

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



INSTITUTO DE BIOLOGIA

BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DA ESPÉCIE ARBÓREA

Citharexylum myrianthum Cham. (VERBENACEAE), POLINIZADORES

E UTILIZAÇÃO DO RECURSO FLORAL PELOS VISITANTES

-Vida, paixão e frutificação de uma florada...

MÁRCIA ALEXANDRA ROCCA-DE-ANDRADE

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a)
<i>Márcia Alexandra Rocca-de-Andrade</i>
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Marlies Sazima

ORIENTADORA: Prof.^a Dr.^a Marlies Sazima

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para
obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Campinas – 2001

UNIDADE	BQ
Nº CHAM.	R581b
TOVAD. BCI	48673
PRDG.	16-837102
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	30/04/02
Nº CPD	

CMO0166908-5

IBID 239031

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

R581b Rocca-de-Andrade, Márcia Alexandra
Biologia da polinização da espécie arbórea *Citharexylum myrianthum*
Cham.(Verbenaceae), polinizadores e utilização do recurso floral
pelos visitantes /Márcia Alexandra Rocca-de-Andrade. --
Campinas, SP:[s.n.], 2001

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

1. Polinização. 2. Esfingofilia. 3. Recurso floral. 4. Beija-flor.
I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Título.

Banca Examinadora:

Prof.^a Dr.^a Marlies Sazima

Marlies Sazima

Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo

Marco Aurélio Pizo

Prof. Dr. Rodolfo Antônio Figueiredo

Rodolfo Antônio Figueiredo

Prof.^a Dr.^a Eliana Regina Forni Martins

Eliana Regina Forni Martins

2021/2022

Para minha mãe e meus irmãos

... e para meu pai com carinho.

“A ndo devagar porque já tive pressa
E levo esse sorriso porque já chorei demais
Hoje me sinto mais forte, mais feliz quem sabe,
Eu só levo a certeza de que MUITO POUCO EU SEI,
OU NADA SEI
Conhecer as manhas e as manhãs
O sabor das massas e das maçãs
É preciso AMOR prá poder pulsar
É preciso PAZ prá poder sorrir
É preciso chuva prá FLORIR...”

Tocando em frente

- Almir Sater & Renato Teixeira

Agradecimentos

Versão rápida e sintética:

Gostaria de agradecer à Marlies não SÓ pela orientação, mas pelo apoio, carinho e amizade em todos os momentos diferentes deste trabalho e de meu mestrado.

Ao Programa de mestrado em Ecologia pelo IB da Unicamp, devo minha formação. À CAPES pela bolsa de mestrado, taxa de bancada e auxílio tese que possibilitaram minha estadia em Campinas, meu trabalho de campo e a impressão desta tese.

À Reserva Municipal da Mata de Santa Genebra agradeço a permissão de trabalhar na área, mas o acentuado efeito de borda que vem sofrendo a mata, visível também nas plantas quebradas de *Citharexylum myrianthum* e com muitas lianas na borda do brejo, impossibilitou o estudo nesta área. Ao Parque Estadual da Serra do Mar Núcleo Picinguaba pela oportunidade de trabalhar nesta unidade de conservação.

A todas as pessoas que permitiram que eu entrasse em suas propriedades, sempre facilitando o acesso às plantas de estudo. Em Campinas, agradeço ao Colégio Integração e em Picinguaba, aos moradores da Vila de Picinguaba e aos da trilha da Casa da Farinha.

Ao Bacu e ao Brown pela gentil identificação das borboletas e mariposas, estas pelas quais também me apaixonei.

Aos funcionários da manutenção do IB, que com muita prontidão sempre me ajudaram a chegar o mais próximo possível de “minhas” plantas, sempre se preocupando com minha segurança e com a praticidade de meu trabalho dentro do campus da Unicamp. A Ana do xerox do IB também ficou de olho pra ver se eu subia mas voltava... Aos funcionários do Parque Estadual da Serra do Mar Núcleo Picinguaba.

À minha mãe, Aninha e Celita pela confecção relâmpago dos saquinhos de pano para ensacar as inflorescências. Ao Arthur por topar perder algumas horas de sono ouvindo música e contando mariposas...

Ao SAE – Serviço de Apoio ao Estudante – por fazer juz ao nome e pelo carinho.

Aos amigos pela AMIZADE e por nos lembrar do “lado bom da Força” que sempre existirá... (Né, Cláudia?...)

Especialmente à minha família por todo o apoio que sempre me deu. Ao meu irmão mais velho pela amizade, por se fazer presente apesar da distância e cujo apoio de *hardware* foi essencial em todos os momentos deste trabalho. Ao meu irmão do meio pela amizade e pelo apoio de *software* de todas as horas. A minha mãe por tudo e mais um pouco... A empolgação de todos por virem me visitar mesmo sem eu poder lhes dar muita atenção, contentes em me ver trabalhando com “minhas” florzinhas.

Fazer observações geralmente é um trabalho solitário, mas tive muito boas companhias. Gostaria de agradecer ao Queen, Depeche Mode, A-ha, Pink Floyd, Marillion, Eric Serra, Phil Collins, “Grande Encontro” e tantos outros... Além destas companhias, graças ao meu Aiwa® e às minhas pilhas recarregáveis Panasonic®, agradeço às deliciosas leituras de Pianka, Oliver Sacks, Zweig & Wolf, Freeman & Herron e Carl Sagan, este sob a chuva, sol, estrelas e chuva de meteoros em Picinguaba...

À minha mãe de novo.

À sombra do tarumã por me acolher durante todo esse tempo.

À Unicamp, POR UM ENSINO PÚBLICO, GRATUITO E DE QUALIDADE.

CONTEÚDO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	xii
ABSTRACT	xiii
INTRODUÇÃO GERAL	xiv

CAPÍTULO 1 - BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *Citharexylum myrianthum* Cham. (VERBENACEAE), POLINIZADORES E VISITANTES

INTRODUÇÃO	3
MATERIAS E MÉTODOS	4
RESULTADOS	10
DISCUSSÃO	27

CAPÍTULO 2 - UTILIZAÇÃO DO NÉCTAR DE *Citharexylum myrianthum* Cham (VERBENACEAE) POR BEIJA-FLORES

INTRODUÇÃO	36
MATERIAS E MÉTODOS	38
RESULTADOS	42
DISCUSSÃO	57
CONCLUSÕES GERAIS	65
REFERÊNCIAS	
BIBLIOGRÁFICAS	67
APÊNDICES	73

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1 - BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *Citharexylum myrianthum* Cham. (VERBENACEAE), POLINIZADORES E VISITANTES

Figura 1: Intensidade de fenofase de floração dos 46 indivíduos de <i>Citharexylum myrianthum</i> na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP. As cores claras indicam baixa intensidade e as mais escuras, alta intensidade de floração. Notar que as estimativas não foram realizadas em dias consecutivos.....	11
Figura 2: Porcentagem dos 26 indivíduos masculinos de <i>Citharexylum myrianthum</i> (A) e dos 20 femininos (B) em intensidade baixa e alta de floração e sem flor ao longo de 11 dias não consecutivos na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP.....	11
Figura 3: Distribuição da altura estimada visualmente dos 46 indivíduos de <i>Citharexylum myrianthum</i> que floresceram na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP.....	12
Figura 4: Aspectos da biologia floral e reprodutiva de <i>Citharexylum myrianthum</i> . A, inflorescência; B, corte longitudinal de flor masculina (à esquerda) e de feminina (à direita) (2x); C, anteras de flor feminina (15x); D, gineceu de flor masculina (à esquerda) e de feminina (à direita) (7x); E, anteras de flor masculina (seta: estaminódio) (15x); F, estigma de flor feminina com grãos de pólen germinados e tubos polínicos (272x); G, tubos polínicos em óvulos (setas) em ovário de flor feminina (437x) e H, frutos maduros (F e G fotos de microscopia de fluorescência).....	13
Figura 5: Número de frutos formados em condições naturais de 30 infrutescências escolhidas ao acaso em um total de 28 indivíduos de <i>Citharexylum myrianthum</i> . Em 1, indivíduos de área urbanizada em Campinas; em 2, indivíduos da vila de Picinguaba e em 3, indivíduos da trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP.....	16
Figura 6: Volume médio de néctar acumulado em intervalos de quatro horas (as barras são o desvio padrão) em flores ensacadas de <i>Citharexylum myrianthum</i> da vila de Picinguaba, SP. Planta masculina no pico da florada e a feminina no final.....	17
Figura 7: Volume médio de néctar acumulado em flores de <i>Citharexylum myrianthum</i> ensacadas desde o estágio de botão até o início da manhã (0630-0730 h) e em flores que permaneceram ensacadas até 1100 h (as barras são o desvio padrão). Em A, flores de Campinas e em B, de Picinguaba, SP.....	18
Figura 8: <i>Aelopus titan</i> visitando flores de <i>Citharexylum myrianthum</i> em Campinas, SP.....	19
Figura 9: Frequências de visitas de mariposas no período noturno durante o pico de floração de um indivíduo masculino e de um feminino de <i>Citharexylum myrianthum</i> na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP, em três noites de observações. Em A, percentual de observações a cada 10 minutos sem registro de mariposas e com o registro de até 3 indivíduos (162 observações em cada indivíduo, masculino com média de 0,40 mariposas/observação e desvio padrão de 0,38, feminino com	

respectivamente, 0,63 e 0,55); em B, observações a cada 10 minutos foram agrupadas por hora, as barras mostram a média e o desvio padrão..... 20

Figura 10: Flores de *Citharexylum myrianthum* e visitantes diurnos. A, *Trigona spinipes* mordendo a base da corola para pilhar o néctar; B, flores pilhadas na base da corola; C, *Eupetomena macroura* visitando flores no topo da copa e D, visita legítima de *Coereba flaveola*..... 26

CAPÍTULO 2 - UTILIZAÇÃO DO NÉCTAR DE *Citharexylum myrianthum* Cham (VERBENACEAE) POR BEIJA-FLORES

Figura 1: Esquema da divisão espacial da copa de *Citharexylum myrianthum* em três pisos, inferior, intermediário e superior, e cada piso em quadrantes (3x3) para a localização das visitas de cada espécie de beija-flor às flores..... 40

Figura 2: Estudos durante a florada de *Citharexylum myrianthum* em três áreas: em I, número estimado de flores; em II, número de flores visitadas pelos beija-flores e em III, número de participações em interações agonísticas por dia de observação em três horários, A, B e C, respectivamente 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h. As áreas entre as linhas verticais tracejadas indicam em sequência as fases da florada, inicial, pico e final..... 43

Figura 3: Número de beija-flores observados durante florada de indivíduos de *Citharexylum myrianthum* em áreas urbanizadas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. Observações realizadas em três horários, A, B e C, respectivamente 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h. (Abreviações na Tabela 1). As áreas entre as linhas verticais tracejadas indicam em sequência as fases da florada, inicial, pico e final..... 46

Figura 4: Matrizes de interações agonísticas registradas por hora para as espécies observadas em visita a um indivíduo masculino de *Citharexylum myrianthum* em área urbanizada em Campinas (área 1), SP. Observações realizadas nas três fases durante a florada, inicial, pico e final, respectivamente 8 h, 13 h e 9 h de observação. Na vertical as espécies agressoras na interação e na horizontal, as agredidas (abreviações na Tabela 1). Os valores em negrito correspondem às interações intra-específicas. † Espécies não avistadas utilizando o recurso floral nesta fase da florada. Spp. se refere a espécies não reconhecidas durante as interações..... 48

Figura 5: Matrizes de interações agonísticas registradas por hora para as espécies observadas em visita a um indivíduo masculino e um feminino de *Citharexylum myrianthum* em área urbanizada em Campinas (área 2), SP. Observações realizadas nas três fases durante a florada, inicial, pico e final, respectivamente 15 h, 16 h e 13 h de observação. Na vertical as espécies agressoras na interação e na horizontal, as agredidas (abreviações na Tabela 1). Os valores em negrito correspondem às interações intra-específicas. † Espécies não avistadas utilizando o recurso floral nesta fase da florada. Spp. se refere a espécies não reconhecidas durante as interações..... 49

Figura 6: Matrizes de interações agonísticas registradas por hora para as espécies observadas em visita a um indivíduo masculino de <i>Citharexylum myrianthum</i> na vila de Picinguaba (área 3), SP. Observações realizadas nas duas fases durante a florada, pico e final, respectivamente 9 h e 10 h de observação. Na vertical as espécies agressoras na interação e na horizontal, as subordinadas (abreviações na Tabela 1). Os valores em negrito correspondem às interações intra-específicas. [†] Espécies não avistadas utilizando o recurso floral nesta fase da florada. Spp. se refere a espécies não reconhecidas durante as interações.....	50
Figura 7: Espécies de beija-flores (abreviações na Tabela 1) e proporção de flores visitadas durante a florada de <i>Citharexylum myrianthum</i> em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. Os valores de y=1 correspondem ao total de flores visitadas durante o período observado da florada. Na área 2, um indivíduo não foi identificado como de nenhuma espécie conhecida para a região, sendo denominado sp. indet.. Na área 3 não foram reconhecidos dois beija-flores em visita à planta (sp. e <i>Amazilia</i> sp.).....	52
Figura 8: Percentual de flores visitadas por cada espécie de beija-flor (abreviações na Tabela 1) às flores de <i>Citharexylum myrianthum</i> nas fases de sua florada em áreas urbanizadas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. Obsevações realizadas em três horários durante a florada, A, B e C, respectivamente 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h.....	53
Figura 9: Exemplo de utilização espacial do recurso floral de <i>Citharexylum myrianthum</i> durante 9 h de observações no final da florada em Campinas (área 1), SP. Somente o piso superior está representado, por receber a maioria das visitas das espécies de beija-flores (abreviações na Tabela 1) às flores. Percentual de flores visitadas indicado para cada espécie nos quadrantes correspondentes (N= total de flores visitadas nesta fase da florada).....	54
Figura 10: Exemplo de utilização espacial do recurso floral de <i>Citharexylum myrianthum</i> durante 10 h de observações no final da florada em Picinguaba (área3), SP. Representadas as subdivisões de 3x3 de cada um dos três pisos da copa e a maioria (em percentagem) das visitas de cada espécie de beija-flor (abreviações na Tabela1) nesta fase da florada nos quadrantes correspondentes (N= total de flores visitadas nesta fase da florada).....	55
Figura 11: Índices de sobreposição específica de Petraits para a utilização temporal (x) e espacial (y) do recurso floral de <i>Citharexylum myrianthum</i> por espécies de beija-flores nas fases da florada em áreas urbanizadas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. A legenda mostra as espécies que sobrepõem sua utilização do recurso sobre a espécie citada ao lado do ponto no gráfico. Sobreposições tendendo a nulas ($x \cong y \cong 0$) foram omitidas. Valores absolutos encontram-se nos APÊNDICES 1, 2 e 3.....	56

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 - BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *Citharexylum myrianthum* Cham. (VERBENACEAE), POLINIZADORES E VISITANTES

Tabela 1: Experimentos sobre o sistema reprodutivo de <i>Citharexylum myrianthum</i> realizados em indivíduos femininos em Campinas, SP.....	15
Tabela 2: Substâncias dos extratos diclorometânicos ou hexânicos de flores masculinas e de femininas de <i>Citharexylum myrianthum</i> e respectivos índices de retenção (calculado cf. Adams 1995) caracterizados por cromatografia gasosa e espectometria de massa.....	18
Tabela 3: Espécies de beija-flores registradas em visita às flores de <i>Citharexylum myrianthum</i> durante a florada em duas áreas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3). Frequência de avistamentos total (%) e por horário de observação (A, B e C, respectivamente, 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h). As áreas escuras nos gráficos correspondem aos avistamentos (f = fêmea; m = macho; j = juvenil; * espécie residente e † espécie migratória segundo obs. pess. e Araújo 1996. Espécies com *? podem ser residentes pois são típicas de ambiente aberto, diferente da capoeira alta estudada por Araújo 1996).....	22
Tabela 4: Visitantes diurnos de <i>Citharexylum myrianthum</i> em Campinas, SP (áreas 1 e 2). Horário de chegada à planta, número de indivíduos simultaneamente visitando flores na planta e frequência de avistamentos total (%) e por horário de observação (A, B e C, respectivamente, 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h). As áreas escuras nos gráficos correspondem aos avistamentos.....	24
Tabela 5: Interações agonísticas envolvendo <i>Papilio anchisiades</i> (Papilionidae) e beija-flores em Campinas, SP (área 2).....	25

CAPÍTULO 2 - UTILIZAÇÃO DO NÉCTAR DE *Citharexylum myrianthum* Cham (VERBENACEAE) POR BEIJA-FLORES

Tabela 1: Características de bico, corpo e asa de dez espécies de beija-flores observadas visitando as flores de <i>Citharexylum myrianthum</i> durante sua florada em Campinas e em Picinguaba, SP. Espécies classificadas como residentes (R) ou migratórias (M) (cf. Ruschi 1982) nas duas áreas. (Abreviações das espécies utilizadas em todas as figuras do trabalho, sendo f=fêmea, j=juvenil e m=macho).....	44
Tabela 2: Interações agonísticas intra-específicas como percentual das agressões totais (N) realizadas pelas espécies mais frequentes e mais agressivas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP, nos três horários de observação, A, B e C, respectivamente 0600-0700h, 0800-0900h e 1000-1100h.....	47

RESUMO

Citharexylum myrianthum é uma espécie arbórea, típica de mata pluvial atlântica e de galeria, pioneira e indispensável na recomposição de áreas ciliares degradadas, ocorrendo do sul da Bahia até o Rio Grande do Sul. Foi estudada a fenologia desta espécie, a biologia floral, os polinizadores e seus visitantes em Campinas e em Picinguaba, SP, e em Porto Alegre, RS. *Citharexylum myrianthum* floresce entre outubro e dezembro, produzindo grande quantidade de flores por dia por indivíduo. As flores tubulosas, brancas e com odor adocicado estão dispostas em densas inflorescências racemosas. Todas as plantas possuem flores com gineceu e androceu, entretanto são funcionalmente dióicas. As plantas masculinas iniciam sua florada ligeiramente antes das femininas. Em ambos os tipos de flores o gineceu está receptivo desde a fase de botão até a abscisão da flor. As flores abrem entre 16 e 1830h, podendo durar até o dia seguinte por volta das 1500h. A produção de néctar inicia no crepúsculo e termina no início da manhã seguinte. O volume acumulado de néctar em flores ensacadas até o início da manhã é de 10,5-15µl e sua concentração é de 15%. Foram realizadas 71 horas de observação noturna, além de censos a cada 10 minutos para quantificar os esfingídeos em visita às plantas durante o período de seis noites. Esfingídeos, considerados os principais polinizadores, realizaram visitas crepusculares e noturnas, sendo mais frequentes nos indivíduos masculinos de *C. myrianthum* por volta das 2200h e nos femininos às 0300h. A baixa formação de frutos em condições naturais comparada à alta formação nas polinizações cruzadas manuais sugere que estes polinizadores sejam um recurso limitante às plantas. Para determinar a atividade dos visitantes diurnos foram realizados três períodos de observações (0600-0700h, 0800-0900h e 1000-1100h), totalizando 95 horas de observação. Para a localização das visitas às flores, a copa foi dividida em três pisos e cada piso em áreas de 3x3. Oito espécies de beija-flores em Campinas e sete em Picinguaba, entre residentes e migratórias, exploraram o recurso de *C. myrianthum*, interagindo agonisticamente entre si e utilizando o recurso espacialmente e temporalmente de formas diferentes. As espécies de maior peso corporal e mais agressivas foram responsáveis pela maioria das flores visitadas, excluindo coespecíficos e outras espécies dos horários e das regiões da copa com maior concentração de recurso. Dentre outros visitantes, *Coereba flaveola* (Coerebidae) e *Thraupis sayaca* (Emberizidae) eram frequentes em Campinas e Picinguaba, pilhando o néctar e podendo destruir flores. Os insetos diurnos foram mais comuns em Campinas, sendo *Trigona spinipes* e *Polistes* sp. perfuradores da base da corola e pilhadores do néctar de *C. myrianthum*. Mais frequentes ao final da manhã, lepidópteros, principalmente *Papilio anchisiades*, visitaram as flores de *Citharexylum myrianthum* podendo atuar como polinizadores ocasionais.

ABSTRACT

Citharexylum myrianthum is a tree, typically found in the Atlantic Rain Forest and gallery forests, in early successional stages and it is a very important component in the regeneration of degraded areas, ranging from south Bahia to Rio Grande do Sul. We studied the phenology of this species, its floral biology, pollinators, and visitors in Campinas and in Picinguaba, SP, and also in Porto Alegre, RS. *Citharexylum myrianthum* flowers from October to December, bearing great quantity of flowers per plant per day. The tubulous flowers are white, sweet scented and occur in racemous inflorescences. All plants have flowers with a gynoecium and an androecium, however, they are functionally dioecious. The male plants are in flower some days before the female ones. In both flower types, the gynoecium is receptive before anthesis until the fall of the flower. The flowers open between 0400 p.m. and 0630 p.m., and they may last until the day after by 0300 p.m.. The nectar production begins in the dusk and stops by the early morning. The accumulated nectar volume made in bagged flowers is about 10,5-15 μ l and its concentration is 15%. We made 71 hours of nocturnal observation, besides census at each 10 min to quantify the sphingid visits to the plants along the night, during six nights. Sphingids are considered to be the major group of pollinators, visiting flowers at dusk and at night. They are more frequently observed on male plants at about 1000 p.m. and in the female ones by 0300 a.m.. The low fruit set under natural conditions compared with the very high fruit production after hand-pollination suggests that these pollinators are a limiting resource to the plants. To determine the diurnal visitors activity we made three observation periods (0600-0700, 0800-0900 and 1000-1100 a.m.), making 95 hours of observations. To locate the visits to the flowers, the canopy was divided into three floors and each one into areas of 3x3. Eight species of hummingbirds in Campinas and seven in Picinguaba, among residents and migrants, used the nectar resource of *C. myrianthum*, displaying agonistic interactions and making use of the flowers in different ways in space and time. Species of hummingbirds with greater body mass and more aggressive were responsible for the majority of the flowers visited, excluding coespecifics and other species from the region of the canopy with more resource concentration during a certain period of time. Among other visitors, *Coereba flaveola* (Coerebidae) and *Thraupis sayaca* (Emberizidae) were frequent in Campinas and in Picinguaba, robbing nectar and even destroying the flowers. Diurnal insects were more common in Campinas and *Trigona spinipes* and *Polistes* sp. could be seen making holes on the corolla to remove the nectar of *C. myrianthum*. By the end of the morning, butterflies, mainly *Papilio anchisiades*, visited the flowers of *C. myrianthum* and they may be occasional pollinators.

INTRODUÇÃO GERAL

Citharexylum myrianthum (Verbenaceae), o tarumã, tucaneira ou pau-de-viola, é uma espécie arbórea e pioneira de rápido crescimento, com distribuição na planície costeira da Bahia ao Rio Grande do Sul, indispensável no plantio para recomposição de áreas ciliares degradadas (Lorenzi 1992). Apesar de ser uma espécie comum na planície costeira, também ocorrendo em matas brejosas e de galeria fora da faixa litorânea (Lorenzi 1992) e de fazer parte da arborização urbana em cidades como Campinas, pouco se conhece de sua biologia reprodutiva e polinização. O único estudo sobre *C. myrianthum* é de Amaral (1993), enfocando principalmente aspectos sobre a dispersão, germinação e estabelecimento.

São árvores que alcançam 20 m de altura e que florescem de outubro a dezembro (Lorenzi 1992). Suas flores são brancas, pequenas e tubulosas, com odor adocicado, de antese crepuscular e produzem néctar (Schauer 1851). Em observações mais atentas, vários visitantes podem ser identificados utilizando o recurso floral de *C. myrianthum*, que deve ser uma importante fonte alimentar para a guilda de nectarívoros. Sua importância como fonte alimentar parece ser grande, principalmente, em áreas urbanas ou em ambientes que estão em processo de regeneração ou sucessão.

Este estudo sobre *Citharexylum myrianthum* está dividido em dois capítulos. No primeiro, estudamos a fenologia e a biologia floral, características do néctar produzido ao longo da duração da flor, o processo de polinização, seus polinizadores principais e seus visitantes florais. No segundo capítulo, estudamos a competição e a utilização temporal e espacial deste recurso pelos beija-flores, visitantes florais muito frequentes às pequenas e inconspícuas flores de *Citharexylum myrianthum*.

Ao trabalho noturno...

NÍQUEL NÁUSEA - Fernando Gonsales



CAPÍTULO 1

BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *Citharexylum myrianthum* Cham.

(VERBENACEAE), POLINIZADORES E VISITANTES

INTRODUÇÃO

A biologia de polinização de espécies arbóreas conta com poucos estudos em comunidades (Bawa *et al.* 1985, Bawa 1990). Devido a dificuldades de acesso, diversos estudos se baseiam principalmente em características florais, classificando as espécies de acordo com síndromes de polinização (Faegri & van der Pijl 1980), geralmente enfocando apenas os visitantes florais, faltando estudos mais detalhados sobre os possíveis polinizadores e suas inter-relações (Renner & Feil 1993).

