DARWINIANA ISSN 0011-6793

35(1-4) 9-27 1998

ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA FLORAL Y EL SISTEMA REPRODUCTIVO DE *PASSIFLORA MOOREANA* (PASSIFLORACEAE) [1]

MARÍA T. AMELA GARCÍA [2] & PATRICIA S. HOC [3]

Dpto. de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 1428 Núñez, Capital Federal, Argentina. E-mail: amela@biolo.bg.fcen uba.ar

ABSTRACT: Amela García, M. T & Hoc, P. S. 1998. Floral biology and reproductive system of *Passiflora mooreana* (Passifloraceae). *Darwiniana* 35: 9-27.

Three floral phases were distinguished through anthesis, which starts after 1 p.m. Flowers in phase 1 and 3 (pollen donors) had their stigmas up. Flowers in phase 2 (receptors and donors of pollen) had their stigmas recurved near the anthers. Flowers in phase 2 occurred simultaneously with others in phase 1, during the day, and also with others in phase 3 (during the night). Sugar concentration in nectar varied: it was acceptable for Hymenoptera in the afternoon (when *Xylocopa* spp and *Centris* spp pollinate) and for sphingids after sunset (when *Erinnyis ello* seems to pollinate). *Passiflora mooreana* is melitophilous, but also is a resource for moths in the evening. Flowers showed a low degree of autoincompatibility. The low percent of fruits obtained suggests that the great distance between plants does not favor cross-pollination. The ovary wall may grow without pollination.

Keywords: Floral biology, *Passiflora mooreana*, Passifloraceae.
Palabras clave: Biología floral, *Passiflora mooreana*, Passifloraceae.

INTRODUCCIÓN

Se conocen diversos síndromes para distintas especies de *Passiflora* (Vogel, 1990): melitofilia, ornitofilia, quiropterofilia, psicofilia y esfingofilia; los tres primeros han sido estudiados por Corbet & Willmer (1980), Janzen (1968) y Sazima & Sazima (1978, 1989).

La composición del néctar fue analizada en varias especies por Percival (1961) y Durkee et al. (1981), el volumen y concentración del néctar de *P. edulis* fue medido por Corbet & Willmer (1980).

Akamine & Girolami (1957), Chandra (1976), Corbet & Willmer (1980) y Escobar (1981, 1985) investigaron la influencia de los visitantes florales en el sistema reproductivo de especies cultivadas para obtener jugo de los arilos seminales, dada la escasa producción de frutos.

Los estudios en *P edulis* Sims f *flavicarpa* Degener, correspondiente al subgénero *Granadilla*, (Akamine & Girolami, 1957; Nishida, 1958; Chandra, 1976; Corbet & Willmer, 1980; Sazima & Sazima, 1989) indicaron que esta especie es autoincompatible y melitófila, y atribuyeron la baja producción de frutos a la baja frecuencia de visitas de los polinizadores. En cambio, las especies del subgénero *Tacsonia* parecen tener cierto grado de autogamia (Escobar, 1981, 1985).

En el presente tratamiento se estudió la biología floral de *P. mooreana* Hooker f (subgénero *Granadilla*) con el fin de señalar qué condiciones de manejo requiere, ya que, por sus utilidades comestibles y ornamentales (Arenas, 1982; Parodi, 1959) constituye un cultivo potencial en su área de distribución en la Argentina (Killip, 1938).

[1] Partes del mismo presentadas en el VI Congreso Latinoamericano de Botánica (2 al 8 de octubre de 1994) y en el III Congreso Argentino de Entomología (2 al 7 de abril de 1995)

[2] Becaria de Iniciación, CONICET

[3] Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Observaciones preliminares se llevaron a cabo en enero de 1992 y 1993. La mayoría de las observaciones definitivas se realizaron entre el 10 de enero y el 2 de febrero de 1994, y algunas del 6 al 30 de enero de 1996. Se trabajó en 20 hectáreas adyacentes a la localidad de Charata, Dpto. Chacabuco, provincia del Chaco, comprendida en el distrito Chaqueño Oriental, de la provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera, 1976). Las plantas de *P mooreana* trepaban sobre los árboles de los bordes del bosque y sobre los alambrados de los campos.

Otras especies en flor, de polinización biótica aparente, fueron herborizadas e identificadas. Esos ejemplares, así como los de la especie en estudio, se depositaron en el herbario BAFC (Holmgren et al., 1990).

En el área de estudio, sólo 3 plantas de *P. mooreana* se encontraban en flor, la distancia entre ellas era de aproximadamente 250 m La mayor cantidad de observaciones de visitantes, fases florales y mediciones de néctar se realizaron en una planta (N° 1), debido a que era la más grande y producía más flores.

Observaciones de campo

Sistema reproductivo unas horas antes de la apertura, se embolsaron pimpollos con bolsas de tul, a los cuales se les realizaron los siguientes tratamientos: 1) sin tratar, 2) emasculación, 3) polinización manual con el polen propio, 4) polinización manual entre pimpollos del mismo ejemplar, 5) polinización manual cruzada, para comprobar autogamia espontánea, agamospermia autónoma, autogamia inducida, geitonogamia y xenogamia, respectivamente.

Se marcaron pimpollos sin embolsar como testigos, a los que tenían libre acceso los visitantes florales.

Después de 7 días, los productos de cada tratamiento fueron fijados en FAA.

Condiciones meteorológicas: se obtuvieron los datos de temperatura, humedad relativa y vientos de la estación meteorológica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Las Breñas.

Fases florales, receptividad estigmática y patrón de colores: se analizaron siguiendo la metodología desarrollada en Hoc et al. (1993). Se especificaron los colores en el espectro visible en base a Kelly (1965) Se fotografiaron las flores en las distintas fases con un filtro Kodak UV 18 A o sin el mismo, con el fin de determinar el patrón de reflexión en el espectro UV. Para la denominación de los elementos de la corona se siguió a Puri (1948), y se usó el término "cámara nectarífera", empleado por Tillet (1988).

Osmóforos: se separaron las piezas florales en frasquitos de vidrio y después de 1 h se realizó una prueba olfatoria.

Néctar: diariamente, a una flor embolsada antes de la apertura, se le extraía el néctar cuando abría y luego cada 2 hs, volviendo a embolsarla después de cada extracción, a fin de simular el efecto que provocaría la remoción hecha por los visitantes sobre la producción de néctar. Este se extrajo con capilares de diámetro conocido, se midió la altura alcanzada en ellos y se calculó el volumen según la fórmula del cilindro. En cada extracción se registró el porcentaje de azúcares totales con un refractómetro de mano y la concentración de monosacáridos con tiras reactivas "Diastix". Estas son usadas para detectar glucosa en orina humana, sin embargo otras hexosas también reaccionan. En 1996 se repitió esta experiencia, promediándose los volúmenes de 16 flores por día; además se embolsaron distintos grupos de flores antes de que abrieran, a los que se les extrajo néctar a distintas horas a fin de reconstruir el patrón de secreción (los volúmenes promediados de 3 días corresponden a 9 flores para las 14 hs, 10 flores para las 17, 20 y 23 hs).

Visitantes. se observaron los visitantes florales continuamente, desde la apertura floral hasta la puesta del sol. Se discriminó si exploraban, inspeccionaban o libaban las flores, según las siguientes definiciones de las autoras. exploración: cuando sobrevuelan la flor; inspección cuando se ponen en posición de libar, pero abandonan la flor rápidamente; libación: cuando se ponen en posición de libar y lo hacen un tiempo considerable. El resto de los vocablos que describen el comportamiento fueron tomados de Inouye (1980) El día 17 se marcaron cinco individuos de *Xylocopa* (1 de *X augusti*, 1 de *X. nigrocincta* y 3 de *X. ordinaria*) y uno de *Centris* sp., a medida que arribaban a la planta, con marcas diferentes. Se capturaron ejemplares de las distintas especies para su posterior determinación, medición y análisis de carga polínica, parte de los cuales fueron depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

Análisis de laboratorio

Sistema reproductivo la razón P/O se estimó según Cruden (1977). Dado que se observaron óvulos grandes y pequeños, a los cuales se les midió el largo, se seccionaron longitudinalmente con el fin de comprobar la presencia de embrión, endosperma y nucelo persistente Algunos fueron coloreados con violeta de cresilo y observados con microscopio óptico; otros se colorearon con fluoresceína y se observaron con microscopio de epifluorescencia.

Osmóforos: los ciclos de la corona fueron separados, montados sobre portaobjetos y coloreados, un preparado con sudán IV y otro con violeta de cresilo, con el fin de determinar si las gotas secretadas por estos ciclos eran lipídicas.

Fases florales: en los dibujos el patrón de coloración de la corona es detallado sólo en la fase 2, debido a que el mismo no sufre cambios durante la antesis.

Reservas polínicas. se usó sudán IV y solución de iodo para detectar lípidos y almidón, respectivamente (Johansen, 1940)

Viabilidad polínica: se estimó por el método indirecto de persistencia de reservas, que consiste en contar los granos teñidos con un colorante específico para cada reserva (cfr. supra); también se usó la técnica de Greissl (1989)

Análisis palinológico: algunos de los visitantes capturados fueron observados con microscopio electrónico de barrido y a otros se les removió la carga polínica para realizar microacetólisis, siguiendo a Genise et al (1990). El polen de las especies en flor herborizadas se acetolizó (Erdtman, 1952) para identificar los granos acarreados por los visitantes. Los preparados se depositaron en la palinoteca BAFC.

