

**ECOLOGIA FLORAL DE DEZ ESPÉCIES DA TRIBO BIGNONIEAE  
(BIGNONIACEAE), EM UMA FLORESTA SEMIDECÍDUA  
NO MUNICÍPIO DE CAMPINAS, SP.**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato(a)  
Maria Eugênia Carvalho  
de Amaral  
e aprovada pela Comissão Julgadora.



Campinas, 15/05/1992

João Semir

**Maria Eugênia Carvalho do Amaral** 5/10/92

**ORIENTADOR: Prof. Dr. João Semir**

**Tese apresentada ao Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas para  
obtenção do título de Doutor em Ciências  
Biológicas (ECOLOGIA)**

Am13e  
16853/BC

CAMPINAS  
1992

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais,

verdadeiras instituições de fomento à pesquisa.

## AGRADECIMENTOS

Como é de se esperar, em um curso de doutoramento e durante a realização de uma tese, muitas pessoas são envolvidas e algumas delas deixam suas marcas, tornando tudo mais fácil e prazeroso. À elas agradeço:

Ao meu caro professor e amigo, Dr. João Semir, pelo apoio e estímulo, mesmo durante a confecção da sua estafante tese, pela carinhosa orientação nessa tese e identificação das plantas.

Ao grande amigo, Prof. Dr. Benedicto F. Amaral, que prontamente assinou como orientador enquanto foi necessário através dos emaranhados burocráticos, pela confiança em mim depositada e pela ajuda desinteressada.

À Dr<sup>ª</sup> Marlies Sazima, minha professora de biologia floral, pelos ensinamentos e auxílios durante minha iniciação e o desenvolvimento dessa tese, bem como pelas correções e sugestões na pré-banca.

Aos Professores, Dr. George Shepherd, Dr. Rogério P. Martins e Dr. Paulo Eugênio Oliveira, membros da pré-banca e da banca, pelas leituras críticas do trabalho e oportunas sugestões.

Ao Prof. Dr. Frederico Santos Lopes, pela leitura criteriosa do manuscrito e sugestões apresentadas na pré-banca.

Ao Prof. Dr. Mohamed E. Mostafa Habib, pelo apoio e amizade, principalmente na fase de mudança de orientação, quando optei por essa nova área de pesquisa.

À amiga e colega Lúcia Helena Piedade, pelo estímulo e sugestões na minuciosa leitura do manuscrito, e pelo inestimável auxílio, no campo e no laboratório, em especial com a contagem de óvulos e grãos de pólen.

Ao dileto e caríssimo amigo, o "mestre" Paulo De Marco Jr., pela paciência e insubstituível ajuda nas análises estatísticas, entre um pão de queijo e outro, e à Priscila Paixão, sempre por perto, pelo seu carinho.

Ao "grão-mestre", Fabio Fantazzini, que me iniciou nas descobertas das possibilidades do laboratório fotográfico, pelo companheirismo e ajuda nas leituras e discussões que originaram as fotografias com ultravioleta, bem como pelo auxílio na confecção das mesmas.

Ao Prof. Dr. Jorge Ivan Cisneros e Dr. Roberto Koropecski, do Laboratório de Optica do Departamento de Física Aplicada, UNICAMP, pelas análises do filtro de ultravioleta em espectrofotômetro, sugestões e avaliações do material fotográfico utilizado.

Ao Prof. Ronaldo B. Francini, pelo empréstimo do filtro de ultravioleta.

Ao Prof. Dr. Vogel, pelas discussões sobre as fotos em ultravioleta e sobre *Lundia obliqua*, "a estranha".

Ao Prof. João F. M. Camargo, pela identificação das abelhas e ao Prof. José Manuel Macário Rebêlo pela

determinação das Euglossinae. Ao Prof. Dr. Keith Brown, pela identificação das borboletas. Ao Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira, meu caro amigo, pelo estímulo e pela identificação das formigas. Ao Prof. Dr. Arício Linhares, pela identificação dos besouros e moscas.

Ao Prof. Dr. Hermógenes Freitas Leitão Filho, pela identificação das Bignoniaceae, estímulo e amizade.

Aos meus caros amigos, Frederico, o carioca mais mineiro que já conheci, e Rogério, um mineiro, mineiro, pelas incontáveis discussões acerca de flores, insetos, estratégias adaptativas e o sabor das cervejas geladas.

À Profa. Patrícia Morellato, pelo auxílio nos primeiros contatos com as Bignoniaceae e pelas indicações de separatas.

À Andréa Franco, pela confecção dos desenhos e à Esmeralda Borghi pelos detalhes primorosos e desenhos de última hora.

Ao querido amigo Luiz F. Lembo Duarte, que acompanhou, dia após dia, todas as descobertas e dúvidas do trabalho de campo, pelo carinho, sugestões e apoio.

Aos Professores e colegas do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, pelo apoio, confiança e estímulo durante os anos do meu afastamento, em especial à Yvelise Possiede, Eliézer Marques, Masao Uetanabaro e Luiz Onofre Irineu de Souza.

Aos Professores e funcionários do Departamento de Botânica, UNICAMP, em especial ao Dr. Gabrielli, Dr.

Hermógenes F. Leitão Filho, Dr. Flávio Mães, Dra. Eliana Martins, Marina Vasconcellos, Iara Bressan, José Luiz Moreira, Carmen Benevides, Maria Lúcia, Ana Lúcia Moreira, Benedita Martins, Celso Almeida, Izaura Giaretta, Odilia Marques, João Carlos e Tiãozinho, pela agradável convivência e constante ajuda em diferentes etapas deste trabalho.

Ao Luís Carlos pelo auxílio na localização de *Lundia obliqua* na Mata da Fazenda São Vicente, à Julie pelas dicas e estímulo constantes e pelo "abstract", à Rosângela pela ajuda no campo e identificação do beija-flor, à Cristiana Koschnitzke pela tradução de uma separata em alemão, ao Luciano pelo auxílio na análise dos tubos polínicos, à Silvana pelo carinho e apoio, à Ritinha pela saudável competição de "quem termina primeiro".

Aos queridos e bons amigos do grupo de controle biológico, Fê, Desi, Cláudia, Armando e Alike, pelo apoio e carinho.

Ao Toninho e ao Joaquim, do xerox do IB, UNICAMP, que sempre arrumavam uma novidade para ser xerocada, pela camaradagem e atenção.

Aos guardas da Mata de Santa Genebra, pela segurança e apoio durante a realização do trabalho de campo.

À vó Vera, Verinha, Têta e Helô, pelo convívio agradável e pelo clima tão afetuosos no meu "lar campineiro".

À Odete, pela paciência e atenção.

À minha família, que carinhosamente não mediu esforços para me ajudar.

## ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO .....	1
2. MATERIAIS E MÉTODOS .....	8
2.1. A área de trabalho e as espécies de Bignoniaceae.	8
2.2. Fenologia, morfologia e biologia florais .....	10
2.3. As flores em luz ultravioleta .....	13
2.4. Sistema de reprodução .....	15
2.5. Os visitantes .....	17
2.6. Herbivoria floral .....	19
3. RESULTADOS .....	20
3.1. Considerações gerais sobre as espécies de Bignoniaceae estudadas .....	20
3.2. Fenologia .....	21
3.3. Morfologia .....	23
3.3.1. As inflorescências .....	23
3.3.2. As flores .....	28
3.4. Biologia floral .....	40
3.4.1. Coloração das flores em luz visível e luz ultravioleta .....	44
3.5. Sistema de reprodução .....	52
3.5.1. Grãos de pólen e óvulos .....	52
3.5.2. Experimentos de polinização .....	56
3.6. Os visitantes .....	61
3.6.1. <i>Adenocalymma bracteatum</i> .....	61

3.6.2. <i>Adenocalymma marginatum</i> .....	64
3.6.3. <i>Amphilophium vauthieri</i> .....	66
3.6.4. <i>Anemopaegma chamberlaynii</i> .....	68
3.6.5. <i>Arrabidaea samydoides</i> .....	70
3.6.6. <i>Arrabidaea selloi</i> .....	72
3.6.7. <i>Arrabidaea triplinervia</i> .....	73
3.6.8. <i>Lundia obliqua</i> .....	77
3.6.9. <i>Pithecoctenium crucigerum</i> .....	78
3.6.10. <i>Stizophyllum perforatum</i> .....	81
3.6.11. Polinizadores .....	83
3.7. Interações entre as flores, pilhadores de néctar e herbívoros .....	85
3.7.1. As flores e os pilhadores de néctar .....	85
3.7.2. As flores e os herbívoros .....	90
4. DISCUSSÃO .....	95
4.1. Fenologia .....	95
4.2. Morfologia floral .....	101
4.3. Biologia floral .....	105
4.4. Sistema de reprodução .....	125
4.4.1. Grãos de pólen e óvulos .....	125
4.4.2. Polinização .....	129
4.5. Os visitantes .....	135
4.6. Interações entre as flores, pilhadores de néctar e herbívoros .....	149
4.6.1. As flores e os pilhadores de néctar .....	149
4.6.2. As flores e os herbívoros .....	155

5. CONCLUSÕES .....	162
6. RESUMO .....	163
7. ABSTRACT .....	166
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	168
9. APÊNDICE .....	188

## 1. INTRODUÇÃO.

Nas observações sobre o mundo ao seu redor, o homem sempre se interessou pelas flores. Assim, através dos séculos, surgiram curiosos que as examinavam, cultivavam, faziam poções, perfumes e até escreviam sobre elas, visando principalmente suas utilidades.

Existem evidências de que árabes e assírios, no século V a.C., realizavam cerimoniais de fertilização com flores de tamareira para obterem mais frutos, colocando ramos da inflorescência masculina em contato com os da feminina (Maheshwari 1950). Tal relato indica que, neste século remoto, já existiam conhecimentos empíricos sobre polinização. Porém, somente no final do século XVII, com a publicação do livro "Anatomia das Plantas" de Grew, em 1682 (Maheshwari 1950), foi registrado que as flores possuíam sexo, e que estruturas "femininas" formavam as sementes, o que revelou-se altamente polêmico para a época. Um histórico detalhado sobre as mudanças que ocorreram no meio científico, a partir da descoberta do sexo das plantas, foi apresentado por Proctor & Yeo (1975).

O interesse do homem pelas plantas, predominantemente utilitário até o século XV, sofreu mudanças culturais profundas durante os séculos XVI e XIX, que originaram o início do desenvolvimento do interesse estético e respeito ao ambiente natural (Thomas 1988).

O desenvolvimento das pesquisas sobre as flores, originou uma série de termos, tais como biologia floral e ecologia da polinização, com significados distintos (Percival 1965, Faegri & Pijl 1980, Gottsberger 1989). Segundo Percival (1965), biologia floral é a ciência sobre a vida da flor, que se inicia com a deiscência do estame e a receptividade do estigma, até acabar o pólen e cessar a receptividade do estigma. Em contraste, Faegri & Pijl (1980) conceituam a biologia floral como o estudo dos eventos que ocorrem durante a vida da flor, da antese à fertilização; e a ecologia da polinização como o estudo da relação recíproca entre as plantas e os seus polinizadores. Entretanto, Gottsberger (1985, 1989) tem empregado o termo ecologia floral ao se referir sobre os mais distintos estudos sobre as flores e suas interações com os polinizadores e pilhadores.

Baker (1983), historiando sobre a biologia floral, divide seu desenvolvimento em dois períodos: o "Velho Testamento", com as contribuições desde os mais remotos tempos até às listas de visitantes florais e relatos sobre a biologia da flor, nas primeiras décadas do século XX, e o "Novo Testamento", forjado neste século, a partir da década de 30 e durante a 2ª Guerra Mundial, tendo como base a teoria sintética da evolução.

Com o surgimento do enfoque "neo-Darwiniano", houve uma reação contra as tradicionais longas listas de espécies visitantes (Baker 1983). O papel dos visitantes e suas

associações a diferentes caracteres florais, que determinam as síndromes de polinização, foram considerados mais relevantes e, a partir dos anos 60, foram descritas diversas síndromes (Pijl 1960, 1961; Faegri & Pijl 1966; Baker & Hurd 1968).

A ecologia da polinização apresentou um desenvolvimento significativo durante o século XX, com os estudos do comportamento animal e o incremento das pesquisas experimentais, principalmente na determinação dos sistemas de reprodução das plantas (Faegri & Pijl 1980). Esse desenvolvimento também foi constatado por Gottsberger (1985, 1989) que registrou um grande aumento das publicações na última década e comentou que as pesquisas em ecologia floral têm sido cada vez mais abrangentes, enfocando múltiplos aspectos botânicos, zoológicos e ecológicos no estudo das flores, suas funções e interações. Os avanços mais importantes dessas pesquisas ocorreram com o desenvolvimento das investigações nos trópicos e os estudos comparativos entre espécies de grandes famílias (Baker 1983), tais como os de Grant & Grant (1965) com Polemoniaceae, e os de Gentry (1974b) com Bignoniaceae, entre outros.

A família Bignoniaceae apresenta cerca de 800 espécies e 113 gêneros, distribuídas em oito tribos (Gentry 1980). Nos neotrópicos a maioria das espécies é constituída por lianas, da tribo Bignonieae, enquanto as espécies das tribos Tecomeae e Crescentieae são arborescentes (Gentry 1973, 1974b).

A tribo Bignonieae, *sensu stricto*, é restrita aos neotrópicos (Gentry 1979), e inclui muitas espécies das pouco conhecidas, mas características, trepadeiras das florestas (Gentry 1976). A grande maioria dessas espécies (269, ou seja, 74% da tribo), ocorre no Brasil, distribuída em 45 gêneros (Gentry 1980). Avaliando a distribuição destes gêneros, Gentry (1980) ressaltou que somente cinco deles (monotípicos) não ocorrem no Brasil.

Um dos trabalhos pioneiros com a família Bignoniaceae, que agrupou a maioria das informações existentes até a sua época, foi realizado por Knuth (1905), citando aspectos da biologia floral de várias espécies de 19 gêneros e comentando que, em algumas espécies, ocorria polinização por abelhas e, em outras, por beija-flores.

Outra importante contribuição para o estudo da biologia floral das Bignoniaceae foi a de Newcombe (1922, 1924), que chamou a atenção para o significado adaptativo do estigma sensível de algumas espécies, como uma estratégia para evitar auto-polinização.

Gentry (1974b) comenta que nos estudos da biologia das Bignoniaceae, existem indicativos de longas histórias coevolutivas das espécies dessa família com frugívoros, herbívoros e polinizadores. Neste aspecto, as adaptações da morfologia de suas flores e a fenologia e sazonalidade de suas florações, representam as matérias primas para o desenvolvimento das mais intrincadas interações entre as bignoniáceas e seus polinizadores.

Uma série de autores tem citado casos de polinização por morcegos em diferentes espécies de Bignoniaceae, principalmente da tribo Crescentieae, tanto na África (Jaeger 1954, Baker & Harris 1959), como na América do Sul (Porsch 1931, Vogel 1958, Carvalho 1960).

Muitos trabalhos de biologia floral também têm revelado que as flores de Bignoniaceae podem apresentar adaptações para polinização por beija-flores, tais como as encontradas em *Campsis radicans* (Bertin 1982a); em *Zeyhera digitalis* (Yanagizawa *et al.* 1982); em *Pyrostegia venusta* (Rodrigues 1988); em *Fridericia speciosa* (Piedade *et al.*, em preparação) e em *Tecoma* spp., *Tabebuia haemantha* e várias outras espécies (Gentry 1990). Adaptações florais para polinização por outros pássaros também são encontradas em Bignoniaceae (Gentry 1990), sendo que uma das mais elaboradas foi registrada em *Deplanchea tetraphylla* (Weber & Vogel 1986).

Nas bignoniáceas neotropicais, dentre os 72 gêneros atualmente conhecidos, somente em *Godmania*, *Mussatia* e *Tynanthus* são encontradas espécies cujas flores apresentam adaptações parciais para polinização por borboletas, reveladas pelo tamanho do tubo da corola, relativamente pequeno, bilabiado, com antese diurna e que podem também ser polinizadas por pequenas abelhas (Gentry 1990).

Casos de antese noturna em flores brancas, tubulares, longas, que emitem fragâncias e têm anteras exertas, têm sido registrados em *Tanaecium jaroba*, *Tabebuia striata* e

*Arrabidaea prancei*, que são descritas por Gentry (1990) como flores típicas para polinização por maripósas. Um caso de antese diurna e noturna foi encontrado nas flores de *Catalpa speciosa* que são polinizadas por abelhas durante o dia e por maripósas à noite (Stephenson & Thomas 1977).

Apesar da ampla variação de formas e estratégias de polinização, a grande maioria das espécies dessa família possui flores adaptadas para polinização por abelhas, pequenas, médias e grandes, tanto nas Américas do Norte e Central (Gentry 1973, 1974a,b, 1976, 1978a, 1990; Barrows 1977; Whitham 1977; Brown *et al.* 1981), como na América do Sul (Brantjes 1979; Yanagizawa & Gottsberger 1979; Bittencourt 1981; Morawetz 1982; Yanagizawa 1983; Gentry 1990).

No Brasil, estudos com flores de Bignoniaceae, abordando aspectos co-adaptativos da interação flor-abelha, foram realizados por Brantjes (1979), com *Adenocalymma bracteatum* (Cham.) DC.; por Yanagizawa (1983), com três espécies de *Arrabidaea* e duas de *Jacaranda*; por Laroca & Almeida (1985) com *Jacaranda puberula* (Vell.) DC., e por Vieira *et al.* (no prelo), com *Jacaranda caroba* (Vell.) DC.

Uma série de estudos experimentais têm sido realizados com espécies de Bignoniaceae que apresentam diferentes síndromes de polinização, para avaliações dos seus sistemas reprodutivos e taxas de produção de frutos (Stephenson 1980, 1982; Bertin 1982b, 1985, 1986; Petersen *et al.* 1982; Bawa & Webb 1984; Chauhan *et al.* 1987).

Outros aspectos das flores de Bignoniaceae também têm sido pesquisados, tais como a abundância de nectários extraflorais, principalmente na tribo Bignonieae (Elias 1983), e o seu papel nas defesas da planta, ao atraírem formigas (Gentry 1974b; Elias & Gelband 1975, 1976; Elias & Prance 1978).

Publicações recentes (Gentry 1989, 1990), têm revelado que as espécies de Bignoniaceae, pela sua importância ecológica, representam um dos mais apropriados modelos para estudos da diversificação evolutiva das comunidades vegetais dos trópicos.

O presente trabalho tem como objetivo analisar, comparativamente, a ecologia floral de dez espécies simpátricas de lianas da família Bignoniaceae, tribo Bignonieae, abordando aspectos referentes à fenologia, morfologia e biologia florais, ecologia da polinização, interações flores-pilhadores e sistema reprodutivo.

As flores também serão avaliadas em relação a outros aspectos inéditos e pouco conhecidos para a família, quanto à reflexão-absorção de luz ultravioleta e herbivoria floral.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS.

### 2.1. A área de trabalho e as espécies de Bignoniaceae estudadas.

O estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (22°49'45''S, 47°06'33''W, 670m), situada no Município de Campinas, Estado de São Paulo. A reserva possui cerca de 250 ha de área circundada por áreas de cultivo e sua vegetação pode ser caracterizada como de floresta estacional mesófila semidecídua (Rizzini 1963). Segundo Leitão Filho (1982) esta reserva é uma pequena mancha remanescente e isolada de mata de planalto. Atualmente, a melhor e mais utilizada classificação que a caracteriza é a de floresta mesófila semidecídua (Morellato 1991).

O clima da região de Campinas, na classificação de Köppen, é do tipo Cwa, indicando ser mesotérmico de inverno seco, com temperatura média inferior a 18°C no mês mais frio e superior a 22°C no mês mais quente. O regime pluviométrico é de verão chuvoso e inverno seco, como pode ser observado no diagrama climático da Figura 1.

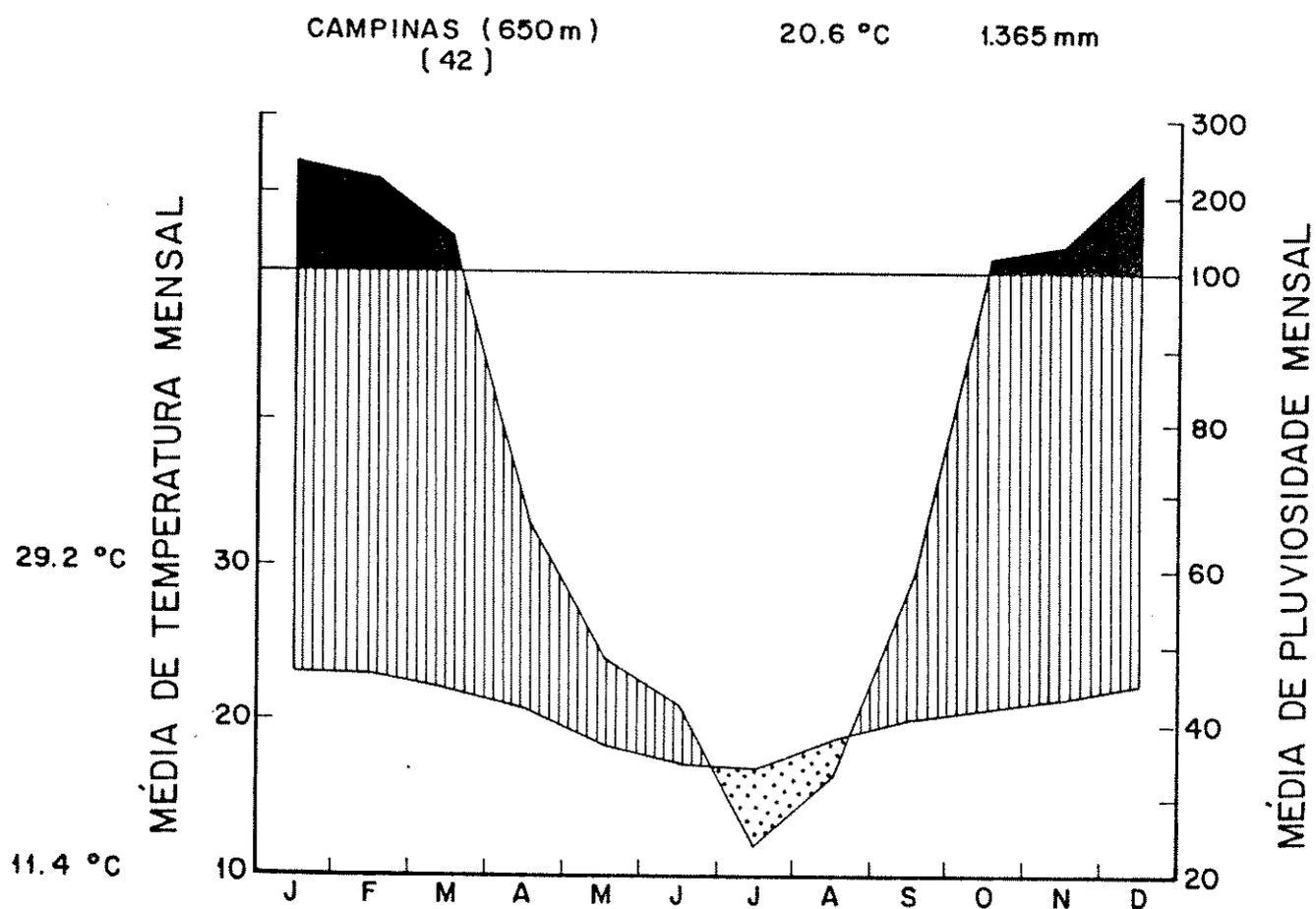


FIGURA 1 - Diagrama climático do Município de Campinas, São Paulo (Fonte: Seção de Climatologia Agrícola. Instituto Agrônômico de Campinas).