No Brasil, estudos em comunidades com o estrato arbóreo estão mais representados na área de fenologia ou florística (p. ex., Morellato 1991, Talora & Morellato 2000, Yamamoto 2001), sendo que o estudo de Morellato (1991) e o de Yamamoto (2001) classificam também as espécies em síndromes de polinização baseando-se em características florais. Poucos são os estudos destes tipos complementados com observações sobre os polinizadores (p. ex., Araújo 2001). No cerrado, em fisionomias mais abertas e de mais fácil acesso ao estrato arbóreo, estudos de biologia reprodutiva e de polinização foram realizados em diversas espécies arbóreas (Oliveira 1996a, 1996b, Oliveira & Gibbs 2000).

Dificuldades de acesso às flores em copas altas e para a observação dos visitantes florais limitam em muito o trabalho nas espécies arbóreas, dificuldades que são maiores ainda no caso de espécies com antese noturna. Algumas plantas quiropterófilas arbóreas, porém, foram bem estudadas em seus aspectos de biologia de polinização (p.ex., Sazima & Sazima 1975, Sazima *et al.* 1982, Fischer *et al.* 1992, Fischer 2000). Apesar da esfingofilia ser uma das síndromes mais representadas em espécies arbóreas, após espécies polinizadas por Hymenoptera ou por pequenos insetos generalistas (Bawa *et al.* 1985, Morellato 1991, Renner & Feil 1993), é pouco representada em estudos de biologia de polinização (Bawa 1980). Estudos em sub-bosque desenvolvidos por Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975) foram pioneiros em relação à esfingofilia em espécies arbóreas. Estudos mais abrangentes envolvendo a esfingofauna e a comunidade de flores visitadas por estes insetos são ainda mais escassos (Cruden *et al.* 1976, Haber & Frankie 1989).

Espécies esfingófilas apresentam grande diversidade de características florais e reprodutivas. Fenologicamente a floração dessas espécies pode ser periódica a regular, a

longevidade floral pode ser de apenas um dia (como é comum na maioria das espécies tropicais, cf. Primack 1985) a mais de sete dias (Haber & Frankie 1989). O sistema reprodutivo envolve flores monóclinas, heterostílicas e díclinas, autocompatíveis e auto-incompatíveis; porém, em todas as espécies estudadas, a polinização cruzada é significativamente a mais eficiente, havendo baixa produção de frutos (< 30%) resultante da atividade dos esfingídeos (exemplos em Cruden *et al.* 1976, Haber & Frankie 1989, Cocucci *et al.* 1992, Silva & Sazima 1995, Oliveira 1996b, Vesprini & Galetto 2000). Sistemas de polinização que envolvam também polinizadores diurnos podem elevar a formação de frutos em espécies primariamente esfingófilas, como ocorre em *Cereus fernambucensis* (Cactaceae), visitada também por abelhas, havendo produção de 86% de frutos (Locatelli & Machado 1999).

Citharexylum myrianthum é uma espécie arbórea, típica de mata pluvial atlântica e de galeria, pioneira e indispensável na recomposição de áreas ciliares degradadas, ocorrendo do sul da Bahia até o Rio Grande do Sul (Lorenzi 1992). Neste capítulo sobre *C. myrianthum* apresentamos os resultados sobre a fenologia e a biologia floral, o processo de polinização, polinizadores e visitantes.

MATERIAIS E MÉTODOS

Áreas de estudo

Em Campinas, SP, foram estudados indivíduos localizados em área urbanizada e bem arborizada na Cidade Universitária (22° 49'43"S e 47° 04'26"W - **área 1**), no campus da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp) (22° 49'07"S e 47° 04'08"W - **área 2**) e em uma área de preservação, a Reserva Municipal de Santa Genebra (22° 44'45" S; 47° 06'33" W). O clima da região é tropical sazonal, com uma estação seca e fria de abril a setembro e outra úmida e quente de outubro a março, índice pluviométrico de 1.360 mm ao ano e temperatura média de 20,6 °C. A mata de Santa Genebra é uma floresta estacional

mesófila semidecídua (Rizzini 1963), sendo constituída de três formações vegetais distintas: floresta semidecídua, uma área de floresta semidecídua em regeneração (queimada em 1981) e floresta semidecídua higrófila ou floresta de brejo (Leitão-Filho 1995). É nesta área brejosa que ocorrem os indivíduos de *Citharexylum myrianthum*.

O Núcleo de Picinguaba se encontra na planície costeira no município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo (23° 20' - 23° 22'S e 44° 48' - 44° 52'W), fazendo parte do Parque Estadual da Serra do Mar, região de temperaturas altas e altos índices pluviométricos (Silveira 1964), com temperatura média de 27,7°C e pluviosidade de 2.836,5 mm (Araújo 1996). O clima da região é classificado como tropical chuvoso (tipo "Af" *sensu* Köppen 1948). A vegetação na planície costeira de Picinguaba é formada de mosaicos (Garcia 1992), sendo composta por mangue próximo ao estuário do rio Picinguaba, por floresta densa (Furlan *et al.* 1990) e por áreas de capoeira onde se encontram diversos indivíduos de *Citharexylum myrianthum*. No Núcleo foram estudados indivíduos de *C. myrianthum* na trilha da Casa da Farinha, onde ocorrem em capoeiras junto à mata de baixada e, geralmente, próximos às plantações, e na Vila de Picinguaba, à beira da praia, onde fazem parte da vegetação alterada sob ocupação humana acentuada (área 3).

Alguns estudos foram realizados na região do Lami, Porto Alegre, RS (29° 57' - 30° 16'S e 51° 01' - 51° 16'W). Conforme a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo "Cfa", com temperatura média anual de 19,4 °C e índice pluviométrico de 1.324 mm (Menegat *et al.* 1998). A região do Lami encontra-se sob influência da planície costeira que é caracterizada por longas faixas de paleodunas paralelas, em sequência, e alternadas aos banhados, correspondendo às condições das antigas margens do rio Guaíba (Brack *et al.* 1998). Nessas faixas arenosas encontram-se intercaladas com os banhados, as matas de restinga onde ocorrem agregados de indivíduos de *Citharexylum myrianthum*. A área estudada é particular e sofreu intensa alteração em seus banhados, tendo sido transformados em pastos para a pecuária. As matas de restinga foram preservadas mas seu sub-bosque sofre com o pisoteio do gado constantemente.

Fenologia de floração

A fenologia de floração de *C. myrianthum* foi estudada em indivíduos que ocorrem nas capoeiras próximas à mata de baixada no Núcleo de Picinguada. Ao longo de cerca de 300 metros na trilha da Casa da Farinha as plantas avistadas foram marcadas e estimada sua altura visualmente, totalizando 51 indivíduos. A fenologia foi registrada a intervalos de três dias, no início da manhã, observando-se a intensidade (alta ou baixa) de sua fenofase, ocasião em que era feita a distinção entre os indivíduos femininos e os masculinos (q. v. Resultados). Em Campinas, quatro indivíduos localizados em área urbana foram acompanhados ao longo da florada.

Biologia floral

Flores foram acompanhadas individualmente para verificar a sua duração, horário de abertura e de murcha ou queda da corola. O comprimento da corola foi medido em laboratório com auxílio de paquímetro e o diâmetro da flor foi tomado no primeiro terço do tubo da corola (que se estreita ligeiramente em direção à base). A receptividade do estigma foi avaliada através de reação com esterase (segundo Dafni 1992) e por intermédio de polinizações manuais. O crescimento de tubos polínicos foi acompanhado em flores polinizadas e fixadas a intervalos de duas horas. A viabilidade do pólen foi determinada através de técnica empregando o corante carmim acético (segundo Radford *et al.* 1974) logo no início e 14 horas após a antese (40 flores de 4 plantas), além de ser avaliada também nas polinizações manuais através da observação da germinação dos grãos de pólen. Em uma planta masculina, 50 flores foram inspecionadas com lupa manual a partir das 1100 h para observar a disponibilidade de pólen no final da manhã.

A maioria das polinizações manuais foi realizada em laboratório devido ao reduzido tamanho da flor e dos órgãos reprodutivos, bem como pela dificuldade de acesso às flores. Foram coletados ramos com botões em fase de pré-antese, os gineceus foram isolados e, após sua polinização, foram acomodados em *gerbox* com ágar para o crescimento dos tubos polínicos. Posteriormente, os gineceus foram fixados em álcool 70% ou FAA 70% e

preparados para observação em microscopia de fluorescência (segundo Martin 1959). As lâminas foram preparadas dividindo-se o ovário ao meio com auxílio de gilete e adicionando-se gotas de azul de anilina. Após o exame e a visualização dos tubos polínicos, do seu desenvolvimento ao longo do estilete, bem como da fecundação ou não dos sacos embrionários, foram feitos registros fotográficos. As observações e fotos foram realizadas no Laboratório de Biossistemática do Departamento de Botânica no Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

Em dois indivíduos (um feminino e um masculino) localizados em área urbana, inflorescências foram ensacadas para avaliar a ocorrência de agamospermia. Além disto, foram realizados experimentos de polinização cruzada sobre o sistema reprodutivo em uma planta feminina, retirando-se a corola e depositando o pólen no estigma de flores marcadas. Estas inflorescências foram então ensacadas com tecido voal para proteger os estigmas polinizados. Para avaliar a formação de frutos, esta foi quantificada a partir de indivíduos de Campinas, da Vila de Picinguaba e de indivíduos da trilha da Casa da Farinha. Para isto, trinta infrutescências racemosas de cada indivíduo foram escolhidas aleatoriamente e contado o número absoluto de frutos.

A produção de néctar foi quantificada em indivíduos femininos e em masculinos a partir de inflorescências ensacadas na fase de botão. O néctar foi medido a intervalos de quatro horas, devido ao reduzido volume produzido e à delicadeza da corola, que se resseque com o manuseio. Em outras flores ensacadas, o néctar acumulado foi quantificado no início da manhã, entre 0600 h e 0700 h, para avaliar a quantidade produzida à noite e que estaria disponível para os visitantes diurnos. Em flores não ensacadas e escolhidas ao acaso o volume de néctar foi quantificado nos horários correspondentes ao início e ao final dos períodos de observação diurna sobre os visitantes (0700 h e 1100 h) para avaliar o recurso disponível nestes horários. A produção de néctar foi quantificada com auxílio de microseringa e sua caracterização qualitativa foi feita determinando-se a concentração de açúcares com o auxílio de refratômetro manual Atago 0-32% (cf. Sazima *et al.* 1995, 1996), medida no início da manhã das 0600 h às 0700 h.

Para avaliar quimicamente a composição e a produção dos voláteis, duas flores de dois indivíduos femininos e de dois masculinos foram coletadas de duas em duas horas na trilha da Casa de Farinha em Picinguaba. Estas flores foram armazenadas em frascos, separadamente por indivíduo e por horário, em solução de solventes de voláteis de

diclorometano ou de hexano e mantidas resfriadas. No Laboratório de Ecologia Química do Departamento de Zoologia no Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, as flores foram maceradas ainda no solvente. O volume da solução com o solvente para voláteis foi reduzido com auxílio de nitrogênio. Através de cromatografia gasosa foi obtida uma análise preliminar do perfil químico dos voláteis produzidos pelas flores. As substâncias foram caracterizadas através de seu padrão de fragmentação e pelo índice de retenção (calculado segundo Adams 1995).

Para avaliação preliminar da intensidade de produção de voláteis utilizou-se a técnica de “headspace concentration” (cf. Kearns & Inouye 1993), colocando-se cinco flores de uma mesma planta, sendo uma feminina e outra masculina, em um frasco fechado por planta durante cerca de cinco minutos. Após este período, os frascos eram destampados e inalada a fragrância para verificar a concentração dos voláteis. A cada duas horas este procedimento era repetido para ambas as plantas.

Visitantes

Foram feitas observações crepusculares, noturnas e diurnas sobre os visitantes às flores de *C. myrianthum* na área urbana em Campinas, na região do Lami e em Picinguaba. A identificação dos lepidópteros, que foram coletados ou fotografados, foi feita por especialistas (André Victor L. Freitas e Keith S. Brown). As aves deste estudo foram identificadas por comparação com guias de identificação (Ruschi 1982a, 1982b; Grantsau 1989) e com material conservado no Museu de História Natural da Unicamp (ZUEC).

Visitantes crepusculares e noturnos

Observações crepusculares e noturnas sobre as atividades das mariposas foram feitas desde o início da antese (1830 h) até o nascer do sol (0500-0600 h) em Campinas e em Picinguaba, totalizando 71 horas de observação noturna, registrando, fotografando ou coletando os visitantes em cerca de 28 plantas. Na região do Lami foram feitas seis horas

de observações crepusculares das 0500 h às 0600 h e das 1800 h às 1900 h, em três dias consecutivos. Para estimativa da intensidade da atividade dos visitantes noturnos, foram feitas observações ao longo do período noturno (1930-0420 h), iluminando-se toda a copa a cada 10 minutos com auxílio de lanterna e registrando-se o número de mariposas avistadas. Estas observações foram repetidas três noites para a planta feminina e para a masculina, ambas no pico de floração na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba. Este método foi empregado pois as mariposas não toleravam luz constante (mesmo utilizando filtros que diminuía a intensidade da luz), interrompendo suas visitas. Porém, após a iluminação, as mariposas voltavam a visitar as plantas. As observações foram agrupadas em intervalos de uma hora, somando-se os visitantes observados durante este período. Durante estas observações, devido à altura da copa as mariposas foram apenas quantificadas.

Visitantes diurnos

Para determinar a atividade dos visitantes diurnos durante a florada de *Citharexylum myrianthum*, foram realizados três períodos de observações com duração de uma hora cada, a intervalos de uma hora (entre 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h, respectivamente **A**, **B** e **C**), em três indivíduos de *C. myrianthum* em Campinas e um em Picinguaba, totalizando 95 horas de observação diurna em dias não necessariamente consecutivos e sem chuva. Em onze dias na área 1, nos horários **A**, **B** e **C** foram realizadas, respectivamente, 11h, 10 h e 9 h de observações; em 17 dias na área 2, respectivamente, 15 h, 16 h e 13 h de observações e na área 3, em sete dias de observações, 7 h, 7 h e 7h. Foram registradas as espécies de aves e insetos visitantes, horário e tipo de visita (legítima ou ilegítima). O registro destes dados foi feito com auxílio de gravador e vários visitantes foram fotografados para uso na sua identificação.

RESULTADOS

Fenologia de floração

Em Campinas os indivíduos de *C. myrianthum* floresceram entre meados de outubro e início de novembro. Em Picinguaba, os indivíduos da vila de Picinguaba se encontravam no final do pico de floração em meados de novembro, enquanto alguns indivíduos da trilha da Casa da Farinha iniciavam a floração. Houve, portanto, ligeira defasagem de floração entre indivíduos destes dois locais. Entretanto, independente da área, o período de floração dura cerca de um mês.

Dos 51 indivíduos marcados para registrar a fenologia na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, apenas cinco não floresceram. Entre os que floresceram, 20 são femininos e 26 são masculinos, não havendo diferença significativa na proporção de 1:1 na razão sexual da amostra ($\chi^2 = 0,7826$; $P < 0,01$). Na Figura 1 pode-se observar a intensidade da fenofase de cada indivíduo ao longo de 33 dias. A florada dos indivíduos masculinos começa ligeiramente antes da dos femininos, pois ao iniciar o acompanhamento fenológico, havia dez indivíduos masculinos em flor, estando um em pico de floração, ao passo que dos femininos somente cinco estavam iniciando a florada (Figura 1). Alguns destes indivíduos de pequeno porte produzem poucas flores de modo que não apresentam alta intensidade de floração (Figura 1). A alta intensidade de floração tanto nos indivíduos masculinos quanto nos femininos dura cerca de nove dias (Figura 1). A fenofase alta dos indivíduos masculinos antecede um pouco a dos femininos e no conjunto parece ser ligeiramente mais prolongada que a dos femininos (Figura 2A, B).

Os indivíduos femininos e os masculinos estão distribuídos em classes de altura semelhantes (Figura 3). Mesmo indivíduos jovens com cerca de 3 metros de altura produziram flores. Os cinco indivíduos que não floresceram mediam 5 a 6 metros de altura.

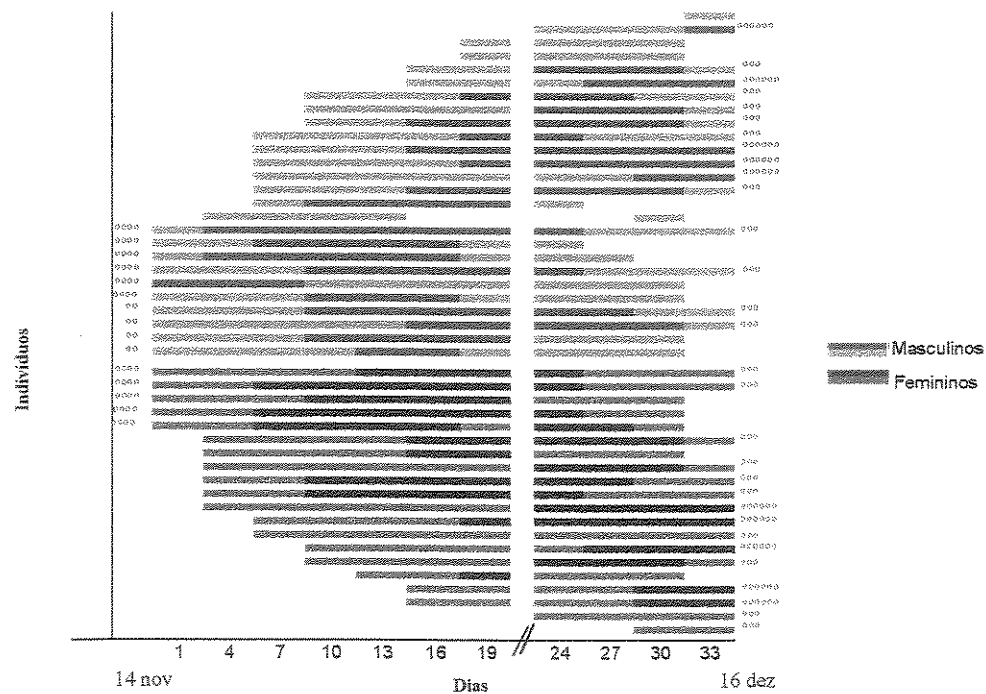


Figura 1: Intensidade de fenofase de floração dos 46 indivíduos de *Citharexylum myrianthum* na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP. As cores claras indicam baixa intensidade e as mais escuras, alta intensidade de floração. Notar que as estimativas não foram realizadas em dias consecutivos e os sinais ∞ indicam indivíduos que ainda apresentavam flores.

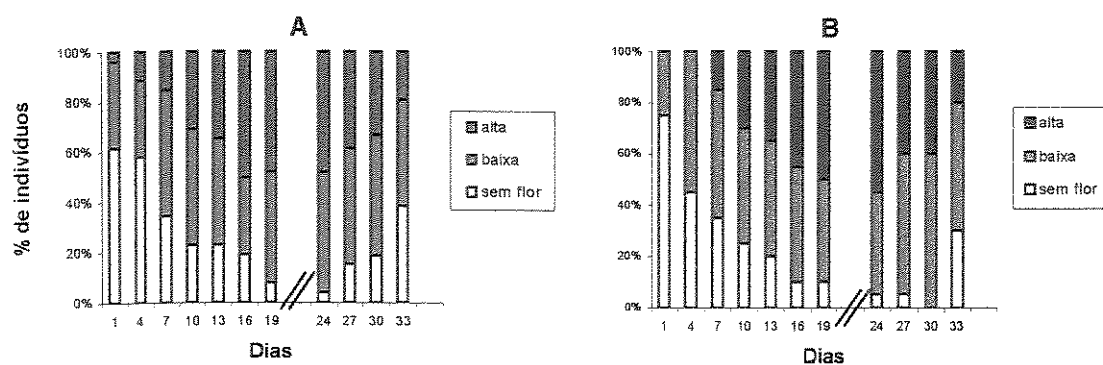


Figura 2: Porcentagem dos 26 indivíduos masculinos de *Citharexylum myrianthum* (A) e dos 20 femininos (B) em intensidade baixa e alta de floração e sem flor ao longo de 11 dias não consecutivos na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP

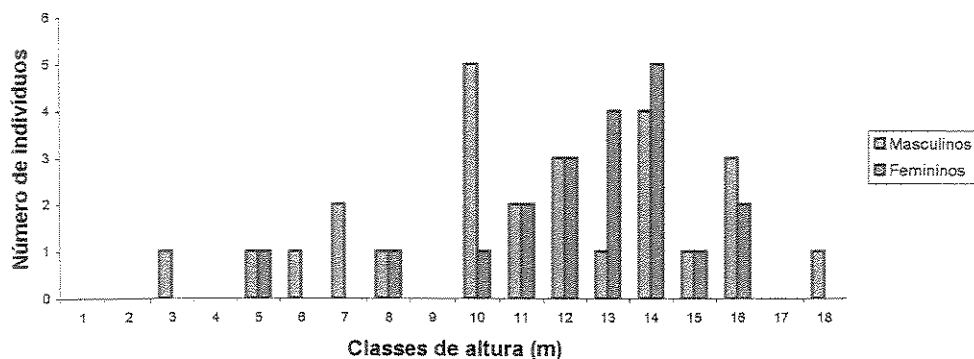


Figura 3: Distribuição da altura estimada visualmente dos 46 indivíduos de *Citharexylum myrianthum* que floresceram na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP.

Morfologia, biologia floral e reprodução

As flores de *C. myrianthum* são pentâmeras, tubulosas, brancas, pequenas (Figura 4A), as masculinas medindo $15,69 \pm 0,01$ mm de comprimento (N=13) e as femininas, $17,72 \pm 0,16$ mm de comprimento (N=44) e cerca de 2 mm de diâmetro e possuem odor agradável (adocicado). Estão dispostas em densas inflorescências terminais, racemosas, podendo ocorrer também como tirso (Figura 4A). Cada racemo possui de 40 a 60 flores. Há diferenças no comprimento da corola o que parece estar associado à posição da flor na inflorescência, sendo que as flores da base da inflorescência são maiores que as do ápice.

As flores possuem gineceu e androceu (Figura 4B). No entanto, há plantas cujas flores possuem anteras que não abrem e não contém pólen (Figura 4C), sendo o ovário bem desenvolvido, súpero, sincárpico (Figura 4D à direita), bicarpelar e bilocular com quatro óvulos. Estas flores são consideradas femininas.

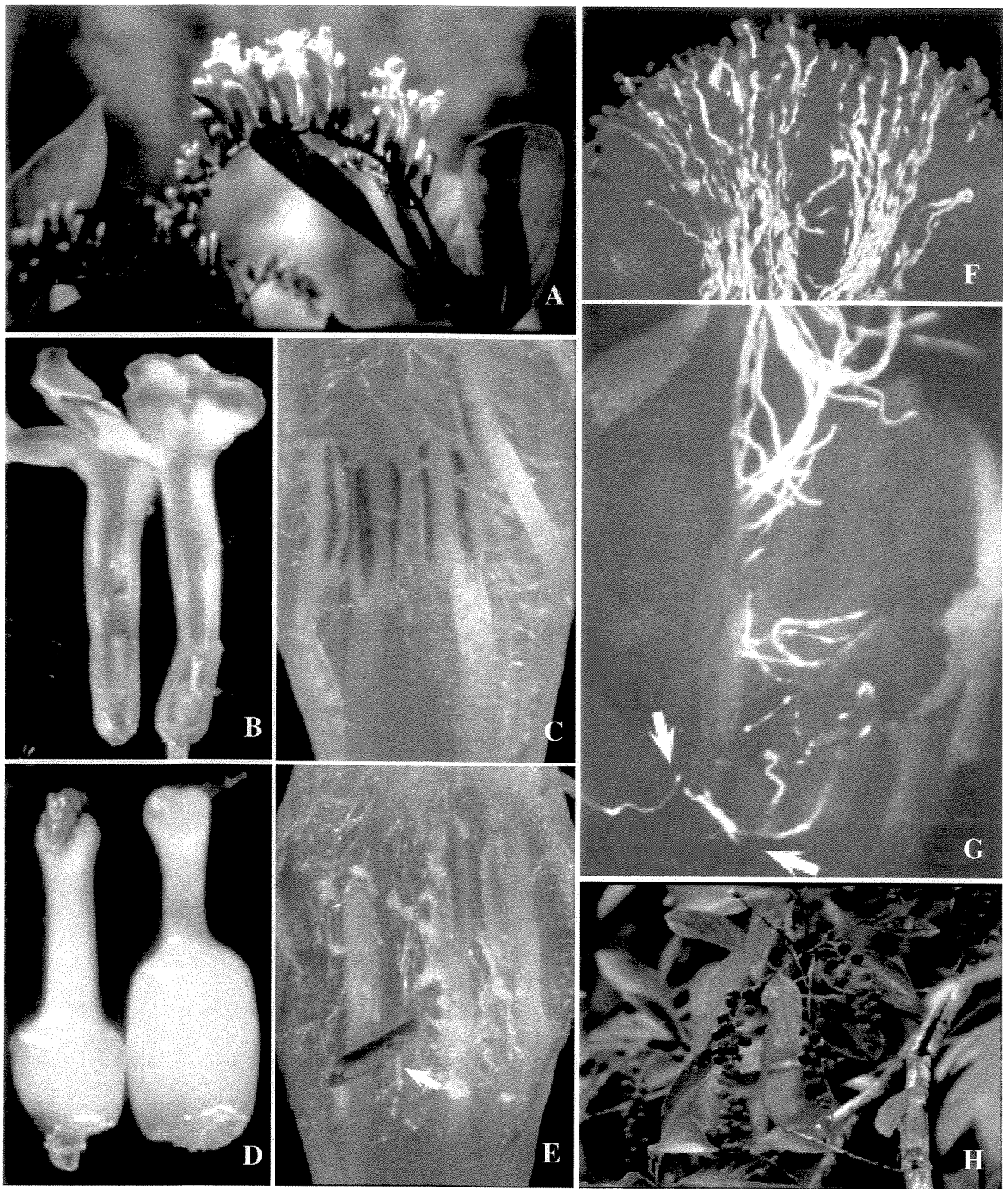


Figura 4: Aspectos da biologia floral e reprodutiva de *Citharexylum myrianthum*. **A**, inflorescência; **B**, corte longitudinal de flor masculina (à esquerda) e de feminina (à direita) (2x); **C**, anteras de flor feminina (15x); **D**, gineceu de flor masculina (à esquerda) e de feminina (à direita) (7x); **E**, anteras de flor masculina (seta: estaminódio) (15x); **F**, estigma de flor feminina com grãos de pólen germinados e tubos polínicos (272x); **G**, tubos polínicos em óvulos (setas) em ovário de flor feminina (437x) e **H**, frutos maduros (**F** e **G** fotos de microscopia de fluorescência).