RESULTADOS

I. *Sistema reproductivo*

En todos los tratamientos se desarrolló la pared ovárica (con menor crecimiento en el de autogamia espontánea) (Fig. 1) Únicamente se desarrollaron semillas en las flores testigo y en aquéllas en las que se indujo xenogamia y autogamia (Tabla 4). El porcentaje de frutos fue mayor en los testigos, sin embargo el porcentaje de semillas por fruto fue menor La cantidad de semillas se dispone equitativamente entre placentas. Fueron fecundados los óvulos apicales del ovario (Fig. 1 A-C). Los no fecundados eran hialinos, del mismo tamaño que en las flores próximas a la antesis (0,68 ± 0,07 mm; n= 135) y más pequeños que los fecundados (3,29 ± 0,00 mm; n= 36) ($P < 0,01$), con el saco embrionario y el nucelo reabsorbidos y sin arilo desarrollado. Los óvulos fecundados eran blanquecinos, con embrión, endosperma, nucelo persistente y haustorios del tubo polínico. El polen contiene lípidos como reserva. La viabilidad, por la persistencia de reservas fue de 99% y de 98% por la prueba de Greissl (1989). La relación P/O fue 369,52 (s = 22,42; n = 3).

II. *Fenología, antesis, patrón de colores, osmóforos, fases florales y néctar*

Fenología: *Passiflora mooreana* florece generalmente entre noviembre y marzo (Gonzáles, com. pers.).

Antesis: la planta 1 producía 21 flores por día (s=6; n=15 días), que abrían entre las 13 y 14 hs., una por rama, y permanecían abiertas a veces hasta la mañana siguiente Las otras plantas producían 1 ó 2 flores por día.

Patrón de colores: no varía durante la antesis, excepto el del estigma. En el espectro visible, los sépalos y los pétalos son blancos en la cara adaxial, los últimos de borde púrpura pálido. La corona consta de dos ciclos de *radii* y dos de *pali*; los *radii* forman tres círculos concéntricos púrpuras intercalados con círculos blancos (Fig. 2 A), los cuales son desde el borde hacia el centro: púrpura claro, púrpura profundo y púrpura oscuro. La base de los *pali* es blanca y el ápice púrpura profundo. El *operculum* es blanco en la base y púrpura profundo en el ápice. El androginóforo y los filamentos de los estambres son blancos con máculas lineares anaranjado-rojizo profundo densamente dispuestas. Las anteras son amarillo vívido, el ovario verde muy claro, los estigmas verde amarillento brillante, y los estilos blanco-verdosos con máculas lineares púrpura oscuro. En el espectro UV (Fig. 2), la base de los *radii*, los *pali* y los estambres contrastan con el *operculum*, el androginóforo (intensamente oscuros) y la restante porción de los *radii*, pétalos, sépalos, estilos y estigmas Las piezas reflectantes se destacan del follaje.

Olor. las flores presentaban un aroma dulce, similar al de las rosas. Las piezas florales que tenían olor fueron: el *operculum*, el limen (suave) y los

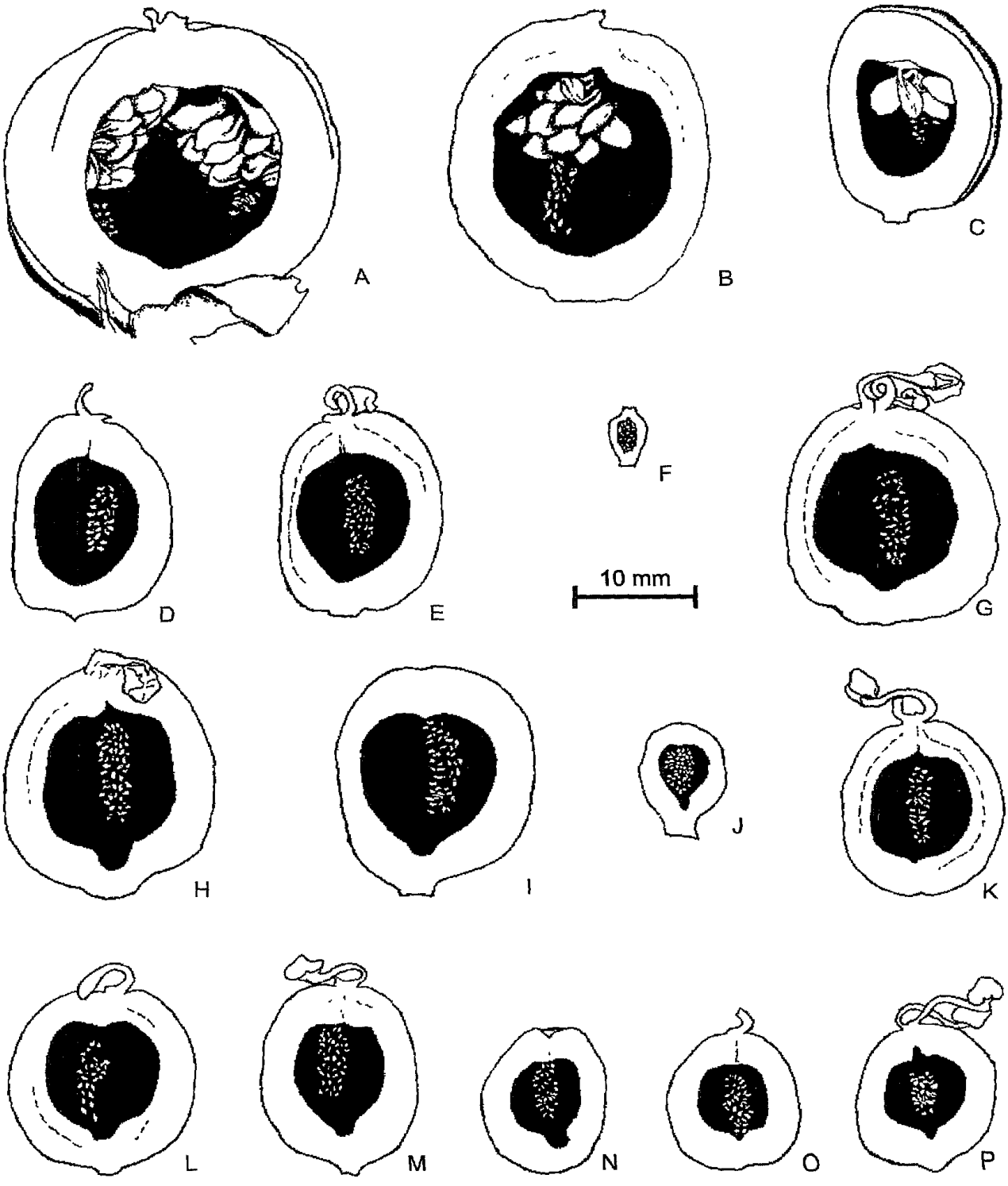

Fig. 1.- Sistema reproductivo. Cortes de los ovarios desarrollados como producto de los distintos tratamientos efectuados A-B. polinización abierta. C-E: polinización manual cruzada F· pimpollo. G-I· emasculación J· autofecundación espontánea. K-M: polinización manual entre pimpollos de la misma planta. N-P. autopolinización manual.

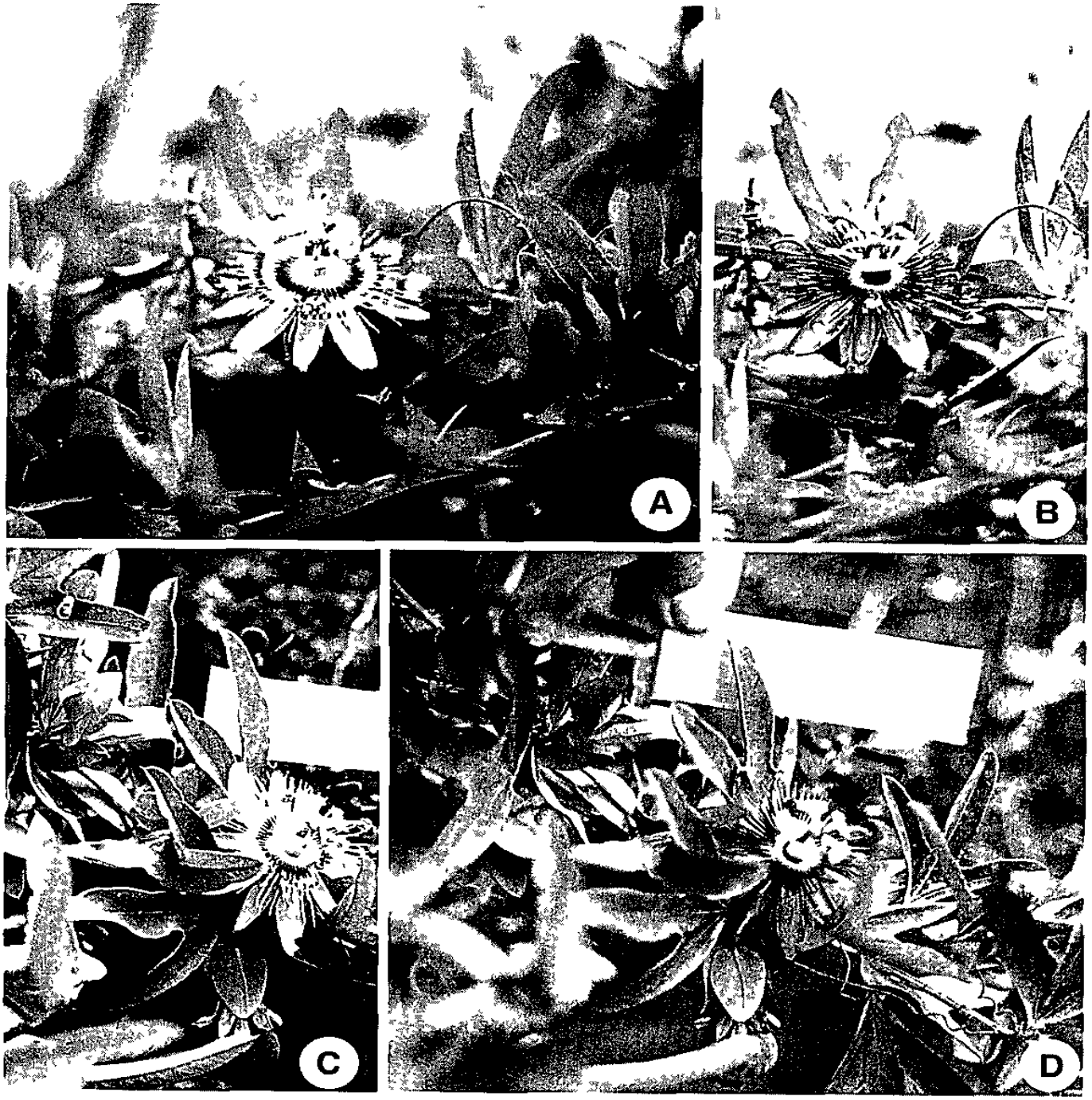

Fig 2 Patrón de reflexión en el espectro UV A, C fotos tomadas sin filtro UV B, D fotos tomadas con filtro UV

radii y *pali* (intenso), todos con papilas en su superficie Al tratarlos con sudán IV, se observaron gotas lipídicas, probablemente producidas por osmóforos La tinción con violeta de cresilo dio el mismo resultado