Foram estudadas dez espécies de Bignoniaceae e o material testemunho coletado foi identificado por Dr. Hermógenes F. Leitão-Filho e Dr. João Semir, e depositado no Herbário do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais, da Universidade Estadual de Campinas (UEC). A listagem abaixo indica a espécie, com seu respectivo número de coleta dos registros do Herbário (todas com M.E.C. Amaral como coletor):

*Adenocalymma bracteatum* (Cham.) DC. - nº 21.606 e nº 21.607.

*Adenocalymma marginatum* (Cham.) DC. - nº 25.836.

*Anemopaegma chamberlaynii* (Sims) Bur. & K. Schum. - nº 21.608.

*Arrabidaea samydoides* (Cham.) Sandw. - nº 23.867 e nº 25.838.

*Arrabidaea selloi* (Spreng.) Sandw. - nº 24.002.

*Arrabidaea triplinervia* H. Baill. - nº 25.837.

*Amphilophium vauthieri* P. DC. - nº 23.869.

*Lundia obliqua* Sonder - nº 21.577.

*Pithecoctenium crucigerum* (L.) A. Gentry - nº 24.003.

*Stizophyllum perforatum* (Cham.) Miers - nº 23.113.

## 2.2. Fenologia, morfologia e biologia florais.

Os termos biologia floral e ecologia da polinização foram utilizados de acordo com as definições de Faegri & Pijl (1980).

Os dados sobre a fenologia, morfologia e biologia florais das dez espécies de Bignoniaceae foram obtidos de dezembro de 1988 a junho de 1991, a partir de observações e

coletas periódicas, nas diferentes fases de desenvolvimento das flores.

Os períodos de floração de cada espécie foram anotados e seus padrões eram identificados de acordo com Gentry (1974a,b). O padrão "modified steady state" (Gentry 1974b) foi aqui denominado como "estacionário modificado". As observações quanto aos períodos de floração foram realizadas semanalmente, ao longo de 12 meses (junho/1990 à maio/1991). O pico de floração de cada espécie foi caracterizado quando ca de 75% dos indivíduos estavam florescendo. As inflorescências foram caracterizadas segundo sua morfologia, quantidade de flores, disposição e localização nos ramos.

As flores foram classificadas segundo os tipos morfológicos citados por Faegri & Pijl (1980) e os descritos, para Bignoniaceae, por Gentry (1974b). Os termos botânicos utilizados nas descrições morfológicas das flores e inflorescências, foram baseados em Ferri *et al.* (1969) e Font-Quer (1979). O termo "genículo" foi utilizado de acordo com Menezes & Semir (1991). Além dos registros biométricos das flores de cada espécie, também eram coletados dados sobre o horário de antese, duração da flor e desenvolvimento de fruto.

Durante a antese, i.é., em diferentes fases de maturação da flor, foram realizados testes de receptividade do estigma com peróxido de hidrogênio (água oxigenada) a 20 volumes (Zeisler 1938). As medidas da produção de néctar, também realizadas no horário da antese, foram obtidas com no

mínimo dez flores de cada espécie. A quantidade de néctar foi medida com microseringa e a concentração de açúcares era determinada em refratômetro de bolso. Para identificação dos odores florais, cerca de dez flores de cada espécie, colhidas pela manhã, eram levadas para o laboratório e colocadas em vidros escuros e tampados para concentração do odor (Buzato 1990), a seguir eram submetidas à várias pessoas para identificação.

Com o objetivo de avaliar a forma e as proporções das estruturas florais, bem como a localização dos recursos oferecidos aos visitantes, foram feitos esquemas morfológicos de flores recém abertas, a partir de cortes longitudinais e transversais, com o auxílio de câmara clara (somente a flor de *Adenocalymma marginatum* foi desenhada de material fixado em álcool 70%). Também foram realizados cortes transversais do cálice e da corola, na região basal da flor, para medir as espessuras, mínimas e máximas (sob microscópio, com o auxílio de ocular graduada), utilizando-se pelo menos dez flores de cada espécie. Para avaliar se existiu diferenças estatisticamente significativas, entre as dez espécies, quanto às espessuras dos cálices e das corolas, o volume de néctar, e a concentração de açúcares do néctar, foi utilizado o Teste para Comparações Múltiplas de Tukey-Kramer (Sokal & Rohlf 1981).

Para avaliar se ocorria um aumento em espessura das estruturas protetoras (cálice e corola), nas dez espécies, quando o néctar era produzido com maior concentração de

açúcares e/ou em maiores quantidades, foi utilizada a análise de regressão linear (Sokal & Rohlf 1981).

A coloração das flores foi determinada em luz visível, com o auxílio de um guia de cores (Küppers 1979), e em luz ultravioleta, por meio de fotografias (Horovitz & Cohen 1972).

### 2.3. As flores em luz ultravioleta.

Para identificação de partes da flor que absorvem ou refletem luz ultravioleta, foram feitas fotografias em preto e branco, com um filtro que bloqueia a luz visível (um artifício que nos permite "enxergar" em ultravioleta). Esse filtro, de vidro, marca Reichardt, é próprio para microscopia em ultravioleta (UV) e não é específico para utilização em câmaras fotográficas. Assim sendo, seu desempenho foi previamente avaliado em um espectrofotômetro (Perkin-Elmer, Lambda 9 UV/VIS/NIR, no Laboratório de Óptica do Instituto de Física, UNICAMP). No espectro de 200 a 700nm o filtro apresentou transmitância somente em UV (na faixa de comprimento de onda de 300 a 400nm), com um pico de 75% em 357nm. O filme utilizado foi Kodak Plus-X Pan, que é sensível para os mesmos comprimentos de onda transmitidos pelo filtro (Kodak 1972).

O filtro foi acoplado à uma lente de vidro óptico comum (Takumar - macro, 100mm) e utilizou-se uma câmara fotográfica Asahi Pentax. Como este tipo de lente absorve os

comprimentos de onda abaixo de 350 nm (Rolls 1968), a faixa de UV captada pelo filme foi de 350 a 400 nm, dentro do espectro visível para os insetos (Goldsmith & Bernard 1974).

A fonte de luz utilizada foi fornecida por um flash Sunpak, auto zoom 3.000, com rebatedor de alumínio, rico em emissão de UV (Arnold *et al.* 1974).

Após experimentos de campo e testes com números guias (Kodak 1977), foram adotadas algumas padronizações: a distância da flor fotografada foi de 45cm e o flash foi regulado para emitir disparos de 4.150 lux, nas fotos com filtro, e 131,5 lux nas fotos sem filtro. As fotos, sem e com filtro, foram tomadas em sequência, no mesmo rolo de filme, utilizando-se abertura de f16 e f8, respectivamente.

Os procedimentos em laboratório, tais como tipo de revelador e de papel utilizados, técnicas de revelação e ampliações, foram idênticos para todos os filmes expostos.

O sistema de "identificação da cor" em UV baseia-se na comparação das fotos com e sem filtro, onde a foto com filtro é analisada segundo uma "escala de cinza": preto nas áreas florais que absorvem UV, cinza até branco nas que refletem UV (Rosen & Barthlott 1991). Como é importante o contraste entre as flores e a folhagem, os ramos e folhas de cada espécie também foram fotografadas em UV (Frolich 1976).

Além das fotografias em UV, as flores foram submetidas à outras duas análises para detecção das áreas de reflexão e absorção de UV: teste de fluorescência (reflexão) em câmara

de UV (nos comprimentos de onda de 254 e 366 nm) e teste químico de avaliação de partes florais que absorvem ultravioleta, usando-se a técnica de reação com cloreto de ferro (Vogel 1983).

#### 2.4. Sistema de reprodução.

Para avaliar o sistema de reprodução das dez espécies, foram realizados alguns experimentos: autopolinização espontânea (autogamia), onde botões em pré-antese foram ensacados e mantidos assim, não havendo tratamento posterior; autopolinização manual, em que botões previamente ensacados eram utilizados, após antese, para transferência do pólen ao estigma da mesma flor; polinização cruzada (xenogamia), foi feita a transferência de pólen de flores de indivíduos diferentes (e com ca de 500m de distância entre si) para o estigma de flores previamente emasculadas em pré-antese e ensacadas; emasculação (apomixia), foram retiradas as anteras de botões em pré-antese. Para controle dos experimentos, um grupo de flores foi marcado e acompanhado, desde a fase de botão em pré-antese até o desenvolvimento, ou não, de fruto.

Em todos os experimentos, após as manipulações, os botões ou as flores eram ensacados novamente para evitar contato com visitantes e contaminação com pólen de outras flores. Todas as flores foram marcadas com linhas coloridas, onde as cores indicavam o tipo de tratamento e a data, para

acompanhamento. Após dois a três dias do tratamento, as flores eram desensacadas. Os resultados foram avaliados anotando-se as flores que desenvolveram frutos ou não. A proporção de frutos produzidos em cada experimento foi analisada através do teste de  $\chi^2$ , de acordo com Sokal & Rohlf (1981).

Botões em pré-antese e flores recém abertas foram coletadas e fixadas em álcool 70%, para contagem do número total de óvulos e de grãos de pólen. A viabilidade do pólen foi determinada através de técnicas de coloração, com carmim acético à 1,2% (Medina & Conagin 1964), usando-se para cada espécie, dez flores recém abertas. Cálculos sobre a relação pólen/óvulo, como uma indicadora do sistema de reprodução (Cruden 1977), também foram efetuados.

Para avaliar se existem diferenças significativas entre os números de grãos de pólen encontrados nas anteras anteriores e posteriores em cada espécie, utilizou-se o teste "t" (Sokal & Rohlf 1981). Além disso, testou-se a associação entre estas quantidades, através de regressão linear (Sokal & Rohlf 1981). Da mesma forma, a dependência entre quantidade total de grãos de pólen e o número de óvulos, para cada espécie, foi testada por regressão linear. Na análise das diferenças estatisticamente significantes, para o número de óvulos e de grãos de pólen, os dados foram transformados em logaritmos para homogeneizar as variâncias entre os grupos, e analisados pelo Teste de Comparações múltiplas de Tukey-Kramer (Sokal & Rohlf 1981).

Para observações sobre o crescimento do tubo polínico, foram utilizadas cinco espécies: *Arrabidaea samydoides*, *A. selloi*, *A. triplinervia*, *Lundia obliqua* e *Stizophyllum perforatum*. Somente essas espécies foram escolhidas, para esse tipo de avaliação, por diferentes motivos (ausência de frutos, ou frutos deformados, ou para comparações entre as três espécies de *Arrabidaea*). Para as observações dos tubos polínicos, o gineceu das flores foi fixado em intervalos de 12, 24 e 48 horas, após polinização manual (autopolinização e polinização cruzada), e analisado em microscópio de fluorescência, de acordo com procedimento de Martin (1959).

## 2.5. Os visitantes.

Durante as observações de campo, as atividades dos visitantes das flores dessas dez espécies foram registradas, anotando-se a frequência, duração e horário das visitas, e o recurso floral forrageado durante a visita. Também foi descrito o comportamento dos visitantes durante a visita, a partir de observações naturalísticas (*sensu* Lehner 1979) e, quando possível, com o auxílio de fotografias e gravações em fitas de vídeo.

Os períodos de observações dos visitantes foram iniciados no horário da antese da flor, ou um pouco antes, até ao final do dia. Não foram feitas observações após 20:00h. Para cada horário de observação, em nove das dez espécies, foram realizadas seis repetições. As observações

dos visitantes nas flores de *Lundia obliqua* foram repetidas dez vezes.

A maioria das espécies de visitantes foi coletada para exame dos locais de deposição do pólen. As abelhas foram identificadas pelo Dr. João M. F. Camargo (USP - Ribeirão Preto), as borboletas pelo Dr. Keith Brown Jr. (UNICAMP), as formigas pelo Dr. Paulo Sérgio Oliveira (UNICAMP) e as moscas e besouros pelo Dr. Arício X. Linhares (UNICAMP).

Também foram analisadas as adaptações, morfológicas e comportamentais, do visitante ao tipo de flor visitada, para determinação do seu papel na visita (polinizador ou pilhador). Os comportamentos de pilhagem foram classificados segundo a terminologia de Inouye (1980): "Roubo primário de néctar" ("primary nectar robbing") - quando o néctar é coletado provocando danos (furos) nos tecidos florais, em visitas ilegítimas, sem utilizar a abertura da flor. "Roubo secundário de néctar" ("secondary nectar robbing") - quando o visitante não danifica a flor, mas utiliza o furo provocado pelo agente primário. "Furto de néctar" ("nectar theft") - onde nenhum dano é causado à flor e a visita é realizada por vias legítimas (como a de um polinizador). Contudo, nesse caso as características morfológicas da flor e do visitante impedem a polinização. "Furto de pólen" ("pollen theft") - onde a flor não é danificada, mas a coleta é realizada de uma maneira que impede a polinização.

## 2.6. Herbivoria floral.

Todos os insetos que causam danos nas flores comprometendo o gineceu, ou toda a flor (como os galhadores de botões florais), são aqui denominados herbívoros florais.

Desde o início do trabalho, em dezembro de 1988, até maio de 1991, foram anotados os danos causados por herbívoros, em botões e flores de cada uma das dez espécies de Bignoniaceae, em dois períodos consecutivos de floração. Este procedimento foi adotado para avaliar o investimento reprodutivo de cada espécie, perdido em decorrência da herbivoria floral. Os dados foram coletados qualitativa (no 1º ano) e quantitativamente (no 2º ano), acompanhando todos os botões e flores de um dado número de inflorescências, sorteadas ao acaso, por indivíduo, por espécie. O número de inflorescências utilizadas variou de acordo com sua abundância relativa. Os danos eram anotados quando comprometiam o gineceu e, sempre que necessário, eram efetuadas coletas para identificação dos agentes causadores.

Para avaliar se existiam correlações entre alguns atributos florais, tais como, espessura do cálice, espessura da corola, quantidade de néctar, concentração de açúcares do néctar, número de óvulos, e o número de espécies de herbívoros presentes em cada uma das bignoniáceas, foram realizados cálculos para obtenção de coeficientes de correlação de Spearman (Sokal & Rohlf 1981).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Considerações gerais sobre as espécies de Bignoniaceae estudadas.

A Mata de Santa Genebra possui, identificadas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas, 22 espécies de lianas da família Bignoniaceae, tribo Bignonieae. Destas, foram estudadas 10 no presente trabalho: *Adenocalymma bracteatum*, *Adenocalymma marginatum*, *Amphilophium vauthieri*, *Anemopaegma chamberlaynii*, *Arrabidaea samydoides*, *Arrabidaea selloi*, *Arrabidaea triplinervia*, *Lundia obliqua*, *Pithecoctenium crucigerum* e *Stizophyllum perforatum*. Todas as espécies ocorriam nas copas de árvores ou sobre ramos e galhos secos, principalmente na borda da mata, em áreas onde havia maior incidência de luz. Na maioria das vezes, as plantas das três espécies de *Arrabidaea* cresciam próximas entre si, sendo que os caules de alguns indivíduos formavam emaranhados. *Lundia obliqua* geralmente apresentava ramos entrelaçados com os de *A. triplinervia*. As demais espécies ocorriam isoladamente.

O número de agrupamentos de ramos estudados, provavelmente indivíduos, variou de dois a 15. Sendo, dois de *Amphilophium vauthieri* e *Adenocalymma marginatum*, cinco de *Arrabidaea samydoides*, nove de *Adenocalymma bracteatum*, 10 de *Anemopaegma chamberlaynii*, 11 de *Arrabidaea triplinervia* e de *A. selloi*, 12 de *Pithecoctenium crucigerum* e 15 de *Lundia obliqua* e de *Stizophyllum perforatum*.

### 3.2. Fenologia.

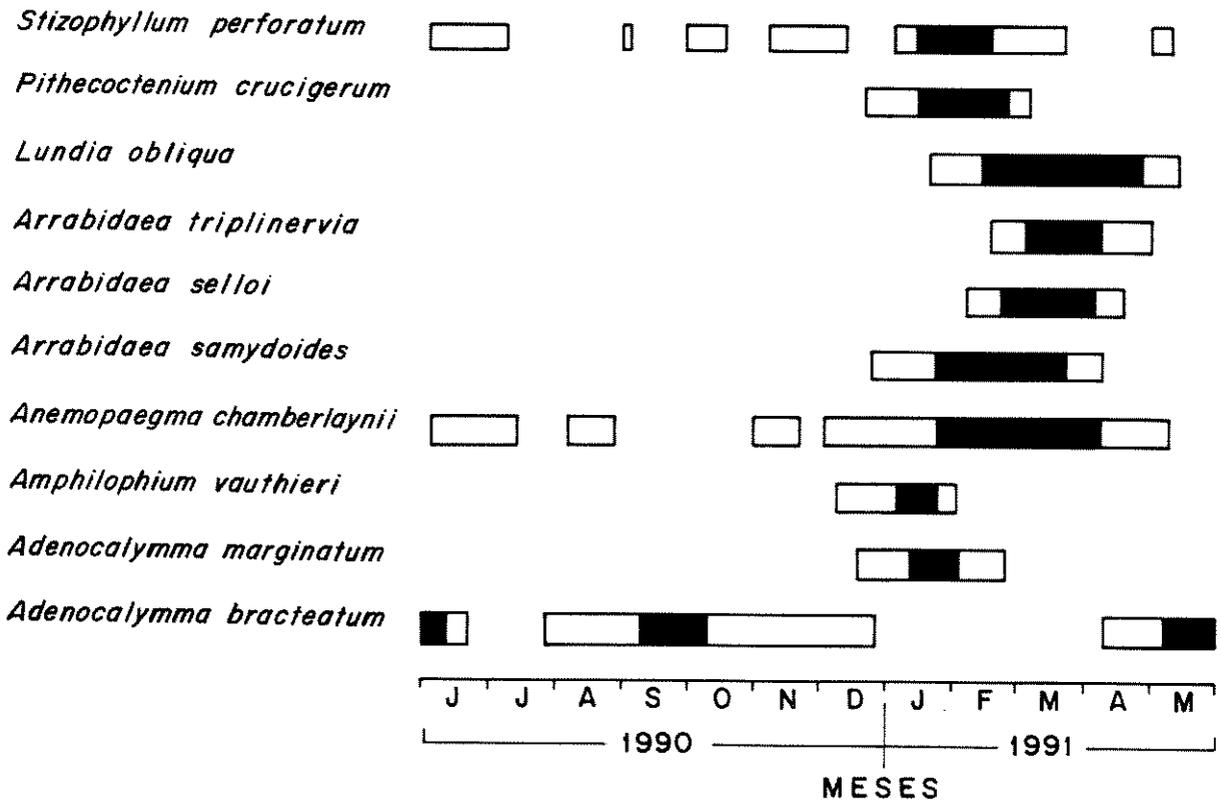
A Figura 2 mostra os períodos de floração de cada espécie estudada. Das dez espécies, nove apresentaram seus picos de floração nos meses mais úmidos do ano, entre janeiro e abril. Sendo que a grande maioria, sete espécies, floresceu somente uma vez ao ano, enquanto as demais apresentaram dois ou mais períodos de floração, geralmente com poucas flores.

Das dez espécies, somente *Adenocalymma bracteatum* teve dois picos de floração, os quais ocorreram em meses mais secos, um entre maio e junho, e o outro entre setembro e outubro. *A. bracteatum* também apresentou um padrão de floração longo, florescendo de abril a dezembro, enquanto *Anemopaegma chamberlaynii* e *Stizophyllum perforatum* mostraram um padrão episódico. Para essas três espécies e *Pithecoctenium crucigerum* a fenologia da floração pode ser classificada como do tipo "estacionário modificado".

As demais espécies, *Adenocalymma marginatum*, *Amphilophium vauthieri*, *Lundia obliqua* e as três espécies de *Arrabidaea*, *A. samydoides*, *A. selloi* e *A. triplinervia*, apresentaram um padrão fenológico de floração sazonal, tipo "cornucópia".

Apesar do padrão sazonal, os dois indivíduos de *Amphilophium vauthieri* não floresceram em todos os anos durante as observações. Um deles floresceu de dezembro/88 a fevereiro/89, com centenas de flores, e não floresceu mais

até o final das observações. O outro indivíduo floresceu duas vezes: no mesmo período acima citado e em dezembro/90 a fevereiro/91, com poucas dezenas de flores.



**FIGURA 2** - Períodos de floração das dez espécies de Bignoniaceae, para o período de junho de 1990 a maio de 1991, em uma mata semidecídua (Reserva Municipal de Stã Genebra, Campinas, SP). As áreas preenchidas representam o pico da floração. As áreas em branco indicam poucas flores.

### 3.3. Morfologia.

#### 3.3.1. As inflorescências.

As flores de todas as espécies estudadas são vistosas e estão em inflorescências expostas, destacando-se da folhagem. O aspecto geral das inflorescências de cada uma das espécies pode ser observado nas Figuras 3 a 12.

*Adenocalymma bracteatum* (Fig. 3) e *A. marginatum* (Fig. 4) apresentaram de seis a 32 botões por inflorescência, dispostos em racemos, nas axilas dos ramos apicais. Estas duas espécies abriam, por inflorescência, de uma a três flores por dia. *Amphilophium vauthieri* (Fig. 5) desenvolveu de dois a 28 botões por inflorescência terminal, do tipo racemo, abrindo também de uma a três flores por dia, por inflorescência. *Anemopaegma chamberlaynii* (Fig. 6) possuía, por inflorescência, quatro a 16 botões dispostos em racemos axilares ou terminais; sendo que, por dia, abriam em cada inflorescência de seis a oito flores. *Pithecoctenium crucigerum* (Fig. 7) apresentou de quatro a 26 botões por inflorescência, do tipo racemo terminal, sendo que uma a duas flores abriam por dia, por inflorescência.

*Lundia obliqua* (Fig. 8) apresentou inflorescência paniculada axilar ou terminal, com cinco a nove botões, que abriam de três a cinco flores por dia.



FIGURAS 3 e 4 - Aspecto das inflorescências das duas espécies de *Adenocalymma* estudadas. Note uma única flor aberta por inflorescência.

3 - *Adenocalymma bracteatum*. Observe, na flor, o lobo inferior da corola na forma de plataforma de pouso.