Há plantas cujas flores possuem anteras que abrem e que contêm pólen (Figura 4E) mas o ovário é pouco desenvolvido (Figura 4D à esquerda) e, embora apresente também quatro óvulos, estes são de tamanho reduzido. Estas flores são consideradas masculinas. Em ambas as flores o estigma é do tipo úmido (Figura 4D) e não-papilado, sendo a região estigmática mais escura nas flores masculinas (Figura 4D à esquerda). A secreção de néctar é feita na base do ovário, em um disco nectarífero pouco desenvolvido.

As anteras em número de cinco, semelhantes entre si na flor feminina (Figura 4C) sendo uma delas transformada em estaminódio na flor masculina (Figura 4E seta), são introrsas e estão dispostas internamente no segundo terço do tubo da corola, sendo epipétalas, epigíneas e dialistêmones. Os grãos de pólen da flor masculina são brancos, sendo mantidos agrupados por meio de substância pegajosa semelhante ao *pollenkitt* (cf. Endress 1994). O pólen é liberado das tecas e apresentado secundariamente sobre os tricomas da corola da flor em pré-antese (Figura 4E). A viabilidade do pólen é de 100%. Nos estigmas, mesmo de flores em fase final de antese, a germinação do pólen também é de 100%.

Tanto as flores femininas quanto as masculinas abrem no fim da tarde por volta das 1800h. Em dias muito frios ou chuvosos a antese pode ser antecipada ocorrendo por volta das 1630h. No início da manhã algumas corolas caem, mas quando a intensidade do vento aumenta pode haver queda das flores em maior quantidade. Nesta ocasião é possível distinguir a sexualidade dos indivíduos, pois flores masculinas caem como uma unidade enquanto as femininas perdem apenas a corola, mantendo o cálice e o gineceu ainda no eixo da inflorescência. Em dias ensolarados e quentes, as flores que ainda permanecem na planta até o final da manhã (entre 1100 h e 1200 h) apresentam os lobos da corola murchos e necrosados, obstruindo a entrada do tubo floral. Em dias nublados e frios as flores duram mais tempo sem necrosar. Mas, de forma geral, as flores duram cerca de 16-18 horas, não havendo sobreposição de flores de dias consecutivos. As primeiras flores a abrirem são as da base do racemo, seguindo em ordem seqüencial até o ápice da inflorescência. No início da floração abrem cerca de duas a três flores por dia. Na fase intermediária da floração abrem 5-10 flores por dia e estas correspondem à parte mediana da inflorescência. No final do período de floração, abre apenas uma flor por dia por inflorescência, localizada no ápice da inflorescência. Não há sincronia de abertura de flores entre todas as inflorescências, mas de forma geral, durante o pico de floração a maioria das inflorescências apresenta flores.

O estigma de flores femininas e o de masculinas está receptivo desde a fase de botão, isto é, na pré-antese até o final da duração da flor. Durante este amplo período de receptividade do estigma, os grãos de pólen germinam e desenvolvem tubos polínicos (Figura 4F) tanto nas flores femininas quanto nas masculinas. Nos experimentos sobre o desenvolvimento de tubos polínicos foi verificado que duas horas após a polinização os grãos de pólen germinados apresentavam tubos polínicos avançando pelo estilete, quatro horas após a polinização os tubos se encontravam próximos ao ovário e seis horas após a polinização se encontravam dentro do ovário. Nas flores femininas, os tubos polínicos são visíveis penetrando no óvulo oito a dez horas após a polinização (Figura 4G), resultando na formação de frutos (Figura 4H). Nas flores masculinas, porém, os tubos polínicos crescem até o ovário mas não atingem os óvulos, cessando seu crescimento de modo desordenado.

Todas as flores femininas nas quais foram feitas polinizações cruzadas produziram frutos (Tabela 1). Flores femininas ensacadas para verificar agamospermia não desenvolveram frutos (Tabela 1), tampouco as flores masculinas (N=320 flores e 0% de frutos formados). Em condições naturais, os indivíduos femininos de *C. myrianthum* de Campinas e da Vila de Picinguaba produziram menos frutos (respectivamente, médias de $1,9 \pm 3,19$ e $2,8 \pm 3,18$ frutos, correspondendo a cerca de 3,8% e 5,6% de frutos formados) do que os indivíduos da trilha da Casa da Farinha (média de $11,4 \pm 7,16$ frutos, correspondendo a 22,8% de frutos formados) (Figura 5), nos quais certas partes da copa formavam mais frutos do que outras.

Tabela 1: Experimentos sobre o sistema reprodutivo de *Citharexylum myrianthum* realizados em indivíduos femininos em Campinas, SP.

		Fecundação* ou		Indivíduos (N)
Tratamentos		Frutos/flor (N)	Sucesso (%)	
Na planta	Flores ensacadas (agamospermia)	0/320	0	2
	Polinizações cruzadas			
	às 0630h	25/25	100	1
	às 1030h	11/11	100	1
	às 1500h	25/25	100	1
Em gerbox	às 1900h	51/51	100	2
	às 0700h	11/11	100	1

* Fecundação de ao menos um óvulo por ovário.

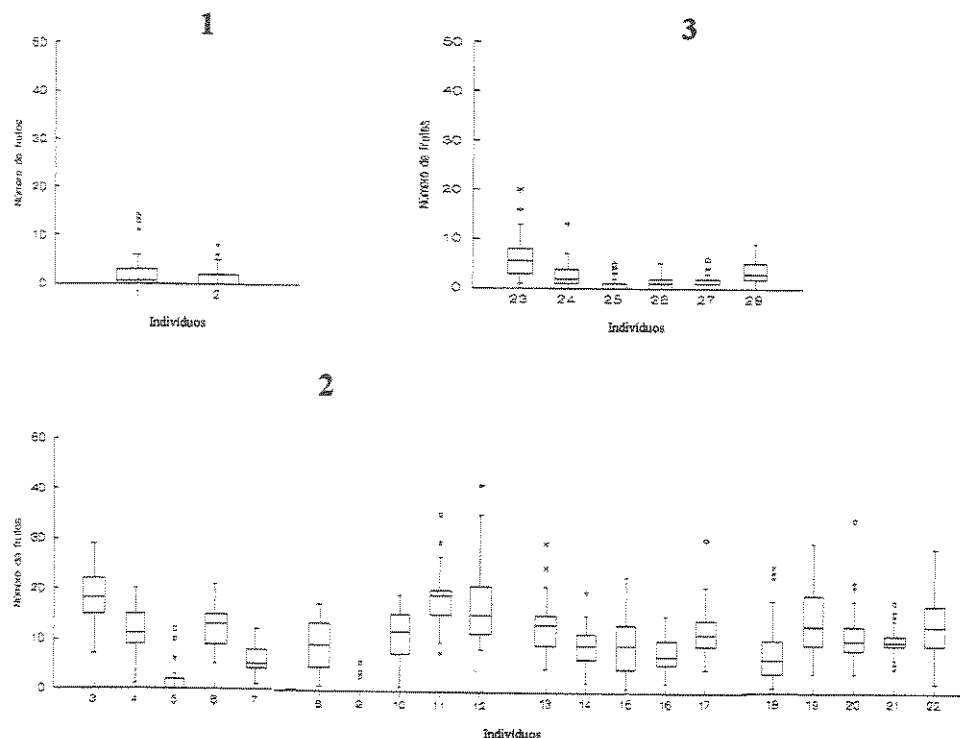


Figura 5: Número de frutos formados em condições naturais de 30 infrutescências escolhidas ao acaso em um total de 28 indivíduos de *Citharexylum myrianthum*. Em 1, indivíduos de área urbanizada em Campinas; em 2, indivíduos da vila de Picinguaba e em 3, indivíduos da trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP.

Para a quantificação do néctar produzido pelas flores nos indivíduos femininos e nos masculinos, o número amostral variou entre os horários devido ao fato de várias flores não resistirem ao manuseio. O volume de néctar secretado por flor, em média pouco varia na maior parte da noite (Figura 6). As curvas de néctar se comportam de maneira semelhante comparando-se indivíduos e sexos: de modo geral, flores recém abertas possuem menos néctar (cerca de 3 a 6 μ l), quantidade que aumenta visivelmente no primeiro intervalo, entre 1830 h e 2230 h (de 6 a 7 μ l) (Figura 6). Na manhã seguinte, após às 0630h, a produção de néctar pode cessar (0 μ l) ou decrescer (1,5 μ l) nas plantas masculinas e femininas respectivamente (Figura 6).

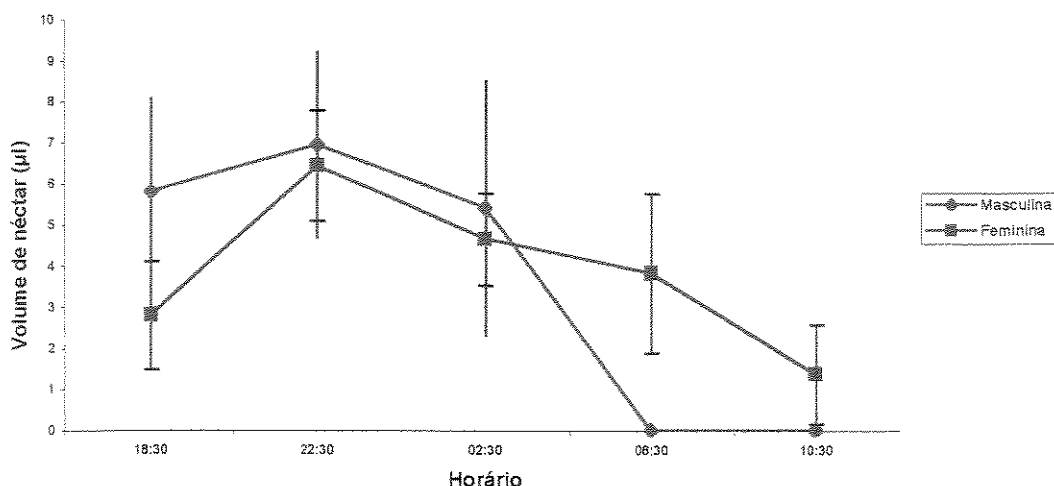


Figura 6: Volume médio de néctar acumulado em intervalos de quatro horas (as barras são o desvio padrão) em flores ensacadas de *Citharexylum myrianthum* da vila de Picinguaba, SP. Planta masculina no pico da florada e a feminina no final.

Houve diferença significativa ($p > 0,05$) na quantidade de néctar acumulada durante a noite até o início da manhã (0630-0730 h) entre as flores femininas (Figura 7A, B) e as masculinas tanto na região de Picinguaba ($t=3,84$; $gl=101$) quanto na de Campinas ($t=4,05$; $gl=108$). A quantidade de néctar acumulada durante a noite entre as regiões também foi significativamente diferente ($p > 0,05$), sendo maior o volume de néctar nas flores de Picinguaba (Figura 7A, B) ($t=10,85$; $gl=210$). O volume de néctar acumulado apresentou diferenças entre as áreas ao longo da manhã. Assim, nos indivíduos de Campinas, o volume de néctar decresce até o final do período matutino (Figura 7A), enquanto que nos de Picinguaba esse volume permanece praticamente inalterado (flores masculinas) ou altera pouco (flores femininas) (Figura 7B). O néctar acumulado ao longo da noite alcança as anteras e as massas de grãos de pólen são embebidas de néctar. Em Campinas e em Picinguaba, porém, se ainda há néctar nas flores no final da manhã, este é inacessível aos visitantes legítimos pois o labelo ao murchar, obstrui o tubo da corola. A concentração de açúcares do néctar é de $15,41\% \pm 1,26$ nas flores femininas ($N=30$) e de $15,19\% \pm 1,99$ nas masculinas ($N=42$), não havendo diferença estatística entre elas ($t=0,02$; $gl=70$).

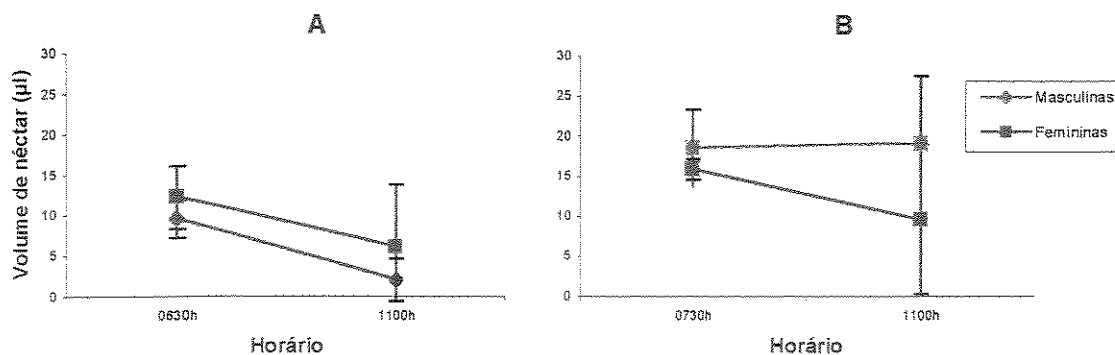


Figura 7: Volume médio de néctar acumulado em flores de *Citharexylum myrianthum* ensacadas desde o estágio de botão até o início da manhã (0630-0730h) e em flores que permaneceram ensacadas até 1100h (as barras são o desvio padrão). Em A, flores de Campinas e em B, de Picinguaba, SP.

Em uma análise preliminar, o perfil químico (Tabela 2) não variou ao longo da noite e não houve diferenças qualitativas entre as flores femininas e as masculinas. Em relação à intensidade de odores produzidos ao longo da noite, verificou-se que alguns indivíduos de *C. myrianthum* se destacaram por exalarem fragrâncias mais intensas no início da noite (masculinos) e no fim da madrugada, às 03:00-04:00h (femininos). Este fato foi constatado também utilizando-se a técnica de “headspace concentration”. Além disso, foi também observada intensidade de visitação diferenciada a estes indivíduos ao longo da noite (próximo item).

Tabela 2: Substâncias dos extratos diclorometânicos ou hexânicos de flores masculinas e de femininas de *Citharexylum myrianthum* e respectivos índices de retenção (calculado cf. Adams, 1995) caracterizados por cromatografia gasosa e espectrometria de massa.

Substância	Índice de retenção
monoterpeno não identificado	6,78
α -pineno	7,80
sabineno	9,72
β -pineno	9,87
mirceno	10,89
α -felandreno	11,60
limoneno	13,04
ocimeno(Z)	13,67
ocimeno(E)	14,24

Visitantes crepusculares e noturnos

Nos indivíduos de *C. myrianthum* em Campinas foram observadas três espécies de mariposas esfingídeas como visitantes crepusculares e noturnos. Indivíduos de *Aelopus titan* Cram. (Figura 8) visitavam as flores durante o crepúsculo, mas também visitavam durante a noite, por volta das 2230h, tanto as plantas femininas quanto as masculinas. *Aelopus titan* realizava um percurso entre dois indivíduos de *C. myrianthum* (um masculino e outro feminino) ao visitar as flores. Neste percurso esta espécie adota o comportamento de visita em linha-de-captura, sendo as inflorescências visitadas em sequência, mas poucas inflorescências por árvore (2 a 3) e poucas flores por inflorescência (1 a 2). A seguir, abandonavam o local e após certo período mariposas voltavam a visitar as mesmas inflorescências. Em outro indivíduo de *C. myrianthum* isolado, *A. titan* aproximava-se da árvore, geralmente vindo da mesma direção, mesmo em diferentes noites e visitava primeiro as flores mais baixas na copa e depois as mais ao alto. De modo geral, *A. titan* realizava visitas em vôo pairado, mas contactava as flores com o primeiro par de pernas.



Figura 8: *Aelopus titan* visitando flores de *Citharexylum myrianthum* em Campinas, SP.

Logo após o crepúsculo, esfingídeos maiores, como *Enyo ocypete* L. e *Agrius cingulata* F. iniciavam as visitas às flores de *C. myrianthum*. Estas mariposas apresentavam um padrão de visitação semelhante entre si. *Agrius cingulata* foi observada durante duas noites, visitando um indivíduo masculino e um feminino de *C. myrianthum*, próximos entre si, entre 2230h e 0200h. Visitavam as flores em vôo pairado e utilizavam uma ou duas flores por inflorescência, deslocando-se de uma inflorescência para outra adjacente, utilizando cerca de oito inflorescências por visita às plantas, a intervalos irregulares de 10 minutos a uma hora entre as visitas.

Na região do Lami, indivíduos de *Aelopus titan* foram observados no crepúsculo visitando intensamente vários indivíduos de *C. myrianthum* muito próximos entre si, entretanto, visitavam uma ou duas flores por inflorescências e poucas inflorescências por planta, apresentando também visitas em linhas-de-captura.

Em Picinguaba a atividade das mariposas iniciava após o crepúsculo, sendo observadas ou fotografadas três espécies de esfingídeos: *Aelopus titan*, *Aleuron chloroptera* Cram. e *Erinmyis ello* L.. A frequência de visitas destas espécies é baixa e em muitas das observações não foram avistadas mariposas (Figura 9A). Visitas mais frequentes aos indivíduos masculinos de *C. myrianthum* ocorreram por volta das 2200 h e aos femininos por volta das 0300 h (Figura 9B). Visitas em linhas-de-captura podiam ser observadas ao longo da noite em Picinguaba, com determinadas plantas sendo visitas em sequência e tendo uma parte da copa visitada preferencialmente neste percurso. Não há, porém, dados sobre a presença de pólen nas probóscides das mariposas devido às dificuldades de coleta.

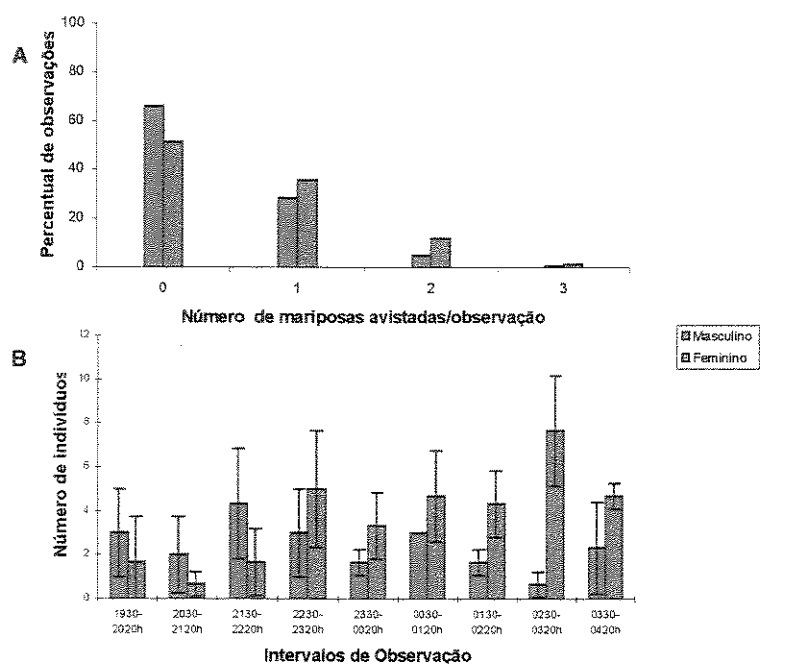


Figura 9: Frequências de visitas de mariposas no período noturno durante o pico de floração de um indivíduo masculino e de um feminino de *Citharexylum myrianthum* na trilha da Casa da Farinha em Picinguaba, SP, em três noites de observações. Em **A**, percentual de observações a cada 10 minutos sem registro de mariposas e com o registro de até 3 indivíduos (162 observações em cada indivíduo, masculino com média de 0,40 mariposas/observação e desvio padrão de 0,38, feminino com respectivamente, 0,63 e 0,55); em **B**, observações a cada 10 minutos foram agrupadas por hora, as barras mostram a média e o desvio padrão.

Nas três regiões alguns beija-flores visitavam de modo legítimo flores recém abertas ou botões em fase de pré-antese. Nesta ocasião, em Campinas, foram observadas interações entre beija-flores e o primeiro visitante crepuscular, *Aelopus titan*, que era perseguido principalmente por *Eupetomena macroura* e *Amazilia lactea*.

Visitantes Diurnos

Visitas legítimas, logo no início da manhã ainda no crepúsculo, são feitas por beija-flores e se prolongam pela manhã ou enquanto houver acesso à corola. Em Campinas, oito espécies de beija-flores foram observadas durante a florada de três indivíduos focais de *C. myrianthum* (Tabela 3). Em Picinguaba, sete espécies de beija-flores visitavam com frequência estas flores (Tabela 3). Outras duas espécies de beija-flores, *Lophornis chalybea* (fêmea) e *Heliomaster* sp. foram avistadas uma única vez em Picinguaba. Estudos sobre as interações entre os beija-flores são apresentadas no **Capítulo 2**.

Em Campinas, três beija-flores capturados entre 0800 h e 1000 h (*Amazilia lactea*, *Eupetomena macroura* e *Melanotrochilus fuscus*) que visitavam as flores de dois indivíduos (um masculino e outro feminino) de *C. myrianthum* não apresentavam pólen no bico. Apesar do indivíduo feminino ser adjacente ao masculino e receber visitas frequentes dos beija-flores, principalmente de *Eupetomena macroura* que mantinha flores de ambas as copas num mesmo território, este indivíduo praticamente não desenvolveu frutos (Figura 5.1, planta 1). No final da manhã as flores masculinas visitadas pelos beija-flores não contém mais pólen. Como o tubo floral é muito estreito, os beija-flores inserem o bico até cerca de um terço da corola, não alcançando o pólen com o bico. Portanto, durante a retirada do néctar, o pólen provavelmente adere à língua, sendo também ingerido.

Tabela 3: Espécies de beija-flores registradas em visita às flores de *Citharexylum myrianthum* durante a florada em duas áreas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3). Frequência de avistamentos total (%) e por horário de observação (A, B e C, respectivamente, 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h). As áreas escuras nos gráficos correspondem aos avistamentos (f = fêmea; m = macho; j = juvenil; * espécie residente e † espécie migratória segundo obs. pess. e Araújo 1996. Espécies com *? podem ser residentes pois são típicas de ambiente aberto, diferente da capoeira alta estudada por Araújo, 1996).