Fases florales por la mañana el capullo presentaba los petalos levemente separados entre sí, y las anteras dehiscentes e introrsas, paralelas al eje floral Iniciada la antesis se distinguieron las siguientes fases 1) el cáliz, la corola y los *radii* forman una plataforma Las anteras giran sobre su inserción al filamento y se disponen perpendiculares al eje floral, por encima de la corona No lo hacen simultáneamente, pero al cabo de 15' aproximadamente, las 5 se hallan en esa posición Los estilos, paralelos al eje floral en el momento de apertura, se inclinan hasta quedar horizontales, con los estigmas por encima de las anteras El porcentaje de azúcares totales del nectar es 46,5 (s = 2,6, n = 5), la concentración de hexosas es 1000 mg/dl (n = 5) La fase 1 queda definida como "flor con los tres estigmasen descenso por encima de las anteras" 2) Fig 3 A los estilos permanecen paralelos a los filamentos estaminales mientras los estigmas alcanzan la altura de las anteras (Fig 3 C) A veces los estilos se inclinan aún más, quedando en posición oblicua con respecto al eje floral y los estigmas por debajo de las anteras El porcentaje de azúcares totales del nectar es 34,9 (s = 2,9, n = 4), la concentración de hexosas es 1000 mg/dl (n = 3) Debido a que los estilos no siempre se mueven sincrónicamente, se definió esta fase como "al menos un estigma a la altura de las anteras o por debajo de éstas" 3) Fig 3 B, D los estilos se levantan progresivamente hasta quedar paralelos al eje floral Los estambres inclinan sus filamentos Los *radii*, la corola y el cáliz pierden turgencia y se incurvan El porcentaje de azúcares totales del néctar no pudo ser registrado para esta fase porque en ese momento del día no había luz natural ni se disponia de luz artificial suficientemente intensa para la lectura en el refractómetro La concentración de hexosas es 2000 mg/dl (n = 2) Esta fase fue definida como "los tres estigmas en ascenso por encima de las anteras", diferenciándose de la fase 1 por los cambios ya descriptos del perianto, *radii* y estambres

Los estigmas están receptivos en todas las fases, y el burbujeo con peróxido de hidrógeno es más intenso en la fase 2 Al día siguiente la flor está cerrada, generalmente con los tres estigmas por fuera de los ciclos estériles incurvados Los estigmas cambian su color a oliva claro en los días sucesivos El perianto, la corona y el androceo persisten si hubo fecundación

Conforme ascendía la temperatura y disminuía la humedad, las flores en fase 1 cambiaban a fase 2, aproximadamente a las 18 hs (Fig 4) Asimismo, conforme descendía la temperatura y aumentaba la humedad, las flores en fase 2 pasaban a fase 3, generalmente entre las 19 y 20 hs Si las fluctuaciones de estos parámetros se producían más temprano, las flores se cerraban el mismo día de iniciada la antesis (cfr día 24 vs los restantes, Figs 4 y 5) En los días de temperatura más alta y menor humedad, los cambios de fase ocurrían antes (cfr Figs 4 y 5) El día 21 estuvo nublado y llovió de 13 30 a 14 hs, por lo que el cambio de fases se demoró notablemente (Fig 4)

Algunas flores que presentaban estigmas pequeños, pardos, y otras con estigmas aparentemente normales, mantenían durante todo el día los estilos paralelos o formando ángulo agudo con el eje floral, por encima de las anteras (Fig 4)

Néctar la Fig 4 muestra la influencia de las remociones En la primera extracción se detectó un máximo (excepto el día 25) A las 17 hs el volumen fue menor Entre las 19 y 21 hs fue igual o mayor al de las 17 hs, sólo el día 25 superó a la primer extracción Después de las 21 hs, el volumen fue inferior a las extracciones anteriores Diariamente se producía un descenso en el porcentaje de azúcares totales a lo largo de la antesis, entre 50 y 30% (Fig 4) Los factores meteorológicos no afectaban estas variaciones (cfr día 21 vs el resto, Figs 4 y 5)

Según la Fig 6, la secreción es continua, mayor entre las 14 y 17 hs Si se compara con la curva de extracción, el volumen total es menor, por lo tanto la tasa instantánea de producción es más veloz cuando se realizan remociones

III *Visitantes florales legítimos* (Fig 7)

Hymenoptera

Xylocopa (Anthophoridae, Xylocopini), "abejorros" las hembras de tres especies (*X ordinaria* Smith, *X nigrocincta* Smith y *X augusti* Lepeletier) visitaron las flores *X ordinaria* y *X nigrocincta* visitaron todas las fases florales diaria y frecuentemente Individuos de *X augusti* visitaban general-

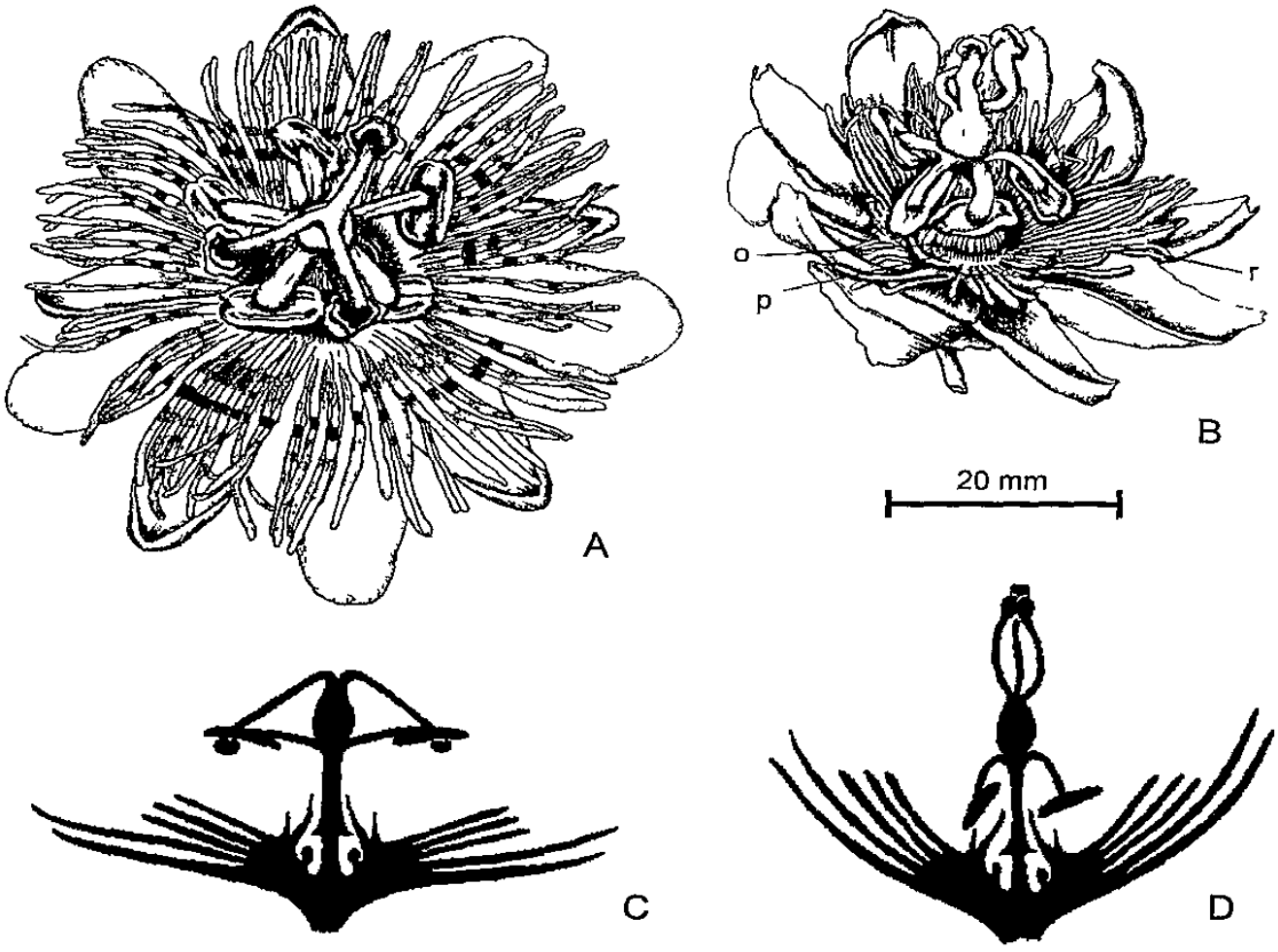

Fig 3 - Fases florales. A' flor en fase 2 B flor en el final de la fase 3, con algunos *radii* comidos C-D esquemas correspondientes a A y B, respectivamente, o, *operculum*, p, *pali*, r, *radii* El patrón de coloración de la corona no se detalla en B debido a que no sufre cambios durante la antesis De *Amela Garcia 1*

mente flores en fase 2, se aferraban a los radii con las patas, y con las piezas bucales separaban el *operculum* del limen, tocando las anteras y los estigmas (que estaban a la altura o por debajo de éstas) con el dorso de la cabeza y del tórax (la altura máxima de este último coincide con el espacio entre las anteras y los *radii*) (Tabla 1) A veces se movían describiendo un semicírculo, rozando otras anteras y estigmas Generalmente los individuos de *X ordinaria* y *X augusti* no traían polen en la cabeza y el tórax cuando arribaban a las flores, en cambio aquéllos de *X nigrocincta* sí