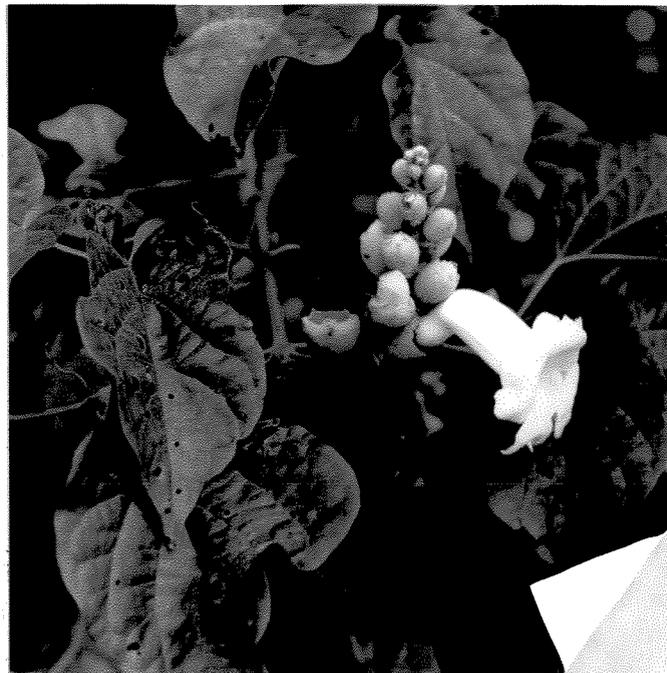
4 - *Adenocalymma marginatum*. A flor não apresenta plataforma de pouso evidente.

*Stizophyllum perforatum* (Fig. 9) desenvolveu poucos botões por inflorescência, somente dois a quatro, em racemos axilares. Suas flores abriam aos pares, duas por dia, por inflorescência.

As três espécies de *Arrabidaea*, *A. samyoides* (Fig. 10), *A. selloi* (Fig. 11) e *A. triplinervia* (Fig. 12), apresentaram inflorescências paniculadas, na axila dos ramos apicais com cerca de cinco a 31 botões por inflorescência. Por dia, abriam em cada inflorescência de duas a cinco flores.



FIGURA 5 - Aspecto da inflorescência de *Amphilophium vauthieri*, mostrando dois botões e quatro flores, sendo uma receptiva (seta) e três em senescência, com coloração modificada nas duas mais velhas. Note que o cálice apresenta lacínios reflexos e uma expansão, em forma de colarinho, sobre a corola (veja também Fig. 13-B).



FIGURAS 6, 7, 8 e 9 - Aspecto das inflorescências de quatro espécies de Bignoniaceae. Note os diferentes tipos de plataformas de pouso formadas pelos lobos reflexos.

6 - *Anemopaegma chamberlaynii*, note várias flores abertas por inflorescência.

7 - *Pithecoctenium crucigerum*, observe que só há uma flor aberta.

8 - *Lundia obliqua*, note várias flores abertas.

9 - *Stizophyllum perforatum*, observe que há poucas flores por inflorescência.



FIGURAS 10, 11 e 12 - Aspecto das inflorescências das três espécies de *Arrabidaea* estudadas. Note várias flores por inflorescência. Observe também o lobo inferior da corola, disposto como plataforma de pouso.

10 - *Arrabidaea samydoides*.

11 - *Arrabidaea selloi*.

12 - *Arrabidaea triplinervia*.

### 3.3.2. As flores.

A morfologia básica das flores das espécies estudadas pode ser descrita da seguinte forma: O cálice e a corola são formados por sépalas e pétalas fundidas. O cálice é cupular e a corola é tubular com cinco lobos reflexos. Na parte inferior do tubo da corola ocorrem duas dobras longitudinais. O androceu é formado por quatro estames epipétalos, didínamos e férteis, além de um estaminódio inconspícuo. As anteras, bitecas, são divaricadas com deiscência longitudinal. A base dos filetes e o tubo da corola, na área de inserção dos estames, apresentam indumento com tricomas glandulares. Os estames estão alojados na região superior do tubo da corola, de forma que as anteras divergentes são mantidas juntas, em dois pares, com as tecas paralelas ao eixo maior da flor. O gineceu é formado por ovário súpero, bicarpelar, bilocular, com muitos óvulos. O estilete está alojado junto com os estames, na região superior do tubo da corola, de tal forma que o estigma fica à frente do primeiro par de anteras. O estigma, bilobado, é sensível e permanece aberto em flores não polinizadas podendo, contudo, fechar-se quando tocado. Na base do ovário ocorre um conspícuo disco nectarífero.

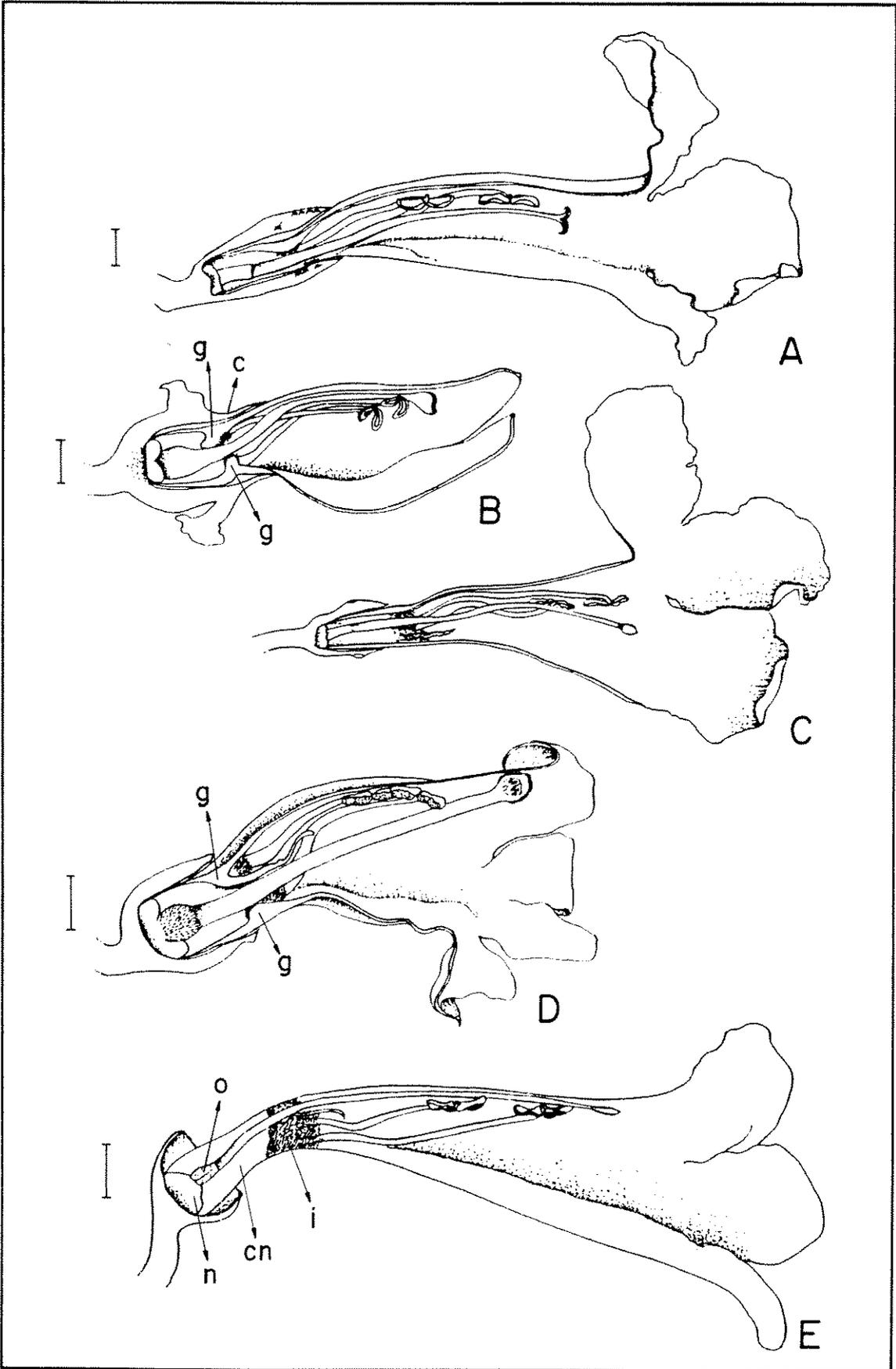
As Figuras 13 e 14 apresentam as flores em cortes longitudinais, mostrando a disposição e as proporções das estruturas florais, bem como a localização da câmara nectarífera, que fica sempre abaixo da região de inserção

dos estames, limitada pelo indumento da corola e/ou pelos genículos que são formados pelo engrossamento das bases dos estames.

As exceções à morfologia básica citada, foram encontradas em três espécies. Em *Amphilophium vauthieri*, por apresentar o tubo da corola fundido e fechado, sem lobos reflexos (vide Figs. 5; 13-B). Em *Lundia obliqua* por não possuir nectário e apresentar flor ressupinada, ficando com os estames, estilete e estigma alojados na região inferior do tubo da corola (vide Fig. 8 ; Fig. 14-E), e em *Arrabidaea triplinervia*, por apresentar, em algumas poucas flores, um estaminulo com uma antera rudimentar, com pólen viável, no lugar de um estaminódio.

O cálice tipo cupular, apresentou variações de espessura, forma e tamanho. Em *Adenocalymma bracteatum*, o cálice possui lacínios e é parcialmente recoberto na base por duas brácteas. Devido ao seu comprimento, o cálice cobre a corola até a região de inserção dos estames (Fig. 13-A). Já em *A. marginatum* o cálice é truncado e mais curto (Fig. 13-C), porém é muito mais espesso que o de *A. bracteatum* (Tab. 1). Em *Anemopaegma chamberlaynii* o cálice também é truncado e curto, recobrindo a corola até a região do ovário (Fig. 13-E).

A Tabela 1 mostra as medidas de espessura mínima do cálice e da corola das dez espécies.



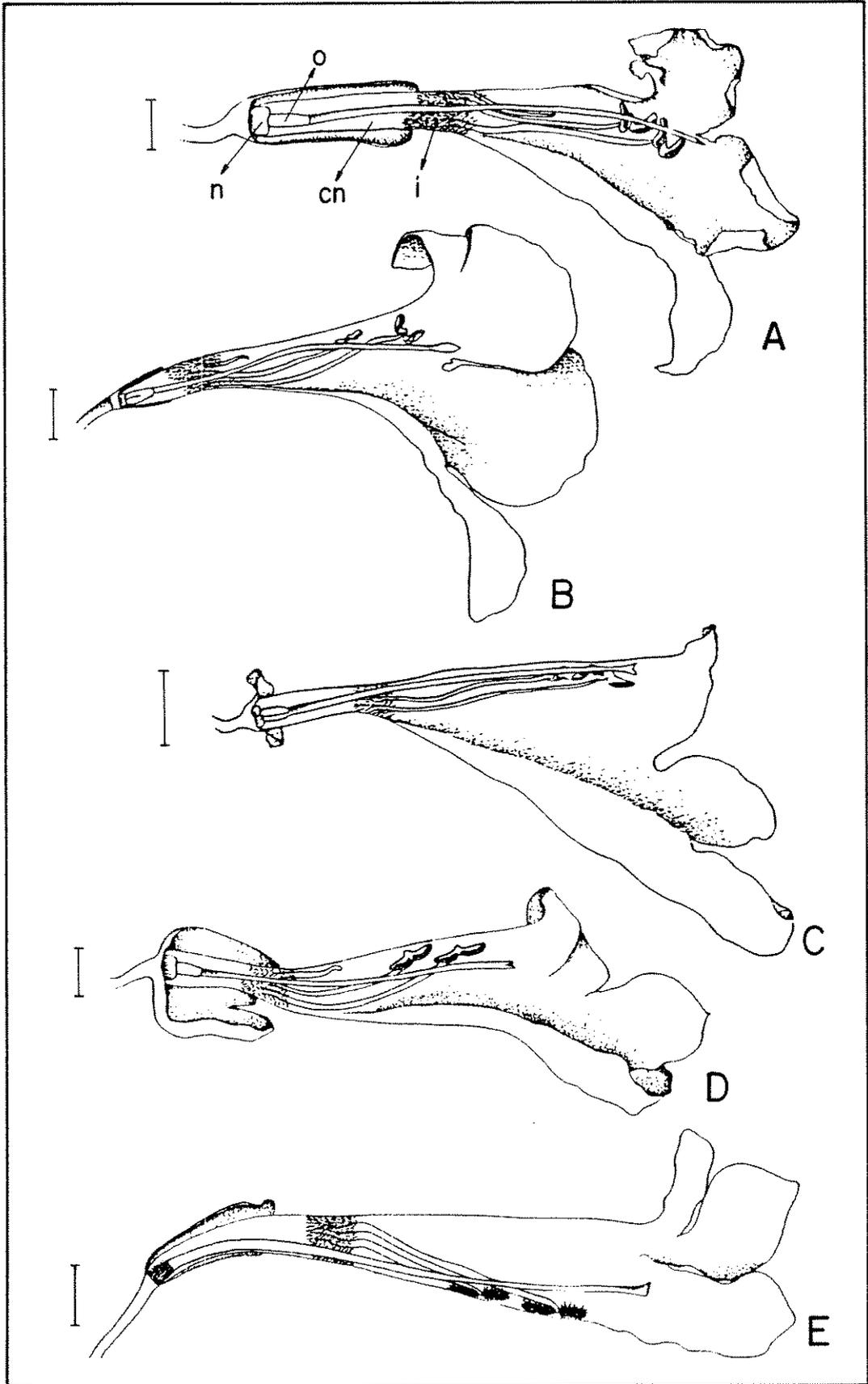


TABELA 1 - Medidas das espessuras mínimas (em  $\mu\text{m}$ ) do cálice e da corola das flores das dez espécies de Bignoniaceae ( $\bar{X} \pm \text{dp}$  = média  $\pm$  desvio padrão). Os resultados da análise de variância estão indicados no rodapé. Para cada coluna (cálice e corola), os valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente, à nível de 5%, pelo Teste de Comparações Múltiplas de Tukey-Kramer.

Espécie	Flor (n)	Espessura mínima ( $\mu\text{m}$ )	
		Cálice <sup>1</sup> $\bar{X} \pm \text{dp}$	Corola <sup>2</sup> $\bar{X} \pm \text{dp}$
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	20	336,9 $\pm$ 20,4 a	596,4 $\pm$ 32,3 a
<i>A. marginatum</i>	10	609,7 $\pm$ 101,3 b	499,5 $\pm$ 22,9 b
<i>Amphilophium vauthieri</i>	13	1.716,2 $\pm$ 22,5 c	511,4 $\pm$ 19,4 b
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	20	471,1 $\pm$ 10,8 d	256,9 $\pm$ 9,1 c
<i>Arrabidaea samydoides</i>	20	11,5 $\pm$ 0,9 e	240,9 $\pm$ 37,6 c
<i>A. selloi</i>	20	8,3 $\pm$ 1,5 e	194,6 $\pm$ 21,2 d
<i>A. triplinervia</i>	21	581,6 $\pm$ 41,7 b	332,7 $\pm$ 16,0 e
<i>Lundia obliqua</i>	21	151,5 $\pm$ 12,1 f	329,3 $\pm$ 9,1 e
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	21	1.420,5 $\pm$ 51,2 g	488,4 $\pm$ 33,1 b
<i>Stizophyllum perforatum</i>	20	4,9 $\pm$ 1,3 e	429,3 $\pm$ 22,5 f

<sup>1</sup> F = 5.397,1 ; p < 0,05 ; G.L. = 9,176.

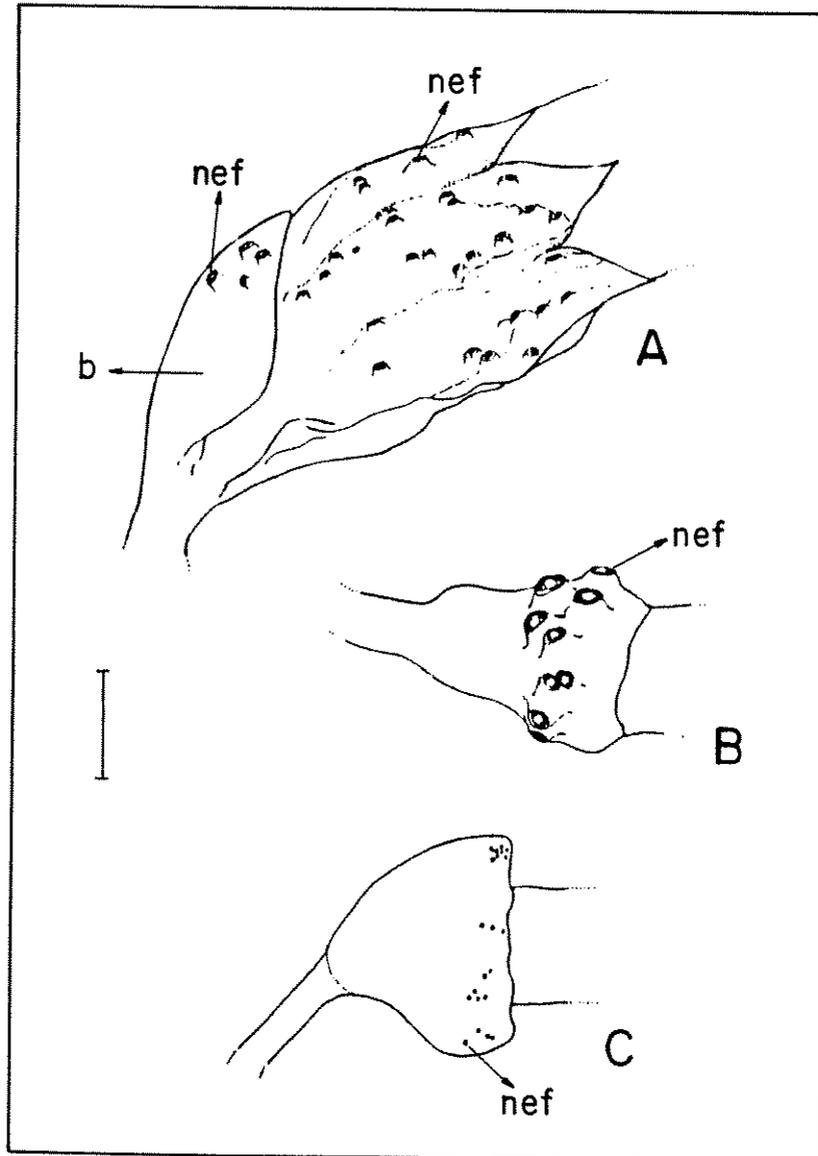
<sup>2</sup> F = 576,4 ; p < 0,05 ; G.L. = 9,176.

*Adenocalymma bracteatum*, *Adenocalymma marginatum* e *Anemopaegma chamberlaynii* foram as únicas espécies estudadas que apresentaram nectários extra-florais no cálice (vide Fig. 15), sendo que *Adenocalymma bracteatum* os possuía também nas duas bractéolas que recobrem parcialmente o cálice (Fig. 15-A).

Os cálices mais espessos (Tab. 1), rígidos e carnosos, eram os de *Amphilophium vauthieri*, com lacínios carnosos reflexos (Fig. 13-B), e os de *Pithecoctenium crucigerum*, que eram truncados, com borda denteada (Figs. 7 ; 13-D). Nestas duas espécies, o cálice recobria toda a região basal da corola, desde o local de inserção dos estames (Figs. 13- B ; 13-D), além disso, o cálice de *Amphilophium vauthieri* apresentou também uma expansão, do tipo colarinho, acima dos lacínios reflexos (Figs. 5 ; 13-B). Em *Arrabidaea samydoides* o cálice era fino (Tab. 1) recobrindo a corola na região do nectário e, assim como *A. vauthieri*, também apresentou lacínios reflexos (Fig. 14-C) que, entretanto, eram membranáceos e bem menores.

O cálice de *Stizophyllum perforatum* era inflado, possuindo ápice lobado e aspecto carnosos (Fig. 14-D), porém era fino (Tab. 1). *Arrabidaea selloi* também apresentou um cálice fino (Tab. 1) e membranáceo, como o de *S. perforatum*, recobrindo toda a região basal da corola (Fig. 14-B). *Arrabidaea triplinervia* possuía cálice rígido e longo, recobrindo cerca de um terço do tubo da corola, que corresponde à região da câmara nectarífera (Fig. 14-A). Já o

cálice de *Lundia obliqua* era flexível e recobria cerca de um quarto do tubo da corola (Fig. 14-E).



**FIGURA 15** - Cálices com nectários extraflorais (nef). Escala=5mm. Note as diferenças dos tamanhos dos nefes entre essas três espécies:

**A** - *Adenocalymma bracteatum*, com nef também na bractéola (b).

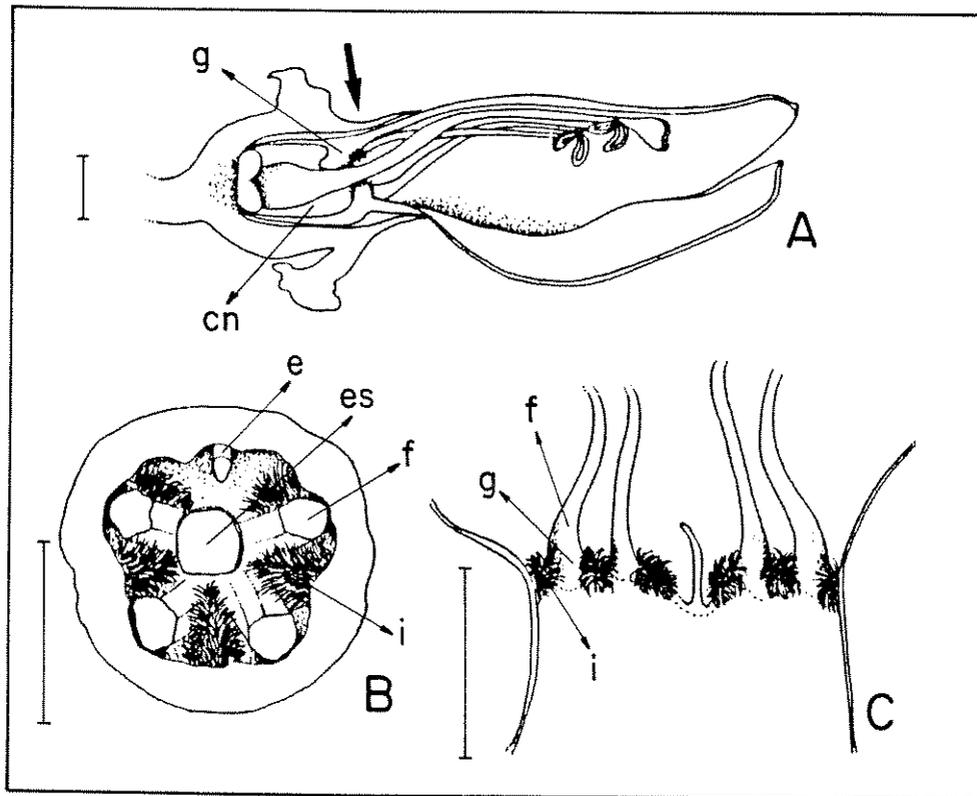
**B** - *Adenocalymma marginatum*. Observe que são os maiores nefes.