Espécies de beija-flores		Frequência (%) (Total, A, B e C)		
Área 1	<i>Amazilia lactea</i> *	86,7		
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> f*	43,3		
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> j*	93,3		
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> m*	50,0		
	<i>Eupetomena macroura</i> *	96,7		
	<i>Heliomaster squamosus</i> †	3,3		
	<i>Anthracothorax nigricollis</i> f†	6,7		
	<i>Phaethornis pretei</i> *	6,7		
Área 2	<i>Amazilia lactea</i> *	97,7		
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> f*	72,7		
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> j*	65,9		
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> m*	65,9		
	<i>Eupetomena macroura</i> *	100		
	<i>Melanotrochilus fuscus</i> †	77,3		
	<i>Anthracothorax nigricollis</i> f†	20,5		
	<i>Anthracothorax nigricollis</i> m†	6,8		
Área 3	<i>Colibri serrirostris</i> †	22,7		
	<i>Anthracothorax nigricollis</i> f†	4,8		
	<i>Anthracothorax nigricollis</i> m†	76,2		
	<i>Amazilia brevirostris</i> †	81,0		
	<i>Amazilia fimbriata</i> *	33,3		
	<i>Eupetomena macroura</i> *?	52,4		
	<i>Melanotrochillus fuscus</i> †	85,7		
	<i>Amazilia lactea</i> *?	4,8		
<i>Chlorostilbon aureoventris</i> j*?	4,8			
<i>Chlorostilbon aureoventris</i> f*?	9,5			

Além dos beija-flores, visitantes assíduos às flores de *Citharexylum myrianthum*, uma diversidade de outros nectarívoros foi observada visitando estas flores (Tabela 4). Borboletas foram observadas no período da manhã, iniciando suas atividades por volta das 0615 h, mas sendo mais freqüentes por volta das 1000 h. Nos indivíduos de *C. myrianthum* em Campinas, *Papilio anchisiades* Hbn. (Papilionidae) foi a espécie mais assídua, seguida por *Anteos menippe* Hbn. (Pieridae) e por *Urbanus teleus* Hbn. (Hesperiidae) (Tabela 4). Outras duas espécies de lepidópteros, *Methona themisto* Hbn. (Nymphalidae) e *Phocides* sp. (Sphingidae) ocorreram em baixa freqüência (Tabela 4). *Aelopus titan*, visitante crepuscular e noturno, também visitou flores de *C. myrianthum* durante a manhã, principalmente por volta das 1000 h e no fim da tarde, por volta das 1700 h, até o anoitecer em Campinas. Em Picinguaba, espécies de *Urbanus* foram mais freqüentes (26,3%), seguidas por espécies de *Antheos* (10,5%) e de *Papilio* (5,26%).

Não foi observada presença de pólen na probóscide dos lepidópteros diurnos. Ao contrário do esperado para este recurso entomófilo, competições e interações agonísticas entre beija-flores e borboletas que visitavam as flores de *Citharexylum myrianthum* foram pouco freqüentes. Dentre estes insetos, apenas *Papilio anchisiades* perseguiu os beija-flores (Tabela 5). Suas perseguições estendiam-se por 1 ou 3 metros de distância batendo inclusive com as asas em indivíduos de *Eupetomena macroura* e *Melanotrochilus fuscus*, que forrageavam mais freqüentemente na parte superior da copa, onde também se encontrava este lepidóptero. Quando insistia na perseguição, *Papilio anchisiades* era, por sua vez, perseguida pelo beija-flor, mas estas perseguições eram muito curtas e logo abandonadas.

Em Campinas, as abelhas *Trigona spinipes* Fabr. (Apidae) (Figura 9A) iniciavam suas atividades às flores de *Citharexylum myrianthum* por volta das 0600 h e ocorriam ao longo da manhã (Tabela 4), mordendo a base da corola onde abriam furos (Figura 9B) para pilhar o néctar. Marimbondos do gênero *Polistes* (Vespidae) também pilhavam néctar de modo semelhante a *T. spinipes*, mas eram menos freqüentes (Tabela 4). No final da manhã, entre 1100 h e 1200 h, praticamente todas as flores apresentam furos na base da corola. Em Picinguaba esses pilhadores eram pouco freqüentes, sendo *Trigona spinipes* avistada em 10,5% das observações e *Polistes* sp. em 5,26%.

Tabela 4: Visitantes diurnos de *Citharexylum myrianthum* em Campinas, SP (áreas 1 e 2). Horário de chegada à planta, número de indivíduos simultaneamente visitando flores na planta e frequência de avistamentos total (%) e por horário de observação (A, B e C, respectivamente, 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h). As áreas escuras nos gráficos correspondem aos avistamentos.

Visitantes	Horário de início de visita (h)	N de indivíduos simultaneamente	Frequência (%) (Total, A, B e C)
Emberezidae			
<i>Coereba flaveola</i>	0600	1 a 2	47,3 
<i>Thraupis sayaca</i>	0615	4 a 5	1,4 
<i>Tangara cayna</i>	0615	2	1,4 
Apidae			
<i>Trigona spinipes</i>	0600	MUITOS	100 
<i>Bombus</i> sp.	0640	1	5,4 
Vespidae			
<i>Polistes</i> sp.	0615	1 a 10	18,9 
Papilionidae			
<i>Papilio anchisiades</i>	0615	1 a 5	43,2 
Hesperiidae			
<i>Urbanus teleus</i>	0640	1	4,1 
Nymphalidae			
<i>Methona themisto</i>	1000	1	1,4 
Pieridae			
<i>Anteos menippe</i>	0800	1	17,6 
Sphingidae			
<i>Aelopus titan</i>	0900	1	5,4 
<i>Phocides</i> sp.	0725	1	1,4 

Tabela 5: Interações agonísticas envolvendo *Papilio anchisiades* (Papilionidae) e beija-flores em Campinas, SP (área 2).

<i>Papilio anchisiades</i>	<i>Eupetomena macroura</i>	<i>Melanotrochilus fuscus</i>	<i>Anthracothorax nigricollis</i> f	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> f	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> m	<i>Amazilia lactea</i>
Agressora	8	14	7	6	2	1
Agredida	9	4	1	1	3	2

Outro visitante muito freqüente às flores de *C. myrianthum* tanto em Campinas quanto em Picinguaba foi o pássaro *Coereba flaveola* Linn. (Emberizidae, Passeriformes), (Tabela 4), que faz visitas legítimas (Figura 9F) ou ilegítimas perfurando a base da corola, podendo às vezes mandibular a flor pela base, destruindo-a. Estes tipos de visita de *Coereba flaveola* se sucedem ao longo da manhã, mas geralmente eram poucas as flores destruídas totalmente por esta ave. A mandibulação das flores também era feita pelo pássaro *Thraupis sayaca* Linn. (Emberizidae, Passeriformes), visitante pouco freqüente, mas que geralmente arrancava as flores. Em Picinguaba, *Thraupis sayaca* foi avistado com maior freqüência visitando as flores de *C. myrianthum* (52,6%) do que em Campinas, ao contrário de *Coereba flaveola* (36,8%).

Em Campinas, interações entre estes nectarívoros ocorreram envolvendo os beija-flores. *Eupetomena macroura* perseguiu *Coereba flaveola* 26 vezes, apesar desta ave forragear escondida na folhagem, esquivando-se das perseguições (foi perseguida uma vez pelo jovem de *Chlorostilbon aureoventris*). *Thraupis sayaca* também foi perseguido por *E. macroura*.

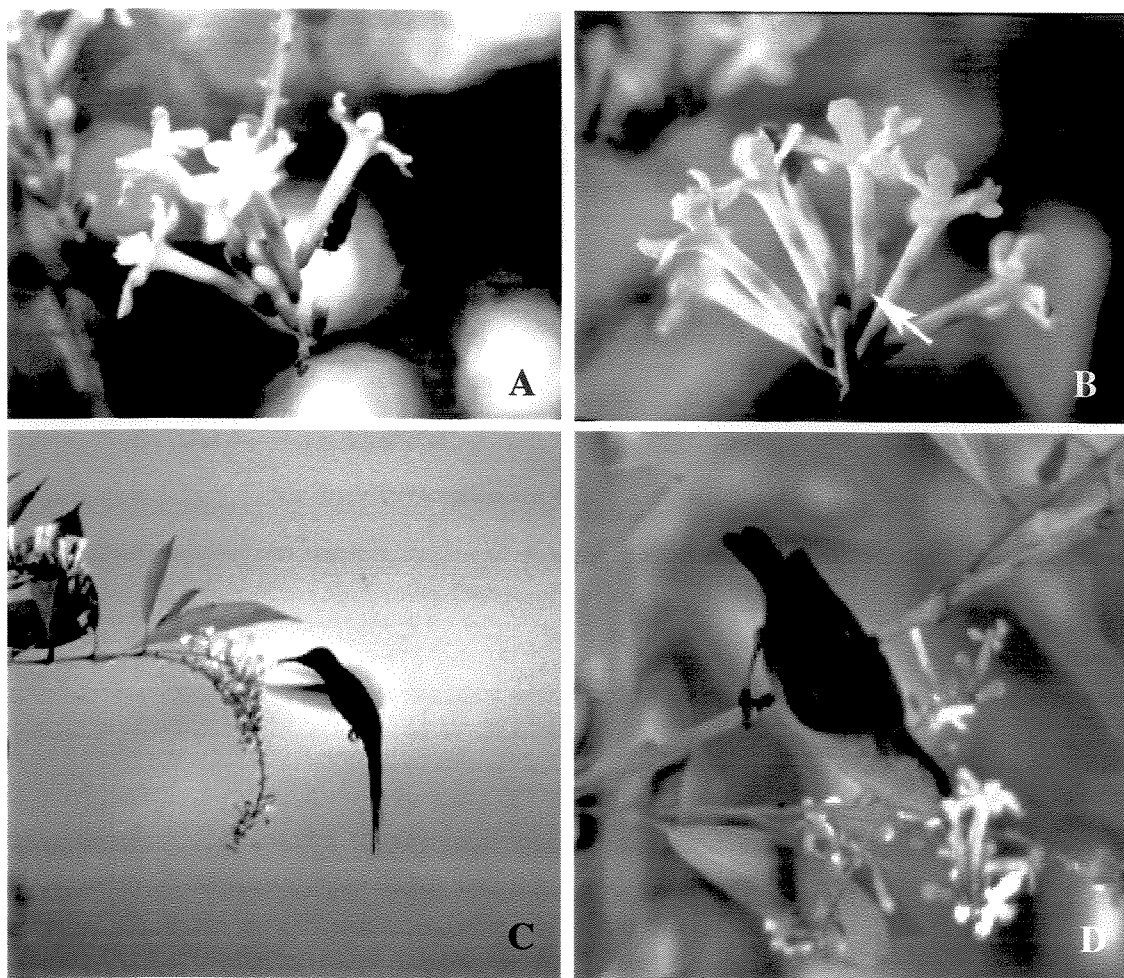


Figura 10: Flores de *Citharexylum myrianthum* e visitantes diurnos. **A**, *Trigona spinipes* mordendo a base da corola para pilhar o néctar; **B**, flores pilhadas na base da corola; **C**, *Eupetomena macroura* visitando flores no topo da copa e **D**, visita legítima de *Coereba flaveola*.

DISCUSSÃO

Fenologia de floração

O padrão fenológico de floração dos indivíduos de *Citharexylum myrianthum* é do tipo cornucópia *sensu* Gentry (1974). Segundo a classificação de Newstrom *et al.* (1994), o padrão fenológico de floração tanto dos indivíduos quanto da população de *C. myrianthum* é anual e regular. Estes padrões apresentados por *C. myrianthum* são comuns para a vegetação arbórea próxima das duas áreas estudadas, a floresta mesófila semidecídua em Campinas, segundo Morellato (1991), e a floresta úmida de planície litorânea em Picinguaba, segundo Talora & Morellato (2000), ocorrendo o pico de espécies em flor no início da estação mais quente e úmida, isto é, nos meses de outubro e novembro.

Plantas masculinas florescendo primeiro, como acontece com *C. myrianthum*, implicam em disponibilidade de pólen, atraindo polinizadores que aprendem a visitar o recurso, possibilitando polinizações assim que as flores femininas começam a abrir. A antecipação da florada dos indivíduos masculinos em relação a dos femininos que ocorre em *Citharexylum myrianthum* é comum entre espécies dióicas (Bawa 1980; Stephenson & Bertin 1983) e é resultado de seleção sexual (Stanton 1994).

A distribuição tanto de indivíduos masculinos quanto a de femininos de *C. myrianthum* em classes de altura semelhantes sugere que a expressão da função sexual não está relacionada à altura ou à idade das plantas, mas deve estar geneticamente fixada como mencionado para uma espécie de Malpighiaceae por Steiner (1985). A ausência de relação entre altura e sexo em *C. myrianthum* é um fato indiretamente indicado pelos moradores de Picinguaba, pois se referem a indivíduos de *C. myrianthum* que independente da altura nunca foram vistos com frutos (masculinos) e a outros que sempre produzem muitos frutos por estação (femininos). Interessante notar que apesar de conhecerem outras plantas dióicas que são denominadas de plantas “machos” e “fêmeas”, os moradores não adotam esta denominação para *Citharexylum myrianthum*.

Morfologia, biologia floral e reprodução

Nos indivíduos de *Citharexylum myrianthum* não é possível distinguir as plantas femininas das masculinas, pois as flores são perfeitas e não possuem diferenças morfológicas acentuadas, mas apresentam apenas um sexo funcional, situação comum também a várias outras espécies dióicas (Gottsberger 1996). Portanto, apesar de *C. myrianthum* possuir flores monóclinas, estas são funcionalmente díclinas, sendo esta uma espécie funcionalmente dióica. A dioícia é mencionada para este gênero por Tomlinson & Fawcett (1972) com base no estudo de uma espécie norte-americana, *C. fruticosum* L., não sendo, entretanto, a primeira ocorrência de dioícia na família nem no gênero (Tomlinson 1973). Flores perfeitas de espécies de sexos funcionalmente separados favorecem que a condição de dioícia passe despercebida (Gottsberger 1996), principalmente quando o objetivo da observação não é o sistema reprodutivo ou a biologia floral da espécie focal. Estudos fenológicos de indivíduos que nunca frutificam são comumente relacionados a fatores ambientais e não a características inerentes ao indivíduo, como o caso de *Citharexylum myrianthum* tratado por Morellato (1991) e Amaral (1993) como espécie hermafrodita.

As anteras introrsas de *C. myrianthum*, a apresentação secundária do pólen (cf. Yeo 1993) em massas e a alta viabilidade do pólen criam condições favoráveis à alta retirada do pólen e à polinização resultante de poucas visitas às flores (Endress 1994). Em *Citharexylum myrianthum* o estigma está receptivo ao longo da duração da flor, sendo do tipo úmido (cf. Heslop-Harrison & Shivanna 1977), o tipo mais freqüente na natureza (Endress 1994) e que não requer condições muito especializadas para a germinação do pólen (Heslop-Harrison & Shivanna 1977). Estas características, tanto do androceu quanto do gineceu, são importantes para esta espécie dióica, dependente inteiramente de polinização cruzada e cuja flor dura menos de um dia. A alta (100%) fecundação e produção de frutos das polinizações cruzadas manuais, contrastando com o baixo desenvolvimento de frutos em condições naturais, sugere que esta baixa produção não está relacionada à limitação de pólen ou de óvulos, mas provavelmente à limitada freqüência de visita dos polinizadores (cf. Zimmerman 1980). O acúmulo de néctar em flores não-ensacadas de *Citharexylum myrianthum* também sugere subutilização deste recurso pelos

visitantes noturnos devido à sua baixa frequência.

Citharexylum myrianthum é uma espécie arbórea dióica que juntamente com espécies dióicas de Rubiaceae e Caricaceae apresentam néctar como recurso aos polinizadores, não sendo este tipo de recurso muito comum entre as espécies dióicas estudadas (revisão em Renner & Feil 1993). Segundo Renner & Feil (1993) um terço das espécies dióicas estudadas são polinizadas por engano e poucas são as que fornecem recursos aos polinizadores, sendo néctar o recurso menos freqüente.

As características florais de *Citharexylum myrianthum* de morfologia, cor, antese, odor, pólen em massas, concentração e volume de néctar são, em conjunto, encontradas em flores esfingófilas (cf. Faegri & van der Pijl 1980). A esfingofila é uma das principais síndromes de polinização em matas tropicais (ver Haber & Frankie 1989), suplantada apenas por flores polinizadas por Hymenoptera em geral (cf. Bawa *et al.* 1985), sendo muito freqüente também entre espécies dióicas em certas localidades (Bawa 1990, Renner & Feil 1993).

A floração de *C. myrianthum* ocorre no início da estação chuvosa juntamente com o pico de floração de outras espécies esfingófilas em diversas localidades (Haber & Frankie 1989, Morellato 1991 e no tabuleiro paraibano segundo R. Oliveira & C. Schlindwein, com. pess.), seguido de um aumento da atividade dos esfingídeos (Locatelli & Machado 1999). Aumento na atividade, densidade e riqueza de espécies de esfingídeos após o início da estação chuvosa devem estar associados tanto ao pico de espécies esfingófilas em flor quanto à disponibilidade de plantas hospedeiras para a oviposição (Haber & Frankie 1989).

As características de concentração e volume de néctar de *Citharexylum myrianthum* estão dentro do intervalo encontrado para a comunidade de espécies de flores esfingófilas da Costa Rica (Haber & Frankie 1989) e da Patagônia (Bernardello *et al.* 1999), entretanto, os valores do néctar de *C. myrianthum* aproximam-se dos valores mais baixos mencionados por estes autores.

Similaridade do perfil químico dos voláteis tanto de flores masculinas quanto de femininas de *C. myrianthum* é mencionada também para outras espécies dióicas por Knudsen & Tollsten (1992), sendo os visitantes florais atraídos em proporções semelhantes às plantas masculinas e às femininas. A composição destes voláteis de *C. myrianthum* é típica de espécies esfingófilas apresentando, assim como as espécies estudadas por

Knudsen & Tollsten (1993), grandes quantidades de compostos nitrogenados e sesquiterpenos oxigenados exclusivos, além dos compostos mais comuns.

Citharexylum myrianthum é uma espécie esfingófila do estrato arbóreo e segundo Lorenzi (1992) ocorre em ambientes sucessionais na planície litorânea e em matas ciliares. Estas características de *C. myrianthum* diferem de várias das espécies esfingófilas de sub-bosque de cerrado estudadas por Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975) e da idéia de que a esfingofilia seria tipicamente deste estrato em florestas (Endress 1994), estando quase que ausente do dossel (Bawa *et al.* 1985).

Polinizadores e visitantes

Devido ao curto tamanho do tubo da corola as flores de *Citharexylum myrianthum* podem ser visitadas por diversas espécies de esfingídeos, o que também é mencionado para outras espécies esfingófilas de corola curta por Haber & Frankie (1989). Embora este grupo apresente as maiores probóscides dentre os insetos (Endress 1994) e as flores de corola longa sejam visitadas apenas por mariposas de probóscide longa, flores de corola curta podem ser visitadas por mariposas cuja probóscide pode ser longa ou curta (Haber & Frankie 1989). Portanto, no caso de *Citharexylum myrianthum* e exemplos semelhantes não há especificidade entre o tamanho da corola e da probóscide dos esfingídeos.

O baixo número de esfingídeos ao longo da noite em *Citharexylum myrianthum* resulta em visitas pouco frequentes a esta planta. Uma média e variância baixas de visitas (Stanton 1994) a *C. myrianthum* indicam que muitas flores não são visitadas e que a maioria das visitadas o é apenas uma vez. A baixa frequência de visitação durante à noite também resulta em subutilização do néctar de *C. myrianthum* por estes visitantes noturnos, possibilitando seu aproveitamento por diversos visitantes diurnos oportunistas, situação comum a outras espécies de flores com antese noturna (Haber & Frankie 1989). O volume de néctar acumulado ao longo da noite em flores não-ensacadas, bem como a diferença entre a produção de frutos em condições naturais e a de polinizações manuais também sugerem baixa visitação dos polinizadores noturnos. Portanto, os indivíduos de *Citharexylum myrianthum* estariam competindo por polinizadores (cf. Stanton 1994).

Diferenças significativas entre a produção de frutos em condições naturais e de polinizações manuais cruzadas são mencionadas por Vesprini & Galetto (2000) para a espécie esfingófila *Jaborosa integrifolia* (Solanaceae), sendo a formação de frutos desta espécie também limitada pela baixa frequência de polinizadores.

No caso dos indivíduos masculinos de *C. myrianthum*, a apresentação do pólen secundariamente em massas poderia estar relacionada à baixa probabilidade de visitas, maximizando a exportação do pólen em um única visita, mesmo que isso implique em desperdício (cf. Harder & Thomson 1989). No caso das flores femininas, a receptividade do estigma durante toda a duração da flor maximiza o tempo disponível à polinização, fato que também pode estar relacionado à baixa probabilidade de visitas.

A competição entre as plantas masculinas de *C. myrianthum* por polinizadores pode estar associada aos quatro fatores definidos por Stephenson & Bertin (1983): fenologia, número de flores e sua disposição, recurso e atração. Fenologicamente, a florada antecipada dos indivíduos masculinos de *C. myrianthum* (em relação aos femininos) sugere competição durante um curto período. Os outros fatores deverão estar atuando na competição entre as plantas masculinas por polinizadores a cada noite. No caso das plantas femininas parece não haver competição com as plantas masculinas uma vez que os picos de emissão de voláteis parecem ocorrer em diferentes horários ao longo da noite, tendência acompanhada pela atividade dos esfingídeos. Entretanto, estudos quantitativos mais refinados destes voláteis são necessários para determinar os picos de intensidade diferenciada entre as flores masculinas e as femininas de *C. myrianthum*.

Uma vez que há indivíduos masculinos nas proximidades dos femininos de *C. myrianthum* e houve sobreposição da florada destes indivíduos nas três localidades, não havendo limitação de pólen, a diferença na produção de frutos pode estar relacionada à disponibilidade de polinizadores (cf. Stanton 1994). A proximidade das plantas de *C. myrianthum* à iluminação noturna constante em Campinas e as chuvas frequentes que ocorreram em Picinguaba provavelmente influenciaram negativamente a atividade dos visitantes noturnos e, por consequência, a formação de frutos, aspectos que Cruden *et al.* (1976) mencionam para espécies esfingófilas. A florada das plantas da vila de Picinguaba ocorreu durante o período chuvoso, enquanto que a dos indivíduos da trilha da Casa da Farinha se prolongou após o período chuvoso, apresentado maior produção de frutos. Mesmo nestas plantas, a produção média de frutos por inflorescência foi semelhante aos

20% encontrados para outra espécie esfingófila, *Hancornia speciosa* (Apocinaceae), no tabuleiro paraibano por R. Oliveira & C. Schlindwein (com. pess.).

O padrão de formação de frutos nas plantas de *C. myrianthum*, havendo certas partes da copa com mais frutos do que outras, está relacionado ao percurso tipo linhas-de-captura realizado pelos polinizadores durante suas visitas, comportamento também observado nas mariposas em orquídeas esfingófilas (Nilsson *et al.* 1992). Este é um comportamento eficiente na promoção da polinização cruzada (Endress 1994), sendo a única possibilidade de formação de frutos numa espécie dióica, como é o caso de *C. myrianthum*. Os esfingídeos são os polinizadores principais de *C. myrianthum*, cobrindo longas distâncias com rapidez (Haber & Frankie 1989) e transitando entre diferentes ambientes (Endress 1994).

A ausência de formação de frutos de *C. myrianthum* no território utilizado por *Eupetomena macroura*, que visitava tanto flores masculinas quanto femininas, indica que este beija-flor e provavelmente as demais espécies não são vetores eficientes do pólen de *Citharexylum myrianthum*, sendo considerados pilhadores à semelhança de espécies estudadas por Araújo (1996). A retirada de pólen das flores de *C. myrianthum* pelos beija-flores (devido a ingestão) limita a possibilidade das borboletas de agirem como vetores de pólen. Portanto, consideramos as borboletas como polinizadores ocasionais.

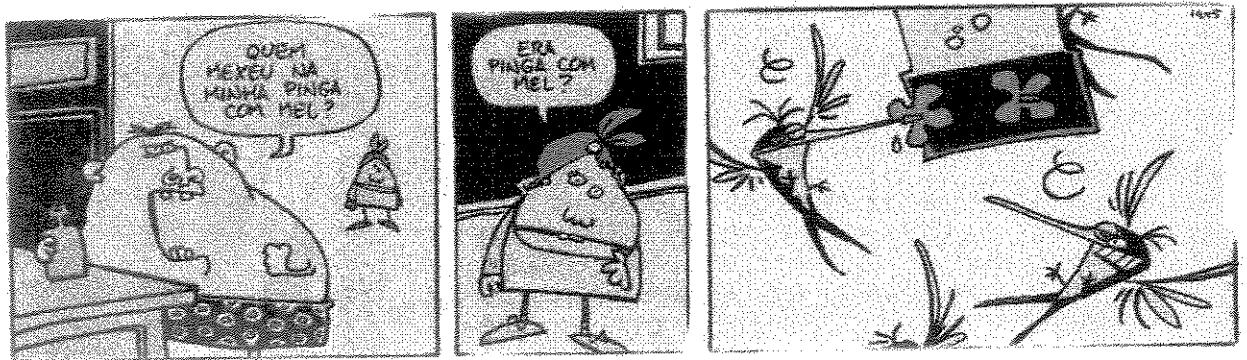
Com relação às interações entre os visitantes diurnos, as perseguições de *E. macroura* a *Aelopus titan* e a não perseguição das borboletas podem ser explicadas pelo fato da defesa de territórios pelos beija-flores estar basicamente relacionada às necessidades energéticas do inseto competidor (Boyden 1978). Em uma situação de competição intra e interespecífica de beija-flores na presença de competidores de taxa distantes, uma borboleta e um esfingídeo, a defesa do território deve ser mais intensa sobre o esfingídeo por ser este, depois das outras espécies de beija-flores, o competidor mais parecido em termos de necessidades energéticas. Beija-flores como estas espécies estudadas podem apresentar diferentes comportamentos (de perseguição ou não) com relação a diferentes insetos competidores, como também é mencionado por Carpenter (1979) e Brown *et al.* (1981). As perseguições sistemáticas de *Aelopus titan* pelos beija-flores durante o crepúsculo sugerem competição entre estes dois taxa, o que pode restringir a frequência de atividade destes esfingídeos, sendo pouco avistados durante o dia. Cruden *et al.* (1976) sugerem que a competição entre mariposas e beija-flores, via interações agonística ou esgotamento do

recurso floral, limitaria a atividade diurna destes insetos em simpatria com os beija-flores. O modo de visita e o batimento de asas desta mariposa é semelhante ao de um beija-flor de pequeno porte o que também pode induzir sua perseguição por espécies de beija-flores maiores.