En cada visita a una planta exploraban o inspeccionaban todas las flores, libando en 10 ó más Varios individuos de *X ordinaria* y *X nigrocincta* después de libar se limpiaban el polen transferido, con ambas patas I al mismo tiempo, quedando una línea longitudinal de polen en el centro del tórax Realizaban esta tarea sobre las flores o plantas adyacentes Algunos volvían a libar, cubriéndose de polen otra vez Raramente individuos de las tres especies inspeccionaban *Leonurus sibiricus* L , algunos de *X ordinaria* también inspeccionaban *Solanum chroniotrichum* (Bitter) Morton Los días 12 y 13 *X ordinaria* exploró antes de que las flores abrieran Entraron en flores cerradas (antesis iniciada el día anterior) y también intentaron perforarlas desde fuera El día 13 se introdujeron en algunas

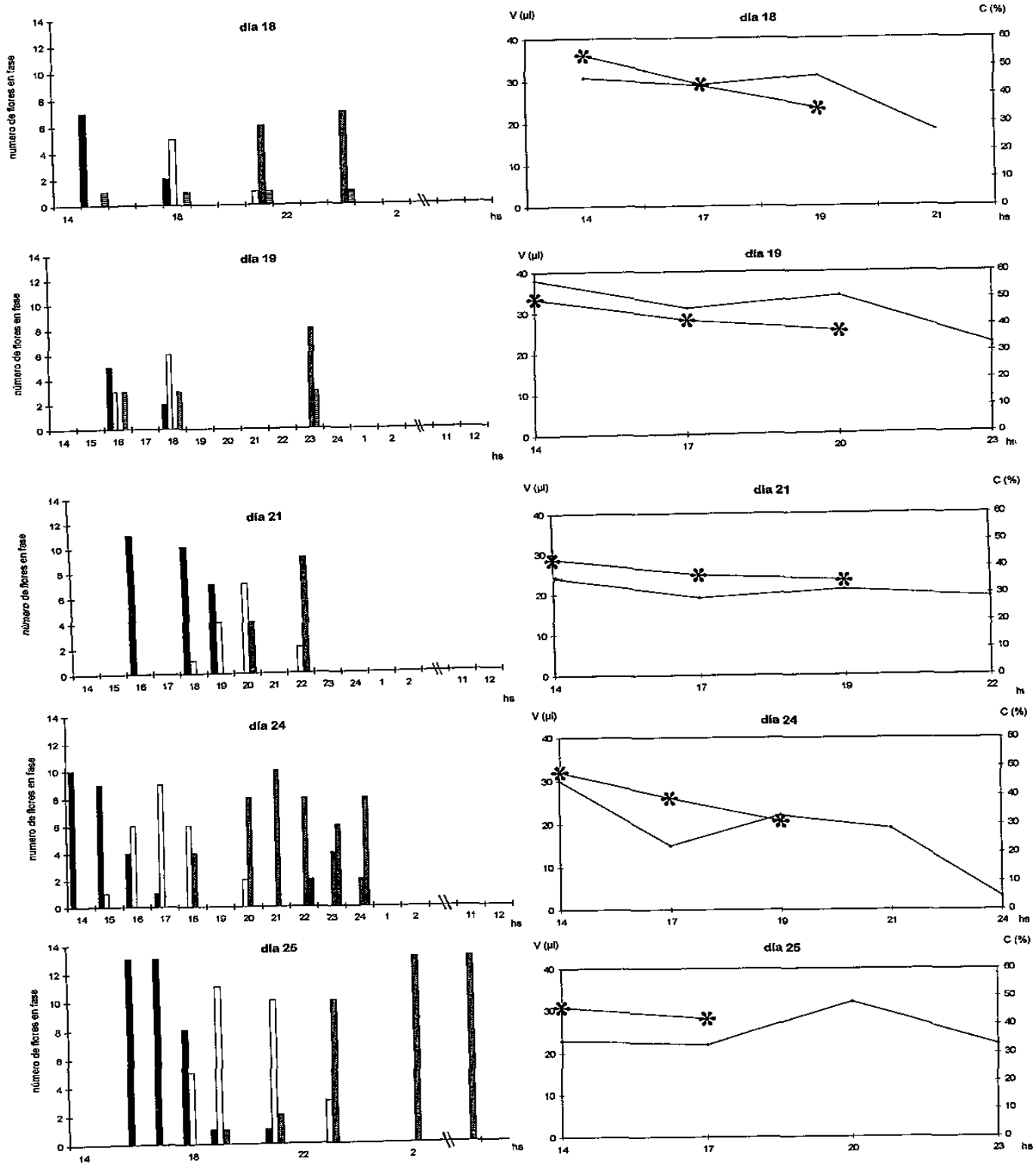

Fig 4 - Sucesión de las fases florales (izquierda) y volumen y concentración del néctar (derecha) Referencias en negro, fase 1, en blanco, fase 2, en gris, fase 3, rayado oblicuo, flores cerradas, rayado horizontal, flores sin movimiento estilar, curva con puntos = volumen, curva con asteriscos= concentración

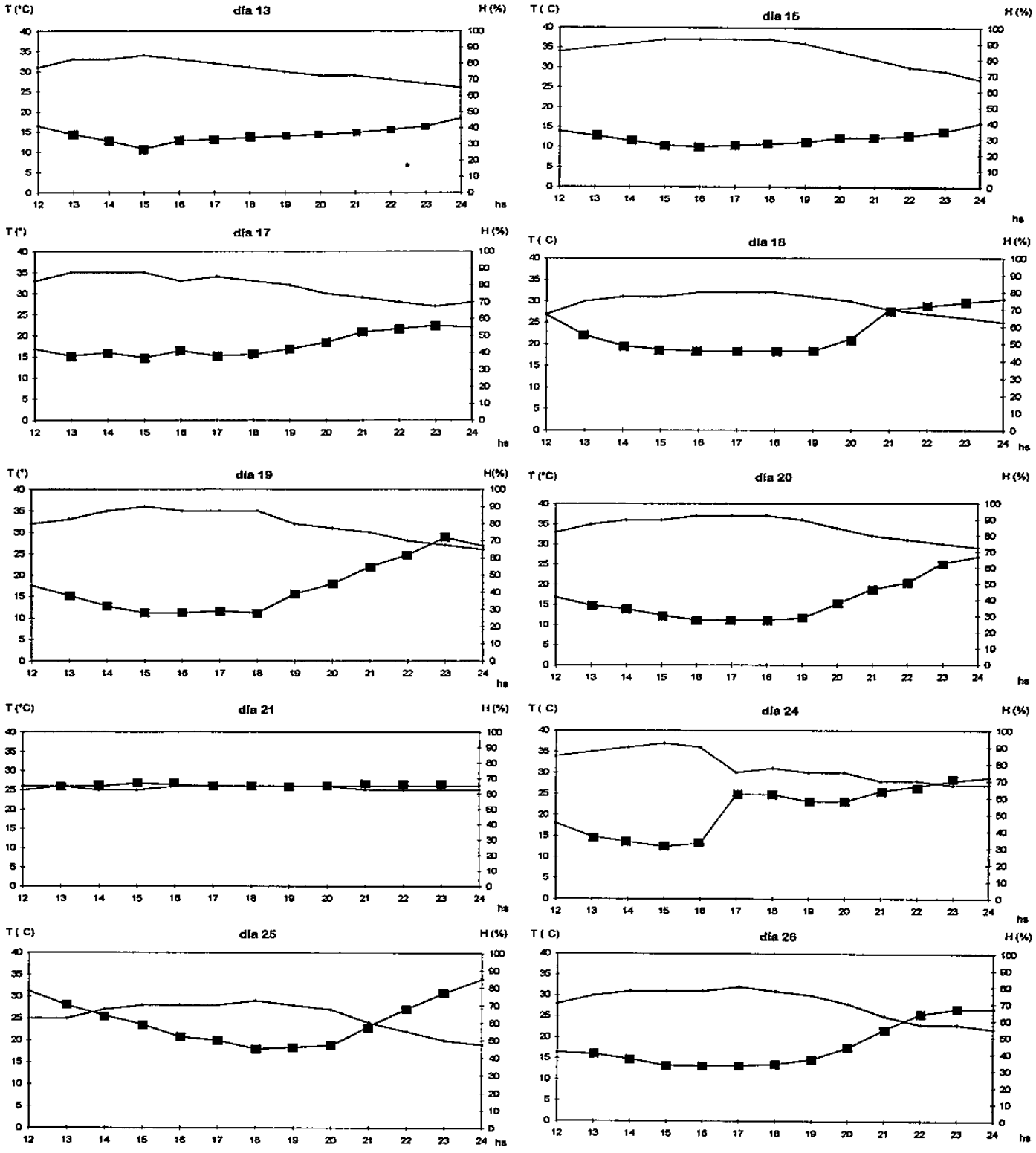

Fig 5 - Condiciones meteorológicas Referencias T (°C), curva con puntos = temperatura en grados centígrados, H (%), curva con cuadrados = humedad relativa ambiente