**C** - *Anemopaegma chamberlaynii*. Note que apresenta poucos nefes e que são pequenos.

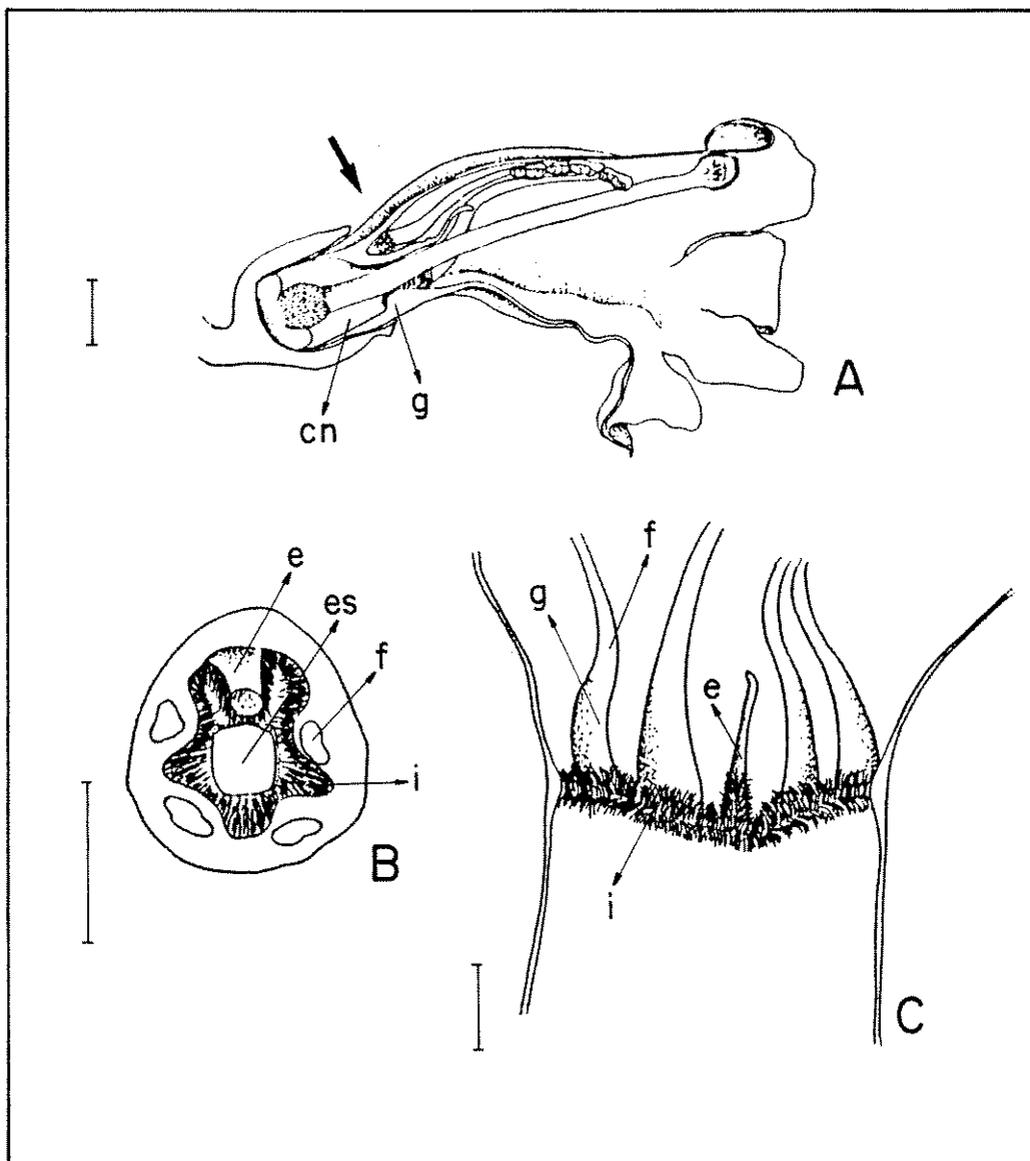
As corolas tubulares das dez espécies, também apresentaram variações de espessura, forma e tamanho. A corola mais fina, membranácea, era a de *Arrabidaea selloi*. A Tabela 1 apresenta as diferentes espessuras das corolas, indicando que as mais espessas, na região mediana do ovário, eram as de (em ordem decrescente): *Adenocalymma bracteatum*, *Amphilophium vauthieri*, *Adenocalymma marginatum* e *Pithecoctenium crucigerum*. Contudo, na região do indumento, as corolas de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum* eram as mais espessas e carnosas de todas as espécies estudadas. Essa espessura deveu-se ao denso indumento na base dos filetes que, juntamente com um espessamento, em forma de genículo, fechava o acesso à câmara nectarífera (Figs. 16, 17).

Outras variações da morfologia básica da corola, eram encontradas em *Lundia obliqua*, por apresentar flor ressupinada (Fig. 14-E), e em *Stizophyllum perforatum*. Esta última espécie apresentava a corola parcialmente dividida em três compartimentos, devido as invaginações das duas dobras longitudinais da parte inferior do tubo da corola, que se prolongam em toda a sua extensão, como duas pregas plissadas, formando uma fenda basal (Fig. 18).

A Tabela 2 apresenta as medidas do comprimento do tubo e diâmetro da corola, na altura do estigma, e as classificações morfológicas dos tipos das flores.



**FIGURA 16** - Flor de *Amphilophium vauthieri* (escala = 5mm).  
**A** - Corte longitudinal da flor, indicando a região de inserção dos estames (seta) onde foi realizado o corte transversal (g = genículo. cn = câmara nectarífera).  
**B** - Corte transversal mostrando o estilete (es) no centro, o estaminódio (e) em cima, e os quatro filetes (f), dois de cada lado, com denso indumento (i). Compare A e B e note que a câmara nectarífera fica isolada pelos genículos.  
**C** - Aspecto de parte da corola rebatida, na região de inserção dos estames, mostrando a disposição do indumento (i) que recobre as bases alargadas dos filetes (f) em forma de genículos (g).



**FIGURA 17** - Flor de *Pithecoctenium crucigerum* (escala = 5mm).

**A** - Corte longitudinal da flor, indicando a região de inserção dos estames (seta) onde foi realizado o corte transversal (g = genículo. cn = câmara nectarífera).

**B** - Corte transversal mostrando o estilete (es) no centro, o estaminódio (e) em cima, e o local de inserção dos quatro filetes (f), dois de cada lado, com denso indumento (i). Compare A e B e note que a câmara nectarífera fica isolada pelo genículo e o indumento.

**C** - Aspecto de parte da corola rebatida mostrando a região de inserção dos estames. Note a disposição do indumento (i) que recobre as bases alargadas dos filetes (f), em forma de genículos (g), e a base do estaminódio (e).

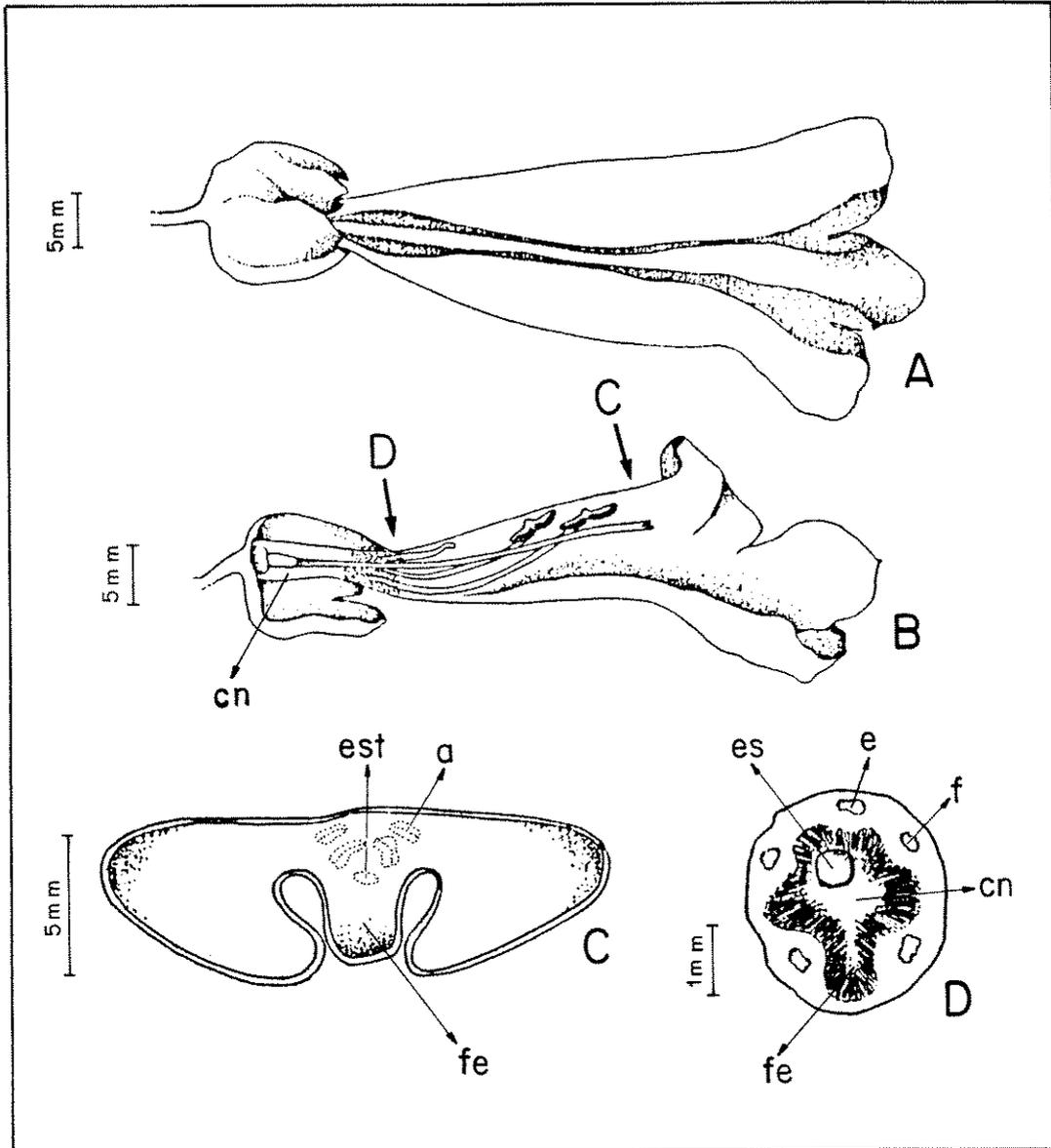


FIGURA 18 - Flor de *Stizophyllum perforatum*.

A - Vista por baixo, externamente, mostrando as duas dobras longitudinais da parte inferior do tubo da corola.

B - Em corte longitudinal (cn = câmara nectarífera), para indicação dos locais onde foram realizados dois cortes transversais (setas).

C - Corte transversal (na região do estilete) mostrando, no centro, a localização do estigma (est) e das quatro anteras (a). Note as invaginações das duas dobras da corola que quase isolam o androceu e o gineceu em um compartimento, à semelhança de um tubo, no centro da corola, formando uma fenda (fe).

D - Corte transversal (na região de inserção dos estames) mostrando a entrada da câmara nectarífera (cn), parcialmente recoberta por indumento, e a fenda basal (fe), formada pelas invaginações das dobras da corola. Note também a localização do estilete (es), do estaminódio (e) e dos quatro filetes (f).

TABELA 2 - Tipos morfológicos das flores (segundo Faegri & van der Pijl 1979 e Gentry 1974b) e medidas das corolas (n=10; média, mínimas e máximas, em mm) das dez espécies de Bignoniaceae.

Espécie	Tipos de flor	Medidas da corola (mm)	
		comprimento do tubo $\bar{x}$ (mín.-máx.)	diâmetro do tubo $\bar{x}$ (mín.-máx.)
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	goela e <i>Anemopaegma</i>	60 (55-70)	15 (13-16)
<i>Adenocalymma marginatum</i>	goela e <i>Anemopaegma</i>	45 (40-46)	17 (15-18)
<i>Amphilophium vauthieri</i>	goela "fechada" * e <i>Amphilophium</i>	37 (35-39)	13 (10-14)
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	goela e <i>Anemopaegma</i>	40 (38-43)	10 ( 9-11)
<i>Arrabidaea samydoides</i>	goela e <i>Cydista</i>	27 (25-29)	9 ( 7-11)
<i>Arrabidaea selloi</i>	goela e <i>Anemopaegma</i>	29 (28-30)	14 (13-15)
<i>Arrabidaea triplinervia</i>	goela e <i>Anemopaegma</i>	43 (38-45)	10 ( 8-13)
<i>Lundia obliqua</i>	goela "ressupinada" * e <i>Lundia</i> **	48 (46-50)	11 ( 9-12)
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	goela e <i>Pithecoctenium</i>	38 (35-40)	14 (13-15)
<i>Stizophyllum perforatum</i>	goela "plissada" * e <i>Stizophyllum</i> **	40 (38-42)	7 ( 6-10)

\* vide texto.

\*\* tipos morfológicos propostos no presente trabalho.

Todas as dez espécies apresentaram flores do tipo goela, com algumas modificações. No caso de *Amphilophium vauthieri* a goela é "fechada". Na flor de *Lundia obliqua* a goela é "ressupinada" devido a uma torção do pedúnculo na fase de botão. Em *Stizophyllum perforatum* as profundas invaginações das fendas da corola formam uma goela "plissada". Na Tabela 2 também são propostos dois novos tipos para caracterizar a morfologia das flores de *Lundia obliqua* e *Stizophyllum perforatum*.

Quanto ao androceu e ao gineceu, as flores podiam apresentar denso indumento recobrendo as anteras, lobos estigmáticos e ovário (como em *Lundia obliqua*), ou somente o estigma e o ovário (como em *Pithecoctenium crucigerum*). Já em *Anemopaegma chamberlaynii*, o ovário era recoberto por tricomas escamiformes secretores.

### 3.4. Biologia floral.

Todas as flores das espécies estudadas apresentavam antese matutina, sendo suas aberturas caracterizadas pela distensão e reflexão dos lobos da corola. A flor de *Amphilophium vauthieri* foi a única que não apresentou lobos reflexos e não abria espontaneamente, abrindo somente quando "forçada" pelas pernas de uma abelha específica (veja o item 3.6., sobre o comportamento dos visitantes), contudo, estava receptiva a partir das 06:30h.

As flores de *Anemopaegma chamberlaynii* eram as que abriam mais cedo, por volta das 05:00h, e as de *Arrabidaea samydoides* as mais tardias, abrindo em torno das 07:30h. As demais espécies abriam suas flores entre 06:00 e 7:00h.

Cerca de 15 a 30 minutos após a antese, observava-se, nas flores de todas as espécies, a deiscência longitudinal das anteras. Também neste período os lobos estigmáticos se tornavam receptivos. Das dez espécies, somente três mantiveram seus estigmas receptivos até o dia seguinte à antese (*Amphilophium vauthieri* era receptiva até 26 horas após a abertura, *Pithecoctenium crucigerum* e *Lundia obliqua* até 28 horas). As demais espécies apresentaram receptividade estigmática somente no dia da antese, durante um período de dez a 12 horas.

A produção do néctar era iniciada no final do dia anterior, em botões em pré-antese, em nove das espécies estudadas, com exceção de *Lundia obliqua*.

Com exceção das flores de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*, que apresentavam néctar, em pequena quantidade, na manhã do segundo dia após a antese, as demais sete espécies cessavam a produção de néctar no final do dia da antese. Dados das nove espécies restantes, sobre a quantidade de néctar e sua concentração de açúcares, no horário de abertura da flor, estão indicados na Tabela 3.

Todas as flores emitiram odores, no início da antese e durante o período em que permaneciam abertas. A grande maioria, oito espécies, possuía odor agradável, que podia

ser adocicado (nas duas espécies de *Adenocalymma*, *A. bracteatum* e *A. marginatum*, em *Amphilophium vauthieri*, e em duas espécies de *Arrabidaea*, *A. samydoides* e *A. selloi*), cítrico (em *Arrabidaea triplinervia* e *Lundia obliqua*), ou balsâmico (como em *Stizophyllum perforatum*). Duas espécies possuíam odores desagradáveis, levemente amargo, como em *Pithecoctenium crucigerum*, ou semelhante a suor humano, como em *Anemopaegma chamberlaynii*. A emissão dos odores era fraca, em todas as espécies, sendo que, em *Lundia obliqua* era quase imperceptível.

Dependendo da espécie a duração das flores variou. O processo de senescência floral terminava com a queda das corolas. A flor de menor duração foi a de *Arrabidaea triplinervia* (ca. de dez horas), cuja corola caía sem chegar a murchar.

As flores de *Arrabidaea samydoides* duravam ca. de 24 horas. *Arrabidaea selloi* apresentou flores com um padrão de longevidade semelhante ao de *A. samydoides*, pois, apesar das corolas caírem somente no final do segundo dia, seus dois lobos superiores ficavam murchos e dobrados para frente após 24 horas da antese, cobrindo a abertura da flor.

As flores de *Adenocalymma marginatum* e as de *A. bracteatum* começavam a murchar no segundo dia e permaneciam na planta, em média, três a quatro dias. A queda da corola das flores de *Anemopaegma chamberlaynii* ocorria no terceiro dia após a antese e, a das de *Stizophyllum perforatum*, no final do segundo dia.

**TABELA 3** - Produção de néctar pelas flores das nove espécies nectaríferas de Bignoniaceae. Quantidade (em  $\mu\text{l}$ ) e concentração de açúcares (em %) no horário de antese ( $\bar{x} \pm dp$  = média  $\pm$  desvio padrão). Os resultados da análise de variância estão indicados no rodapé. Para cada coluna (quantidade e concentração), os valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente, à nível de 5%, pelo Teste de Comparações Múltiplas de Tukey-Kramer.

Espécie	Flor (n)	N é c t a r	
		Quantidade ( $\mu\text{l}$ ) <sup>1</sup> $\bar{x} \pm dp$	Concentração (%) <sup>2</sup> $\bar{x} \pm dp$
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	20	10,8 $\pm$ 1,496 a	30,6 $\pm$ 3,133 a
<i>A. marginatum</i>	10	14,8 $\pm$ 1,476 b	29,8 $\pm$ 1,549 a
<i>Amphilophium vauthieri</i>	13	16,8 $\pm$ 1,235 c	33,8 $\pm$ 2,127 b
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	20	10,0 $\pm$ 1,257 af	14,5 $\pm$ 3,300 c
<i>Arrabidaea samydoides</i>	20	4,0 $\pm$ 0,843 d	16,1 $\pm$ 3,007 c
<i>A. selloi</i>	20	0,7 $\pm$ 0,230 e	9,5 $\pm$ 1,192 d
<i>A. triplinervia</i>	21	8,8 $\pm$ 1,236 f	21,7 $\pm$ 3,425 e
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	21	26,3 $\pm$ 2,033 g	35,1 $\pm$ 2,468 b
<i>Stizophyllum perforatum</i>	20	6,1 $\pm$ 1,461 h	26,3 $\pm$ 2,852 f

<sup>1</sup> F = 641,8 ; p < 0,05 ; G.L. = 8,156.

<sup>2</sup> F = 206,1 ; p < 0,05 ; G.L. = 8,156.

Em *Lundia obliqua*, as flores iniciavam a murcha no final do segundo dia e permaneciam na planta, até ca. de 12 dias, quando então caíam, sêcas e murchas.

As corolas de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum* alteravam suas colorações no processo de senescência, mudando de púrpura para creme (*A. vauthieri*) e de creme para amarelada (*P. crucigerum*), a partir do segundo dia após a antese, e caíam no terceiro ou quarto dia.

#### 3.4.1. Coloração das flores em luz visível e luz ultravioleta.

As colorações das flores das espécies estudadas, anotadas no momento da antese, em luz visível e ultravioleta, estão indicadas nas Tabelas 4 e 5, respectivamente. Sob luz visível, as flores das bignoniáceas se destacavam da folhagem e apresentavam coloração de vários tons (Tab. 4). Guias de néctar foram encontrados em *Stizophyllum perforatum*, em *Lundia obliqua* e nas três espécies de *Arrabidaea*.

Sob luz ultravioleta (UV), a maioria das espécies apresentou flores com baixo contraste em relação à folhagem (Tab. 5). Para as dez espécies foram determinados seis diferentes padrões de cor, classificados de acordo com a absorção e reflexão de UV em diferentes partes da flor (ver Tab. 5). Dentre os seis padrões, quatro apresentaram baixa reflexão, um apresentou reflexão média e o outro alta.

Os ramos e folhas de todas as dez espécies, também fotografados sob UV, absorviam totalmente esta luz. Portanto, o contraste flor/folhagem foi determinado pela intensidade de reflexão dos lobos da corola. Para melhor compreensão dos seis padrões determinados, cada um deles está exemplificado nas Figs. 19, 20 e 21. A espécie cuja flor apresentou maior reflexão de UV e, conseqüentemente, maior contraste com a folhagem, foi *Lundia obliqua*, classificada como padrão 6, pouco diferindo do seu aspecto sem filtro (compare Fig. 21 C-D). O interior do tubo da corola na flor de *Pithecoctenium crucigerum*, de cor creme, sem guias de néctar visíveis, apresentou esses guias sob UV, com maior e menor intensidade de reflexão nas fendas do tubo (Fig. 20 C-D). Outro tipo de guia de néctar em UV foi encontrado nas flores de *Stizophyllum perforatum* e de *Arrabidaea samydoides*, que apresentaram áreas de absorção e reflexão alternadas, nas fendas do tubo da corola (como exemplo, veja a flor da Fig. 20 A-B).

Os resultados dos demais testes de UV, para detectar absorção, com cloreto de ferro, e reflexão através de fluorescência, estão na Tabela 6.

