
- PERCIVAL, M. *Floral biology*. New York: Pergamon Press, 1969. 243 p.
- PRESTON, R.E. Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. *Am. J. Bot.*, v. 73, p. 1732-1740, 1986.
- RAMIREZ, N., SERES, A. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant. Syst. Evol.*, v. 190, p. 129-142, 1994.
- RAVEN, P.H. The bases of angiosperm phylogeny: cytology. *Ann. Mo. Bot. Gard.*,

- v. 62, p. 724-764, 1975.
- RIEGER, R., MICHAELIS, A., GREEN, M.M. Glossary of genetics and cytogenetics: classical and molecular. New York: Springer, 1976. 647 p.
- ROCHA, O.J., STEPHENSON, A.G. Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). *Am. J. Bot.*, v. 77, p. 1320-1329, 1990.
- ROSSINI, A.C. Características botânicas e agronômicas de plantas de *Passiflora alata* Ait. (maracujá-guaçu) cultivadas em Jaboticabal. Jaboticabal, 1977. (Monografia apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Campus de Jaboticabal, para obtenção do título de Engenheiro Agrônomo).
- RUAS, C.F. Evolução cariotípica no gênero *Mikania* Willd. (Compositae). Piracicaba, 1989. 137p. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Genética e melhoramento de plantas) - Escola Superior de Agricultura, Universidade de São Paulo.
- RUBERTÉ-TORRES, R., MARTIN, F.W. First-generation hybrids of edible passion fruit species. *Euphytica*, v. 23, p. 61-70, 1974.
- SACCO, J.C. Flora ilustrada catarinense: passifloraceas. Itajaí: R. Reitz, 1980. 132 p.
- SAZIMA, I., SAZIMA, M. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. *Biotropica*, v. 10, p. 100-109, 1978.
- SAZIMA, I., SAZIMA, M. Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e conseqüências para polinização do maracujá (Passifloraceae). *Rev. Bras. Entomol.*, v. 33, p. 109-118, 1989.
- SEMIR, J., BROWN Jr., K.S. Maracujá: a flor da paixão. *Rev. Geogr. Univ.*, p. 41-47, 1975.
- SENER, S.D., PAYNE, J.A., KNIGHT, R.J., AMIS, A.A. Yield and quality of juice from passion fruit (*Passiflora edulis*), maypops (*P. incarnata*) and tetraploid passion fruit hybrids (*P. edulis* X *P. incarnata*). *J. Sci. Food Agric.*, v. 62, p. 67-70, 1993.
- SIMMONDS, N.W. Chromosome behaviour in some tropical plants. *Heredity*, v. 8, p.139-146, 1954.
- SMILEY, J. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science*, v. 201, p. 745-747, 1978.



- SNOW, A.A. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia*, v. 55, p. 231-237, 1982.
- SNOW, N., MacDOUGAL, J.M. New chromosome reports in *Passiflora* (Passifloraceae). *Syst. Bot.*, v. 18, p. 261-273, 1993.
- SOARES-SCOTT, M.D., PINTO-MAGLIO, C.A.F., ROSA, C., RECCO-PIMENTEL, S.M. Avaliação citológica em híbridos interespecíficos de *Passiflora*. *Rev. Bras. Genet.*, v. 18, p. 427, 1995.
- SPENCER, K.C. Chemical mediation of coevolution in the *Passiflora-Heliconius* interaction. In: __. **Chemical mediation of coevolution**. New York: Academic, 1988. p. 167-240.
- ST. HILL, A.A. Presence of *Passiflora* latente virus and a serologically distinct strain of maracuja mosaic virus in *Passiflora* spp. in Florida. *Plant Dis.*, v. 76, p. 843-847, 1992.
- STEBBINS, G.L. **Variation and evolution in plants**. New York: Columbia University Press, 1950.
- STEBBINS, G.L. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, v. 1, p. 307-326, 1970.
- STEBBINS, G.L. **Chromosomal evolution in higher plants**. New York: Addison-Wesley, 1971. 216 p.
- STEINBERG, E. **Maracujá: guia prático para um manejo equilibrado**. São Paulo: Nobel, 1988. 64 p.
- STEPHENSON, A.G. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution*, v. 33, p. 1200-1209, 1979.
- STEPHENSON, A.G. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology*, v. 61, p. 57-64, 1980.
- STEPHENSON, A.G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* v. 12, p. 253-279, 1981.
- STEPHENSON, A.G. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). *Ecology*, v. 65, p. 113-121, 1984.
- STEPHENSON, A.G., WINSOR, J.A. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution*, v. 40, p. 453-458, 1986.
- STOREY, W.B. Chromosome number of some species of *Passiflora* occurring in Hawaii. *Pac. Sci.*, v. 4, p. 37-42, 1950.
- SUTHERLAND, S. Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants.