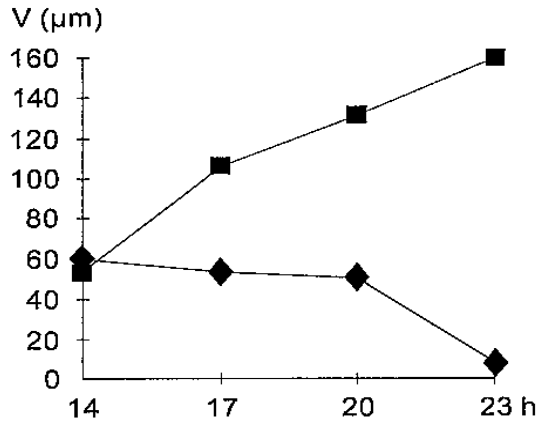

Fig 6 Néctar Referencias curva con cuadrados= patrón de secrecion, curva con rombos = efecto de la extracción, V= volumen

flores a punto de abrir separando las piezas del perianto El día 17 y los sucesivos, aparecieron algunos ejemplares marcados de *X ordinaria* y *X nigrocincta* Un individuo de *X ordinaria* visitó la planta durante varios días, más de una vez cada jornada Individuos de *X nigrocincta* y *X augusti* desplazaban a *X ordinaria*

Centris spp (Anthophoridae, Centridini) machos y hembras de *Centris* sp y *C tarsata* Smith visitaron las flores en todas las fases florales, sin preferencia por alguna Se posaban sobre la corona y rozaban las anteras (y los estigmas que estaban a la altura o por debajo de éstas) con el dorso del tórax, al inclinarse para separar el *operculum*, aunque la altura máxima del tórax es menor que el espacio entre las anteras y los *radii* (Tabla 1) Generalmente exploraban o libaban una o dos flores por vez Individuos de *C tarsata* volaban bastante tiempo en zig-zag frente a flores cerradas o abiertas El ejemplar de *Centris* sp marcado regresó solamente una vez el día 18 Los individuos de *Centris* no se posaban en las flores donde había uno de *Xylocopa* spp , además, se retiraban si alguno de éstos se aproximaba

Florilegus melectoides (Smith) (Anthophoridae, Eucerini) las flores fueron visitadas por un individuo sólo un día Rozaba las anteras (y los estigmas que estaban a la altura o más bajos que éstas) con el dorso del tórax, al moverse cuando intentaba separar el *operculum* con dificultad, aunque la altura máxima del tórax es menor que el espacio entre las anteras y los *radii* (Tabla 1) Luego recorría la corona describiendo un semicírculo Visitaba aproximadamente tres flores por vez No interfería con *X ordinaria* si estaban en la misma flor

Ptiloglossa sp (Colletidae) un individuo visitó la planta sólo un día La altura máxima del tórax es menor que la distancia entre anteras y corona (Tabla 1) pero rozó las anteras (y los estigmas que estaban a la altura o por debajo de estas) al libar

Lepidoptera

Sphingidae dos especies visitaron las flores, sólo se pudo capturar, identificar y describir el mecanismo de visita de una (*Erinnyis ello* L) Las visitas comenzaban a las 20 10 hs y se registraron en forma discontinua hasta pasada la medianoche Libaban aleteando, apoyando las patas I y II sobre los *radii* Introducían la espirítrompa entre los filamentos de las anteras y los del *operculum*

Aves

Chlorostilbon aureoventris (Trochilidae) visitaron las flores en todas las fases florales Libaban introduciendo el pico entre los filamentos estaminales y los del *operculum*, mientras aleteaban sin posarse, no se pudo observar que rozaran las anteras ni los estigmas debido a la rapidez de sus movimientos pero es probable que lo hagan A veces libaban mas de una vez la misma flor, aleteando frente a ella entre libaciones Visitaban en promedio 10 flores por vez Desplazaban a *Centris* sp y eran desplazados por *X nigrocincta*

IV *Visitantes legítimos y condiciones meteorológicas*

Las condiciones meteorologicas no parecían afectar las visitas, con la excepción del día 15, en que el lapso de humedad baja y temperatura alta fue mayor (T°> 30°C hasta las 23 hs y humedad < 30% hasta las 20 hs), la velocidad del viento de 7 km/h, y sólo hubo 3 especies de visitantes (cfr Figs 5 y 7) El día 24 fue el más ventoso (v=10,5 km/h), sin embargo la diversidad de visitantes duplicó la del día 15 Con la puesta de sol (20 hs) finalizaba la actividad de los visitantes diurnos y comenzaba la de los nocturnos (Fig 7)

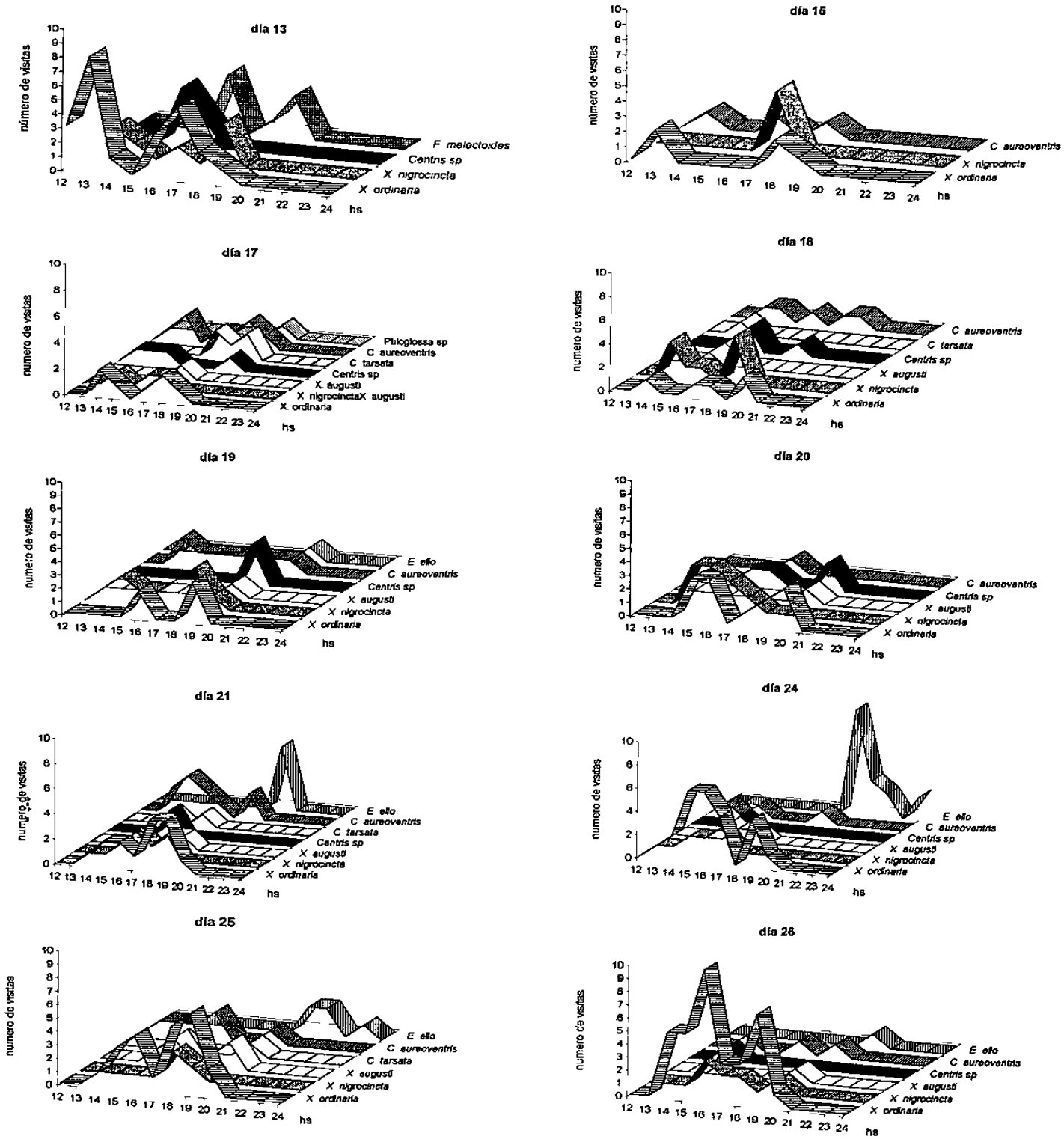

Fig 7 - Frecuencia de los visitantes florales legítimos

V *Visitantes florales ilegítimos*

Coleoptera

Cacoscelis sp (Chrysomelidae, Halticinae) estaban permanentemente sobre la planta, ya que les sirve de alimento, lugar de cortejo, de limpieza y oviposición (esta última se produce en el suelo, cerca del tallo principal) Frecuentemente varios individuos estaban en forma simultánea sobre una misma flor Tanto machos como hembras permanecían bastante tiempo sobre las flores durante la antesis, comiendo la corona, los estambres, estigmas, estilos, el ovario y menos frecuentemente la corola y el cáliz A veces comían dentro de flores cerradas Tenían polen sobre las patas, el aparato bucal, y prácticamente en todo el cuerpo, debido al intenso merodeo en las flores

Aparentemente no se trasladaban de un individuo a otro de *P mooreana* Cuando eran disturbados por *Xylocopa* spp saltaban a la vegetación vecina o al suelo, y volvían a la planta