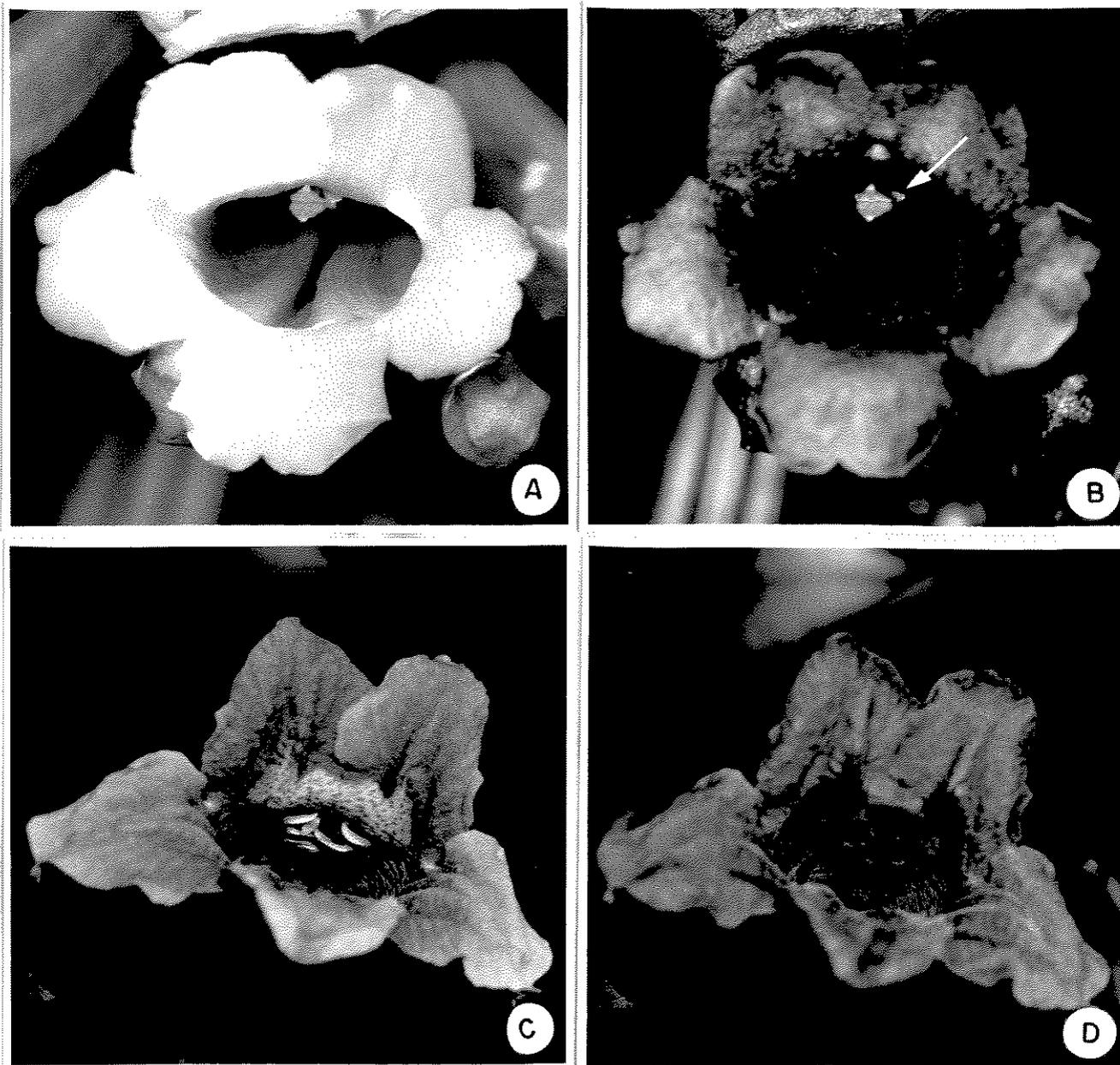
**TABELA 4** - Cores das flores das dez espécies de Bignoniaceae, sob luz visível (ve=verde. aml=amarelo alaranjado. cr=creme. pu=púrpura. am=amarelo. ro=rosa. rop=rosa-pálido. li=lilás. ca=castanho).

Espécie	Cores em luz visível		
	Cálice	Corola	
		lobos	tubo
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	ve	aml	aml
<i>A. marginatum</i>	ve	aml	aml
<i>Amphilophium vauthieri</i>	ve+cr		pu
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	ve	cr	am
<i>Arrabidaea samydoides</i>	ve	pu	pu+cr
<i>A. selloi</i>	ve	ro	cr+ro
<i>A. triplinervia</i>	ve	li+cr	li
<i>Lundia obliqua</i>	ca	rop	ro+pu
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	ve	cr	cr
<i>Stizophyllum perforatum</i>	ve	pu+cr	pu

**TABELA 5** - Classificação das flores das dez espécies de Bignoniaceae em padrões de reflexão e absorção de luz ultravioleta. As categorias estão organizadas segundo uma escala de cinza, onde A (Absorção) é preto e R (Reflexão) representa tonalidades de cinza a branco (Rb: Reflexão baixa. Rm: Reflexão média. Ra: Reflexão alta). Ant. é antera. Est. é estigma. As classes de padrão da flor (1 a 6) estão exemplificadas nas Figuras 19 (padrões 1 e 2), 20 (padrões 3 e 4) e 21 (padrões 5 e 6).

Espécie	Cores em Luz Ultravioleta					Contraste entre flor e folhagem
	Corola		Ant.	Est.	Padrão da flor	
	lobos	tubo				
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	Rm	A	A	Rm	5	médio
<i>A. marginatum</i>	Rm	A	A	Rm	5	médio
<i>Amphilophium vauthieri</i>		Rb	A	A	4	baixo
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	Rb	A/R*	Ra	Ra	1	baixo
<i>Arrabidaea samydoides</i>	Rb	A/Rb	Rb	Rb	3	baixo
<i>A. selloi</i>	Rb	A/R*	Ra	Ra	1	baixo
<i>A. triplinervia</i>	Rb	A	Rb	Rb	2	baixo
<i>Lundia obliqua</i>	Ra	A	Ra	Rm	6	alto
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	Rb	Rb/Rm	A	A	4	baixo
<i>Stizophyllum perforatum</i>	Rb	A/Rb	Rb	Rb	3	baixo

\* O tubo absorve e os tricomas, no seu interior, refletem.



**FIGURA 19** - Padrões de reflexão e absorção de luz ultravioleta pelas flores de Bignoniaceae (veja Tabela 4). Fotos sem filtro à esquerda (A,C) e com filtro (ultravioleta) à direita (B,D).

A-B - *Anemopaegna chamberlaynii*, padrão 1, a seta indica parte de uma antera.

C-D - *Arrabidaea triplinervia*, padrão 2.

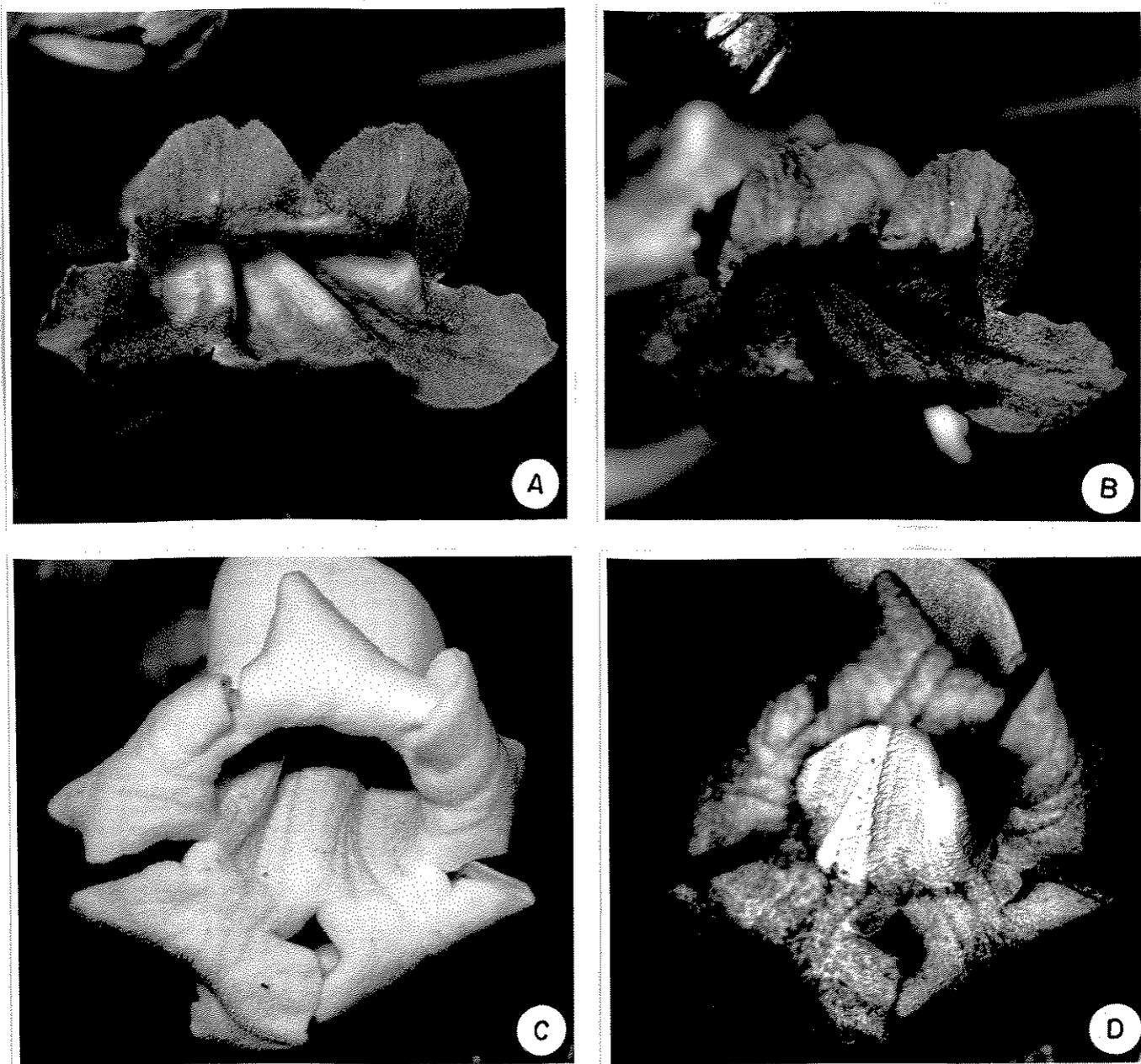
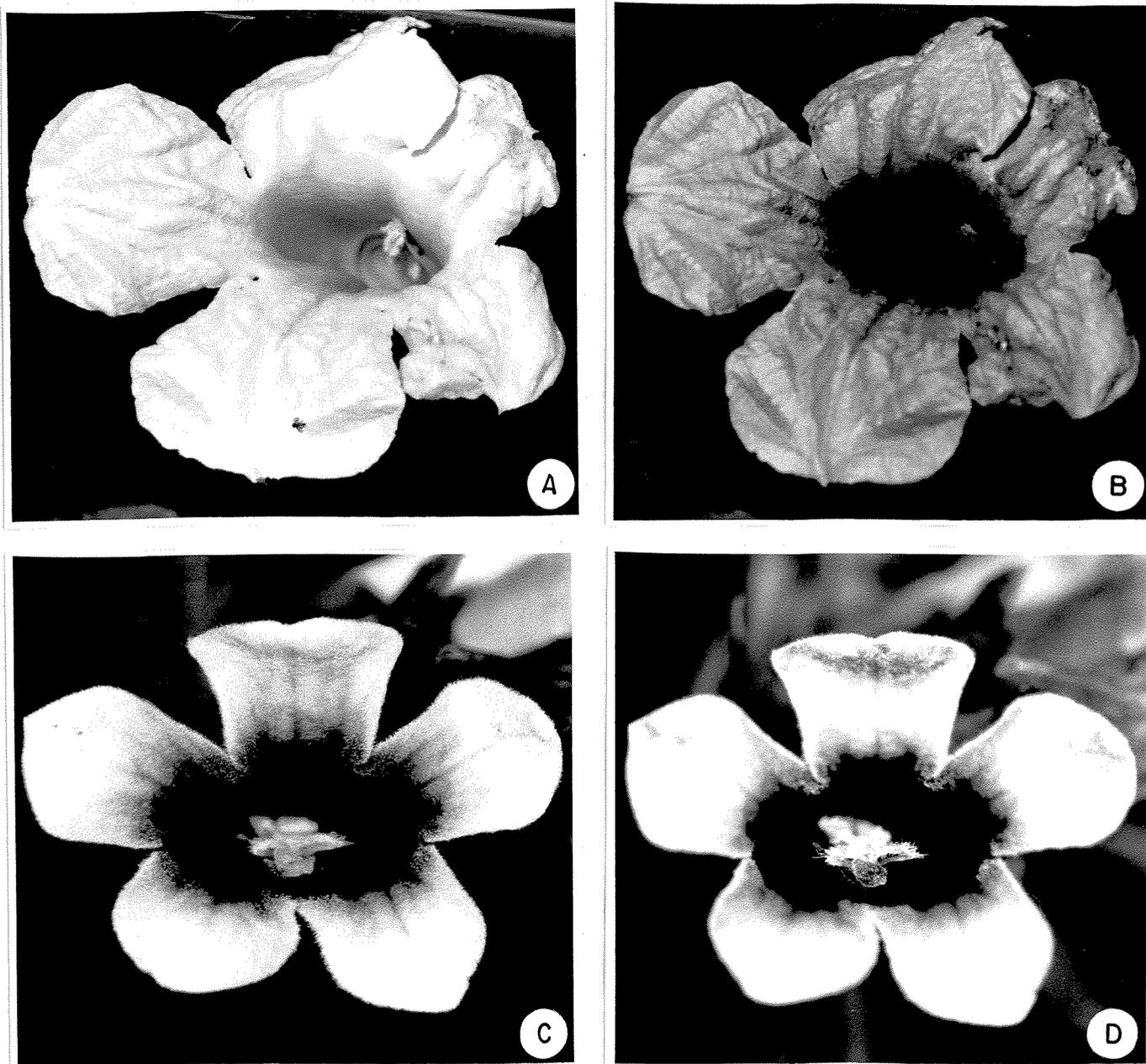


FIGURA 20 - Padrões de reflexão e absorção de luz ultravioleta pelas flores de Bignoniaceae (veja Tabela 4). Fotos sem filtro à esquerda (A,C) e com filtro (ultravioleta) à direita (B,D).  
 A-B - *Arrabidaea samydoides*, padrão 3.  
 C-D - *Pithecoctenium crucigerum*, padrão 4.



**FIGURA 21** - Padrões de reflexão e absorção de luz ultravioleta pelas flores de Bignoniaceae (veja Tabela 4). Fotos sem filtro à esquerda (A,C) e com filtro (ultravioleta) à direita (B,D).  
A-B - *Adenocalymma marginatum*, padrão 5.  
C-D - *Lundia obliqua*, padrão 6.

TABELA 6 - Absorção (A) e Fluorescência (F) de Ultravioleta (UV), através de testes com cloreto de ferro e câmara de UV, nas flores das dez espécies de Bignoniaceae.

Espécie	Testes de Absorção e Fluorescência em UV			
	Corola		Anteras	Estigma
	lobos	tubo		
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	-	A	A	F
<i>A. marginatum</i>	-	A	A	-
<i>Amphilophium vauthieri</i>		-	A	-
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	-	A	F	F
<i>Arrabidaea samydoides</i>	A	-	A	A
<i>A. selloi</i>	A	A	F	F
<i>A. triplinervia</i>	-	A	-	A
<i>Lundia obliqua</i>	F	A	F	F
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	A	-	A	A
<i>Stizophyllum perforatum</i>	-	A	-	-

### 3.5. Sistema de reprodução.

#### 3.5.1. Grãos de pólen e óvulos.

O pólen de *Lundia obliqua* foi o que apresentou viabilidade mais baixa, 81% em média. As demais espécies apresentaram viabilidade alta, em torno de 95 a 98%. Das 10 flores de *Arrabidaea triplinervia* examinadas, quatro apresentaram grãos de pólen no estaminódio, em uma antera rudimentar. Esses grãos também eram viáveis, na mesma proporção dos demais, porém eram em número reduzido (variavam de 562 a 693 grãos por estaminódio) quando comparado com o das outras anteras (em torno de 4.000 grãos).

Em *Anemopaegma chamberlaynii*, todos os indivíduos examinados apresentaram, esporadicamente, algumas das flores com anteras vazias, totalmente sem pólen, enquanto outras possuíam grãos de pólen aglutinado (esses exemplares não foram utilizados para cruzamentos, nem para análises de viabilidade ou de relação pólen/óvulo).

A Tabela 7 apresenta a quantidade de óvulos e de grãos de pólen por flor, de cada uma das dez espécies de Bignoniaceae. A Figura 22 mostra que o número de óvulos vs. o total de grãos de pólen por flor, para cada espécie, não são relacionados ( $r^2=0,02$ ;  $F=1,288$ ;  $p=0,260$ ; equação da reta:  $Y=10.587,01+26,78X$ ).

A Tabela 8 mostra a razão pólen/óvulo.

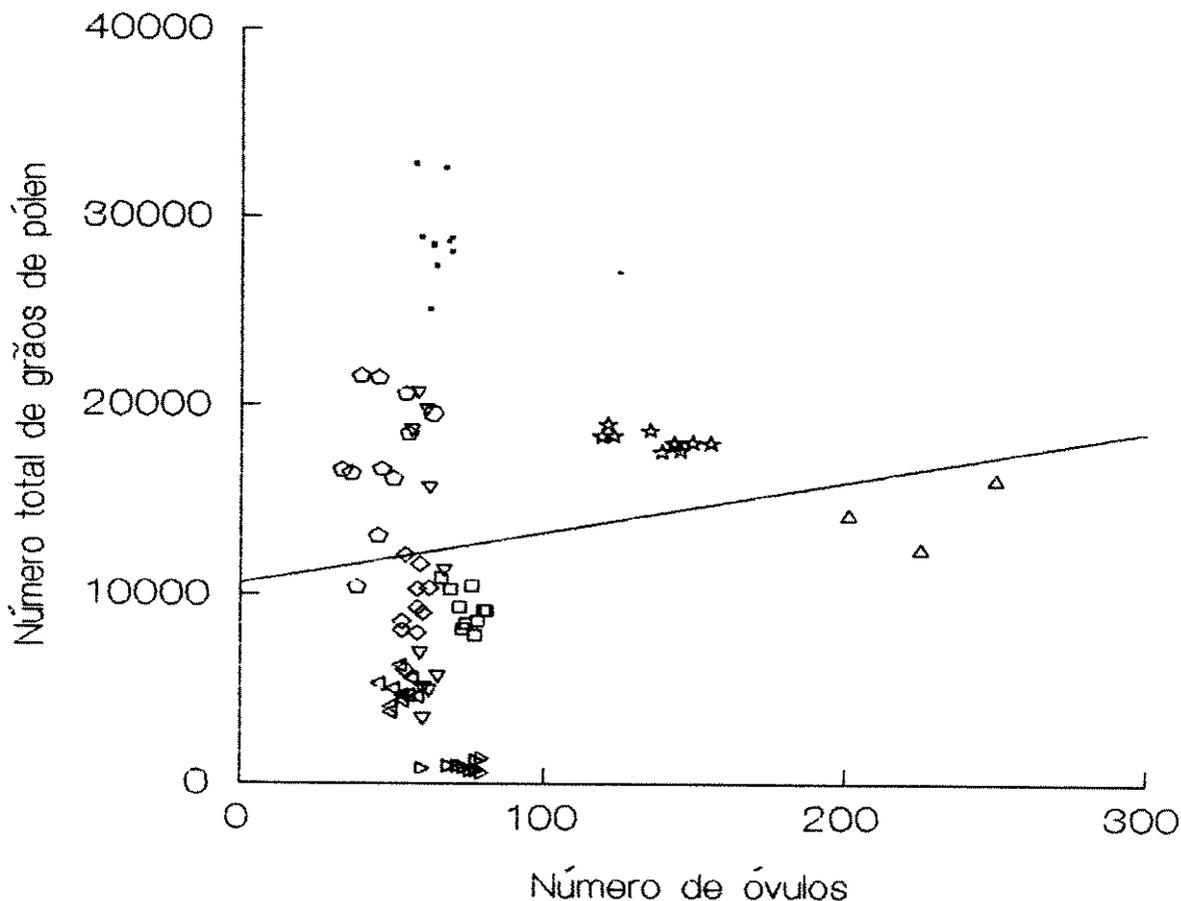
TABELA 7 - Números de óvulos e grãos de pólen das flores das dez espécies de Bignoniaceae ( $\bar{X} \pm dp$  = média  $\pm$  desvio padrão). Os resultados da análise de variância estão indicados no rodapé. Para cada coluna (óvulos e grãos de pólen), os valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente, à nível de 5%, pelo Teste de Comparações Múltiplas de Tukey-Kramer.

Espécie	Flor (n)	Ovulos <sup>1</sup> ( $\bar{X} \pm dp$ )	Grãos de pólen <sup>2</sup> ( $\bar{X} \pm dp$ )
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	10	64,1 $\pm$ 4,1 a	28.969,4 $\pm$ 2.274,8 a
<i>A. marginatum</i>	1	63,0	19.578,0
<i>Amphilophium vauthieri</i>	3	225,3 $\pm$ 24,5 b	14.214,0 $\pm$ 1.896,1 be
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	10	61,0 $\pm$ 3,2 a	11.284,7 $\pm$ 6.893,6 b
<i>Arrabidaea samydoides</i>	10	52,0 $\pm$ 3,9 c	4.813,1 $\pm$ 720,7 c
<i>A. selloi</i>	10	74,7 $\pm$ 6,4 d	871,8 $\pm$ 251,4 d
<i>A. triplinervia</i>	10	74,6 $\pm$ 4,8 d	9.221,6 $\pm$ 1.027,4 b*
<i>Lundia obliqua</i>	10	56,9 $\pm$ 3,2 ac	9.321,0 $\pm$ 1.824,3 b
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	10	137,2 $\pm$ 12,4 e	18.187,2 $\pm$ 465,3 e
<i>Stizophyllum perforatum</i>	10	44,1 $\pm$ 7,5 f	17.148,8 $\pm$ 3.596,4 e

<sup>1</sup> F = 185,4 ; p < 0,05 ; G.L. = 8,74 (exceto *A. marginatum*).

<sup>2</sup> F = 128,3 ; p < 0,05 ; G.L. = 8,74 (exceto *A. marginatum*).

\* não estão incluídos os grãos de pólen dos estamínulos.



**FIGURA 22** - Regressão linear: número de óvulos por flor vs. número total de grãos de pólen, para as dez espécies de Bignoniaceae ( $Y=10.587,01+26,78X$ ). Cada ponto representa medidas de uma flor. Observe que somente *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum* apresentam muitos óvulos e uma quantidade média de grãos de pólen, quando comparadas com as demais espécies.

- Legenda :
- *Adenocalymma bracteatum*
  - *Adenocalymma marginatum*
  - △ *Amphilophium vauthieri*
  - ▽ *Anemopaegma chamberlaynii*
  - ◁ *Arrabidaea samydoides*
  - ▷ *Arrabidaea seiloi*
  - *Arrabidaea triplinervia*
  - ◇ *Lundia obliqua*
  - ⊠ *Pithecoctenium crucigerum*
  - *Stizophyllum perforatum*

TABELA 8 - Razão pólen/óvulo para as flores das dez espécies de Bignoniaceae ( $\bar{X} \pm dp$  = média  $\pm$  desvio padrão).