De modo geral, os beija-flores atuam negativamente sobre a polinização de *C. myrianthum* pois são pilhadores de néctar, ingestores de pólen e interagem agonisticamente com os polinizadores. Entretanto, devido ao comportamento territorial dos beija-flores que perseguem as aves *Coereba flaveola* e *Thraupis sayaca*, destruidoras de flores, a perda de flores polinizadas possivelmente é amenizada. Este pode ser um fator importante em relação ao desenvolvimento de frutos de *C. myrianthum* bem como o fato das flores durarem apenas um dia, como ocorre em várias espécies arbóreas tropicais, o que diminui bastante seu tempo de exposição a predadores (Primack 1985).

Aos beija-flores...

NÍQUEL NÁUSEA - Fernando Gonzales



CAPÍTULO 2

UTILIZAÇÃO DO NÉCTAR DE *Citharexylum myrianthum* Cham. (VERBENACEAE) POR BEIJA-FLORES

INTRODUÇÃO

Beija-flores (Apodiformes: Trochilidae) são aves exclusivamente neotropicais, distribuídas em cerca de 100 gêneros e 300 espécies (Tiebout III 1993). No Brasil, há 38 gêneros e 86 espécies (Grantsau 1989). Muitos estudos sobre os beija-flores e suas flores têm sido feitos na América Central e nos Andes (revisões em Snow & Snow 1986, Stiles 1981, 1985) região de maior diversidade destas aves (Sick 1997).

Estudos sobre beija-flores envolvem basicamente sua relação com a comunidade vegetal ornitófila (segundo Faegri & van der Pijl 1980), tendo sido desenvolvidos vários no Brasil (Snow & Teixeira 1982, Fischer 1994, Sazima *et al.* 1995, 1996, Buzato *et al.* 2000, Santos 2000), porém, são escassos os trabalhos que enfocam também a utilização e a importância de plantas não-ornitófilas para estas aves (Des Granges 1979, Snow & Snow 1986, Arizmendi & Ornelas 1990), principalmente no Brasil (Araújo 1996).

É surpreendente como tantas espécies cujo potencial de forrageamento ou cujos nichos se sobreponham extensivamente, podem coexistir temporalmente (Feinsinger 1976), uma vez que numa comunidade de beija-flores as espécies podem utilizar em um mesmo habitat, o mesmo tipo de recurso floral em horários semelhantes – três dimensões facilmente partilháveis, nesta ordem, entre os animais (Schoener 1986). Mas, restrições intrínsecas de cada espécie de beija-flor limitam o seu papel dentro da comunidade, como o formato e o tamanho do bico, o peso corporal, o comprimento e a área da asa, influenciando a partilha do recurso alimentar entre os beija-flores de uma comunidade (Feinsinger & Colwell 1978). Além disto, padrões temporais de sua atividade, distribuição microgeográfica, correspondência entre bico e morfologia floral, preferência por certos tipos de néctar (composição, concentração e volume), assim como as interações agonísticas entre as espécies de beija-flores (Wolf *et al.* 1976), moldam a composição e a dinâmica da comunidade destas aves em uma região (Feinsinger & Colwell 1978).

Não somente a morfologia está relacionada à partilha do recurso entre os beija-flores, mas também seu comportamento de forrageamento e o custo energético do voo (Feinsinger & Chaplin 1975). Cinco papéis ecológicos ou estratégias de forrageamento podem ser observados em uma comunidade de beija-flores (cf. Feinsinger & Colwell 1978): os que forrageiam em linhas-de-captura (“traplinig”) de alta recompensa e os de

baixa recompensa, visitando flores em um percurso que é repetido com certa frequência; os territoriais, que delimitam um território e o defendem contra outros beija-flores coespecíficos ou de outras espécies; os parasitas de territórios, que visitam flores em territórios defendidos por outros beija-flores, mas que utilizam zonas menos usadas e menos defendidas pelos donos dos territórios e os generalistas, que se alimentam oportunisticamente em pequenas concentrações de flores, podendo fazer linhas-de-captura de baixa recompensa, sendo também denominados de forrageadores facultativos em linhas-de-captura. Existe um contínuo entre espécies territoriais e as que forrageiam em linhas-de-captura, pois seu contraste é raramente absoluto (Feinsinger 1976), não sendo estes papéis fixos na comunidade (Feinsinger & Colwell 1978). Relações entre a morfologia e a estratégia de forrageamento da espécie de beija-flor foram propostas na literatura. Segundo Feinsinger & Chaplin (1975), o “wing disc loading” ou carga alar é a relação entre o peso do beija-flor e o comprimento da asa, sendo maior em espécies territoriais do que nos beija-flores não-territoriais da Costa Rica. Snow & Snow (1980) trabalhando com espécies dos Andes propõem outra relação, entre o comprimento do bico e o da asa, sendo maior em espécies que forrageiam em linhas-de-captura de alta recompensa e menor em espécies territoriais. A relação proposta por Snow & Snow (1980) tem a vantagem, segundo os autores, de poder ser empregada utilizando espécimes taxidermizados de museus. Estas variadas características de morfologia e de comportamentos de forrageamento são importantes para a manutenção de uma alta diversidade em comunidades tropicais de aves nectarívoras (Arizmendi & Ornelas 1990) e sua coexistência (Des Granges 1978).

Plantas de florada tipo cornucópia podem ser bons modelos para estudos de partilha de recurso por oferecê-lo em quantidades variadas durante um curto espaço de tempo. A exploração do néctar como recurso alimentar é uma interação conveniente para estudos de competição, devido à facilidade de quantificar e qualificar o tipo de recurso e observar sua utilização (Feinsinger & Colwell 1978, Carpenter 1979). Como beija-flores possuem tamanho reduzido e limitada capacidade de estocar alimento, devem responder rapidamente às mudanças na distribuição espacial e temporal do alimento no habitat (Stiles & Wolf 1970).

Os objetivos deste trabalho foram estudar a competição e a utilização temporal e espacial do néctar de *Citharexylum myrianthum* pelos beija-flores. Estes aspectos foram

estudados ao longo do período de duração das flores e durante a fenofase de floração de três indivíduos de *Citharexylum myrianthum* em duas áreas urbanizadas e em um indivíduo junto à vegetação alterada, sob ocupação humana acentuada, dentro de uma área de preservação.

MATERIAIS E MÉTODOS

Áreas de estudo

Os indivíduos de *Citharexylum myrianthum* utilizados para observações sobre o uso do recurso por beija-flores encontram-se em duas regiões. Na Cidade Universitária em Campinas, SP (22° 49'43"S e 47° 04'26"W - área 1), há uma planta masculina de 10 m de altura. No campus da Universidade Estadual de Campinas (22° 49'07"S e 47° 04'08"W - área 2), há uma planta feminina de 8 m de altura e uma masculina de 12 m muito próximas e que foram observadas em conjunto. O clima da região é tropical sazonal, com uma estação seca e fria de abril a setembro e outra úmida e quente de outubro a março, índice pluviométrico de 1.360 mm ao ano e temperatura média de 20,6°C (Morellato 1991). Outra planta masculina de 12 m de altura foi estudada na vila de Picinguaba em Picinguaba, SP (área 3), à beira da praia, onde faz parte da vegetação alterada sob ocupação humana acentuada. A vila faz parte do Núcleo de Picinguaba que se encontra na planície costeira no município de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo (23° 20' - 23° 22'S e 44° 48' - 44° 52'W), fazendo parte do Parque Estadual da Serra do Mar, região de temperaturas altas e altos índices pluviométricos (Silveira 1964), com temperatura média de 27,7°C e pluviosidade de 2.836,5 mm ao ano (Araújo 1996). O clima da região é classificado como tropical chuvoso (tipo "Af" *sensu* Köppen 1948). A vegetação na planície costeira de Picinguaba é formada de mosaicos (Garcia 1992), sendo composta por mangue próximo ao estuário do rio Picinguaba, por floresta densa e por áreas de capoeira (Furlan *et al.* 1990), onde se encontram diversos indivíduos de *Citharexylum myrianthum*.

Recurso disponível

Para a estimativa do número de flores disponíveis em cada indivíduo de *C. myrianthum* por dia de observação, foi contado no início da manhã o número de flores em uma seção fixa da copa e, posteriormente, extrapolava-se o número de flores para o volume restante da copa.

Em Campinas, as flores não visitadas acumulam cerca de 10 µl de néctar durante a noite e em Picinguaba, cerca de 15µl de néctar, a uma concentração de 15% em ambas as áreas. Nas duas regiões, porém, a disponibilidade deste recurso tende a ser ligeiramente diferente ao longo da manhã (q. v. **Capítulo 1**). Nas flores de Campinas, além do uso pelos visitantes, o fator evaporação atua sobre a quantidade de néctar disponível, uma vez que o néctar não é renovado durante a manhã e tende a esgotar em parte do período matutino. Em Picinguaba, devido à umidade do ambiente, a evaporação parece não ter tanta influência, de modo que flores não visitadas ainda contém néctar até o final da manhã. Em ambas as regiões, porém, as flores são acessíveis até por volta das 1100-1200 h, a partir deste horário as visitas são impedidas pela murcha da corola.

Observações sobre a atividade dos beija-flores

Para determinar a atividade dos beija-flores, foram realizados três períodos de observações com duração de uma hora cada, a intervalos de uma hora (entre 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h, respectivamente **A**, **B** e **C**) totalizando 95 horas de observação em dias não necessariamente consecutivos e sem chuva. Em onze dias na área 1, nos horários **A**, **B** e **C** foram realizadas, respectivamente, 11h, 10 h e 9 h de observações; em 17 dias na área 2, respectivamente, 15 h, 16 h e 13 h de observações e na área 3, em sete dias de observações, 7 h, 7 h e 7h. Foi registrada a temperatura ambiente no início e no fim de cada período de observação, as espécies de aves visitantes, horário e número de indivíduos (estimado principalmente durante as interações entre coespecíficos), região da copa visitada, o número de flores visitadas por cada espécie de beija-flor a cada visita às plantas e interações agonísticas com outros indivíduos. Nas áreas 1 e 2 foram comuns as interações

envolvendo mais de dois indivíduos, geralmente de três a cinco. Para quantificar as interações agonísticas foi contado o número de beija-flores envolvidos em cada interação, totalizando a participação destas aves nessas interações. Matrizes de interações agonísticas foram feitas utilizando-se somente as interações entre dois indivíduos, nas quais a relação entre a espécie agressora e a agredida eram claras. Machos e fêmeas de beija-flores com dimorfismo sexual evidente foram tratados separadamente. O registro destes dados foi feito com auxílio de gravador.

Para a localização das visitas às flores de *Citharexylum myrianthum*, dividiu-se a copa em três pisos e cada piso em áreas de 3x3. Dentro deste gride de 3x3x3, as visitas e os poleiros dos beija-flores foram localizados espacialmente em quadrantes dentro da copa (Figura 1). Beija-flores que mantiveram poleiro durante uma observação, ausentando-se apenas para visitarem flores e perseguirem outros beija-flores coespecíficos ou não, e que permaneciam na planta por mais da metade do período de observação foram considerados como demonstrando comportamento de manutenção de território (cf. Stiles & Wolf 1970, Feinsinger 1976).

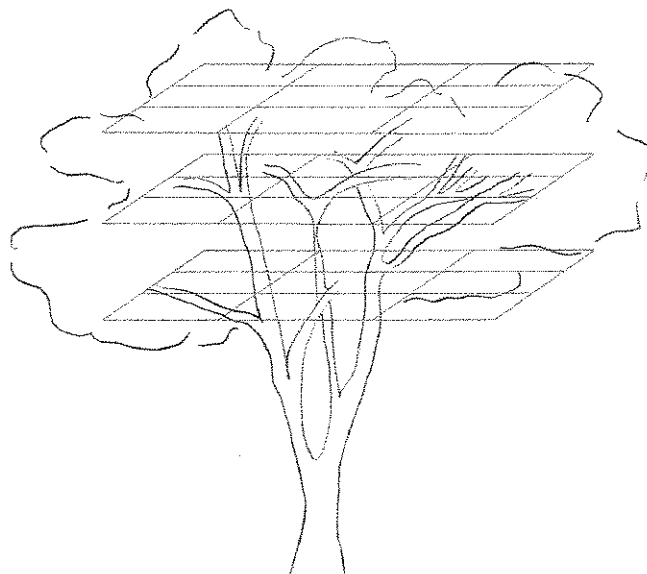


Figura 1: Esquema da divisão espacial da copa de *Citharexylum myrianthum* em três pisos, inferior, intermediário e superior, e cada piso em quadrantes (3x3) para a localização das visitas de cada espécie de beija-flor às flores.

Análise de dados

Foram feitas correlações de Spearman para os dados de flores disponíveis e visitadas por dia, número de beija-flores e de suas participações em interações agonísticas para cada área.

A estratégia de forrageamento dos beija-flores foi relacionada aos dados morfológicos das espécies obtidos na literatura, calculando-se a carga alar segundo a fórmula empregada por Feinsinger & Colwell (1978), na qual esta é igual a $0,20373 \times \text{peso}/(\text{comprimento da asa})^2$. A relação proposta por Snow & Snow (1980) entre o comprimento de bico e o da asa também foi utilizada.

Para calcular a sobreposição específica da utilização do recurso floral pelos beija-flores foi utilizado o índice proposto por Petraits em 1979 segundo Ludwig & Reynolds (1988), atribuindo-se arbitrariamente o valor de 1×10^{-7} às classes de recurso de valor nulo para possibilitar a utilização das equações logarítmicas. Este índice varia de 0 a 1, indicando de nenhuma à total sobreposição na utilização das classes de recurso. As classes de recurso foram temporalmente divididas em três, correspondendo aos horários de observação (A, B e C, respectivamente 0600-0700 h, 0800-0900 h e 1000-1100 h) e espacialmente, conforme o número de quadrantes utilizados pelos beija-flores dentro do gride de 3x3x3, em um máximo de 27 quadrantes para a área 1 e 3. Na área 2, a presença de outra árvore adjacente acrescentou mais um quadrante à amostragem, num total de 28 quadrantes. Os quadrantes não visitados por nenhuma espécie foram excluídos da análise. Deste modo, o número de quadrantes nas diferentes fases da florada (respectivamente, inicial, pico e final) foram 20, 24, e 14 para a área 1; 25, 24 e 20 para a área 2 e a florada da área 3 foi acompanhada já no pico de floração, com 23 e 19 quadrantes visitados.

RESULTADOS

A florada

A florada dos indivíduos de *C. myrianthum* foi dividida em três fases: inicial, pico e final, sendo que o indivíduo da área 3 foi observado a partir do pico da florada (Figura 2.I). No primeiro dia de floração os indivíduos têm poucas dezenas de flores, aumentando para milhares de flores no segundo dia. Por volta do terceiro dia de floração, os beija-flores começam a visitar estas flores, ocasião em que foram iniciados os registros sobre a florada. Apesar da grande variação na disponibilidade de flores durante a fenofase de floração (Figura 2.I), não houve variação proporcional significativa na utilização deste recurso pelos beija-flores (Figura 2.II), sendo o número de flores visitadas sempre muito menor do que o número estimado de flores disponíveis. As visitas às flores tenderam a diminuir ao longo da manhã nas três áreas (Figura 2.II). O número de beija-flores envolvidos em interações agonísticas tendeu a diminuir ao longo da manhã na área 2 (Figura 2.III), mas nas áreas 1 e 3 durante o pico e final da florada, o número de beija-flores envolvidos nessas interações foi mais baixo durante o horário A e maior no B. Houve correlação significativa ($p < 0,05$) na área 1 para o período C entre o número de beija-flores e as flores visitadas de *C. myrianthum* ($r = 0,84$) e o número de beija-flores envolvidos em interações agonísticas ($r = 0,91$) e entre o número de flores visitadas e de interações ($r = 0,76$). Na área 2, houve correlação significativa somente para o total de flores visitadas e os beija-flores envolvidos em interações ($r = 0,71$). Na área 3, houve correlação significativa entre o total de flores visitadas e o número de beija-flores envolvidos em interações agonísticas para o período A ($r = 0,69$), B ($r = 0,57$) e C ($r = 0,78$), e para o total de flores visitadas e o número total de beija-flores nas interações ($r = 0,56$).

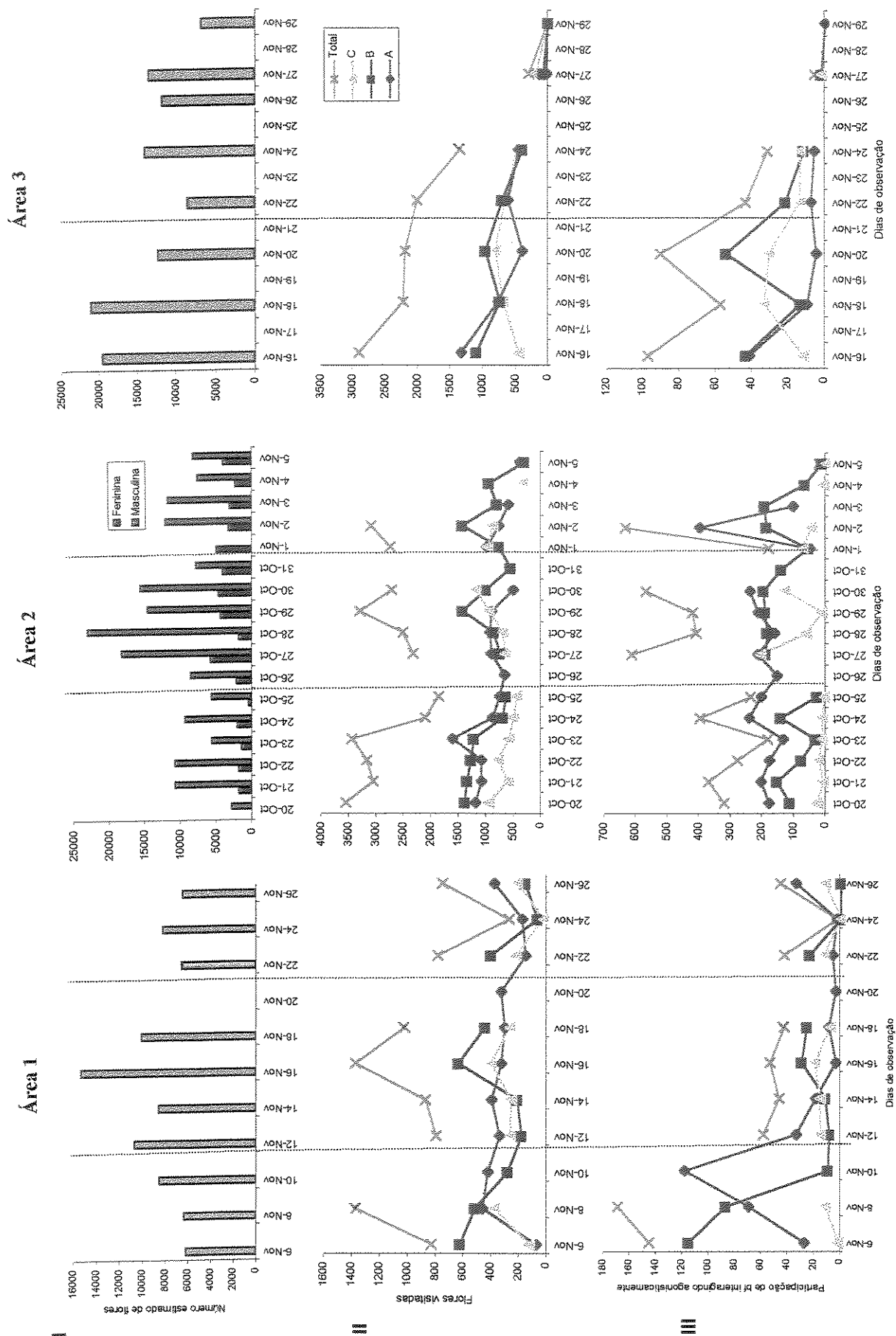


Figura 2: Estudos durante a florada de *Citharexylum myrianthum* em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. Em I, número estimado de flores; em II, número de flores visitadas pelos beija-flores e em III, número de participações em interações agonísticas por dia de observação em três horários, A, B e C, respectivamente 0600-0700h, 0800-0900h e 1000-1100h. As áreas entre as linhas verticais tracejadas indicam em sequência as fases da florada, inicial, pico e final.

Os beija-flores

Um total de dez espécies de beija-flores foram observadas utilizando o néctar de *Citharexylum myrianthum* em Campinas e em Picinguaba (Tabela 1), dentre espécies residentes e migratórias. Na área 2, um beija-flor não foi determinado ao nível de gênero (sp. indet.) e em alguns registros nos quais os beija-flores não foram reconhecidos utilizamos spp. como abreviação.

Tabela 1: Características de bico, corpo e asa de dez espécies de beija-flores observadas visitando as flores de *Citharexylum myrianthum* durante sua florada em Campinas e em Picinguaba, SP. Espécies classificadas como residentes (R) ou migratórias (M) (cf. Ruschi 1982) nas duas áreas. (Abreviações das espécies utilizadas em todas as figuras do trabalho, sendo f=fêmea, j=juvenil e m=macho).

Beija-flores	Abreviação	Bico (mm) ¹	Corpo (mm) ^{1,2}	Asa (mm) ¹	Massa (mg) ¹	Carga alar (mg/mm ²) ³	Bico como % da asa ⁴	Campinas ⁵ Picinguaba
Phaethornithinae								
<i>Phaethornis pretrei</i>	P pret	29-34	150-165	60	5,6	0,317	0,525	R / -
Trochilinae								
<i>Amazilia brevirostris</i>	A brev	16	85	50	3,8	0,310	0,320	- / M
<i>Amazilia fimbriata</i>	A fim	22	85-110	58-60	5,2	0,304	0,372	- / R
<i>Amazilia lactea</i>	A lact	18	95	55	4,2	0,283	0,327	R / M
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	A nigri (f, m)	23	114-115	70	6,5	0,270	0,328	M / M
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	C aur (f, j, m)	11	85	47	3,5	0,323	0,297	R / M?
<i>Colibri serrirostris</i>	C serr	23	121-127	71	6-6,8	0,259	0,323	M / -
<i>Eupetomena macroura</i>	E mac	22	180-190	75	9	0,326	0,293	R / M?
<i>Heliomaster squamosus</i>	H squa	29	112	57	5,3	0,332	0,508	M / -
<i>Melanotrochilus fuscus</i>	M fus	20	126-127	76	6,8	0,240	0,263	M / M

¹ cf. Ruschi (1982⁶)

² cf. Sick (1997) – Ruschi (1982⁶)

³ cf. Feinsinger & Chaplin (1975)

⁴ cf. Snow & Snow (1980)

⁵ obs. pess.

⁶ cf. Araújo 1996. Espécies com (?) podem ser residentes pois são típicas de ambiente aberto, diferente da capoeira alta estudada por Araújo (1996)

As espécies de beija-flores de maior peso corporal representaram a maior parte dos indivíduos presentes em cada área. Assim, *Eupetomena macroura* na área 1, *E. macroura* mais *Melanotrochilus fuscus* na área 2 e *M. fuscus* na área 3 foram as espécies mais frequentes ao longo da florada (Figura 3). Nas três áreas houve tendência para diminuir o número de indivíduos de beija-flores nas plantas ao longo da manhã (Figura 3A, B e C). Porém, nas áreas 1 e 2, a maior variação no número de indivíduos ocorreu na espécie de maior porte, *Eupetomena macroura*, que diminuiu sua atividade nas plantas, principalmente, no último horário da manhã (Figura 3A, B e C). *Melanotrochilus fuscus* variou pouco quanto ao número de indivíduos na área 2 e manteve-se constante durante os três horários na área 3 (Figura 3A, B e C).