Acanthonycha sp (Chrysomelidae, Halticinae) eran menos abundantes que la especie anterior, se encontraban en las partes vegetativas y sobre las flores (comiendo los *radii*)

Systena sp (Chrysomelidae, Halticinae) estaban permanentemente sobre la planta, aunque eran más activos de noche Comían los *radii*, estigmas y estilos

Euphoria lurida (Scarabaeidae, Cetoninae) poco frecuentes, se ubicaban cabeza abajo entre los *pali* y el *operculum*, rompían la base de este y accedían al néctar Se desplazaban sobre la corona y perforaban el *operculum* en más de un lugar

Staphylinidae los adultos se hallaban permanentemente en las flores, entre la base de los pétalos y *radii*, sobre los sépalos o entre la base de los sépalos y pétalos Había varios individuos por flor Comían el polen que caía sobre estos ciclos debido a la actividad de otros visitantes Sólo una vez se halló uno sobre una antera

Lepidoptera

Agraulis vanillae maculosa (Heliconiidae, Ithomiinae) acudían a las flores entre las 10 y 20 hs Empleaban mucho tiempo intentando libar entre los *pali* y la base del *operculum*

Pieridae visitaban frecuentemente la planta entre las 16 y las 18 20 hs También se los encontró sobre flores de muchas otras especies, en gran cantidad Intentaban libar del mismo modo que la especie anterior

Hesperidae un ejemplar visitó dos flores un día Libaba introduciendo la espiritrompa entre los filamentos del *operculum* sin contactar anteras ni estigmas

Papilio thoas (Papilionidae) un individuo visitó la planta el día 17, mientras lloviznaba, libó sin contactar anteras ni estigmas

Thecla sp (Lycaenidae) un ejemplar intentó libar el día 26 a las 19 20 hs

Tanto *Agraulis vanillae maculosa* como los Piéridos generalmente se retiraban de las flores cuando llegaba *Xylocopa* spp (a veces éstos no se posaban debido al movimiento de las alas de los Lepidópteros)

Sphingidae diurno varios individuos libaban en *Morrenia odorata* (Di Iorio, com pers) Uno solo visitó *P mooreana* el dia 17, cuando estaba nublado y llovía Libaba al vuelo sin rozar las anteras ni los estigmas

Microlepidópteros visitaban la planta a partir de las 20 hs Algunos introducían su espiritrompa entre los segmentos del *operculum*, sin rozar los ciclos sexuales, debido a su pequeño tamaño Una especie la introducía entre los *radii*, los *pali* y la base del *operculum*, y por las roturas de este último Ocasionalmente se los veía con el extremo de la cabeza opuesto al centro de la flor A veces parecían libar introduciendo la espiritrompa entre los segmentos del *operculum*

Thysanoptera estaban sobre los sépalos, y entre los pétalos y la base de la corona

Blattodea por la noche, cucarachas de una especie no identificada comian los *radii*

Hymenoptera

Pseudaugochloropsis sp (Halictidae) varios individuos intentaron libar con la cabeza hacia abajo, introduciendo el aparato bucal entre los filamentos del *operculum*, sosteniéndose de éste y del androginóforo con las patas La altura del tórax (Tabla 1) no era suficiente para rozar las anteras cuando se posaban sobre la corona, pero a causa de sus movimientos, el polen era transferido al dorso del tórax y abdomen, no se observó que rozaran los estigmas Visitaban pocas flores por vez, las visitas a cada una eran prolongadas

Apis mellifera (Apidae): había colmenas a unos 100 m de la planta. Cuando visitaban las flores, las abejas no rozaban los estigmas, y raramente tocaban las anteras porque la altura máxima del tórax no es suficiente para rozarlas (Tabla 1). Intentaban libar con su cuerpo perpendicular a los *radii*. No tenían fuerza para separar el *operculum*, a veces introducían el aparato bucal en las roturas de éste. Ocasionalmente se metían entre corona y pétalos, recorriendo las flores durante un lapso prolongado, incluso zonas adyacentes a las mismas. Sus visitas eran escasas y recorrían pocas flores por vez.

Formicidae: varias especies de hormigas (algunas de ellas pertenecientes al género *Camponotus*) caminaban sobre las flores durante las horas de oscuridad, a veces mordiendo o lamiendo partes comidas de la corona y del ovario No interferían con los esfíngidos Durante el día algunas de esas especies recorrían permanentemente los tallos y libaban los nectarios extraflorales (del limbo, peciolares y estipulares), espantando o molestando a los fitófagos (crisomélidos y orugas de *Agraulis vanillae maculosa*) y a la gran cantidad de especies de Diptera que también los liban.

VI. *Parásitos*

De las piezas florales persistentes de 10 ovarios maduros, 5 presentaban larvas en las cámaras nectaríferas. Varias flores en las que se encontraron las larvas tenían las anteras "roídas"; en una estaba perforada la base del androginóforo, adyacente a la cámara nectarífera. Se observaron adultos de Lonchaeidae oviponiendo en pimpollos medianos

VII. *Interferencias y daños en las flores y frutos*

En varios estigmas se encontraron escamas de *Agraulis vanillae maculosa* Los estigmas, las anteras y los *radii* fueron las piezas más comidas. La mayor cantidad de daño ocurrió durante el día de antesis y el posterior. En las flores con estigmas comidos por *Cacoscelis* sp. generalmente no desarrolla el ovario (Tabla 3).

Frugívoros no dispersores como *Gymnetis* sp. y *Euphoria lurida* (Scarabaeidae, Cetoninae) comían frutos maduros de *P. mooreana* Di Iorio (1993) cita a *Dorcacerus barbatus* (Coleoptera, Cerambycidae) realizando la misma actividad. De frutos coleccionados en años anteriores emergieron ejemplares de Tephritidae y Drosophilidae (Diptera).

VIII. *Transporte polínico*

El polen de *P. mooreana* constituye 90-100% de la carga de las especies incluidas en la Tabla 2.

DISCUSIÓN

Sistema reproductivo: *Passiflora mooreana* mostró un bajo grado de autocompatibilidad cuando se indujo la autogamia, concordando con la autoincompatibilidad observada por Nishida (1958), Corbet & Willmer (1980), Chandra (1976), Sazima & Sazima (1989) y Akamine & Girolami (1957) en otras especies del mismo subgénero. El mayor número de semillas obtenidas de las flores en que se indujo xenogamia que en las testigo puede deberse a haber colocado más polen sobre los estigmas que el que transfieren los polinizadores.

Escobar (1985) señaló que *P. manicata* (Subgén. *Manicata*) es autocompatible; sin embargo, esta autora comentó la existencia de "semillas pequeñas" (más numerosas en las autofecundaciones). El presente estudio indica que podrían ser óvulos no fecundados. El crecimiento de la pared ovárica resultado de apomixis, autogamia espontánea, autogamia inducida y geitonogamia, podría constituir una estrategia de la especie para repartir la atención de los frugívoros no dispersores entre esos frutos falsos (si no son abortados) y los frutos verdaderos.

Según la razón P/O, *P mooreana* sería xenógama facultativa-autógama facultativa. La alta autoincompatibilidad encontrada (xenogamia obligada), confirma que muchas especies autoincompatibles no responden a la clasificación de Cruden (1977). Según Van der Pijl (1954), de la especialización entre abejas y flores resulta una polinización más eficiente con menos pérdida de polen. Quizás la baja relación P/O esté relacionada con la transferencia eficiente que parece realizar *Xylocopa* spp., y no resulta necesaria una gran producción de polen.

Patrón de coloración. en el espectro visible, las numerosas bandas concéntricas de los *radii* y el *operculum* forman una figura que corresponde a la de gran intensidad de la clasificación de Barth (1991); sin embargo, en el espectro UV las 3 bandas concéntricas (desde el centro hasta los bordes: negra, blanca, gris) forman una figura de baja intensidad. Este autor indicó la preferencia de los himenópteros por este tipo de figuras mientras resalten del fondo. Estos patrones constituyen las guías de

Tabla 1.- Visitantes diurnos con probabilidad de contacto nototribo Medidas clave en la transferencia de polen (en mm) N = número de observaciones individuales; F2 = fase 2, E1 = estigmas en fase 1; E2 = estigmas en fase 2.

	Medidas de los visitantes florales		N
	Longitud del cuerpo	Altura del tórax	
Xylocopa ordinaria	19,5 ± 1,0	7,2 ± 0,5	4
Xylocopa nigrocincta	21,7 ± 0,6	7,5 ± 0,5	3
Xylocopa augusti	20,0 ± 0,0	8,0 ± 0,0	2
Centris sp	11,7 ± 1,5	4,2 ± 0,3	3
Centris tarsata	12,8 ± 1,9	5,7 ± 0,3	3
Florilegus melectoides	6,0	5,0	1
Ptiloglossa sp	18,0	6,0	1
Pseudaugochloropsis sp	8,5 ± 1,0	2,7 ± 0,3	4
Apis mellifera	10,0 ± 1,0	3,8 ± 0,3	3
	Medidas de *Passiflora mooreana*		
Longitud de los radii (sitio de aterrizaje)	20,3 ± 1,4		10
Distancia entre las anteras en F2 y la corona		8,0 ± 0,6	50
Distancia entre la corona y E1		14,2 ± 2,5	6
Distancia entre la corona y E2		8,2 ± 2,2	24

néctar, donde el *operculum* es el indicador del acceso.

Tipo morfológico· por la presentación de sus atractivos, las flores de *Passiflora* son consideradas como "bowl-shaped" del sistema de Faegri & Van der Pijl (1979 90). La transferencia polínica a los visitantes legítimos es nototriba. Las flores de *P mooreana* por su morfología y por el comportamiento de *Xylocopa* spp., quedan incluídas en la caracterización de "flores de *Xylocopa*" hecha por Van der Pijl (1954), si bien reciben otros visitantes que pueden ser considerados polinizadores; éstos (*Centris* spp., *Chlorostilbon aureoventris* y *Erinnyis ello*) también tienen fuerza y habilidad para acceder al néctar en forma legítima.