Espécie	Flor (n)	Razão pólen/óvulo ( $\bar{X} \pm dp$ )
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	10	454,0 $\pm$ 52,4
<i>A. marginatum</i>	1	311
<i>Amphilophium vauthieri</i>	3	63,2 $\pm$ 7,8
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	10	187,3 $\pm$ 119,3
<i>Arrabidaea samydoides</i>	10	92,9 $\pm$ 15,3
<i>A. selloi</i>	10	11,7 $\pm$ 3,3
<i>A. triplinervia</i> *	10	124,5 $\pm$ 20,2
<i>Lundia obliqua</i>	10	163,7 $\pm$ 31,1
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	10	133,8 $\pm$ 15,2
<i>Stizophyllum perforatum</i>	10	395,7 $\pm$ 95,8

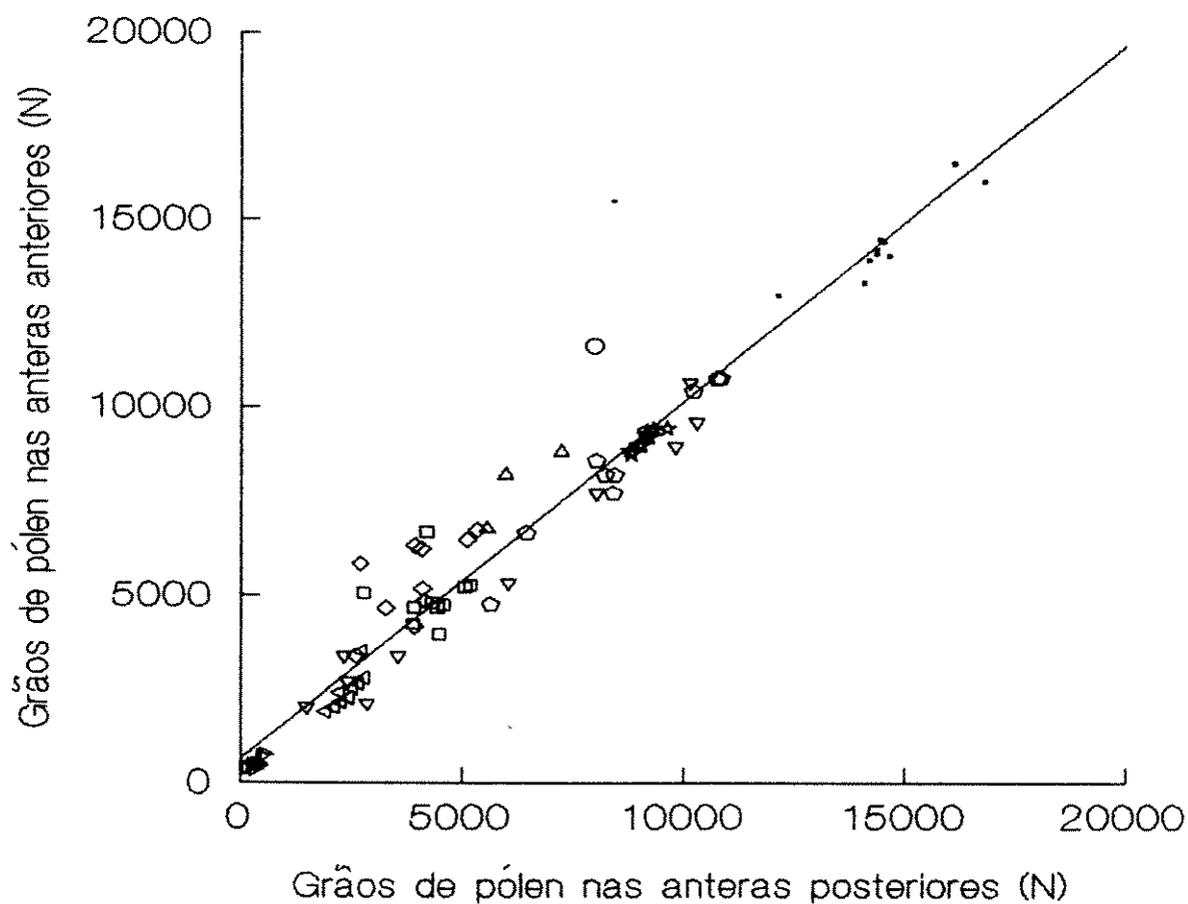
\* não estão incluídos nos cálculos os grãos de pólen dos estaminulos.

Nas contagens de grãos de pólen por flor, observou-se que ocorriam variações na quantidade de grãos das anteras anteriores, quando comparada com a das anteras posteriores, na mesma flor, sendo que sempre foram encontrados mais grãos de pólen nas anteriores. Na análise dessas variações, somente duas espécies, *Arrabidaea selloi* e *Lundia obliqua*, apresentam diferenças significativas. As flores de *A. selloi* tinham, em média, 486,6 grãos nas anteras anteriores e 385,2 nas posteriores ( $t=3,991$ ;  $p=0,003$ ). Já as flores de *L. obliqua* apresentam ca. de 5.397,7 grãos de pólen nas anteras anteriores e 3.923,3 nas posteriores ( $t=5,372$ ;  $p<0,001$ ). As quantidades de grãos de pólen de *Arrabidaea triplinervia* ficaram no limite de significância ( $t=2,161$ ;  $p=0,059$ ), com 4.942,6 grãos nas anteras anteriores e 4.279,2 nas posteriores.

Na avaliação dos dados das quantidades de grãos de pólen das anteras anteriores vs. posteriores, entre as flores das dez espécies, obteve-se uma correlação altamente positiva (Fig. 23.  $r^2=0,96$ ;  $F=1.988,79$ ;  $p<0,001$ ; equação da reta:  $Y=637,67+0,95X$ ).

### 3.5.2. Experimentos de polinização.

Os resultados dos experimentos de polinização estão apresentados na Tabela 9. A análise dos dados dessa tabela, mostra que existem diferenças evidentes entre os tratamentos, para cada espécie.



**FIGURA 23** - Regressão linear: número de grãos de pólen das anteras posteriores vs. anteras anteriores, para as flores das dez espécies de Bignoniaceae ( $Y=637,67+0,95X$ ). Cada ponto representa uma flor.

- Legenda :
- *Adenocalymma bracteatum*
  - *Adenocalymma marginatum*
  - △ *Amphlophium vauthieri*
  - ▽ *Anemopaegma chamberlaynii*
  - ◁ *Arrabidaea samydoidea*
  - ▷ *Arrabidaea seiloi*
  - *Arrabidaea triplinervia*
  - ◇ *Lundia obliqua*
  - ⊠ *Pithecoctenium crucigerum*
  - *Stizophyllum perforatum*

TABELA 9 - Resultados dos experimentos de polinização realizados nas flores das dez espécies de Bignoniaceae, na Reserva Municipal de Stã Genebra, para avaliação dos seus sistemas de reprodução.

Espécie	Tratamento	Flor (n)	Fruto (n)	Sucesso (%)
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	Autopolinização espontânea	40	0	0
	manual	39	0	0
	Polinização cruzada	38	17	44,7
	Emasculação	41	0	0
	Condições naturais	40	2	5,0
<i>A. marginatum</i>	Autopolinização espontânea	39	0	0
	manual	37	0	0
	Polinização cruzada	41	19	43,3
	Emasculação	40	0	0
	Condições naturais	40	3	7,5
<i>Amphilophium vauthieri</i>	Autopolinização espontânea	21	*	
	manual	19	*	
	Polinização cruzada	25	*	
	Emasculação	20	*	
	Condições naturais	23	*	
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	Autopolinização espontânea	36	0	0
	manual	35	0	0
	Polinização cruzada	35	15	42,9
	Emasculação	38	0	0
	Condições naturais	41	3	7,3
<i>Arrabidaea samydoides</i>	Autopolinização espontânea	38	0	0
	manual	35	2	**
	Polinização cruzada	39	13	33,3
	Emasculação	40	0	0
	Condições naturais	40	3	7,5

(CONTINUA NA PAG. 59)

\* todas as flores foram predadas.

\*\* frutos deformados e abortados.

TABELA 9 - Continuação.

Espécie	Tratamento	Flor (n)	Fruto (n)	Sucesso (%)
<i>Arrabidaea selloi</i>	Autopolinização			
	espontânea	38	0	0
	manual	31	1	**
	Polinização cruzada	35	11	31,4
	Emasculação	38	0	0
Condições naturais	40	2	5,0	
<i>Arrabidaea triplinervia</i>	Autopolinização			
	espontânea	71	0	0
	manual	76	0	0
	Polinização cruzada	80	31	38,7
	Emasculação	69	0	0
Condições naturais	85	5	5,9	
<i>Lundia obliqua</i>	Autopolinização			
	espontânea	97	0	0
	manual	99	0	0
	Polinização cruzada	78	0	0
	Emasculação	85	0	0
Condições naturais	96	0	0	
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	Autopolinização			
	espontânea	39	0	0
	manual	34	0	0
	Polinização cruzada	38	18	47,4
	Emasculação	41	0	0
Condições naturais	43	4	9,3	
<i>Stizophyllum perforatum</i>	Autopolinização			
	espontânea	43	0	0
	manual	32	2	**
	Polinização cruzada	42	15	35,7
	Emasculação	40	0	0
Condições naturais	40	3	7,5	

\*\* frutos deformados e abortados.

Agrupando-se somente os resultados de polinização cruzada (com a exclusão dos de *Lundia obliqua* que não frutificou sob nenhuma condição, e dos de *Amphilophium vauthieri* que foram predados), a análise da Tab. 9 revela que não existem diferenças estatisticamente significativas entre as oito espécies restantes quanto à produção de frutos com polinização cruzada ( $X^2(7)=4,190$ ;  $p=0,758$ ). O mesmo ocorre agrupando-se os resultados das oito espécies para produção de frutos em condições naturais (controle):  $X^2(7)=1,0047$ ;  $p=0,994$ .

As análises de crescimento do tubo polínico foram realizadas nos gineceus das flores de cinco espécies. Essas espécies foram as três que apresentaram frutos deformados e abortados (no tratamento de autopolinização manual: *Arrabidaea samydoides*, *A. selloi* e *Stizophyllum perforatum*), e outras duas espécies (*Arrabidaea triplinervia*, que diferiu das outras *Arrabidaea* spp., por não desenvolver frutos por autopolinização, e *Lundia obliqua* que não desenvolveu frutos em nenhum dos experimentos).

Todos os gineceus analisados, tanto de autopolinização como de polinização cruzada, apresentaram crescimento de tubos polínicos até ao ovário. Em *Arrabidaea triplinervia*, em 12 horas eles atingiam a região do ovário mas, nas demais espécies esse crescimento só ocorreu a partir de 24 horas após as polinizações. Contudo, não foram observados tubos polínicos penetrando nos óvulos, em nenhuma das espécies.

### 3.6. Os visitantes.

Os visitantes das flores das dez espécies estudadas estão relacionados nas tabelas de número 10 à 19. Os nomes dos autores das descrições das espécies de visitantes estão listados em um apêndice (pág. 188).

Em oito das dez espécies estudadas, encontrou-se a mesma forma de deposição do pólen no polinizador, do tipo nototribica, i.é., na região dorsal do tórax. As únicas exceções ocorreram em *Stizophyllum perforatum* e *Lundia obliqua*.

#### 3.6.1. *Adenocalymma bracteatum*.

As flores de *Adenocalymma bracteatum* foram visitadas por 15 espécies de visitantes, entre abelhas, moscas, borboletas e beija-flores (Tabela 10). Seus polinizadores, as abelhas Anthophoridae, *Epicharis rustica* (que foi abundante), e Apidae, *Eulaema* sp. (rara), iniciavam suas visitas às flores pela manhã, em torno das 08:00h, e as encerravam por volta das 16:00h. O comportamento de visita das duas abelhas foi semelhante. Aproximavam-se da flor e pousavam na plataforma formada pelo lobo inferior da corola. A seguir, distendiam a língua e entravam no tubo da corola, aparentemente coletando néctar. Ao entrar na corola, as abelhas contactavam, com a região dorsal do tórax, os lobos estigmáticos e, em seguida, as anteras que estavam com pólen

exposto. Após a tomada de néctar, as abelhas retrocediam, saindo do tubo da corola, levantavam vôo e, em seguida, visitavam outra flor ou se afastavam da planta.

As demais espécies de abelhas, e as de borboletas e môscas (Tab. 10), apresentaram comportamento de pilhagem, do tipo furto de néctar ou pólen, visitando as flores em diferentes horários, ao longo do dia.

Uma espécie de beija-flor (sp. 1) era também uma pilhadora de néctar, que perfurava a corola na região próxima ao ápice do cálice. Suas visitas eram iniciadas pela manhã, em torno das 06:00h, quando as flores estavam começando a abrir, e eram observados raramente, ao longo do dia.

TABELA 10 - Visitantes das flores de *Adenocalymma bracteatum*, com suas respectivas classes de freqüência (relativas aos períodos de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). Para as abelhas também é indicado o comprimento do corpo (em mm). As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%). PERÍODOS DE OBSERVAÇÃO: maio e dezembro/1990, maio/1991.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>INSETOS</b>			
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>APIDAE</b>			
<b>EUGLOSSINI</b>			
<i>Euglossa annectans</i>	12	F	Furto - néctar
<i>Euglossa pleosticta</i>	10	R	Furto - néctar
<i>Eulaema</i> sp.	20	R	Polinização - néctar
<b>MELIPONINI</b>			
<i>Trigona spinipes</i>	6	F	Furto - pólen
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<b>CENTRIDINI</b>			
<i>Epicharis rustica</i>	19	A	Polinização - néctar
<b>HALICTIDAE</b>			
<b>AUGOCHLORINI</b>			
<i>Augochlora</i> sp.	7	R	Furto - pólen
<b>DIPTERA</b>			
espécie não identificada		R	Furto - pólen
<b>CYCLORRHAPHA</b>			
<b>SARCOPHAGIDAE</b>			
espécie não identificada		R	Furto - pólen
<b>ACROCERIDAE</b>			
espécie não identificada		F	Furto - pólen
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>HESPERIIDAE</b>			
<i>Perichares philetas adela</i>		F	Furto - néctar
<i>Perichares lotus</i>		R	Furto - néctar
<i>Cobalopsis catocala</i>		R	Furto - néctar
<i>Vettius diversus</i>		R	Furto - néctar
<i>Cymaenes tripunctata</i>		R	Furto - néctar
<b>PASSAROS</b>			
<b>TROCHILIDAE</b>			
sp. 1 (não identificada)		R	Roubo larvo - néctar

### 3.6.2. *Adenocalymma marginatum*.

A Tabela 11 apresenta as três espécies dos visitantes que foram observados nas flores de *Adenocalymma marginatum*. Sua única espécie de polinizador, *Xylocopa* sp.1 (Anthophoridae), era freqüente e apresentou comportamento de pouso e visita, semelhante ao descrito para os polinizadores de *A. bracteatum*, visitando as flores das 07:30 às 15:00h.

O néctar das flores de *A. marginatum* também era roubado, da mesma forma que em *A. bracteatum*, pelo beija-flor (sp. 2), que ocorria raramente (Tab. 11). A abelha *Pseudaugochloropsis* cf. *pandora*, furtava pólen, era abundante e foi observada visitando as flores somente no período matutino.

Duas espécies de abelhas, *Oxaea flavescens* (Oxaenidae) e *Xylocopa suspecta* (Anthophoridae), visitaram as flores de *A. bracteatum* e de *A. marginatum*, pousando na região basal do tubo da corola, próxima ao ápice do cálice.

Durante os períodos de observação dos visitantes, essas duas abelhas, *O. flavescens* e *X. suspecta*, foram registradas, cerca de cinco vezes cada uma, tentando pilhar as flores dessas duas espécies de *Adenocalymma*. Elas não estão representadas nas Tabs. 10 e 11, por que o comportamento de pilhagem foi impedido, em todas as vezes, por formigas associadas aos nectários extraflorais (NEFs), dos cálices, dessas duas plantas.

TABELA 11 - Visitantes das flores de *Adenocalymma marginatum*, com suas respectivas classes de freqüência (relativas ao período de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). Para as abelhas também é indicado o comprimento do corpo (em mm). As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%). PERÍODO DE OBSERVAÇÃO: janeiro/1989.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>INSETOS</b>			
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<b>XYLOCOPINI</b>			
<i>Xylocopa</i> sp.	21	F	Polinização - néctar
<b>HALICTIDAE</b>			
<b>AUGOCHLORINI</b>			
<i>Pseudaugochloropsis</i> cf. <i>pandora</i>	11	A	Furto - pólen
<b>PASSAROS</b>			
<b>TROCHILIDAE</b>			
sp. 2 (não identificada)		R	Roubo lárrio - néctar

Durante os períodos de observação dos visitantes, as formigas encontradas nos NEFs de *A. bracteatum*, foram *Camponotus crassus* e *C. sericeiventris*. Nos NEFs de *A. marginatum*, além dessas duas espécies de formigas, ocorreram também *Ectatomma quadridens* e *Pseudomyrmex* sp.. *Camponotus sericeiventris* foi a que apresentou comportamento mais agressivo do que as outras formigas, tendo sido observada mordendo as pernas das abelhas *O. flavescens* e *X. suspecta*. As demais espécies de formigas adotavam apenas posturas defensivas quando essas abelhas pousavam nas flores, entretanto, nunca foram observadas atacando as abelhas.

### 3.6.3. *Amphilophium vauthieri*.

As flores de *Amphilophium vauthieri* foram as únicas que apresentaram somente uma espécie de visitante e polinizador (Tabela 12), a abelha *Centris collaris* (Anthophoridae). Essa abelha pousava no ápice da flor, na parte superior, com a cabeça voltada em direção à base da corola. A seguir, introduzia as pernas medianas e posteriores na reentrância lateral da corola, forçando-a para baixo. Desta maneira, a corola se abria, ficando com um aspecto bilabiado. A abelha então recuava do ápice da flor, indo em direção ao "lábio" inferior da corola. Em seguida, caminhava para frente, introduzindo a cabeça e o tórax no interior da corola. Assim, as pernas empurravam o "lábio" inferior da corola para baixo e a cabeça e o tórax empurravam o "lábio" superior para cima, "forçando" uma maior abertura da corola. Ao entrar no tubo, *Centris collaris* tocava os lobos estigmáticos e, na seqüência, as anteras, recebendo o pólen no dorso.

Como foi visto na Fig. 16, a flor de *A. vauthieri* possui uma morfologia (disposição dos genículos) que isola a câmara nectarífera, mantendo-a fechada. As observações mostraram que quando *C. collaris* abria a flor, e entrava no tubo da corola, o estilete provavelmente era deslocado para cima. Com esse deslocamento, aparecia um pequeno espaço entre o estilete, o indumento e os genículos, possibilitando a introdução da língua da abelha para coleta de néctar. Após

tomar néctar, a abelha recuava, saindo da corola que voltava a se fechar. A seguir, *C. collaris* levantava vôo e, geralmente, visitava outra flor, repetindo a mesma seqüência comportamental descrita. Cada visita à uma flor não visitada anteriormente, podia durar de dois a três minutos. Quando a visita era realizada em uma flor cuja soldadura (dos "lábios" da corola) tinha sido rompida, o tempo de visita diminuía, durando de 30 seg a 1 min. *Centris collaris* iniciava suas visitas por volta das 07:30h, rareando-as a partir das 11:00h, não sendo mais observada após 16:30h. Todas as visitas foram em flores receptivas (até 26 horas após a antese, com coloração púrpura). Não foi observada visita nas flores que apresentavam coloração modificada (cor creme, Fig. 5), a partir do final do segundo dia após a antese.

**TABELA 12** - Visitante das flores de *Amphilophium vauthieri*, indicando o tamanho do seu corpo (em mm), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen).  
PERIODOS DE OBSERVAÇÃO: dezembro/1988 e janeiro/1991.

Visitante	Compr. (mm)	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>HYMENOPTERA</b>		
<b>ANTHOPHORIDAE</b>		
<b>CENTRIDINI</b>		
<i>Centris collaris</i>	22	Polinização - néctar

*Oxaea flavescens* e várias espécies de *Xylocopa*, foram observadas sobrevoando as flores de *A. vauthieri*, principalmente no período matutino. Algumas vezes foram encontradas pousadas sobre a região superior do cálice, próxima aos lobos reflexos, aparentemente visitando a flor. Contudo, apesar de algumas pequenas cicatrizes encontradas nos tecidos florais nessa região do cálice, nunca foi observada a ocorrência de danos nos tecidos florais provocados por pilhadores de néctar ou pólen. Os únicos danos encontrados nas flores de *A. vauthieri* foram provocados por outros insetos, herbívoros (Veja o item 3.7.).

#### 3.6.4. *Anemopaegma chamberlaynii*.

As flores de *Anemopaegma chamberlaynii* foram visitadas por oito espécies de abelhas e uma de beija-flor (Tabela 13). Os polinizadores foram *Eulaema nigrita* (Apidae), *Centris mocsary* e *C. discolor* (Anthophoridae), que iniciavam suas visitas em torno das 08:30h. No período da tarde as suas visitas eram menos freqüentes sendo a mais tardia registrada às 17:00h. O beija-flor, *Melanotrochilus fuscus*, visitou as flores somente pela manhã, por volta das 06:00h.

**TABELA 13** - Visitantes das flores de *Anemopaegma chamberlaynii*, com suas respectivas classes de frequência (relativas aos períodos de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). Para as abelhas também é indicado o comprimento do corpo (em mm). As classes de frequência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Frequente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%). PERÍODOS DE OBSERVAÇÃO: dezembro/1989 e fevereiro/90.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>INSETOS</b>			
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>APIDAE</b>			
<b>EUGLOSSINI</b>			
<i>Euglossa annectans</i>	12	F	Furto - néctar
<i>Eulaema nigrita</i>	21	F	Polinização - néctar
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<b>CENTRIDINI</b>			
<i>Centris mocsary</i>	19	F	Polinização - néctar
<i>Centris bicolor</i>	17	R	Furto - néctar
<i>Centris discolor</i>	25	R	Polinização - néctar
<b>XYLOCOPINI</b>			
<i>Xylocopa suspecta</i>	20	R	Roubo 1 <sup>ário</sup> ou 2 <sup>ário</sup> - néctar
<i>Xylocopa brasilianorum</i>	25	R	Roubo 1 <sup>ário</sup> ou 2 <sup>ário</sup> - néctar
<b>OXAEIDAE</b>			
<i>Oxaea flavescens</i>	21	A	Roubo 1 <sup>ário</sup> - néctar
<b>PASSAROS</b>			
<b>TROCHILIDAE</b>			
<i>Melanotrochilus fuscus</i>		R	Roubo 1 <sup>ário</sup> - néctar

O beija-flor e as abelhas *Oxaea flavescens*, *Xylocopa suspecta* e *X. brasilianorum*, realizavam roubo primário de néctar, perfurando a corola, em regiões próximas ao cálice.

*Oxaea flavescens* foi a espécie que visitou as flores por longo período, das 07:10 às 17:00h. As duas espécies de *Xylocopa*, nas suas visitas, pousavam sobre a região basal da corola, com a cabeça voltada para o cálice, e vistoriavam-na. A seguir, perfuravam a corola, ou utilizavam furos feitos anteriormente, onde introduziam a língua na região da câmara nectarífera, pilhando o néctar. Seus horários de visitas foram das 07:30 às 11:00h, e das 14:00 às 15:30h.

Os nectários extraflorais (NEFs) do cálice das flores de *A. chamberlaynii* apresentaram somente uma espécie de formiga, *Pheidole* sp. (Myrmicinae). Essas formigas sempre foram observadas visitando os NEFs, mesmo na presença de pilhadores, não apresentando comportamento agressivo.