Territorialidade e interações agonísticas

a) territórios

Em Campinas, *Eupetomena macroura* e *Amazilia lactea* mantiveram territórios e pousos relativamente fixos durante a florada de *Citharexylum myrianthum*, enquanto em Picinguaba apenas *Amazilia brevirostris* demonstrou territorialidade. Em Campinas, *Chlorostilbon aureoventris*, principalmente machos, podiam manter territórios marginais às espécies anteriores (na área 2), mas as fêmeas nunca demonstravam territorialidade. As demais espécies, tanto em Campinas quanto em Picinguaba, forrageavam e às vezes pousavam no decorrer de suas visitas, mas não permaneciam na planta além de um breve intervalo de alimentação e não possuíam pouso fixo.

Em observações ocasionais em outros indivíduos de *Citharexylum myrianthum* em Picinguaba, podia-se encontrar *A. lactea* com territórios em árvores baixas e com copas pequenas ou vários *M. fuscus* disputando territórios em locais com alta densidade de grandes indivíduos de *C. myrianthum*.

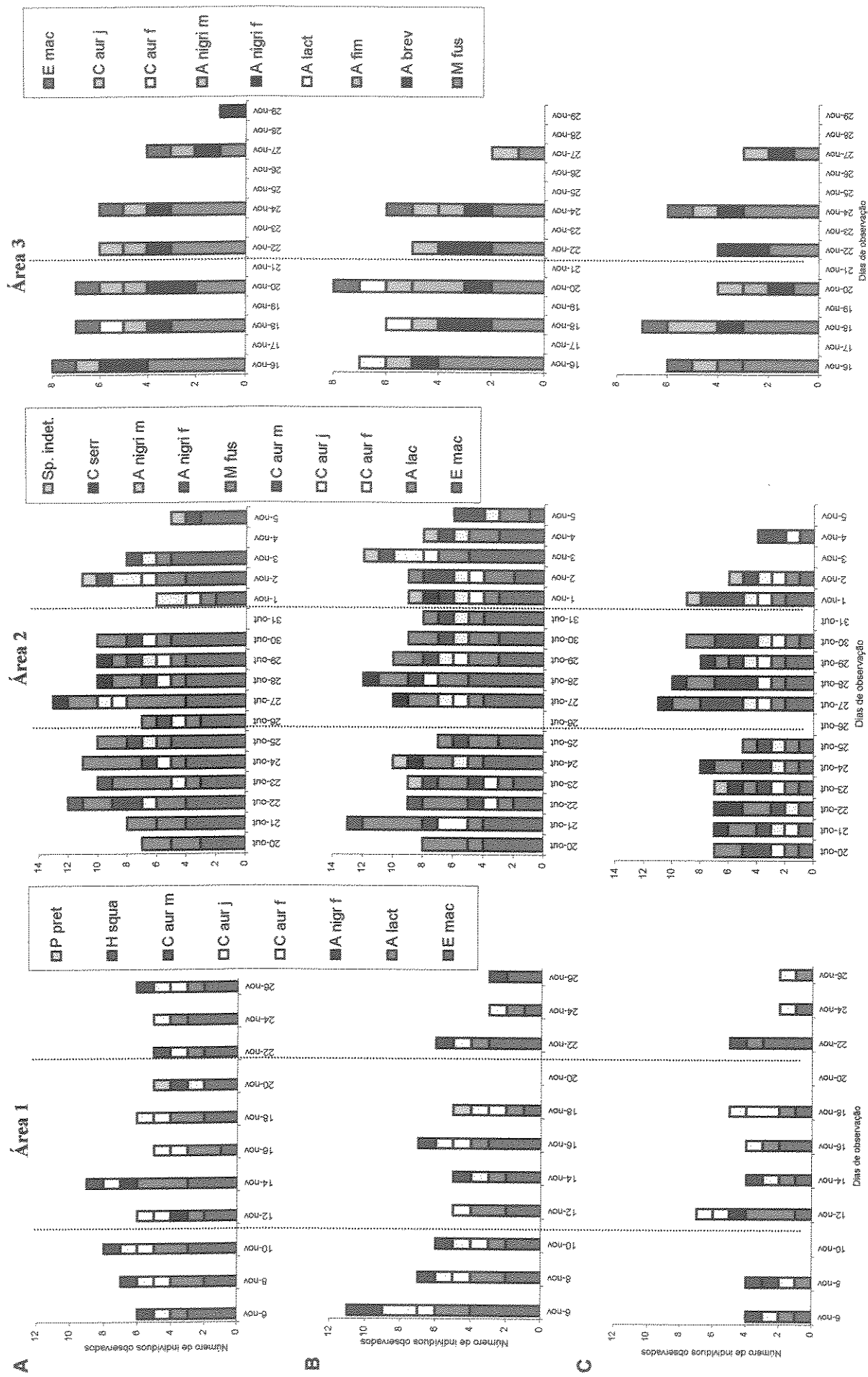


Figura 3: Número de beija-flores observados durante florada de indivíduos de *Citharexylum myrianthum* em áreas urbanizadas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. Observações realizadas em três horários, A, B e C, respectivamente 0600-0700h, 0800-0900h e 1000-1100h. (Abreviações na Tabela I). As áreas entre as linhas verticais tracejadas indicam em sequência as fases da florada, inicial, pico e final.

b) interações intra-específicas

As espécies de maior porte foram as que mais se envolveram em interações com coespecíficos, sendo estas interações as mais frequentes nas três áreas (Figuras 4, 5 e 6). Nas áreas 1 e 2, *Eupetomena macroura* foi a espécie que mais se envolveu em interações agonísticas (Figuras 4 e 5), interagindo também com vários indivíduos coespecíficos simultaneamente (três a cinco), entretanto, na área 3 não ocorreram interações deste tipo. Na área 3, *Melanotrochilus fuscus* predominou nas interações agonísticas intra-específicas (Figura 6). As interações tenderam a diminuir nas áreas 1 e 2 ao longo do período da manhã, porém, na área 3 tornaram-se mais frequentes ao longo deste período (Tabela 2).

Tabela 2: Interações agonísticas intra-específicas como percentual das agressões totais (N) realizadas pelas espécies mais frequentes e mais agressivas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP, nos três horários de observação, A, B e C, respectivamente 0600-0700h, 0800-0900h e 1000-1100h.

Horário	<i>Eupetomena macroura</i>		<i>Melanotrochilus fuscus</i>
	Área 1 (N)	Área 2 (N)	Área 3 (N)
A	68,4% (98)	71,7% (764)	54,4% (11)
B	47,9% (48)	69,4% (493)	77,1% (35)
C	41,2% (17)	47,7% (109)	80,0% (15)

c) interações interespecíficas

Interações interespecíficas envolveram praticamente todas as espécies visitantes nas três áreas (Figuras 4, 5 e 6). Espécies como *E. macroura* (áreas 1 e 2) e *M. fuscus* (área 3) são dominantes, interagindo agonisticamente como espécies agressoras de outras espécies, as espécies subordinadas (Figuras 4, 5 e 6). Apesar das espécies dominantes atuarem majoritariamente como agressoras, são também as que mais sofrem agressões (intra e interespecíficas). Na área 1, *Amazilia lactea* é a segunda espécie mais agressiva, sendo *Melanotrochilus fuscus* a segunda na área 2 e *Amazilia brevirostris* na área 3 (Figuras 4, 5 e 6). Das espécies mais frequentes nas três áreas, as fêmeas foram as menos agressivas (fêmeas de *Chlorostilbon aureoventris* e de *Anthracothonax nigricollis*), independente do seu porte (Figuras 4, 5 e 6).

Inicial	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squa	A nigri f†	P pret†	Spp.	TOTAL
A lact	0,38	0,25	1,38	3,13					0,75	5,88
C aur f										0
C aur j	0,38		0,25	0,38	0,75				0,25	2,00
C aur m	0,50	0,13	0,25		0,38	0,38			0,13	1,75
E mac	2,38	0,13	0,13	0,50	7,63				0,63	11,38
H squa										0
A nigri f†										-
P pret†										-
Spp.	0,25		0,25	0,13					1,63	2,25
TOTAL	3,88	0,50	2,25	4,13	8,75	0,38	-	-	3,38	23,25

Pico	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squa†	A nigri f	P pret	Spp.	TOTAL
A lact	0,46	0,31	0,85	0,08	0,31				1,08	3,08
C aur f		0,08								0,08
C aur j	0,08	0,23			0,15				0,08	0,54
C aur m										0
E mac	1,38	0,38	0,31		1,46			0,08		3,62
H squa†										-
A nigri f										0
P pret					0,08					0,08
Spp.										0
TOTAL	1,92	1,00	1,15	0,08	2,00	-	0	0,08	1,15	7,38

Final	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squa†	A nigri f†	P pret†	Spp.	TOTAL
A lact			0,44						0,22	0,67
C aur f			0,33							0,33
C aur j	0,22				0,22					0,44
C aur m										0
E mac	0,22	0,11		0,22	2,00				0,11	2,67
H squa†										-
A nigri f†										-
P pret†										-
Spp.									0,22	0,22
TOTAL	0,44	0,11	0,78	0,22	2,22	-	-	-	0,56	4,33

Figura 4: Matrizes de interações agonísticas registradas por hora para as espécies observadas em visita a um indivíduo masculino de *Citharexylum myrianthum* em área urbanizada em Campinas (área 1), SP. Observações realizadas nas três fases durante a florada, inicial, pico e final, respectivamente 8h, 13h e 9h de observação. Na vertical as espécies agressoras na interação e na horizontal, as agredidas (abreviações na Tabela 1). Os valores em negrito correspondem às interações intra-específicas. † Espécies não avistadas utilizando o recurso floral nesta fase da florada. Spp. se refere a espécies não reconhecidas durante as interações.

Inicial	A lact	Anigri f	Anigri m	C aur f	C aur j	C aur m	C serr	E mac	M fus	Spp.	TOTAL
A lact	0,13	0,13		0,07		0,07		0,27		0,20	0,87
Anigri f	0,07			0						0,07	0,20
Anigri m											0
C aur f											0
C aur j											0
C aur m	0,20					0,07		0,07		0,20	0,53
C serr											0
E mac	2,47	0,27		0,33		0,20		23,07	7,20	0,93	34,47
M fus	0,33							1,60	3,33	0,40	5,67
Spp.	3,60	0,40		0,73		0,47		25,13	10,53	2,13	43,00
TOTAL	6,80	0,80	0	1,20	0	0,80	0	50,13	21,07	3,93	84,74

Pico	A lact	Anigri f	Anigri m†	C aur f	C aur j	C aur m	C serr	E mac	M fus	Spp.	TOTAL
A lact	0,25			0,13	0,25	0,13	0,06	0,06	0,06	1,13	2,06
Anigri f											0
Anigri m†											-
C aur f									0,13		0,13
C aur j	0,63			0,38					0,13	0,06	1,19
C aur m	0,19			0,06	0,06			0,06		0,13	0,50
C serr				0,06					0,06		0,13
E mac	1,75			1,06	0,06	0,19	0,75	27,81	4,19	2,94	38,75
M fus	0,13			0,13		0,06		0,44	0,56	0,13	1,44
Spp.	0,25			0,81	0,25	0,13		0,25	0,06	7,25	9,00
TOTAL	3,19	0	-	2,63	0,63	0,50	0,81	28,63	5,19	11,63	53,19

Final	A lact	Anigri f†	Anigri m†	C aur f	C aur j	C aur m	C serr	E mac	M fus	Spp.	TOTAL
A lact	1,00			0,31	0,08	0,46		0,08		1,00	2,92
Anigri f†											-
Anigri m†											-
C aur f											0
C aur j					0,08			0,08		0,23	0,38
C aur m	0,46			0,31	0,15	0,08				0,54	1,54
C serr											0
E mac	1,69			0,77	0,15	0,54		11,54		2,31	17,00
M fus										0,15	0,15
Spp.	0,92			0,23	0,54	0,31		0,08		9,00	11,08
TOTAL	4,08	-	-	1,62	1,00	1,38	0	11,77	0	13,23	33,08

Figura 5: Matrizes de interações agonísticas registradas por hora para as espécies observadas em visita a um indivíduo masculino e um feminino de *Citharexylum myrianthum* em área urbanizada em Campinas (área 2), SP. Observações realizadas nas três fases durante a florada, inicial, pico e final, respectivamente 15h, 16h e 13h de observação. Na vertical as espécies agressoras na interação e na horizontal, as agredidas (abreviações na Tabela 1). Os valores em negrito correspondem às interações intra-específicas. † Espécies não avistadas utilizando o recurso floral nesta fase da florada. Spp. se refere a espécies não reconhecidas durante as interações.

Pico	A brev	A fim	A lact	A nigri f	A nigri m	C aur f	C aur j	E mac	M fus	Spp.	TOTAL
A brev	0,22					0,11				0,33	0,67
A fim		0,11									0,11
A lact											0
A nigri f											0
A nigri m					0,11			0,11	0,11	0,22	0,56
C aur f											0
C aur j											0
E mac									0,11	0,22	0,33
M fus	0,22				0,22			0,22	3,11	1,22	5,00
Spp.	0,33	0,33			0,11				0,11	4,00	4,89
TOTAL	0,78	0,44	0	0	0,44	0,11	0	0,33	3,44	6,00	11,56

Final	A brev	A fim	A lact†	A nigri f†	A nigri m	C aur f†	C aur j†	E mac	M fus	Spp.	TOTAL
A brev	0,40				0,10	0,10			0,10	0,30	1,00
A fim											0
A lact†											-
A nigri f†											-
A nigri m											0
C aur f†											-
C aur j†											-
E mac											0
M fus	0,20				0,10			0,10	1,70	0,20	2,30
Spp.	0,20	0,10								0,50	0,80
TOTAL	0,80	0,10	-	-	0,20	0,10	-	0,10	1,80	1,00	4,10

Figura 6: Matrizes de interações agonísticas registradas por hora para as espécies observadas em visita a um indivíduo masculino de *Citharexylum myrianthum* na vila de Picinguaba (área 3), SP. Observações realizadas nas duas fases durante a florada, pico e final, respectivamente 9h e 10h de observação. Na vertical as espécies agressoras na interação e na horizontal, as subordinadas (abreviações na Tabela 1). Os valores em negrito correspondem às interações intra-específicas. † Espécies não avistadas utilizando o recurso floral nesta fase da florada. Spp. se refere a espécies não reconhecidas durante as interações.

Utilização do recurso

A sequência das espécies de beija-flores quanto à utilização do néctar de *Citharexylum myrianthum* está relacionada primeiro ao peso corporal e depois à dominância das espécies. As espécies de maior porte e mais agressivas foram as que mais utilizaram o recurso disponível, sendo responsáveis por mais da metade das flores visitadas. Nas áreas 1 e 3, respectivamente, *Eupetomena macroura* utilizou 51% do total de flores visitadas e *Melanotrochilus fuscus* visitou 65%, percentagens muito maiores se comparadas com a da segunda espécie na sequência em cada localidade (Figura 7). Na área 2, porém, a presença de duas espécies de porte grande e mais agressivas torna a curva mais suave e, juntos, *Eupetomena macroura* e *Melanotrochilus fuscus* utilizaram 66% das flores disponíveis (Figura 7). A fêmea de *Chlorostilbon aureoventris* permanece utilizando cerca de 7% das flores visitadas na área 1 e 2, mas na presença de mais uma espécie dominante na área 2 (*M. fuscus*), a fêmea torna-se relativamente mais importante do que o jovem e o macho da sua espécie (Figura 7).

Utilização temporal

Não houve padrão de utilização temporal do néctar de *Citharexylum myrianthum* que envolvesse todas as espécies nas três áreas. Nas áreas 1 e 2 as espécies dominantes (*Eupetomena macroura* na área 1 e *E. macroura* e *Melanotrochilus fuscus* na área 2) tenderam a utilizar mais flores nos dois primeiros horários de observação, **A** e **B**, mas na área 3, o néctar parece ter sido explorado de maneira equitativa ao longo da manhã pela espécie dominante, *Melanotrochilus fuscus* (Figura 8). Nas áreas 1 e 2 as espécie subordinadas geralmente utilizavam o néctar mais ao final da manhã (**B** e **C**), principalmente *Amazilia lactea* e *Chlorostilbon aureoventris*, enquanto as visitas das espécies dominantes eram mais frequentes no início da manhã (**A** e **B**), aumentando relativamente a utilização do néctar no fim da manhã somente durante o pico da florada (Figura 8). Exceção feita à *Chlorostilbon aureoventris* fêmea na área 1, que utilizou o néctar com maior frequência nos dois primeiros horários (**A** e **B**) durante toda a florada. Algumas espécies migratórias, como *Anthracothonax nigricollis* fêmea e macho e *Colibri*

serrirostris na área 2, utilizaram o recurso em certas fases da floração, não estando presentes durante toda a florada (Figura 8). Na área 3, porém, as espécies mais frequentes durante a florada foram justamente as migratórias (Figura 8).

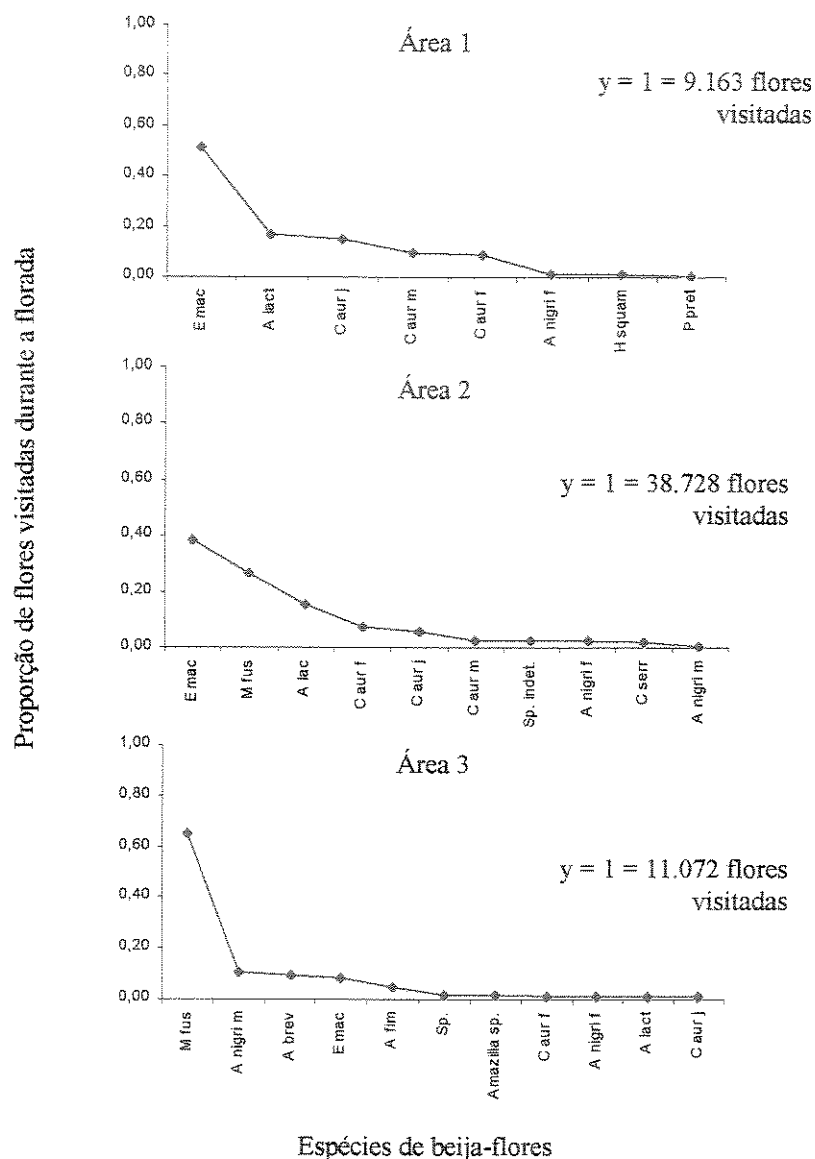


Figura 7: Espécies de beija-flores (abreviações na Tabela 1) e proporção de flores visitadas durante a florada de *Citharexylum myrianthum* em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. Os valores de $y=1$ correspondem ao total de flores visitadas durante o período observado da florada. Na área 2, um indivíduo não foi identificado como de nenhuma espécie conhecida para a região, sendo denominado sp. indet.. Na área 3 não foram reconhecidos dois beija-flores em visita à planta (sp. e *Amazilia* sp.).

Utilização espacial

Na utilização espacial das flores de *Citharexylum myrianthum* na área 1 houve sobreposição parcial de quadrantes mais utilizados pelas espécies mais agressivas, *Eupetomena macroura* e *Amazilia lactea*, e também pelo macho de *Chlorostilbon aureoventris*, enquanto o jovem e a fêmea de *C. aureoventris* tenderam a utilizar quadrantes diferentes (Figura 9).

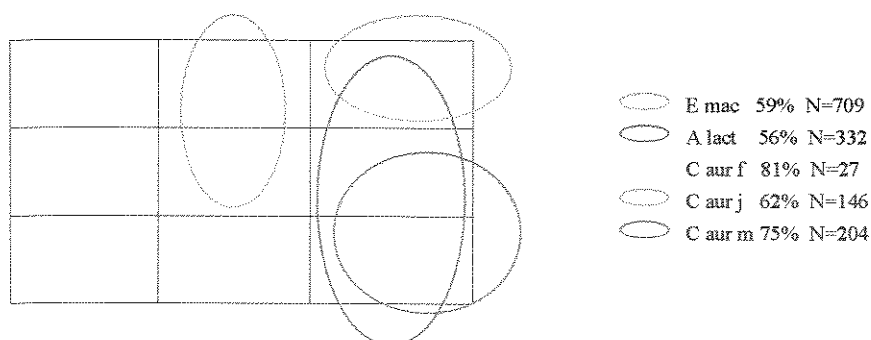


Figura 9: Exemplo de utilização espacial do recurso floral de *Citharexylum myrianthum* durante 9 h de observações no final da florada em Campinas (área 1), SP. Somente o piso superior está representado, por receber a maioria das visitas das espécies de beija-flores (abreviações na Tabela 1) às flores. Percentual de flores visitadas indicado para cada espécie nos quadrantes correspondentes (N= total de flores visitadas nesta fase da florada).

Padrão semelhante ao da área 1 ocorreu na área 2, com sobreposição parcial de quadrantes mais visitados pelas três espécies mais agressivas (*E. macroura*, *M. fuscus* e *A. lactea*). No início da manhã, *E. macroura* visitava a copa sem preferência por um quadrante em especial. Mas ao longo da manhã, esta espécie tendia a concentrar suas visitas no quadrante com maior densidade de flores, assim como *Melanotrochilus fuscus*. *Amazilia lactea* tendia a visitar com maior frequência as flores da mesma região da copa, mas no final da manhã esta preferência se transferia para o quadrante ao lado, não havendo sobreposição com as espécies mais agressivas. O macho de *C. aureoventris* visitava também a parte da copa densa em flores, mas sempre à margem dos quadrantes mais visitados pelas espécies mais agressivas. A sobreposição das flores visitadas por *C. aureoventris* fêmeas e juvenis com outras espécies foi menor, freqüentando estes beija-flores, partes diferentes da copa. Na área 3, houve baixa sobreposição espacial das flores

visitadas pelas duas espécies mais frequentes e de maior porte, *M. fuscus* e o macho de *Anthracothorax nigricollis* (Figura 10). Sobreposição ocorreu ao longo da manhã entre as duas espécies de *Amazilia*, *A. brevirostris* e *A. fimbriata*, que tendiam a visitar flores nas mesmas regiões da copa ao final da manhã (Figura 10). As fêmeas de duas espécies, *Anthracothorax nigricollis* e *Chlorostilbon aureoventris*, apesar das poucas visitas, utilizaram flores em regiões da copa distintas das outras espécies de beija-flores.