Fases florales· si bien los movimientos estilares están influidos por la temperatura y la humedad, coincidimos con Janzen (1968) en que estos movimientos se encuentran asociados a la actividad de los polinizadores pero no condicionados por ellos La sucesión de las fases florales está influida por los cambios en la temperatura y la humedad, a diferencia de lo observado por Corbet & Willmer (1980) en *P. edulis* La existencia de flores que no descienden sus estigmas hace que la especie sea funcionalmente andromonoica. Akamine & Girolami (1957) y May & Spears (1988) también observaron estos tipos de flores en *P. edulis* y en *P. incarnata*, respectivamente.

Néctar: Corbet & Willmer (1980) observaron en *P. edulis* (melitófila) que la concentración del néctar se incrementaba desde las 11 hasta las 18 hs , disminuyendo al día siguiente Atribuyeron el primer hecho a secreción continua y el segundo a dilución por la elevada humedad nocturna En *P. mooreana*, las extracciones estimulan la producción, pero la concentración y los volúmenes disminuyen a medida que progresa la antesis Percival (1961) detectó variaciones en la proporción relativa de los azúcares del néctar de *P. caerulea* y *P. mollissima*, sin aclarar si los cambios ocurren a lo largo de la antesis o entre individuos. Comprobó que este fenómeno está asociado con nectarios protegidos. La mayor concentración de hexosas en la fase 3 de *P mooreana* sería indicio de que se produce un cambio en la composición durante la antesis, resta determinar qué factores inciden en ello.

Visitantes diurnos legítimos. los principales polinizadores de *P mooreana* son las 3 especies de *Xylocopa* y las 2 de *Centris*, por su tamaño y actividad al libar, y porque actuaban en todas las fases florales *X. augusti* comenzaba su actividad más

tarde. Dado que *Xylocopa* spp. visitaban muchas flores de una misma planta, producirían geitonogamia, probablemente por eso las flores testigo produjeron frutos con pocas semillas A pesar de que las especies de *Centris* transportaban menos polen que las de *Xylocopa* pueden ser buenos polinizadores dado que visitaban pocas flores por planta; sin embargo eran menos frecuentes Akamine & Girolami (1957) señalaron para *P. edulis* la necesidad de distribuir los ejemplares a corta distancia en las plantaciones, para obtener fecundación cruzada. En el área estudiada los individuos en flor se encontraban muy distantes, por lo tanto la probabilidad xenogamia era reducida, además aunque los abejorros eran abundantes visitaban flores de otras especies.

Corbet & Willmer (1980. 664) concluyeron que el polen de *P. edulis* es "inaceptable" para *X mordax*, pues señalan que eliminaban gran parte de su cuerpo quedando sólo una franja en el dorso de la cabeza y del tórax, que era aprovechado por las plantas para obtener fecundación cruzada. El polen de *P mooreana*, por sus contenidos, es nutritivo, y aceptable para las especies de *Xylocopa* y *Centris* involucradas, ya que se lo encontró en las patas colectoras, y se deduce que lo utilizan para el aprovisionamiento de sus nidos. El polen remanente en el dorso del cuerpo es transferido entre flores

Según Janzen (1968) los visitantes de *P. foetida* fijan la ubicación de las flores El presente experimento de marcado muestra fidelidad de *Xylocopa* spp y *Centris* spp a la planta El desplazamiento producido por individuos de *Xylocopa* spp a los de *Centris* spp. no afectaría la polinización de *P mooreana*, ya que ambos son visitantes legítimos. A pesar de que la concentración del néctar no es la preferida por los colibríes según Cruden et al. (1983), la falta de oferta de otras especies seguramente condicionó las visitas de *C. aureoventris*, ya que estas aves son generalistas (Feisinger, 1990) Probablemente rozaban las anteras (y los estigmas en fase 2) con los lados del pico Sin embargo, producirían geitonogamia, ya que visitaban muchas flores de la misma planta. *Ptiloglossa* sp y *Florilegus melectoides* son polinizadores legítimos ya que rozaban los ciclos fértiles al moverse, y en el primero se encontró polen de *P mooreana*, sin embargo, fueron poco frecuentes.

Factores meteorológicos y actividad de los visitantes legítimos. Corbet & Willmer (1980) vieron que durante los días nublados la frecuencia de visitas era menor, a diferencia de nuestras observaciones. Los vientos no influyeron la actividad de los visitantes porque fueron moderados (la velocidad mínima fue de 3 km/h y la máxima de 10,5 km/h) y porque los insectos grandes como *Xylocopa* spp. tienen gran capacidad de vuelo Sólo cuando la temperatura es muy alta y la humedad muy baja, se produce un brusco descenso en la diversidad de visitantes

Visitantes diurnos ilegítimos: *Pseudaugochloropsis* sp y *Apis mellifera* actuarían como ladrones secundarios de polen, ya que se impregnaban accidentalmente el dorso del tórax mientras intentaban libar, sin rozar los estigmas. Su comportamiento no evidencia adaptación a las flores. El esfíngido diurno no es polinizador debido a que no rozaba estambres ni estigmas; se supone que es ladrón de néctar poco frecuente, igual que *P thoas* y la especie de Hesperidae.

El resto de los lepidópteros diurnos y los microlepidópteros no son ladrones de néctar porque no lograban acceder al mismo. La gran afluencia de *A. vanillae maculosa* y de piéridos en 1994 podría deberse a la escasa oferta de néctar en el área, ya que años anteriores (con mayor diversidad de especies en flor) no intentaban libar en *P. mooreana* a pesar de haber sido igualmente abundante y de ser el sitio de oviposición de *A. vanillae maculosa*. La presencia de las mariposas en las flores puede influir negativamente en la polinización cruzada de *P. mooreana* al espantar a los visitantes legítimos con el movimiento de las alas. Las escamas de *A. vanillae maculosa* en los estigmas puede reducir la efectividad de recepción de polen. *E. lurida* robaba polen como consecuencia de su actividad y muy probablemente néctar a través de las roturas que practicaba en el *operculum*.

Visitantes nocturnos: las visitas de los Sphingidae coinciden con la concentración de néctar preferida por esta familia (Cruden et al , 1983). La actividad de *E. ello* y el polen de *P. mooreana* en su espiritrompa indican que podría ser polinizador; en ese período la mayoría de las flores se encuentra en fase 3 Es probable que los estigmas en esa fase sean rozados cuando el esfíngido evierte la espiritrompa, depositando el polen transferido por otras flores, y es así el único visitante capaz de rozarlos cuando se hallan por encima de las anteras. La importancia de esta especie radica en que polinizaría

Tabla 2 - Polen transportado por los visitantes florales de *Passiflora mooreana.*

	Cabeza (dorso)	Tórax (dorso)	Abdomen (dorso)	Tórax (ventral)	Abdomen (ventral)	Patas I	Patas II	Patas III
Xylocopa augusti	*P mooreana* *Solanum* *Leonurus sibiricus*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*			*Solanum*
Xylocopa ordinaria	*P mooreana* *Bassovia breviflora* *Solanum* *Salpichroa origanifolia* *Helianthus* *Schinus* Cactaceae	*P mooreana* *Bassovia breviflora* *Solanum* *Salpichroa origanifolia* *Helianthus* *Schinus* Cactaceae	*P mooreana*		*P mooreana* *Solanum*	*P mooreana* *Solanum*	*P mooreana* *Solanum*	*Solanum* *Cestrum parqu*
Xylocopa nigrocincta	*P mooreana*	*P mooreana* *Solanum*	*P mooreana* *Solanum*			*P mooreana* *Capparis tweediana*	*P mooreana*	*P mooreana* *Solanum* *Brassica* *Chenopodium*
Centris sp , *C tarsata*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*
Ptiloglossa sp		*P mooreana* *Solanum*						
Apis mellifera	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P. mooreana*	*P mooreana* *Solanum*
Pseudaugochloropsis sp		*P mooreana*	*P mooreana*		*P mooreana*			*P mooreana*
Euphoria lurida		*P mooreana* [a]	*P. mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana*	*P mooreana* [a]	*P mooreana*
Erinnys ello	*P mooreana* (antenas y espiritrompa)							

[a] Polen mezclado con sustancia aglutinante

aquellas flores que no fueron fecundadas durante las horas de luz. Como los abejorros polinizan la mayoría de las flores, la actividad del esfíngido sería relevante en las situaciones de baja densidad de aquéllos (mencionadas por Corbet & Willmer, 1980; Sazima & Sazima, 1989) debidas a la escasez de sitios para nidificar, o a interacciones negativas con otras especies Si bien no transportaban tanto polen como *Xylocopa* spp. y *Centris* spp., alguna visita no efectiva del esfíngido (robo de néctar) no afectaría demasiado, ya que la antesis finaliza en ese lapso. Habría que observar durante toda la noche y en un período con más especies que ofrecen néctar para conocer mejor la actividad de ambos esfíngidos, y decidir si esa gran afluencia se da en tales condiciones o sólo es un comportamiento oportunista, mencionado para este grupo por Haber & Frankie (1989).