As abelhas que realizavam furto de néctar, *Euglossa annectans* e *Centris bicolor*, visitavam ao longo do dia e, devido ao seu pequeno porte, não contactavam o estigma ao entrarem no tubo da corola, podendo, no entanto, receber pólen na região dorsal.

### 3.6.5. *Arrabidaea samydoides*.

As oito espécies de visitantes, seis de abelhas e duas de borboletas, observadas nas flores de *Arrabidaea samydoides*, estão indicadas na Tabela 14. Seus polinizadores foram as abelhas *Centris similis* e *C. bicolor* (Anthophoridae), que recebiam pólen no dorso, iniciando suas visitas por volta das 07:00h e encerrando-as às 16:30h.

Contudo, *C. similis* foi responsável por 37% das visitas, enquanto que as de *C. bicolor* representaram apenas 13% do total de visitas.

**TABELA 14** - Visitantes das flores de *Arrabidaea samydoides*, com suas respectivas classes de freqüência (relativas ao período de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). Para as abelhas também é indicado o comprimento do corpo (em mm). As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%). PERÍODO DE OBSERVAÇÃO: janeiro e fevereiro/1991.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<b>CENTRIDINI</b>			
<i>Centris bicolor</i>	17	F	Polinização - néctar
<i>Centris similis</i>	18	A	Polinização - néctar
<b>XYLOCOPINI</b>			
<i>Xylocopa suspecta</i>	20	R	Roubo <sup>larvo</sup> - néctar
<b>EXOMALOPSINI</b>			
<i>Paratetrapedia</i> sp.1	9	R	Furto - néctar
<i>Paratetrapedia</i> sp.2	7	R	Furto - néctar
<b>OXAEIDAE</b>			
<i>Oxaea flavescens</i>	21	A	Roubo <sup>larvo</sup> - néctar
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>HESPERIIDAE</b>			
<i>Cymaenes gisca</i>		R	Furto - néctar
<b>PIERIDAE</b>			
<i>Ascia monuste</i>		F	Furto - néctar

O principal pilhador das flores de *Arrabidaea samydoides* foi *Oxaea flavescens*, que realizou suas visitas nos mesmos horários registrados para as flores de *Anemopaegma chamberlaynii* (em torno das 07:00 até às 17:00h). O comportamento de pilhagem também foi semelhante, com perfurações na região basal da corola, o mesmo acontecendo com *Xylocopa suspecta*, que ocorreu raramente, tendo sido observada somente dez vezes. As duas espécies de borboletas, *Cybaeus gisca* e *Ascia monuste*, realizaram suas visitas, furtando néctar, tanto pela manhã, como à tarde, das 09:00 às 15:30h.

### 3.6.6. *Arrabidaea selloi*.

A Tabela 15 apresenta as quatro espécies de visitantes das flores de *Arrabidaea selloi*. A abelha *Bombus brasiliensis* (Apidae) foi a única visitante que polinizou as flores, recebendo pólen no dorso, iniciando suas visitas pela manhã, em torno das 07:00h, rareando-as das 11:30 às 13:45h, e retornando com maior freqüência no período vespertino, das 13:50 às 16:00h.

Em cada período de visita, *B. brasiliensis* visitava ca. de 90% das flores. As demais espécies de abelhas visitantes das flores de *A. selloi* eram pilhadoras de pólen. A borboleta, *Temenis lasthote meridionalis*, furtou néctar, freqüentemente, visitando as flores ao longo do dia.

TABELA 15 - Visitantes das flores de *Arrabidaea selloi*, com suas respectivas classes de freqüência (relativas aos períodos de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). Para as abelhas também é indicado o comprimento do corpo (em mm). As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%). PERÍODOS DE OBSERVAÇÃO: fevereiro/1989 e março/1990.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>APIDAE</b>			
<b>MELIPONINI</b>			
<i>Paratrigona lineata</i>	4	R	Furto - pólen
<i>Nannotrigona testaceicornis</i>	4	R	Furto - pólen
<b>BOMBINI</b>			
<i>Bombus brasiliensis</i>	16	A	Polinização - néctar
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>NYMPHALIDAE</b>			
<i>Temenis laothoe meridionalis</i>		R	Furto - néctar

### 3.6.7. *Arrabidaea triplinervia*.

As flores de *Arrabidaea triplinervia* foram visitadas somente por 16 espécies de abelhas e três de borboletas (Tabela 16). Das 19 espécies, somente as abelhas *Rhathymus* cf. *unicolor*, *Epicharis flava* e *E. analis* (Anthophoridae), apresentaram comportamento e freqüência de visita, bem como tamanho adequado para receberem pólen no dorso e serem consideradas polinizadoras efetivas.

TABELA 16 - Visitantes das flores de *Arrabidaea triplinervia*, com suas respectivas classes de freqüência (relativas aos períodos de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). Para as abelhas também é indicado o comprimento do corpo (em mm). As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%). PERÍODOS DE OBSERVAÇÃO: março e abril/1991.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<b>CENTRIDINI</b>			
<i>Epicharis flava</i>	25	F	Polinização - néctar *
<i>Epicharis analis</i>	19	F	Polinização - néctar
<i>Epicharis</i> cf. <i>grandior</i>	15	R	Furto - néctar
<b>XYLOCOPINI</b>			
<i>Xylocopa brasilionorum</i>	25	F	Roubo 1 <sup>ario</sup> - néctar
<i>Xylocopa suspecta</i>	21	F	Roubo 1 <sup>ario</sup> - néctar
<i>Xylocopa frontalis</i>	31	F	Roubo 1 <sup>ario</sup> - néctar
<i>Xylocopa</i> sp.		R	Roubo 1 <sup>ario</sup> - néctar
<b>RATHYMINI</b>			
<i>Rathymus</i> cf. <i>unicolor</i>	20	F	Polinização - néctar
<b>APIDAE</b>			
<b>EUGLOSSINI</b>			
<i>Eulaema nigrita</i>	21	R	Polinização - néctar
<i>Euglossa annectans</i>	12	R	Furto - néctar
<i>Euglossa pleosticta</i>	10	R	Furto - néctar
<i>Euglossa cordata</i>	12	R	Furto - néctar
<i>Euplusia auriceps</i>	19	R	Polinização - néctar
<i>Exaerete smaragdina</i>	17	R	Furto - néctar
<b>MELIPONINI</b>			
<i>Paratrigona</i> sp.	3	R	Furto - pólen
<b>OXAEIDAE</b>			
<i>Oxaea flavescens</i>	21	F	Roubo 1 <sup>ario</sup> - néctar
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>LYCAENIDAE</b>			
<i>Strymon</i> sp.		R	Furto - néctar
<b>HESPERIIDAE</b>			
<i>Cymaenes gisca</i>		R	Furto - néctar
<i>Urbanus viterboana alva</i>		R	Roubo 2 <sup>ario</sup> - néctar

\* também realizava, raramente, roubo de néctar (vide texto).

As demais abelhas polinizadoras, *Eulaema nigrita* e *Euplusia auriceps* (Apidae), ocorreram raramente. *Rhathymus* cf. *unicolor*, *Epicharis flava* e *E. analis*, visitaram as flores ao longo do dia. Suas visitas eram iniciadas por volta das 07:00h, atingindo alta freqüência em torno das 09:00h. Nos horários das 11:00 às 13:30h as visitas eram reduzidas. No período das 14:00 às 17:00h as visitas se intensificavam, cessando no crepúsculo, em torno das 17:50h, quando as últimas flores ainda não haviam caído. O tempo individual de visita foi semelhante para essas três espécies de polinizadores, sendo em torno de sete segundos em cada flor.

Somente *Epicharis flava* apresentou dois tipos de comportamento de visita, sendo um deles como polinizadora, que era freqüente, e o outro como pilhadora de néctar (roubo primário ou secundário), o mais raro. A duração da visita de pilhagem sempre foi menor (ca. de 2 a 3 seg) quando comparada com a de polinização. O comportamento de pilhagem de *E. flava* foi observado somente no final do período vespertino, quando o número de flores funcionais era baixo. Nestas ocasiões era comum observar duas ou três abelhas, de diferentes espécies, tentarem pousar na mesma flor.

A abelha *Eulaema nigrita* apresentou comportamento de visita semelhante ao das polinizadoras acima descrito, diferindo na aproximação à flor, quando essa abelha mantinha a língua distendida.

Muitos indivíduos, tanto das espécies de polinizadores como das de pilhadores, no final da tarde, caíam ao solo

juntamente com a corola da flor que estavam visitando. A partir das 16:30h era comum observar a abelha *Apis mellifera* (Apidae), pousada nos cálices de *A. triplinervia*, lambendo gotículas de néctar que permaneciam no seu interior após a queda das corolas.

Todas as espécies pilhadoras que realizavam roubo primário de néctar, *Oxaea flavescens*, *Xylocopa* sp., *X. suspecta*, *X. frontalis*, *X. brasilionorum* (Tab. 16), visitavam as flores ao longo do dia, desde o início da antese, até à queda da corola. Entre estas abelhas pilhadoras foram observados, freqüentemente, encontros agonísticos.

As demais espécies de abelhas visitantes ocorreram raramente e furtavam pólen ou néctar, realizando suas visitas nos horários das espécies freqüentes. As duas espécies de borboletas que furtavam néctar, *Cymaenes gisca* (Hesperiidae) e *Strymon* sp. (Lycaenidae), iniciavam suas visitas pela manhã, a partir das 08:00h e, mesmo raramente, continuavam a visitar as flores até às 17:00h. A borboleta *Urbanus viterboana alva* (Hesperiidae), visitava as flores somente no período vespertino, a partir das 13:00h, e era a única borboleta que realizava roubo secundário de néctar, pousando na corola e introduzindo a probóscide em um dos furos feitos pelas abelhas pilhadoras (roubo primário).

### 3.6.8. *Lundia obliqua*.

A Tabela 17 apresenta os visitantes das flores de *Lundia obliqua*. Esta espécie foi a única, entre as estudadas, onde não foi observado polinizador. Suas flores receberam somente visitantes que possivelmente furtavam pólen.

Os visitantes das flores de *Lundia obliqua*, quatro espécies de dípteros, uma de coleóptero e outra de homóptero (Tab. 17), eram muito pequenos e sempre foram observados juntos, sobrevoando a região da abertura da flor. Por várias vezes pousavam nos filetes e anteras, ali permanecendo por alguns segundos e até minutos. Contudo, devido ao tamanho desses insetos e ao denso indumento que recobre as anteras, não foi possível diferenciá-los e tampouco observar se ocorria coleta de pólen.

Nas observações sobre os visitantes das flores de *L. obliqua*, além das espécies citadas na Tab. 17, foram registradas duas abelhas, *Apis mellifera* (Apidae) e uma espécie não identificada (Halictidae), que pousaram na região externa da corola, em uma única ocasião, levantando vôo em seguida, sem contactarem anteras ou estigma.

**TABELA 17** - Visitantes das flores de *Lundia obliqua*, indicando comprimento do corpo (em mm), classes de freqüência (relativas aos períodos de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado. As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%). PERÍODOS DE OBSERVAÇÃO: março e abril/1989, abril/1990 e fevereiro/1991.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>DIPTERA</b>			
<b>CYCLORRHAPHA</b>			
<b>CHLOROPIDAE</b>			
espécie ã. ident.	±1	A	Furto - pólen ?
<b>LAUXANIIDAE</b>			
espécie ã. ident.	±1	F	Furto - pólen ?
<b>CHAMAEMYIIDAE</b>			
espécie ã. ident.	±1	R	Furto - pólen ?
<b>NEMATOCERA</b>			
<b>CECYDOMIIDAE</b>			
espécie ã. ident.	<1	R	Furto - pólen ?
<b>COLEOPTERA</b>			
<b>CURCULIONIDAE</b>			
espécie ã. ident.	±1	R	Furto - pólen ?
<b>HOMOPTERA</b>			
<b>APHIDIDAE</b>			
espécie ã. ident.	<1	R	Furto - pólen ?

### 3.6.9. *Pithecoctenium crucigerum*.

Os visitantes das flores de *Pithecoctenium crucigerum*, três espécies de abelhas Anthophoridae, estão indicados na Tabela 18. Estas abelhas apresentaram comportamento de visita semelhante. *Centris mocsary*, *C. discolor* e *Epicharis flava*, aproximavam-se das inflorescências vistoriando as

flores. A seguir pousavam na região da fauce da corola, caminhavam em direção ao interior da flor e, com a região dorsal do tórax, tocavam o estigma e, em seguida, as anteras, recebendo pólen.

A flor de *Pithecoctenium crucigerum*, apresenta estruturas (genículos) que isolam a câmara nectarífera, mantendo-a fechada (veja Fig. 17), similares às encontradas em *Amphilophium vauthieri*. Quando a abelha se encontrava no interior do tubo da corola, com a cabeça sob o estilete, e próximo à região de inserção dos estames, ao se movimentar, provavelmente a abelha deslocava o estilete para cima. Em manipulações das flores, realizadas pela autora, observou-se que somente após esse deslocamento forma-se um pequeno espaço sob o estilete, que possibilitaria a introdução da língua da abelha para coleta de néctar. Evidências indiretas de que as abelhas deslocam o estilete durante as visitas foram encontradas em todas as flores, ao final da tarde, após muitas visitas. Essas evidências eram: a região inferior do estilete apresentava-se escarificada, o indumento que recobre o estaminódio apresentava aspecto amassado, a região inferior do tubo da corola (onde as pernas da abelha ficavam alojadas) também apresentava-se escarificada. Todas essas evidências foram comparadas com flores não visitadas (ensacadas), da mesma idade, e foi observado que elas não apresentavam os "desgastes" (amassados e escarificações) acima citados.

**TABELA 18** - Visitantes das flores de *Pithecoctenium crucigerum*, indicando comprimento do corpo (em mm), classes de freqüência (relativas aos períodos de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%).

PERIODOS DE OBSERVAÇÃO: janeiro/1990-1991.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<b>CENTRIDINI</b>			
<i>Centris mocsary</i>	19	F	Polinização - néctar
<i>Centris discolor</i>	25	A	Polinização - néctar
<i>Epicharis flava</i>	25	F	Polinização - néctar

Os horários de visitas das abelhas às flores de *P. crucigerum* (Tab. 18), foram praticamente os mesmos entre si. Todas iniciavam suas visitas por volta das 08:00h e não eram mais observadas após às 17:40h. No período das 11:00 às 13:00h as visitas rareavam. As flores de *P. crucigerum* que, no segundo dia após a antese, apresentavam coloração amarelada, não eram visitadas.

As flores de *P. crucigerum*, assim como as de *Amphilophium vauthieri*, não foram visitadas por pilhadores.

### 3.6.10. *Stizophyllum perforatum*.

A Tabela 19 mostra as espécies de visitantes das flores de *Stizophyllum perforatum*. Esta espécie foi a única das estudadas que apresentou borboletas como polinizadoras. *Papilio astyalus* e *Battus polydamas* (Papilionidae) realizavam suas visitas a partir das 08:00h apresentando comportamento de visita semelhante.

Após se aproximarem da flor, estas borboletas pousavam na plataforma da corola, e ali permaneciam, batendo as asas, à semelhança de um adejamento. A seguir, distendiam a probóscide introduzindo-a no interior da corola, utilizando a fenda central (guia de língua). A probóscide das borboletas tocava primeiro o estigma e, em seguida, as anteras. A coleta de néctar ocorria em visitas que duravam de 5 a 32 seg, por flor. Suas visitas rareavam das 12:00 às 14:00h, quando então voltavam a ficar freqüentes, até ca. das 17:00h, e rareavam novamente, não sendo mais observadas após as 18:00h.

As demais espécies de borboletas, *Temenis laothoe meridionalis* (Nymphalidae) e *Urbanus procne* (Hesperiidae), eram menores, furtavam néctar (Tab. 19) e apresentaram comportamento de visita diferente. Após pousarem na plataforma, fechavam as asas e giravam o corpo em 90°, ficando com a cabeça voltada para um dos lobos laterais da corola. Em seguida, distendiam a probóscide e introduziam no interior da corola, utilizando um dos compartimentos

laterais (que ladeiam a fenda central formada pelas dobras da corola - Fig. 18-C). Desta maneira, a probóscide nunca tocava o estigma ou as anteras.

As abelhas pilhadoras, *Oxaea flavescens* e *Xylocopa suspecta* (Tab. 19), apresentaram o comportamento de roubo de néctar descrito para suas visitas às flores de *Anemopaegma chamberlaynii*.

**TABELA 19** - Visitantes das flores de *Stizophyllum perforatum*, com suas respectivas classes de freqüência (relativas aos períodos de observação), resultado da visita e recurso floral utilizado (néctar ou pólen). Para as abelhas também é indicado o comprimento do corpo (em mm). As classes de freqüência são: A = Abundante (mais de 30%), F = Freqüente (entre 10 e 30%) e R = Raro (menos de 10%).  
PERIODOS DE OBSERVAÇÃO: novembro/1989-1990 e fevereiro/91.

Visitante	Compr. (mm)	Classe de Freq.	Resultado da visita - recurso utilizado
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>OXAEIDAE</b>			
<i>Oxaea flavescens</i>	21	A	Roubo larico - néctar
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<b>XYLOCOPINI</b>			
<i>Xylocopa suspecta</i>	21	R	Roubo larico - néctar
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>PAPILIONIDAE</b>			
<i>Papilio astyalus</i>		F	Polinização - néctar
<i>Battus polydamas</i>		F	Polinização - néctar
espécie não identificada		R	Furto - néctar
<b>NYMPHALIDAE</b>			
<i>Temenis laothoe meridionalis</i>		F	Furto - néctar
<b>HESPERIIDAE</b>			
<i>Urbanus procne</i>		R	Furto - néctar

### 3.6.11. Polinizadores.

A Tabela 20 apresenta as espécies de polinizadores observadas e citadas (Tabs. 10 a 19), indicando que as abelhas foram as polinizadoras da grande maioria das bignoniáceas (oito espécies), sendo que apenas *Stizophyllum perforatum* foi polinizada por borboletas. Em *Lundia obliqua* não foi observado polinizador.

TABELA 20 - Polinizadores de nove das dez espécies de Bignoniaceae estudadas (citados nas Tabelas 10 a 19).

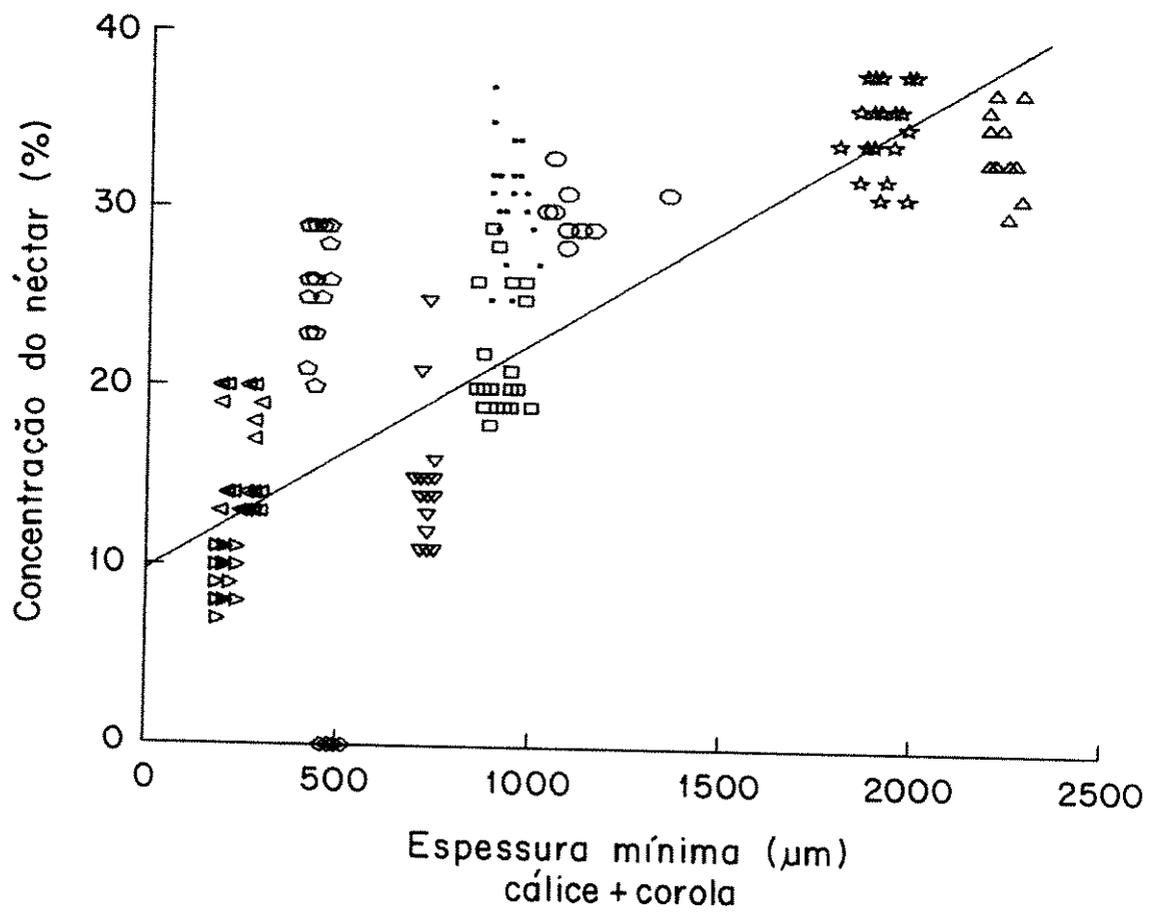
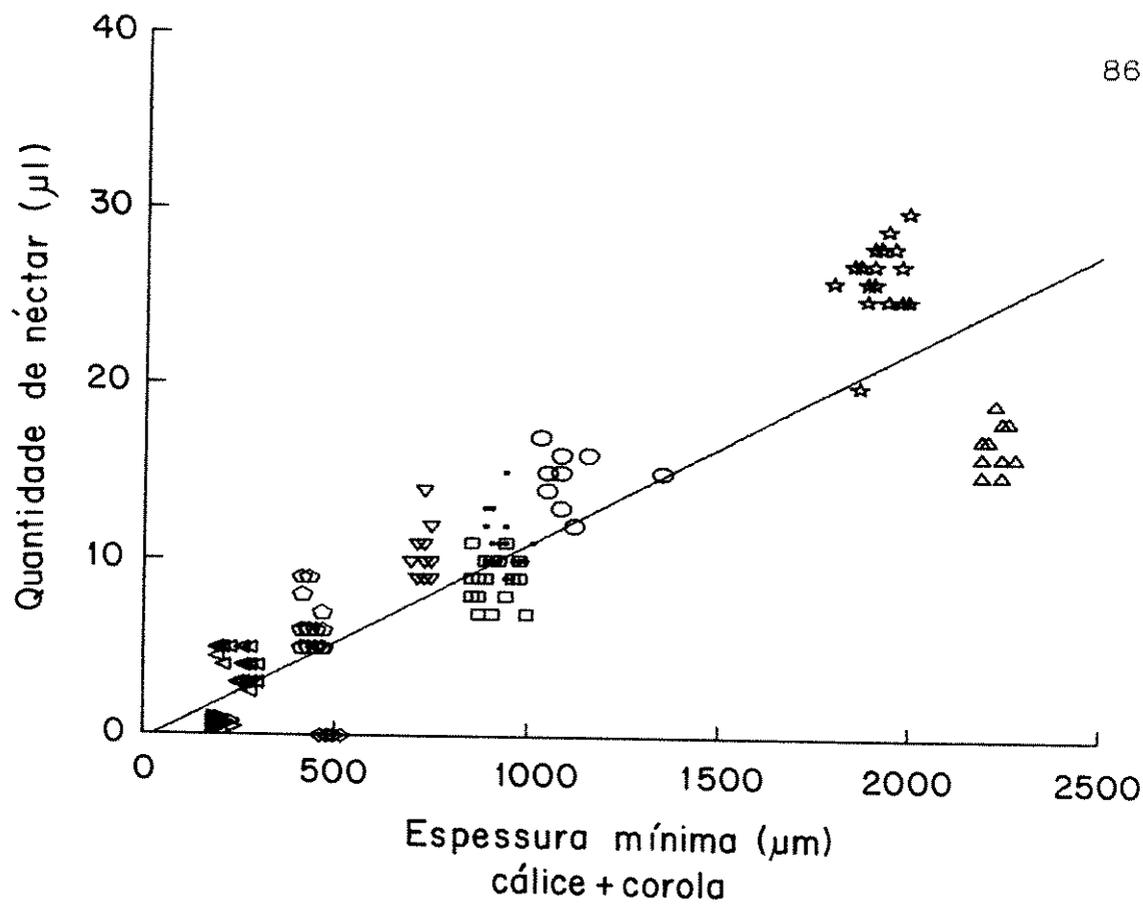
Polinizador	Bignoniaceae
<b>HYMENOPTERA</b>	
<b>ANTHOPHORIDAE</b>	
<b>XYLOCOPINI</b>	
<i>Xylocopa</i> sp.	<i>Adenocalymma marginatum</i>
<b>RATHYMINI</b>	
<i>Rhathymus</i> cf. <i>unicolor</i>	<i>Arrabidaea triplinervia</i>
<b>CENTRIDINI</b>	
<i>Epicharis flava</i>	<i>Arrabidaea triplinervia</i> e <i>Pithecoctenium crucigerum</i>
<i>Epicharis analis</i>	<i>Arrabidaea triplinervia</i>
<i>Epicharis rustica</i>	<i>Adenocalymma bracteatum</i>
<i>Centris bicolor</i>	<i>Arrabidaea samydoides</i>
<i>Centris discolor</i>	<i>Anemopaegma chamberlaynii</i> <i>Pithecoctenium crucigerum</i>
<i>Centris mocsary</i>	<i>Anemopaegma chamberlaynii</i> e <i>Pithecoctenium crucigerum</i>
<i>Centris collaris</i>	<i>Amphilophium vauthieri</i>
<i>Centris similis</i>	<i>Arrabidaea samydoides</i>
<b>APIDAE</b>	
<b>BOMBINI</b>	
<i>Bombus brasiliensis</i>	<i>Arrabidaea selloi</i>
<b>EUGLOSSINI</b>	
<i>Eulaema nigrita</i>	<i>Anemopaegma chamberlaynii</i> e <i>Arrabidaea triplinervia</i>
<i>Eulaema</i> sp.	<i>Adenocalymma bracteatum</i>
<i>Euplusia auriceps</i>	<i>Arrabidaea triplinervia</i>
<b>LEPIDOPTERA</b>	
<b>PAPILIONIDAE</b>	
<i>Papilio astyalus</i>	<i>Stizophyllum perforatum</i>
<i>Battus polydamas</i>	<i>Stizophyllum perforatum</i>