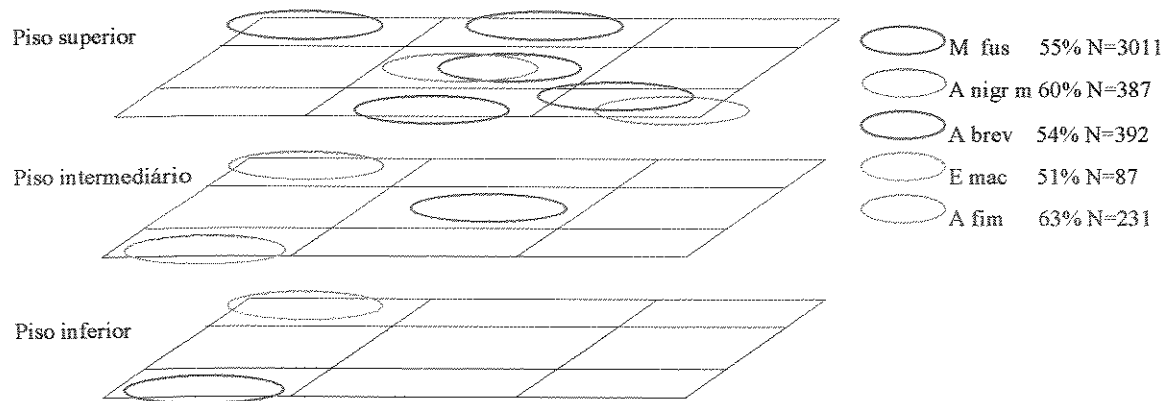
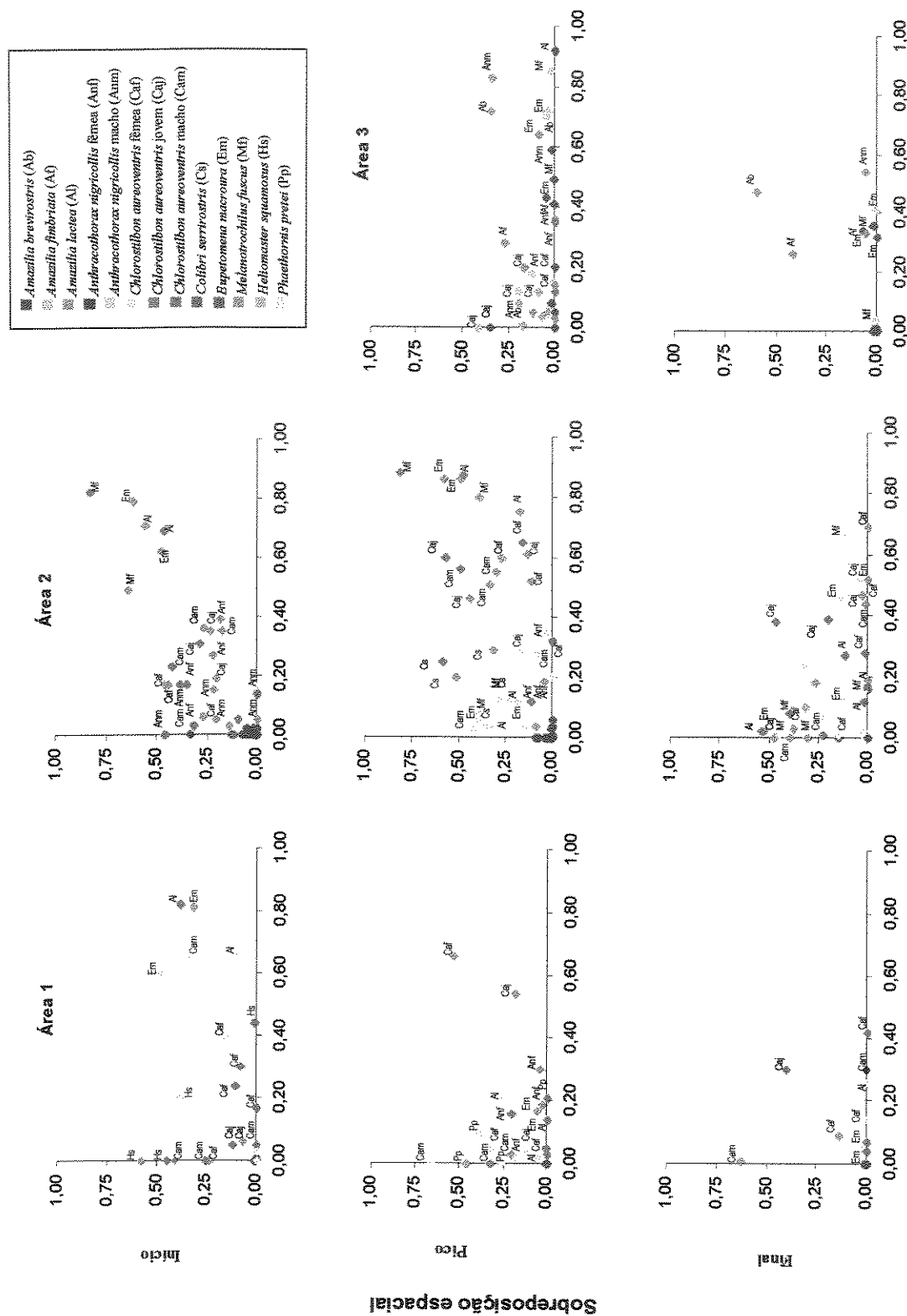


Figura 10: Exemplo de utilização espacial do recurso floral de *Citharexylum myrianthum* durante 10 h de observações no final da florada em Picinguaba (área3), SP. Representadas as sub divisões de 3x3 de cada um dos três pisos da copa e a maioria (em percentagem) das visitas de cada espécie de beija-flor (abreviações na Tabela1) nesta fase da florada nos quadrantes correspondentes (N= total de flores visitadas nesta fase da florada).

Utilização temporal x espacial

Houve maior sobreposição na utilização temporal e espacial do néctar na fase inicial da florada na área 1 e na fase inicial e pico da florada na área 2 entre as espécies mais agressivas (Figura 11). Nas demais fases da florada nestas áreas e na área 3, quando ocorreu maior sobreposição temporal da utilização das flores houve menor sobreposição espacial e vice-versa (Figura 11). Valores absolutos dos índices de sobreposição de Petraits para cada par de espécie encontram-se nos APÊNDICES 1, 2 e 3.



Sobreposição temporal

Figura 11: Índices de sobreposição específica de Petraits para a utilização temporal (x) e espacial (y) do recurso floral de *Citharexylum myrianthum* por espécies de beija-flores nas fases da florada em áreas urbanizadas em Campinas (áreas 1 e 2) e em Picinguaba (área 3), SP. A legenda mostra as espécies que sobrepoem sua utilização do recurso sobre a espécie citada ao lado do ponto no gráfico. Sobreposições tendendo a nulitas foram omitidas. Valores absolutos encontram-se nos Apêndices 1, 2 e 3.

DISCUSSÃO

A florada

A florada de *Citharexylum myrianthum* (q.v. **Capítulo 1**) coincide com o início da florada de numerosas espécies vegetais no final do período seco e início do úmido. O período que abrange estas espécies e se estende de setembro a fevereiro, é uma época de grande disponibilidade de recurso alimentar para os beija-flores, principalmente na América Central e do Sul (Stiles 1985, Arizmendi & Ornelas 1990, Morellato 1991, Sazima *et al.* 1995, 1996, Araújo 1996, Buzato *et al.* 2000).

O padrão de floração de *Citharexylum myrianthum* é do tipo cornucópica (*sensu* Gentry 1974) que é um padrão comum entre as espécies não-ornitófilas de Picinguaba estudadas por Araújo (1996) e para diversas espécies em mata mesófila semidecídua próxima às áreas de estudo em Campinas (Morellato 1991). Maior disponibilidade de recurso alimentar favorece a coexistência de beija-flores residentes e não-residentes em Picinguaba e Campinas, aumentando a riqueza de espécies destas aves na época de floração (Araújo 1996 e presente estudo), aspectos também mencionados por Feinsinger (1976) para a região da Costa Rica. Floração maciça como a de *C. myrianthum* também favorece a ocorrência de territorialidade e de interações agonísticas entre os beija-flores (Stiles & Wolf 1970, Des Granges 1978, Feinsinger 1983). A manutenção de territórios pode resultar em uma utilização desproporcional das flores pelos beija-flores, não havendo correlação entre o número de flores disponíveis e as visitadas, uma vez que territórios geralmente envolvem mais recursos do que o realmente é necessário (Cotton 1998).

Sendo esfingófilas, as flores de *Citharexylum myrianthum* produzem néctar principalmente à noite, não havendo significativa produção de néctar pela manhã (q.v. **Capítulo 1**). Portanto, não havendo renovação deste recurso durante o período diurno, o néctar se esgota até o final da manhã nas áreas 1 e 2. Além da retirada do néctar pelos beija-flores, o esgotamento do néctar ao final da manhã nas áreas 1 e 2 deve-se ao fato de produzirem em média menos néctar (10µl) que as da área 3 (15µl) e, possivelmente, o fator evaporação (Corbet 1990) deve ser mais acentuado nas áreas de Campinas. Como na área 3 o recurso está disponível por um período maior que o das áreas 1 e 2, este néctar pode ser

uma fonte alimentar importante para os beija-flores no final da manhã, ocasião em que muitas espécies vegetais ornitófilas apresentam baixa quantidade de néctar. Segundo Brown *et al.* (1981), a produção de néctar em muitas espécies vegetais polinizadas por estas aves segue um padrão bimodal, com picos por volta do início da manhã e ao final da tarde. Portanto, espécies como *C. myrianthum* que diferam deste padrão de produção de néctar e que apresentam néctar entre os picos de produção destas espécies bimodais parecem ser exploradas intensamente durante este intervalo.

Os beija-flores

A riqueza de beija-flores visitando as flores de *Citharexylum myrianthum* se equipara à de espécies ornitófilas especializadas, como espécies de Bromeliaceae (em Picinguaba há Bromeliaceae visitadas por até oito espécies de beija-flores e Fabaceae visitadas por quatro espécies de beija-flores, Araújo 1996). Esta riqueza de beija-flores em visita à *C. myrianthum* está associada ao fácil acesso ao néctar por estas espécies de beija-flores e ao seu modo alimentar generalista (Feinsinger 1976). A relação entre o comprimento da corola e o do bico do beija-flor é um fator importante para o acesso ao néctar (Brown & Bowers 1985), entretanto, como o tubo floral de *C. myrianthum* é menor do que o bico das espécies visitantes de beija-flores (com exceção do bico de *Chlorostilbon aureoventris*, por uma diferença de 5mm), a utilização deste néctar não oferece dificuldades. Ausência de especialização do recurso oferecido, como é o caso em *C. myrianthum*, e dos beija-flores visitantes é comum em ambientes sucessionais, possibilitando que a guilda de nectarívoros como um todo responda plasticamente à disponibilidade de néctar, favorecendo os generalistas e mantendo os especialistas em papéis marginais (Feinsinger 1976). O néctar de *Citharexylum myrianthum* apresenta concentração e volume dentro do intervalo das espécies ornitófilas da região de Picinguaba (de 11 a 32% e de 1 a 55µl, cf. Araújo 1996) e também das espécies ornitófilas de três comunidades da Mata Atlântica (de 11 a 44% e de 2 a 150µl, cf. Buzato *et al.* 2000). Estas características do néctar de *Citharexylum myrianthum* também são semelhantes às

encontradas para as espécies utilizadas como recurso pelos beija-flores em Picinguaba (de 9 a 27% e de 2 a 9µl, cf. Araújo 1996) e no México (de 13 a >32% e de 1 a 30µl, cf. Arizmendi & Ornelas 1990). Os beija-flores se mostram oportunistas ao utilizarem o recurso não-ornitófilo (cf. Faegri & van der Pijl 1980) de *Citharexylum myrianthum*, mas procuram utilizar flores que ofereçam néctar com características semelhantes (concentração e volume) ao de espécies ornitófilas.

Espécies de beija-flores mais oportunistas são as mais frequentes e abundantes em visita às flores de *C. myrianthum* nas três áreas. Em Campinas (áreas 1 e 2) as espécies residentes, *Eupetomena macroura* e *Amazilia lactea*, que também são as mais frequentes e abundantes, são muito oportunistas (obs. pess.) e a riqueza de espécies aumenta durante a florada de *C. myrianthum* com a chegada das espécies migratórias também oportunistas (Ruschi 1982). Em Picinguaba (área 3), as espécies migratórias *Melanotrochilus fuscus* e *Amazilia brevirostris* são as mais frequentes e mais oportunistas como o encontrado para esta região nesta época do ano por Araújo (1996).

Territorialidade e interações agonísticas

Eupetomena macroura e *Amazilia lactea* em Campinas e *Amazilia brevirostris* em Picinguaba tiveram comportamento tipicamente de espécies territoriais, sendo mais agressivas e defendendo seus territórios contra intrusos. Em Campinas na área 1, *Chlorostilbon aureoventris* machos e jovens atuaram como territoriais e como parasitas de território, utilizando recursos marginais. A fêmea da espécie foi tipicamente parasita de território, sendo o indivíduo menos agressivo da comunidade. As demais espécies, em Campinas e em Picinguaba, atuaram como generalistas, com destaque para *Melanotrochilus fuscus* que em ambas as regiões foi acentuadamente agressivo. Apesar de atuar como generalista ao utilizar este recurso, esta espécie pode demonstrar comportamento territorial (Araújo 1996), mudando seu papel na comunidade. Estas diferenças de papéis ecológicos na comunidade e sua dinâmica, resultados de diferenças nas estratégias de forrageamento entre as espécies de beija-flores ou mesmo entre sexos distintos dentro de uma espécie (Stiles & Wolf 1970, Arizmendi & Ornelas 1990, Araújo 1996), possibilitam a coexistência

de espécies com necessidades semelhantes (Feinsinger & Colwell 1978, Des Granges 1978, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima *et al.* 1995).

Não houve claras relações entre morfologia e papel ecológico nas espécies deste estudo. Apesar de territoriais, *Eupetomena macroura*, *Amazilia lactea* e *Amazilia brevirostris* não apresentaram as maiores cargas alares (cf. Feinsinger & Chaplin 1975) em suas respectivas regiões (Campinas ou Picinguaba) ou as menores proporções entre comprimento de bico e de asa (cf. Snow & Snow 1980), o que pode estar relacionado ao fato das informações sobre as espécies de beija-flores terem sido retiradas da literatura e não coletadas diretamente das aves estudadas. O mesmo ocorreu em Araújo (1996), não encontrando relação entre seus dados ecológicos e os morfológicos de exemplares de museus. Carpenter *et al.* (1993), estudando territorialidade em espécies migratórias na Califórnia, obtiveram relações positivas entre a carga alar e as medidas dos indivíduos dominantes nos territórios, mas sugerem que outro fator também atue no desempenho do comportamento de territorialidade: a experiência acumulada com a idade.

O fato da maior parte das interações agonísticas entre beija-flores ocorrer entre coespecíficos, principalmente entre as espécies mais agressivas e também mais abundantes está de acordo com o que Ricklefs (1973) sugere, que a competição está diretamente relacionada à densidade das populações, sendo maiores as frequências de interações intra-específicas por ser a sobreposição de nicho entre estes indivíduos a maior possível. A manutenção de territórios também influencia diretamente o número de interações intra-específicas (cf. Stiles & Wolf 1970). As espécies que tiveram poucas interações intra-específicas neste estudo também foram menos abundantes e não demonstraram territorialidade. No caso de *Chlorostilbon aureoventris*, a agressividade do macho foi menor com as fêmeas do que com outros machos e com jovens, o que pode ser o produto de uma separação ecológica entre os sexos, ocorrendo além do dimorfismo sexual uma diferenciação dos papéis na comunidade, diminuindo deste modo a competição entre machos e fêmeas (Feinsinger & Colwell 1978).

A espécie dominante e territorial em Campinas (*Eupetomena macroura*) interagindo com maior frequência e intensidade com as espécies mais agressivas e de porte semelhante ao seu (*Melanotrochilus fuscus*) ou também territoriais e agressivas (*Amazilia lactea*) deve estar relacionado às necessidades energéticas semelhantes, tornando-as competidoras assíduas conforme Boyden (1978). Como em Picinguaba não houve manutenção de

território pela espécie dominante, mas as interações agonísticas continuaram freqüentes até o final da manhã, intensificando-se principalmente entre coespecíficos da espécie dominante, isto pode estar relacionado à maior freqüência de encontros entre os diversos beija-flores à procura do mesmo recurso. Padrões bimodais de produção de néctar são relatados para espécies ornitófilas, com pico no início da manhã e no final da tarde (Feinsinger 1976, Brown *et al.* 1981). A concentração das atividades dos beija-flores em plantas como *C. myrianthum* que possuem néctar neste intervalo entre os picos, deve se refletir em aumento de interações agonísticas, envolvendo tanto as espécies dominantes quanto as subordinadas da comunidade, demonstrando a importância deste recurso neste horário do dia.

Utilização do recurso

A seqüência das espécies de beija-flores segundo a quantidade de flores utilizadas nas três áreas evidencia que as espécies mais agressivas e maiores em porte são mais freqüentes. A posição na seqüência de utilização do recurso reflete também a dominância das espécies se compararmos com as matrizes de interações agonísticas. Estas interações interespecíficas e a territorialidade podem gerar partilha entre duas ou mais espécies ou mesmo a exclusão das espécies menos agressivas (Stiles & Wolf 1970). Na área 2, a presença de *M. fuscus* aumenta muito a disputa interespecífica, elevando para três o número de espécies territoriais e mais agressivas (juntamente com *E. macroura* e *A. lactea*), o que deve deslocar os machos e os jovens de *Chlorostilbon aureoventris*, que também têm tendências à territorialidade, mas são menores e com menor agressividade. Situação diferente ocorre com a fêmea de *Chlorostilbon aureoventris* que mantém a proporção de flores visitadas nas áreas 1 e 2, mas suas visitas às flores tornam-se mais freqüentes que as do juvenil e do macho de sua espécie na área 2. Este aspecto deve estar relacionado ao seu papel de parasita de território e ao seu tipo de forrageamento, mais discreto, comportamento este de espécies menores e subordinadas, mas que conseguem suprir suas necessidades energéticas (tendo papel bem definido na comunidade segundo Cotton 1998). Havendo diferenças no papel na comunidade entre machos e fêmeas de *Chlorostilbon*

aureoventris, os machos mais agressivos e com tendências territoriais competem mais do que as fêmeas com as espécies de maior porte que também possuem estas características, tendo relativa maior sobreposição de nicho, estando sujeitos a sofrerem mais perseguições (cf. Ricklefs 1973).

Nas duas áreas em Campinas as espécies residentes utilizaram em maior proporção o recurso se comparadas com as espécies migratórias. A única diferença entre as áreas de Campinas na sequência é a presença da espécie migratória *Melanotrochilus fuscus* na segunda posição na área 2, o que torna a curva mais suave, por ser a espécie de porte mais semelhante e capaz de competir com *Eupetomena macroura*. Em Picinguaba, as espécies migratórias foram as principais responsáveis pela utilização do néctar, sendo as mesmas espécies de beija-flores que ocorrem em maiores densidades durante o verão em capoeiras em Picinguaba (*Melanotrochilus fuscus*, *Amazilia brevirostris* e *Amazilia fimbriata*, segundo Araújo 1996). Em Picinguaba o néctar de *C. myrianthum* é explorado de maneira menos equitativa do que em Campinas, sendo *Melanotrochilus fuscus* responsável por cerca de 65% das flores visitadas. Este fato deve estar associado à maior disponibilidade de outros recursos florais na região nesta época do ano, havendo, segundo Araújo (1996), diversas espécies em flor e disponíveis aos beija-flores. O grande número de beija-flores em *C. myrianthum* em Campinas e em Picinguaba nesta época do ano está relacionado ao oportunismo das espécies migratórias. Muitas espécies de beija-flores que procuram por recursos mais abundantes, deslocam-se conforme a oferta de néctar, mudando de recurso quando este também muda, refletindo o oportunismo destas aves (Feinsinger & Colwell 1978, Arizmendi & Ornelas 1990).

Utilização temporal

Não houve nas duas regiões a substituição de espécies de beija-flores na utilização do recurso floral ao longo da duração da flor, diferente do observado na Costa Rica por Stiles & Wolf (1970) ou por Feinsinger (1976), nem ao longo da florada, como o constatado por Cotton (1998) na Colômbia. Mesmo no final da manhã em Campinas, com o volume de néctar muito reduzido, indivíduos das espécies mais agressivas e territoriais

podiam manter seus territórios que só eram abandonados quando o recurso se tornava inacessível. Estes territórios também foram mantidos ao longo da florada de *C. myrianthum*. O grande número de indivíduos destas espécies, provavelmente, possibilitou o revezamento no território, sendo que numa situação de abandono de território por um indivíduo, outro da mesma espécie o tomava, uma vez que a competição intra-específica foi muito acentuada. Stiles & Wolf (1970) constataram situação semelhante de rápido repovoamento de territórios em árvores de *Genipa americana* na Costa Rica após a remoção dos beija-flores residentes territoriais.

Na área 3, com disponibilidade de néctar durante toda manhã, havia utilização mais equitativa do néctar nos três horários de observação, sendo baixas as frequências de interações. Nas áreas em Campinas onde espécies territoriais controlavam as flores e o recurso tendia a se esgotar até o final da manhã, as flores no início da manhã eram muito disputadas, como o valor energético dos territórios diminuía ao longo da manhã, diminuía também a frequência de interações (Stiles & Wolf 1970).

Utilização espacial

Estratificações na utilização de flores pelos beija-flores foram observadas nos indivíduos de *Citharexylum myrianthum*, com as espécies dominantes de beija-flores visitando o topo e as áreas mais densas em flores e as espécies subordinadas visitando a parte inferior da copa e zonas marginais. Beija-flores forrageando em diferentes estratos da vegetação são frequentemente relatados em estudos de comunidade (Stiles 1981, Snow & Snow 1986, Fischer 1994, Sazima *et al.* 1995, Santos 2000) e em árvores ou arbustos quando a densidade destas aves é alta (Colwell *et al.* 1975, Feinsinger 1976). Esta diferenciação na utilização espacial pode trazer dois benefícios durante o forrageamento: espécies subordinadas evitam zonas de sobreposição espacial com espécies dominantes onde poderiam ocorrer mais interações agonísticas, evitando desta forma agressões (Colwell *et al.* 1974) e evitam zonas possivelmente com menos recurso e flores já visitadas (Colwell *et al.* 1974, Feinsinger 1976). O forrageamento de flores densamente distribuídas e sem renovação de néctar, como é o caso de *C. myrianthum*, pode ser atribuído à memória

dos beija-flores, capazes de criar mapas cognitivos e de aprenderem padrões de distribuição do recurso disponível, como o sugerido por experimentos de Sutherland & Gass (1998). Este aspecto deve ser importante, principalmente, para as espécies territoriais que visitam muitas flores na mesma área na copa.

Utilização temporal x espacial

Numa situação de baixa disponibilidade de néctar e alta demanda, como deve ser a utilização do néctar de *C. myrianthum* por uma riqueza e densidade altas de beija-flores, espera-se que haja a evolução de um mecanismo permitindo a partilha temporal ou espacial desse néctar como consequência do aumento na eficiência do forrageamento (Colwell *et al.* 1974). A energética individual e a estrutura da comunidade de nectarívoros é delimitada por competição interespecífica (Colwell *et al.* 1974, Cotton 1998), sendo esta competição um dos principais fatores geradores de partilha entre a guilda de nectarívoros como um todo (Schoener 1986). Diferenças na utilização vertical e em microzonas da copa de *C. myrianthum*, juntamente com diferentes horários de maior atividade das espécies de beija-flores e suas interações, criam condições para a coexistência de espécies aparentemente tão semelhantes em suas necessidades (cf. Feinsinger 1976).

A partilha de uma área de alimentação também deve ser vista como um equilíbrio que varia com o número relativo e a agressividade das espécies de beija-flores envolvidas, que geram pequenas diferenças no forrageamento, contribuindo ou reforçando tal partilha, especialmente se a área em flor é heterogênea (Stiles & Wolf 1970), como a copa de *Citharexylum myrianthum*, densa em flores e folhagem, possibilitando sua diferenciação em microzonas de utilização.

CONCLUSÃO GERAL

A esfingofilia havia sido sugerida para *Citharexylum myrianthum* por Morellato (1991) e Amaral (1993) com base em características florais de antese, morfologia e odor e na definição desta síndrome dada por Faegri & van der Pijl (1980). No entanto, o fato de muitas espécies de angiospermas serem generalistas quanto aos polinizadores utilizados, implica em necessidade de estudos posteriores mais detalhados sobre a ecologia da polinização, sendo a classificação das espécies em síndromes um ponto de partida, apesar de biologicamente real, limitado (Waser *et al.* 1996).

Embora a esfingofilia seja comum em espécies de matas tropicais (Bawa 1980), sendo a principal síndrome em florestas tropicais estacionais como a da Costa Rica (Haber & Frankie 1989), é o sistema de polinização menos estudado (Bawa 1980). Mesmo sendo polinizadores pouco frequentes, esfingídeos são eficientes na promoção de polinização cruzada que, no caso de *C. myrianthum*, é a única possibilidade para a formação de frutos. Esta produção de frutos de *C. myrianthum* é relativamente baixa se comparada com a grande quantidade de flores. Segundo Lorenzi (1992), *C. myrianthum* produz muitas sementes por estação, entretanto, a quantidade de frutos apesar de parecer alta, aproxima-se de 20% em alguns indivíduos. A baixa produção de frutos (< 30%) nas espécies estudadas polinizadas exclusivamente por esfingídeos (Cruden *et al.* 1976, Haber & Frankie 1989, Cocucci *et al.* 1992, Silva & Sazima 1995, Oliveira 1996b, Vesprini & Galetto 2000) parece ser comum e está ligada ao sistema reprodutivo e à imprevisibilidade dos polinizadores.

A diversidade dos visitantes florais de *Citharexylum myrianthum* reflete o oportunismo destes animais na utilização de um recurso de fácil acesso. À noite, quando ocorre a polinização, indivíduos masculinos de *C. myrianthum* competem na atração dos esfingídeos que são um recurso (polinizadores) limitado. Acumulado o néctar não utilizado à noite, a guilda de nectarívoros compete pelo recurso que é limitado durante o dia. A importância da competição envolvendo os visitantes de *Citharexylum myrianthum* se reflete ao longo de toda a duração da flor e ocorre também em outras espécies de antese noturna (cf. Haber & Frankie 1989). Dentre os pilhadores, borboletas em geral podem ser

polinizadoras ocasionais, caso ainda haja pólen disponível nas flores. Beija-flores territoriais atuam na diminuição da taxa de predação de flores por aves como *Coereba flaveola* e *Thraupis sayaca*. A exclusão destes Passeriformes por beija-flores territoriais é uma relação favorável para o sucesso reprodutivo das plantas femininas de *Citharexylum myrianthum*.