- Ecology**, v. 67, p. 991-1001, 1986.
- SUTHERLAND, S. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. **Evolution**, v. 41, p. 750-759, 1987.
- SUTHERLAND, S., DELPH, L.F. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. **Ecology**, v. 65, p. 1093-1104, 1984.
- TAKHTAJAN, A.L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). **Bot. Rev.**, v. 46, 359p., 1980.
- TILLET, S.S. *Passionis passifloris* II. Terminologia. **Ernstia**, v. 48, p. 1-40, 1988.
- TORRES-FILHO, J., PONTE, J.J. Estudo sobre o controle da bacteriose ou "morte precoce" (*Xanthomonas campestris* pv. *passiflorae*) do maracujá amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). **Fitopatol. Bras.**, v. 19, p.34-38, 1994.
- UDOVIC, D. Determinants of fruit set in *Yucca whipplei*: reproductive expenditure vs. pollinator availability. **Oecologia**, v. 48, p. 389-399, 1981.
- UDOVIC, D., AKER, C. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. **Oecologia**, v. 49, p. 245-248, 1981.
- VANDERPLANK, J. *Passion flowers and passion fruit*. Cambridge: MIT Press, 1991. 176 p.
- VASCONCELLOS, M.A.S., CEREDA, E., ANDRADE, J.M.B., BRANDÃO-FILHO, J.U.T. Desenvolvimento de frutos do maracujazeiro "doce" (*Passiflora alata* Dryand.), nas condições de Botucatu-SP. **Rev. Bras. Frutic.**, v. 15, p. 153-158, 1993.
- VOSA, C.G. Plant chromosome banding and cytotaxonomy. In: AGUIAR-PERECIN, M.L.R., MARTINS, P.S., BANDEL, G. *Tópicos de citogenética e evolução de plantas*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética. 1985. p. 17-25.
- WEBB, C.J. Breeding system and seed set in *Euonymus europaeus* (Celastraceae). **Plant. Syst. Evol.**, v. 132, p. 299-303, 1979.
- WHISLER, S.L., SNOW, A.A. Potential for the loss of self-incompatibility in pollen-limited populations of mayapple (*Podophyllum peltatum*). **Am. J. Bot.**, v.79, p. 1273-1278, 1992.
- WIENS, D. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. **Oecologia**, v. 64, p. 47-53, 1984.
- WILLIAMS, K.S., GILBERT, L.E. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. **Science**, v. 212, p.



467-469, 1981.

WILLSON, M.F. **Plant reproductive ecology**. New York: Wiley-Interscience, 1983. p. 281.

WILLSON, M.F., PRICE, P.W. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). **Evolution**, v. 31, p. 495-511, 1977.

WILLSON, M.F., PRICE, P.W. Resource limitation of fruit and seed production in some *Asclepias* species. **Can. J. Bot.**, v. 58, p. 2229-2233, 1980.

WILSON, M.F., SCHEMSKE, D.W. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in pawpaw (*Asimina triloba*), 1980.

WYATT, R. The reproductive biology of *Asclepias tuberosa*: I. Flower number, arrangement, and fruit-set. **New Phytol.**, v. 85, p. 119-131, 1980.

WYATT, R. Components of reproductive output in five tropical legumes. **Bull. Torrey Bot. Club**, v. 108, p. 67-75, 1981

YAMASHIRO, Y. Principais doenças do maracujazeiro amarelo do Brasil. In: RUGGIERO, C. (Ed.). **Cultura do maracujazeiro**. Ribeirão Preto: Legis Summa, 1987. p. 146-159.

YAMASHIRO, Y. Principais doenças fúngicas e bacterianas no maracujazeiro encontradas no Brasil. In: SÃO JOSÉ, A.R., FERREIRA, F.R., VAZ, R.L. (Ed.) **A cultura do maracujá no Brasil**. Jaboticabal: FUNEP, 1991. p. 169-174.

ZAVADA, M.S., TAYLOR, T.N. The role of self-incompatibility and sexual selection in the gymnosperm-angiosperm transition: a hypothesis. **Am. Nat.**, v. 128, p.538-550, 1986.



VIII. APÊNDICE

Preparo dos reagentes e das drogas usadas nas técnicas descritas

CARNOY

3 partes de álcool etílico absoluto

1 parte de ácido acético glacial

Uso: Na fixação de anteras para o estudo de microsporogênese e de ápices de raízes para estudo de cariótipo.

CARMIM ACÉTICO

50ml de ácido acético glacial

50ml de água destilada

1,2g de carmim

Uso: Na coloração de cromossomos meióticos e mitóticos

0,002 M HIDROXIQUINOLEÍNA

Dissolver 0,29g em 1l de água destilada

Uso: Para pré-tratar ápices de raízes nos estudos de cromossomos mitóticos

MEIO DE HOYER

200g cloral hidratado

50ml de água destilada

30g de goma arábica

16ml de glicerina

Uso: Nas preparações de lâminas permanentes de cromossomos meióticos e mitóticos

AZUL DE ALGODÃO-LACTOFENOL

500mg de azul de algodão

100ml de Lactofenol (solução B)

Uso: Na coloração de grãos de pólen

Lactofenol - solução B

20g de fenol cristalizado

20g de ácido láctico

40g de glicerina

20ml de água destilada