Interferencias y daños en las flores y frutos: el daño causado por los Blattodea a la corona no sería importante, ya que durante su actividad las flores se encuentran en fase 3 o cerradas. Los estigmas de *Passiflora* spp., según Heslop-Harrison y Shivanna (1977) son secos y con papilas unicelulares, ricos en proteínas Posiblemente constituyen una fuente proteica para los crisomélidos En las flores con los 3 estigmas comidos por *Cacoscelis* sp., el desarrollo del fruto depende de que las flores hayan sido fecundadas antes de sufrir el daño. Las larvas de Lonchaeidae probablemente se desarrollan hasta algunos días después de la antesis. Sus fuentes de alimento podrían ser el polen y el néctar. El daño a la base del androginóforo pudo producirse en la búsqueda de un lugar para empupar. La destrucción parcial producida por los crisomélidos (ladrones primarios de polen) y las larvas de Diptera (ladrones primarios de polen y néctar) actuaría en desmedro de la eficiencia reproductiva.

Las hormigas constituirían una defensa contra los insectos herbívoros.

Tabla 3.- Influencia del daño producido por *Cacoscelis* sp. en la producción de frutos de *Passiflora mooreana*.

Número de flores observadas	Número de flores con algún estigma comido	Número de flores con el ovario comido	Número de flores con el ovario crecido	Porcentaje de ovarios crecidos
20	13	4	14	70

Tabla 4.- Resultados de los tratamientos aplicados al estudio del sistema reproductivo.

Tratamientos	Número de					Porcentaje de	
	pimpollos marcados	ovarios crecidos totales	ovarios crecidos con semillas	semillas por fruto	semillas por placenta	frutos	semillas por fruto
Testigo	40	33	32	47 ± 35	24 ± 4; n= 34	80	25 ± 20
Xenogamia inducida	33	13	13	51 ± 64	32 ± 3, n= 28	39	28 ± 38
Autogamia inducida	33	3	1	5 ± 7	3 ± 1, n= 23	3	2 ± 3
Autogamia espontánea	32	1	0	0	0	0	0
Geitonogamia	8	3	0	0	0	0	0
Agamospermia	7	2	0	0	0	0	0

CONCLUSIONES

1. *P. mooreana* es melitófila, polinizada durante las horas de luz por *Xylocopa ordinaria*, *X. nigrocincta*, *X. augusti*, *Centris tarsata* y *Centris* sp., y probablemente por *Chlorostilbon aureoventris*. Resta confirmarse si, durante las horas de oscuridad, *Erinnyis ello* poliniza aquellas flores en fase 3 que aún ofrecen néctar.

2. La antesis dura un día, su extensión dependen de las condiciones meteorológicas.

3 Se distinguieron 3 fases florales. la primera, dadora de polen; la segunda, dadora y receptora; la tercera, principalmente dadora. La coexistencia de flores en fase 2 con flores en fase 1 durante las horas de luz, y con flores en fase 3 durante la noche, indica que esta especie ha desarrollado un mecanismo para obtener fecundación cruzada aprovechando distintos visitantes.

4 Las bandas concéntricas en el espectro UV y en el visible constituyen guías de néctar.

5 El crecimiento de la pared ovárica puede producirse sin polinización previa.

6. Como ladrones de néctar actuarían el esfíngido diurno, *Papilio thoas*, la especie de Hesperidae, las larvas de Lonchaeidae, *Euphoria lurida* y los lepidópteros diurnos y microlepidópteros que acceden al mismo a través del *operculum* dañado Como ladrones de polen actuarían. *Apis mellifera*, *Pseudaugochloropsis* sp , *Cacoscelis melanoptera*, los estafilínidos y las larvas de Lonchaeidae.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen profundamente al Dr A. O Bachmann y al Ing Agr R. A Palacios por la lectura crítica del manuscrito y las valiosas sugerencias brindadas A la Srta E. Schaab, a los Sres. J L. Telma y O. Gonzáles, y al Lic. O R. Di Iorio por su inapreciable ayuda durante las observaciones de campo El último determinó los coleópteros y parte de los lepidópteros. A la Lic N Deginani y al Dr. A Roig Alsina por las determinaciones de *Passiflora* y de los himenópteros, respectivamente Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas por el subsidio BID-CONICET N° 548 con parte del cual fue realizado el presente estudio

BIBLIOGRAFÍA

Akamine, E. K & Girolami, G. 1957. Problems in fruit set in yellow passion fruit *Hawaii Farm Sci* April 3-5.

Arenas, P 1982 Recolección y agricultura entre los indígenas Maká del Chaco boreal. *Parodiana* 1: 171-243

Baker, H. G & Baker, I 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar, pp. 126-152, en Bentley, B & Elías, T (eds), *The biology of nectaries* Columbia Univ. Press, New York

Barth, F 1991 *Insects and flowers Biology of a partnership* Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey

Bosq, J. M 1943 *Segunda lista de coleópteros de la República Argentina dañinos a la agricultura* Ed. Min Agric Nac , Dir San Veg., Div. Zool Agric

Cabrera, A L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Arg. de Agric. y Jard.*, T 2, Fasc I., Ed Acme, Bs As.

Chandra, S. 1976 A review of recent research on the yellow passionfruit. *Fiji Agric J.* 38· 41-48

Corbet, S A. & Willmer, P G. 1980 Pollination of the yellow passionfruit· nectar, pollen and carpenter bees. *J. Agric. Sci* 95· 655-666

Cruden, R. W 1977. Pollen-ovule ratios a conservative indicator of breeding systems in flowering plants *Evolution* 31 32-46

——— , Hermann, S M. & Peterson, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution, pp 80-125, en Bentley, B & Elías, T (eds.), *The biology of nectaries.* Columbia Univ Press, New York.

Di Iorio, O. R. 1993. Plantas hospedadoras y oviposición de *Dorcacerus barbatus* (Oliv) (Coleoptera, Cerambycidae) en Argentina *Revista Brasil. Ent* 37 723-729.

Durkee, L. T , Gaal, D. J & Reisner, W H 1981 The floral and extrafloral nectaries of *Passiflora* I. The floral nectary *Amer J. Bot* 68. 453-462

Erdtman, G. 1952 *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms* The Chronica Botanica Co., Waltham, Mass

Escobar, L. A 1981 Experimentos preliminares en la hibridación de especies comestibles de *Passiflora Actual. Biol.* 10· 103-111.

———. 1985.Biología reproductiva de *Passiflora manicata* e hibridación con la curuba, *Passiflora mollissima. Actual. Biol* 14: 111-121.

Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979 *The principles of pollination ecology.* Pergamon Press, Oxford

Feisinger, P 1990 Interacciones entre plantas y colibríes en selvas tropicales *Bol Acad Nac. Ci. Córdoba, Arg.* 59· 31-54

Genise, J., Palacios, R. A , Hoc, P. S., Carrizo, R., Moffat, L., Mom, M. P , Agulló, M. A , Picca, P. & Torregrosa, S 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). II Fases florales y visitantes en el Distrito Chaqueño Serrano. *Darwiniana* 30 71-85

Greissl, R 1989 Vitality analysis of monadic & polyadic pollen grains using optical contrast-fluorescent microscopy *Scient & Techn. Informations* 15· 180-184

Haber, W. A. & Frankie, G W. 1989. A tropical hawkmoth community Costa Rican Dry Forest Sphingidae *Biotropica* 21: 155-172

Heslop-Harrison, Y & Shivanna, K R 1977 The receptive surface of the angiosperm stigma. *Ann Bot (London)* 41 1233-1258

Hoc, P. S , Di Stilio, V. S , Agulló, M A., Brizuela, M M., Palacios, R A , Hazeldine, P. & Genise, J.

1993.Biología floral de *Vigna longifolia* (Leguminosae, Phaseolae) *Darwiniana* 32 27-39.

Holmgren, P. K., Holmgren, N H & Barnett, L. C. 1990 Index Herbariorum. Part 1· The Herbaria of the World: 1-693 *Regnum Veg* , V. 120, 8 ed., N Y Bot Gard , New York.

Inouye, D W 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1253.

Janzen, D. H. 1968. Reproductive behaviour in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. *Behaviour* 32: 3-48

Johansen, D A 1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill, New York

Kelly, K. L. 1965. *ISCC-NBS color-name charts illustrated with centroid colors*. Standard Sample # 2106 Suppl. to Nat Bur. Standards Circ 553. U S Government Printing Office, Washington, D. C.

Killip, E. P 1938. The american species of Passifloraceae. *Publ. Field Mus Nat. Hist., Bot. Ser.* 19· 1-613.

May, P. G. & Spears, E E. 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). *Amer J Bot.* 75: 1830-1841.

Nishida, T. 1958. Pollination of the passionfruit in Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 51 146-149.

Parodi, L R 1959 *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 1. Ed. Acme, Bs. As.

Percival, M. S. 1961. Types of nectar in angiosperms. *New Phytologist* 60· 689-719

Puri, V. 1948. Studies in floral anatomy. V On the structure and nature of the corona in certain species of the Passifloraceae. *J Indian Bot. Soc.* 27: 130-149.

Sazima, M. & Sazima, I. 1978. Bat pollination of the Passion flower, *Passiflora mucronata,* in Southeastern Brazil. *Biotropica* 10· 100-109.

Sazima, I. & Sazima, M. 1989. Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea)· visitas, interaçoes e consequencias para polinizaçao do maracujá (Passifloraceae). *Revista Brasil. Ent.* 33: 109-118.

Tillet, S S 1988 Passionis Passifloris II. Terminología. *Ernstia* 48: 1-40.

Van der Pijl, L. 1954. *Xylocopa* and flowers in the tropics. 1. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* C 57: 413-423.

Vogel, S. 1990. Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. *Bol. Acad. Nac. Ci.* 59: 5-30

Original recibido el 5 de octubre de 1995, aceptado el 18 de diciembre de 1997

Copyright of Darwiniana is the property of Instituto de Botanica Darwinion. The copyright in an individual article may be maintained by the author in certain cases. Content may not be copied or emailed to multiple sites or posted to a listserv without the copyright holder's express written permission. However, users may print, download, or email articles for individual use.