Apesar da natureza generalista da polinização por esfingídeos de *C. myrianthum*, comum também a diversos sistemas de polinização (Waser *et al* 1996), não existem estudos sobre resiliência e estabilidade ecológica destas interações mutualísticas, não sendo possível prever em termos de conectância destas relações, perdas ou introduções de espécies em um sistema (Kearns *et al.* 1998), aspectos importantes para conservação e manejo de qualquer comunidade.

As relações mutualísticas generalistas envolvendo *Citharexylum myrianthum* não são encontradas apenas com seus polinizadores, mas também com seus dispersores (diversas aves cf. Amaral 1993 e possivelmente espécies de formigas cf. Pizo & Oliveira 2000). Além destes, espécies pilhadoras de néctar (como beija-flores, lepidópteros, vespas, abelhas e pássaros) e frugívoros (principalmente aves cf. Amaral 1993 e também bugios da espécie *Alouatta fusca* cf. M. Fialho com. pess.), tornam esta espécie arbórea uma importante fonte de recurso para uma diversificada guilda de nectarívoros e de frugívoros. Sendo *Citharexylum myrianthum* uma espécie pioneira (Lorenzi 1992) e apesar de sua reprodução (floração e frutificação) ocorrer no período úmido, época de abundância de recursos, esta espécie deve ser uma importante fonte de recurso alimentar para a guilda de nectarívoros e de frugívoros em determinadas áreas, como ambientes em estágios sucessionais, áreas fragmentadas, corredores como matas de galeria e áreas urbanizadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, R. 1995. Identification of essential oil components by gas chromatography mass spectroscopy. Allured Publishing Corporation. Carol Stream. EUA.
- AMARAL, W. A. N. 1993. Ecologia reprodutiva de *Citharexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae) em mata ciliar no município de Botucatu. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo. Piracicaba. 221p.
- ARIZMENDI, M. C. & ORNELAS, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forests in Mexico. *Biotropica* 22(2): 172-180.
- ARAÚJO, A. C. 1996. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 69 p.
- ARAÚJO, A. C. 2001. Flora, fenologia de floração e polinização em capões do Pantanal sul matogrossense. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 90 p.
- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 399-422.
- BAWA, K. S.; BULLOCK, S. H.; PERRY, D. R.; COVILLE, R. E. & GRAYUM, M. H. 1985. Reproductive biology of Tropical Low Land Forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72(3): 346-456.
- BERNARDELLO, G.; GALETTO, L. & FORCONE, A. 1999. Floral nectar chemical composition of some species from Patagonia.II. *Biochimical Systematics and Ecology* 27: 779-790.
- BOYDEN, T. C. 1978. Territorial defense against hummingbirds and insects by tropical hummingbirds. *The Condor* 80: 216-221.
- BRACK, P.; RODRIGUES, R.S.; SOBRAL, M. & LEITE, S.L.C. 1998. Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia* (Sér. Bot.) 51(2): 139-166.
- BROWN, J. H. & BOWERS, M. A. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk* 102: 251-269.
- BROWN, J. H., KODRIC-BROWN, A., WHITHAM, T. G. & BOND, H. W. 1981. Competition between hummingbirds and insects for the nectar of two species of shrubs. *The Southwestern Naturalist* 26(2): 133-145.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest Sites. *Biotropica* 32(4b): 824-841.
- CARPENTER, F. L. 1979. Competition between hummingbirds and insects for nectar. *American Zoologist*, 19: 1105-1114.
- CARPENTER, F. L. ; HIXON, M. A. ; RUSSELL, R. W. ; PATON, D. C. & TEMELES, E. J. 1993. Interference asymmetries among age-sex classes of rufous hummingbirds during migratory stopovers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 297-304.

- COCUCCI, A.; GALETTO, L. & SERSIC, A. 1992. El síndrome floral de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae – Caesalpinioideae). *Darwiniana* 31(1-4): 111-135.
- COLWELL, R. K.; BETTS, B. J.; BUNNELL, P.; CARPENTER, F. L. & FEINSINGER, P. 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *The Condor* 76: 447-452.
- CORBET, S. A. 1990. Pollination and the weather. *Israel Journal of Botany* 39: 13-30.
- COTTON, P. A. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *IBIS* 140, 647-653.
- CRUDEN, R. W., KINSMAN, S., STOCKHOUSE II, R. E. & LINHART, Y. B. 1976. Pollination, fecundity, and the distribution of moth-flowered plants. *Biotropica* 8(3), 204-210.
- DAFNI, A. 1992. Pollination Ecology. Oxford University Press. Oxford.
- DES GRANGES, J. L. 1978. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *The Living Bird* 17: 199-236.
- ENDRESS, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. Cambridge. 511 pp.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. The principles of pollination ecology. 2a edição. Pergamon Press. New York.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- FEINSINGER, P. & CHAPLIN, R. K. 1975. On the relation between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *American Naturalist* 108: 217-224.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R. K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- FISCHER, E. A. 1994. Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, litoral sul de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 80 p.
- FISCHER, E. A. 2000. Polinização por morcegos Glossophaginae versus Phyllostominae em floresta de terra firme na Amazônia Central. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 94p.
- FISCHER, E. A.; JIMENEZ, F. A. & SAZIMA, M. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na estação Ecológica da Juréia. São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 15: 67-72.
- FURLAN, A. , MONTEIRO, R. , CESAR, O. & TIMOTI, J. L. 1990. Estudos florísticos das matas de restinga de Picinguaba, SP. Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira. pp 220-227.
- GARCIA, F. C. 1992. A família Leguminosae na restinga do Núcleo de Desenvolvimento de Picinguaba, município de Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 164p.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.

- GOTTSBERGER, G. 1996. II. Floral ecology report on the years 1992 (1991) to 1994 (1995). *Progress in Botany* 57: 368-415.
- GRANTSAU, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. Expressão e Cultura. Rio de Janeiro.
- HABER, W. A. & FRANKIE, G. W. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21(2): 155-172.
- HARDER, L. D. & THOMSON, J. D. 1989. Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *American Naturalist* 133(3): 323-344.
- HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K. R. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. *Annals of Botany* 41: 1233-1258.
- KEARNS, C. A. & INOUE, D. W. 1993 Techniques for Pollination Biologists. University Press of Colorado. Niwot. 582pp.
- KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. & WASER, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- KNUDSEN, J. T. & TOLLSTEN, L. 1992. Floral scent in dioecious *Salix* (Salicaceae) – a cue determining the pollination system? *Plant Systematics and Evolution* 182: 229-237.
- KNUDSEN, J. T. & TOLLSTEN, L. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of Linnean Society* 113: 263-284.
- KÖPPEN, W. 1948. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. México. F. C. E.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1995. A vegetação da reserva de Santa Genebra. In: Ecologia da Preservação de uma Floresta Tropical Urbana – Reserva de Santa Genebra. (L. P. C. Morellato & H. F. Leitão-Filho, orgs.). Editora da Unicamp. Campinas. pp 19-29.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I. C. S. 1999. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya* 17: 86-94.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras. Editora Plantarum. Nova Odessa.
- LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F. 1988. Statistical Ecology - A primer on methods and computing. A Wiley-Interscience Publication. New York. 337 p.
- MARTIN, F. N. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 125.
- MENEGAT, R., MOHR, F.V., CARRARO, C.C. & FLÔRES, R. 1998. Porto Alegre em dados. In: Atlas Ambiental de Porto Alegre (R. Menegat, Coord.). Porto Alegre, RS. pp 203-205.
- MORELLATO, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua do Sudeste do Brasil. Dissertação de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 176p.
- NILSSON, L. A.; ROBAKONANDRIANINA, E. & PETTERSON, B. 1992. Exact tracking of pollen transfer and mating in plant. *Nature* 360: 666-668.
- NEWSTRON, L. E. ; FRANKIE, G. W. & BAKER, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.

- OLIVEIRA, P. E. 1996a. Dioecy in the cerrado vegetation of central Brazil. *Flora* 191: 253-243.
- OLIVEIRA, P. E. 1996b. Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): uma espécie de cerrado polinizada por mariposas. *Revista Brasileira de Botânica* 19(1): 49-53.
- OLIVEIRA, P. E. & GIBBS, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in cerrado community of central Brazil. *Flora* 195: 311-329.
- PIZO, M. A. & OLIVEIRA, P. S. 2000. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Biotropica* 32(4b): 851-861.
- PRIMACK, R. B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15-37.
- RADFORD A. E.; DICKISON, W. C.; MASSEY, J. R. & BELL, C. R. 1974. Vascular plant systematics. Harper and Row. Nova Iorque.
- RENNER, S. S. & FEIL, J. P. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* 80(9): 1100-1107.
- RICKLEFS, R. E. 1973. Ecology. Chiron Press. Newton. 861p.
- RIZZINI, C. T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 25: 3-84.
- RUSCHI, A. 1982a. Aves do Brasil. Vol. IV e V - Beija-flores. Expressão e Cultura. Rio de Janeiro.
- RUSCHI, A. 1982b. Beija-flores do estado do Espírito Santo. Editora Rios. São Paulo.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ciência e Cultura* 27: 405-416.
- SAZIMA, M.; FABIÁN, M. E. & SAZIMA, I. 1982. Polinização de *Luehea speciosa* (Tiliaceae) por *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Biologia* 42(3): 505-513.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithology* 136: 195-206.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in Southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109: 149-160.
- SANTOS, C. G. M. 2000. Distribuição espacial, fenologia e polinização de Bromeliaceae na Mata Atlântica do alto da Serra de Paranapiacaba, SP. Dissertação de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 98 p.
- SCHAUER, J. C. 1851. Verbenaceae In: Flora Brasiliensis (C. F. P. MARTIUS.) Vol. IX, pp. 265-269. Ed. Verlag Von J. Cramer. Nova Iorque.
- SCHOENER, T. W. 1986. Resource partitioning. In: Community ecology: pattern and process (J. Kikkawa & D. J. Anderson, eds.). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp 91-126.
- SICK, H. 1997. Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira. Rio de Janeiro. 912p.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. 1975. Über sphingophile Angiospermen Brasiliens. *Plant Systematics and Evolution* 123: 157-184.
- SILVA, W. R. & SAZIMA, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190: 339-343.

- SILVEIRA, J. D. 1964. Morfologia do Litoral. In: Brasil – A Terra e o homem: as bases físicas (A. Azevedo, ed.). Vol 1. Ed. Nacional. Rio de Janeiro. pp 253-305.
- SNOW, D. W. & SNOW, B. K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum Natural History (Zoology)* 38(2): 105-139.
- SNOW, D. W. & SNOW, B. K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, Southeastern Brazil. *El Hornero* 12: 286-296.
- SNOW, D. W. & TEIXEIRA, D. L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal für Ornithology* 123: 446-450.
- STANTON, M. L. 1994. Male-male competition during pollination in plant populations. *American Naturalist* 144(sup): s40-s68.
- STEPHENSON, A. G. & BERTIN, R. I. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: Pollination biology. (L. Real, ed). Academic Press. Orlando. pp 109-149.
- STEINER, K. E. 1985. Functional dioecism in the Malpighiaceae: the breeding system of *Spachea membranacea* Cuatr. *American Journal of Botany* 72(10): 1537-1543.
- STILES, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- STILES, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. In: Neotropical ornithology. (P. A. Buckley, M. S. Ridgley & F. G. Buckley, eds.). Washington, DC. pp 757-787.
- STILES, F. G. & WOLF, L. L. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* 87: 467-491.
- SUTHERLAND, G. D. & GASS, C. L. 1995. Learning and remembering of spacial patterns by hummingbirds. *Animal Behavior* 50(5): 1273-1286.
- TALORA, D. C. & MORELLATO, L. P. C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 13-26.
- TIEBOUT, H. M., III 1993. Mechanisms of competition in tropical hummingbirds: metabolic costs for losers and winners. *Ecology* 74(2): 405-418.
- TOMLINSON, P. B. 1973 Dioecism in *Citharexylum* (Verbenaceae): An Adendum. *Journal of Arnold Arboretum* 54: 120.
- TOMLINSON, P. B. & FAWCETT, P. 1972. Dioecism in *Citharexylum* (Verbenaceae). *Journal of Arnold Arboretum* 53: 386-389.
- VESPRINI, J. L. & GALETTO, L. 2000. The reproductive biology of *Jaborosa integrifolia* (Solanaceae): why its fruits are so rare? *Plant Systematics and Evolution* 225: 15-28.
- WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77(4): 1043-1060.
- WOLF, L. L., STILES, F. G. & HAINSWORTH, F. R. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45: 349-379.

- YAMAMOTO, L. F. 2001. Florística e síndromes de polinização e dispersão em fragmento de floresta estacional semidecídua montana, município de Pedreira, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 86p.
- YEO, P.F. 1993. Secondary Pollen Presentation – Form, Function and Evolution. *Plant Systematics and Evolution*. Supplementum 6. Springer-Verlag Wien. Nova Iorque. 268p.
- ZIMMERMAN, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology* 61(3): 497-501.

Apêndice 1: Matrizes com os índices de sobreposição específica de Petraits para a utilização temporal (1) e espacial (2) do recurso floral de *Citharexylum myrianthum* por espécies de beija-flores (abreviações na Tabela 1) em área urbanizada em Campinas (Área 1), SP, em três fases de sua florada, início, pico e final. Na vertical as espécies que sobrepõem sua utilização do recurso sobre as espécies na horizontal. Valores destacados em negrito são superiores a 0,50 de sobreposição.

1

Início	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squam	Anigri f	P pret
A lact	1	0,30	0,06	0,00	0,81	0,00	-	-
C aur f	0,03	1	0,01	0,00	0,01	0,00	-	-
C aur j	0,66	0,39	1	0,65	0,60	0,20	-	-
C aur m	0,01	0,17	0,05	1	0,03	0,44	-	-
E mac	0,82	0,24	0,05	0,00	1	0,00	-	-
H squam	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	-	-
Anigri f	-	-	-	-	-	-	1	-
P pret	-	-	-	-	-	-	-	1

Pico	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squam	Anigri f	P pret
A lact	1	0,66	0,54	0,03	0,18	-	0,19	0,00
C aur f	0,02	1	0,04	0,00	0,00	-	0,30	0,00
C aur j	0,21	0,05	1	0,16	0,17	-	0,02	0,10
C aur m	0,00	0,00	0,00	1	0,00	-	0,00	0,00
E mac	0,14	0,05	0,03	0,00	1	-	0,16	0,21
H squam	-	-	-	-	-	1	-	-
Anigri f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	1	0,00
P pret	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	0,00	1

Final	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squam	Anigri f	P pret
A lact	1	0,09	0,30	0,01	0,10	-	-	-
C aur f	0,00	1	0,00	0,00	0,00	-	-	-
C aur j	0,26	0,14	1	0,00	0,05	-	-	-
C aur m	0,00	0,04	0,00	1	0,07	-	-	-
E mac	0,00	0,42	0,00	0,30	1	-	-	-
H squam	-	-	-	-	-	1	-	-
Anigri f	-	-	-	-	-	-	1	-
P pret	-	-	-	-	-	-	-	1

2

Início	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squam	Anigr f	P pret
A lact	1	0,08	0,07	0,24	0,32	0,58	-	-
C aur f	0,00	1	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-
C aur j	0,10	0,15	1	0,33	0,48	0,38	-	-
C aur m	0,00	0,00	0,00	1	0,00	0,01	-	-
E mac	0,39	0,11	0,12	0,26	1	0,45	-	-
H squam	0,01	0,00	0,00	0,41	0,00	1	-	-
Anigr f	-	-	-	-	-	-	1	-
P pret	-	-	-	-	-	-	-	1

Pico	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squam	Anigr f	P pret
A lact	1	0,54	0,19	0,21	0,03	-	0,03	0,46
C aur f	0,05	1	0,11	0,66	0,01	-	0,04	0,26
C aur j	0,26	0,32	1	0,19	0,06	-	0,18	0,38
C aur m	0,00	0,01	0,00	1	0,00	-	0,00	0,00
E mac	0,00	0,01	0,00	0,33	1	-	0,21	0,00
H squam	-	-	-	-	-	1	-	-
Anigr f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	1	0,00
P pret	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	0,00	1

Final	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	H squam	Anigr f	P pret
A lact	1	0,14	0,40	0,63	0,06	-	-	-
C aur f	0,00	1	0,00	0,00	0,00	-	-	-
C aur j	0,00	0,00	1	0,00	0,02	-	-	-
C aur m	0,01	0,00	0,01	1	0,00	-	-	-
E mac	0,00	0,00	0,00	0,00	1	-	-	-
H squam	-	-	-	-	-	1	-	-
Anigr f	-	-	-	-	-	-	1	-
P pret	-	-	-	-	-	-	-	1

Apêndice 2: Matrizes com os índices de sobreposição específica de Petraits para a utilização temporal (1) e espacial (2) do recurso floral de *Citharexylum myrianthum* por espécies de beija-flores (abreviações na Tabela 1) em área urbanizada em Campinas (Área 2), SP, em três fases de sua florada, início, pico e final. Na vertical as espécies que sobrepõem sua utilização do recurso sobre as espécies na horizontal. Valores destacados em negrito são superiores a 0,50 de sobreposição.

1										
Início	A lac	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	M fus	Anigri f	Anigri m	C serr	Sp. indet.
A lac	1	0,06	0,19	0,36	0,62	0,49	0,39	0,15	0,00	0,02
C aur f	0,00	1	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,13	0,02	0,00
C aur j	0,00	0,00	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,15
C aur m	0,00	0,00	0,00	1	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00
E mac	0,69	0,17	0,31	0,23	1	0,82	0,17	0,17	0,02	0,05
M fus	0,71	0,17	0,35	0,35	0,79	1	0,27	0,05	0,05	0,03
Anigri f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	0,02	0,00	0,00
Anigri m	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	0,00	0,00
C serr	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	0,14
Sp. indet.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1

Pico	A lac	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	M fus	Anigri f	Anigri m	C serr	Sp. indet.
A lac	1	0,60	0,61	0,51	0,86	0,80	0,19	-	0,20	-
C aur f	0,04	1	0,29	0,28	0,12	0,13	0,20	-	0,13	-
C aur j	0,13	0,04	1	0,03	0,06	0,08	0,35	-	0,04	-
C aur m	0,04	0,32	0,01	1	0,03	0,06	0,00	-	0,00	-
E mac	0,87	0,65	0,60	0,56	1	0,88	0,12	-	0,25	-
M fus	0,75	0,52	0,46	0,55	0,86	1	0,04	-	0,29	-
Anigri f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	-	0,00	-
Anigri m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C serr	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	1	-
Sp. indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Final	A lac	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	M fus	Anigri f	Anigri m	C serr	Sp. indet.
A lac	1	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	-	-	0,00
C aur f	0,28	1	0,52	0,47	0,46	0,67	0,10	-	-	0,07
C aur j	0,00	0,02	1	0,01	0,13	0,01	0,08	-	-	0,24
C aur m	0,12	0,28	0,39	1	0,22	0,16	0,32	-	-	0,10
E mac	0,02	0,03	0,38	0,01	1	0,08	0,15	-	-	0,27
M fus	0,17	0,69	0,47	0,44	0,52	1	0,19	-	-	0,18
Anigri f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	-	-	0,00
Anigri m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C serr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sp. indet.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	-	-	1

2										
Início	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	M fus	Anigr f	Anigr m	C serr	Sp. indet.
A lact	1	0,27	0,21	0,27	0,48	0,64	0,19	0,22	0,00	0,05
C aur f	0,00	1	0,01	0,00	0,04	0,04	0,13	0,01	0,00	0,03
C aur j	0,00	0,00	1	0,00	0,01	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00
C aur m	0,00	0,08	0,01	1	0,07	0,02	0,32	0,46	0,00	0,12
E mac	0,47	0,46	0,29	0,43	1	0,83	0,36	0,39	0,02	0,10
M fus	0,56	0,45	0,24	0,18	0,62	1	0,23	0,21	0,00	0,14
Anigr f	0,00	0,06	0,02	0,34	0,06	0,02	1	0,00	0,00	0,04
Anigr m	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	0,00	0,00
C serr	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	1	0,00
Sp. indet.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1

Pico	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	M fus	Anigr f	Anigr m	C serr	Sp. indet.
A lact	1	0,28	0,14	0,34	0,50	0,40	0,05	-	0,52	-
C aur f	0,32	1	0,16	0,08	0,18	0,29	0,00	-	0,23	-
C aur j	0,22	0,15	1	0,43	0,40	0,39	0,04	-	0,36	-
C aur m	0,00	0,00	0,00	1	0,01	0,00	0,09	-	0,02	-
E mac	0,48	0,17	0,57	0,50	1	0,82	0,12	-	0,59	-
M fus	0,18	0,12	0,45	0,31	0,58	1	0,09	-	0,32	-
Anigr f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	-	0,00	-
Anigr m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C serr	0,03	0,00	0,00	0,00	0,04	0,01	0,08	-	1	-
Sp. indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Final	A lact	C aur f	C aur j	C aur m	E mac	M fus	Anigr f	Anigr m	C serr	Sp. indet.
A lact	1	0,41	0,48	0,40	0,53	0,31	-	-	-	0,15
C aur f	0,11	1	0,04	0,02	0,13	0,12	-	-	-	0,23
C aur j	0,01	0,02	1	0,15	0,12	0,45	-	-	-	0,32
C aur m	0,02	0,01	0,20	1	0,00	0,00	-	-	-	0,32
E mac	0,54	0,38	0,47	0,23	1	0,40	-	-	-	0,12
M fus	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	1	-	-	-	0,27
Anigr f	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anigr m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C serr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sp. indet.	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	-	-	-	1

Apêndice 3: Matrizes com os índices de sobreposição específica de Petraits para a utilização temporal (1) e espacial (2) do recurso floral de *Citharexylum myrianthum* por espécies de beija-flores (abreviações na Tabela 1) em Picinguaba (Área 3), SP, em duas fases de sua florada, pico e final. Na vertical as espécies que sobrepõem sua utilização do recurso sobre as espécies na horizontal. Valores destacados em negrito são superiores a 0,50 de sobreposição.

1

Pico	A brev	A fim	A lact	Anigri f	Anigri m	C aur f	C aur j	E mac	M fus
A brev	1	0,41	0,05	0,08	0,59	0,20	0,00	0,43	0,49
A fim	0,00	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
A lact	0,00	0,00	1	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Anigri f	0,00	0,00	0,92	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Anigri m	0,70	0,20	0,15	0,18	1	0,15	0,12	0,72	0,85
C aur f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	0,00	0,00	0,00
C aur j	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1	0,00	0,00
E mac	0,01	0,00	0,12	0,05	0,08	0,35	0,12	1	0,04
M fus	0,72	0,28	0,03	0,05	0,83	0,14	0,20	0,64	1

Final	A brev	A fim	A lact	Anigri f	Anigri m	C aur f	C aur j	E mac	M fus
A brev	1	0,34	-	-	0,01	-	-	0,32	0,36
A fim	0,00	1	-	-	0,00	-	-	0,00	0,00
A lact	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anigri f	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anigri m	0,01	0,00	-	-	1	-	-	0,41	0,04
C aur f	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C aur j	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E mac	0,00	0,00	-	-	0,00	-	-	1	0,00
M fus	0,47	0,26	-	-	0,54	-	-	0,33	1

2

Pico	A brev	A fim	A lact	Anigr f	Anigr m	C aur f	C aur j	E mac	M fus
A brev	1	0,01	-	0,02	0,02	0,00	0,36	0,05	0,01
A fim	0,00	1	-	0,00	0,00	0,00	0,42	0,00	0,00
A lact	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anigr f	0,00	0,00	-	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Anigr m	0,04	0,00	-	0,12	1	0,00	0,20	0,04	0,02
C aur f	0,00	0,00	-	0,00	0,00	1	0,00	0,00	0,00
C aur j	0,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	1	0,00	0,00
E mac	0,18	0,00	-	0,04	0,20	0,00	0,09	1	0,07
M fus	0,36	0,28	-	0,12	0,35	0,00	0,17	0,09	1

Final	A brev	A fim	A lact	Anigr f	Anigr m	C aur f	C aur j	E mac	M fus
A brev	1	0,07	-	-	0,01	-	-	0,00	0,02
A fim	0,02	1	-	-	0,00	-	-	0,00	0,00
A lact	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anigr f	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anigr m	0,00	0,00	-	-	1	-	-	0,00	0,00
C aur f	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C aur j	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E mac	0,00	0,00	-	-	0,00	-	-	1	0,00
M fus	0,60	0,42	-	-	0,06	-	-	0,06	1