### 3.7. Interações entre as flores, pilhadores de néctar e herbívoros.

#### 3.7.1. As flores e os pilhadores de néctar.

As Figuras 24-A e 24-B mostram que os dados sobre as quantidades de néctar e suas concentrações de açúcares são positivamente relacionados com a soma das espessuras mínimas do cálice e da corola, através de análise de regressão linear, para as dez espécies de Bignoniaceae. A espessura mínima (cálice+corola) *versus* a quantidade de néctar revelaram-se altamente correlacionados (Fig. 24-A.  $r^2=0,79$ ;  $F=633,35$ ;  $p<0,001$ ; equação da reta:  $Y=0,959+0,011X$ ). A regressão entre a mesma espessura *vs.* concentração de açúcares (Fig. 24-B) também foi significativa ( $r^2=0,58$ ;  $F=228,01$ ;  $p<0,001$ ; equação da reta:  $Y=13,613+0,011X$ ).

Analisando-se a espessura mínima do cálice, isoladamente, com a quantidade de néctar e a concentração de açúcares, como variáveis explanatórias, observa-se que o cálice está mais fortemente correlacionado com a quantidade de néctar ( $r^2=0,74$ ;  $F=512,66$ ;  $p<0,001$ ), do que com sua concentração ( $r^2=0,39$ ;  $F=118,73$ ;  $p<0,001$ ). Com a espessura mínima da corola ocorre o contrário. A corola está mais correlacionada com a concentração de açúcares do néctar ( $r^2=0,56$ ;  $F=229,84$ ;  $p<0,001$ ), do que com sua quantidade ( $r^2=0,37$ ;  $F=108,19$ ;  $p<0,001$ ).



**FIGURA 24** - Regressão linear: espessura mínima do cálice e da corola, em  $\mu\text{m}$ , vs. quantidade de néctar, em  $\mu\text{l}$ , (**A**) e vs. concentração de açúcares do néctar, em %, (**B**), para as flores das dez espécies de Bignoniaceae. As equações das retas são  $Y=0,959+0,011X$  para **A** e  $Y=13,613+0,011X$  para **B**. Cada ponto representa medidas de uma flor.

Legenda :

- *Adenocalymma bracteatum*
- *Adenocalymma marginatum*
- △ *Amphlophium vauthieri*
- ▽ *Anemopaegma chamberlaynii*
- ◄ *Arrabidaea samydoides*
- ▷ *Arrabidaea seiloi*
- ◻ *Arrabidaea triplinervia*
- ◇ *Lundia obliqua*
- ⋄ *Pithecoctenium crucigerum*
- *Stizophyllum perforatum*

As observações sobre a pilhagem das flores mostraram que todos os pilhadores que efetuavam roubo primário de néctar (abelhas e beija-flores), perfuravam a flor na base da corola, próximo à região superior do cálice.

A Tabela 21 apresenta uma listagem das Bignoniaceae nectaríferas e seus pilhadores de néctar. A Figura 25 mostra o número de espécies desses pilhadores, em relação à espessura mínima das corolas que eles precisavam perfurar para terem acesso ao néctar. A análise destes dados revela que a flor de corola mais fina, *Arrabidaea selloi*, não apresentou nenhum pilhador de néctar e que, dentre as quatro espécies de corolas mais espessas (*Adenocalymma bracteatum*, *A. marginatum*, *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*), somente *A. bracteatum* e *A. marginatum* foram perfuradas, por uma espécie de pilhador. As demais espécies de Bignoniaceae apresentaram de duas a seis espécies de pilhadores. As flores de *Arrabidaea triplinervia*, que têm suas corolas de espessura intermediária, apresentaram o maior número de espécies pilhadoras (Fig. 25).

Comparando-se os dados das Figs. 24-A, 24-B e 25, com os da Tab. 21, nota-se que *Arrabidaea selloi* foi a espécie que apresentou corola mais fina, menos quantidade de néctar e em menor concentração. As flores de corola mais espessa, acima citadas, apresentaram grande quantidade e alta concentração de néctar, sendo que seus únicos pilhadores foram beija-flores (em *Adenocalymma bracteatum* e *A. marginatum*).

TABELA 21 - As nove espécies nectaríferas de Bignoniaceae e seus respectivos pilhadores, abelhas e beija-flores, que realizavam roubo primário de néctar (citados nas Tabs. 10 a 19).

Bignoniaceae	Pilhador de néctar (roubo primário)
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	beija-flor (sp.1) *
<i>Adenocalymma marginatum</i>	beija-flor (sp.2) *
<i>Amphilophium vauthieri</i>	-
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i>	<i>Oxaea flavescens</i> <i>Xylocopa suspecta</i> <i>Xylocopa brasilionorum</i> beija-flor (sp.3) *
<i>Arrabidaea samydoides</i>	<i>Oxaea flavescens</i> <i>Xylocopa suspecta</i>
<i>Arrabidaea selloi</i>	-
<i>Arrabidaea triplinervia</i>	<i>Oxaea flavescens</i> <i>Xylocopa suspecta</i> <i>Xylocopa frontalis</i> <i>Xylocopa brasilionorum</i> <i>Xylocopa</i> sp. <i>Epicharis flava</i>
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	-
<i>Stizophyllum perforatum</i>	<i>Oxaea flavescens</i> <i>Xylocopa suspecta</i>

\* sp.1 e sp.2 não foram identificadas.  
sp. 3 é *Melanotrochilus fuscus*.

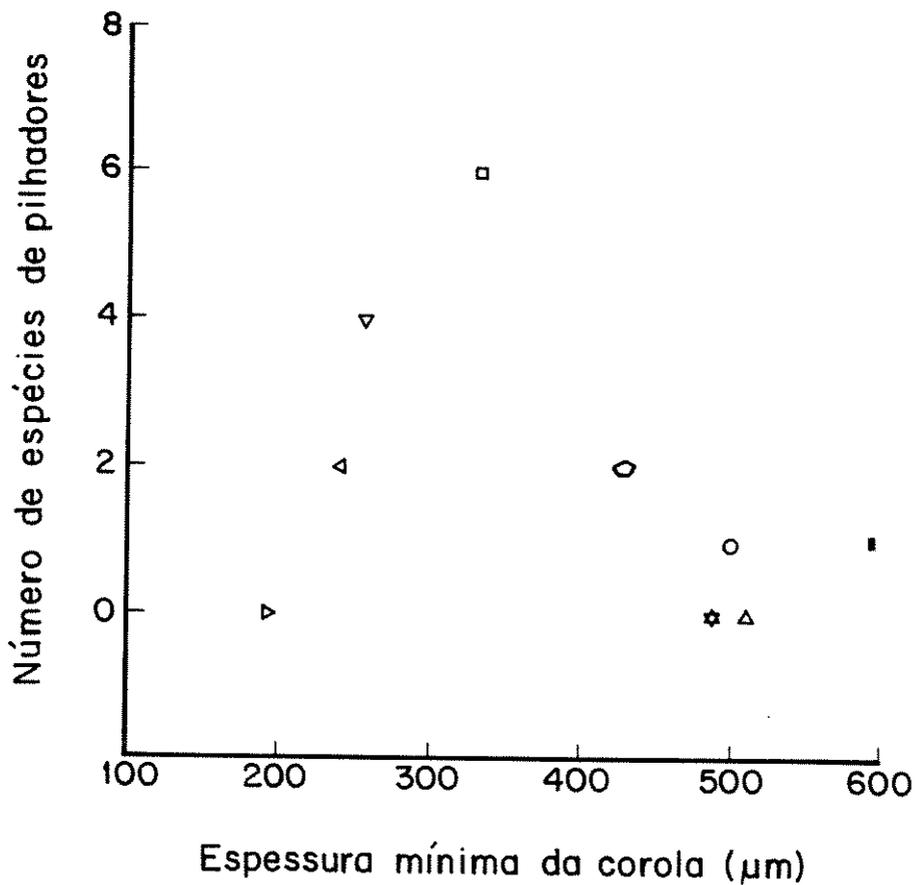


FIGURA 25 - Número de espécies de pilhadores que efetuavam roubo primário de néctar, em relação à espessura mínima das corolas, nas flores das nove espécies nectaríferas de Bignoniaceae. Cada ponto representa a média para as flores de uma mesma espécie.

- Legenda :
- *Adenocalymma bracteatum*
  - *Adenocalymma marginatum*
  - △ *Amphitophium vauthieri*
  - ▽ *Anemopaegma chamberlaynii*
  - ◀ *Arrabidaea samydoides*
  - ▷ *Arrabidaea selloi*
  - *Arrabidaea triplinervia*
  - ◇ *Lundia obliqua*
  - ✱ *Pithecoctenium crucigerum*
  - *Stizophyllum perforatum*

### 3.7.2. As flores e os herbívoros.

As flores de quatro das dez bignoniáceas estudadas, *Adenocalymma bracteatum*, *Amphilophium vauthieri*, *Pithecoctenium crucigerum* e *Lundia obliqua*, foram atacadas por herbívoros que comprometeram o investimento reprodutivo dessas espécies, em maior ou menor intensidade. Estes herbívoros, com exceção dos de *L. obliqua*, ficavam alojados na câmara nectarífera, onde se alimentavam do néctar, do ovário, óvulos e parte do estilete. *Lundia obliqua* foi a única espécie que apresentou galhas, formadas em botões florais na fase inicial de desenvolvimento. A Tabela 22 apresenta os dados de herbivoria, para essas quatro espécies.

As sete flores de *Adenocalymma bracteatum* atacadas pelas larvas de Diptera (Tab. 22), estavam completamente danificadas, com dezenas de larvas nas suas câmaras nectaríferas. Devido a baixa incidência do ataque, não foi possível determinar se essas larvas penetravam na corola perfurando-a, ou se utilizavam os furos feitos pelo beija-flor, ou se os ovos eram colocados no interior da flor.

Em *Amphilophium vauthieri*, os coleópteros das duas espécies de Nitidulidae (Tab. 22) foram observados comendo parte da corola e entrando na flor, onde permaneciam e se alimentavam do ovário, óvulos, e parte do gineceu, no interior da câmara nectarífera. O ataque desses besouros foi

em 62% das flores observadas (Tab. 22), chegando a comprometer seriamente a reprodução de *A. vauthieri*.

**TABELA 22** - Espécies de Bignoniaceae atacadas por herbívoros, mostrando o número total de botões florais avaliados por espécie (n) e os que foram atacados (n e %), com seus respectivos herbívoros.

Bignoniaceae	botões florais (n)	Ataque		Herbívoro
		n	%	
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	367	7*	2	Diptera <sup>1</sup>
<i>Amphilophium vauthieri</i>	242	150*	62	Coleoptera <sup>2</sup>
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	121	16**	13	Lepidoptera <sup>3</sup>
<i>Lundia obliqua</i>	910	446**	49	Coleoptera <sup>4</sup> e Diptera <sup>5</sup>

\* - flores.

\*\* - botões florais.

<sup>1</sup> - larvas não identificadas.

<sup>2</sup> - adultos de duas espécies não identificadas, da Família Nitidulidae.

<sup>3</sup> - larvas não identificadas.

<sup>4</sup> - Curculionidae (galhas).

<sup>5</sup> - Cecydomiidae (galhas).

Todas as flores utilizadas nos experimentos de polinização em *A. vauthieri* foram inutilizadas por esses coleópteros. Além dessa herbivoria, foram encontradas várias cicatrizes e pequenos pedaços arrancados dos cálices de algumas flores de *A. vauthieri* (veja na Fig. 5, o cálice da

flor indicada com uma seta). Esses danos não foram quantificados e tampouco seus causadores identificados. Entretanto, todos os cálices encontrados com esse tipo de dano não apresentaram comprometimento funcional da flor.

O ataque de herbivoria das larvas de Lepidoptera nos botões florais de *Pithecoctenium crucigerum*, era facilmente identificável pela mudança da coloração dos botões, de creme para amarelada, principalmente na fase de pré-antese. Todos os 16 botões atacados (Tab. 22) apresentavam pequenas perfurações na corola, contudo não foi observado se foram as larvas que as fizeram. Tal como os herbívoros citados, esses também permaneciam no interior da câmara nectarífera e se alimentavam de néctar e dos tecidos do gineceu.

Os herbívoros galhadores encontrados em *Lundia obliqua* (Tab. 22), atacavam botões florais jovens, no início do desenvolvimento, e os deformavam totalmente. Das 446 galhas registradas, foram coletadas 250 para exame. Os dípteros Cecydomiidae foram os agentes galhadores mais abundantes, responsáveis por ca. de 99% das galhas. Os coleópteros Curculionidae foram encontrados somente em cinco das 250 galhas, sendo que em quatro delas ocorriam duas câmaras, uma com esse coleóptero e a outra com o Cecydomiidae. Também foram encontrados himenópteros parasitóides, em 20 das 250 galhas examinadas.

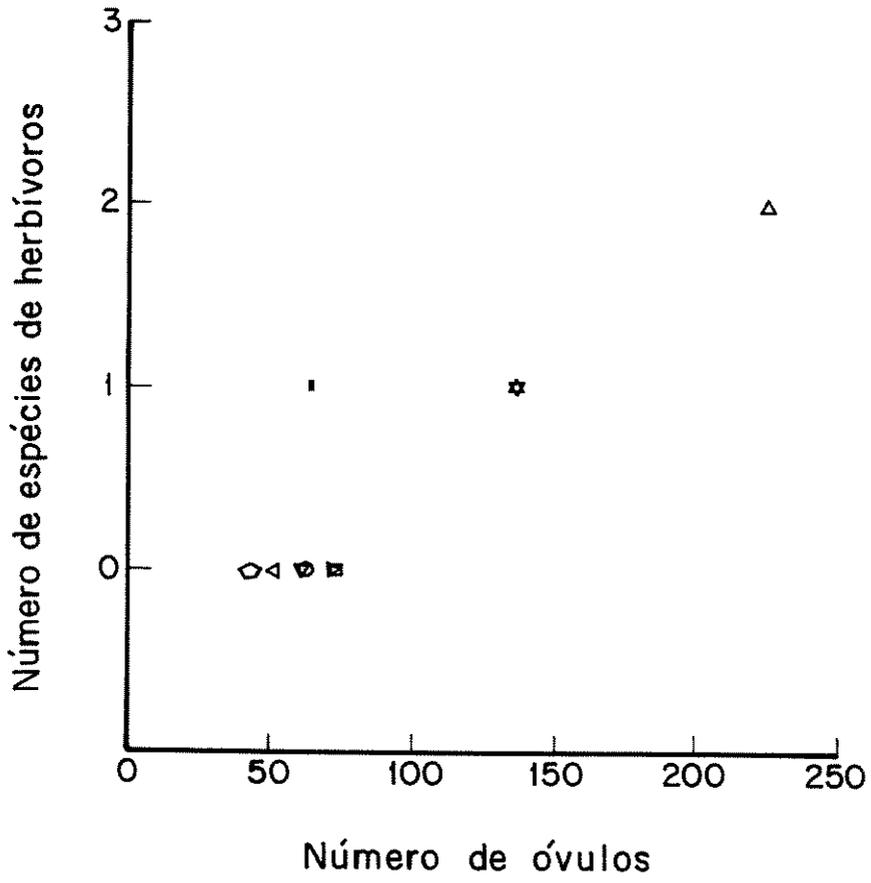
A Figura 26-A mostra o número de espécies de herbívoros de vida livre, em relação ao número médio de óvulos das flores. Nesta Figura pode-se observar que a maior incidência

de herbívoros ocorreu nas duas espécies que apresentaram maior número de óvulos (*Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*). Avaliando-se estes dados através de uma análise de correlação obtém-se um coeficiente de 0,677 (Correlação de Spearman;  $0,05 < p < 0,10$  ; n.s.).

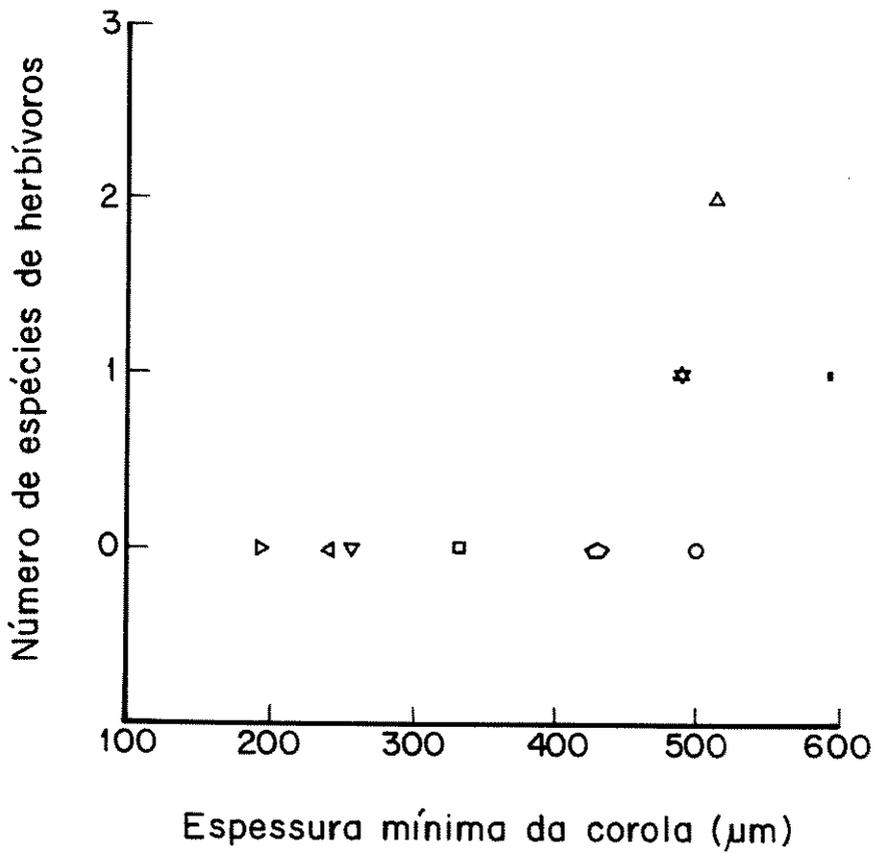
A Figura 26-B mostra o número de espécies desses mesmos herbívoros em relação à média da espessura mínima da corola. A análise desses dados indica que esses herbívoros ocorreram nas flores de corolas mais espessas que, através do coeficiente de correlação de Spearman (0,727;  $p < 0,05$ ), são relacionados.

As flores de *Adenocalymma marginatum*, *Anemopaegma chamberlaynii* e *Stizophyllum perforatum* também apresentaram, esporadicamente, algumas larvas de Diptera nas suas câmaras nectaríferas. Contudo, esses herbívoros foram raros e ocorreram em baixa densidade por flor (no máximo três larvas), não tendo sido observados causando danos nos tecidos florais como os citados. Nas flores de *Arrabidaea samydoides*, *A. selloi* e *A. triplinervia*, não foram encontradas essas larvas nas câmaras nectaríferas.

A única herbivoria observada nas três espécies de *Arrabidaea* foi provocada por coleópteros, de ocorrência rara, que comiam pequenos pedaços das pétalas, sem contudo comprometerem a funcionalidade das flores. Esses coleópteros também ocorreram em *Adenocalymma marginatum*.



**A**



**B**

## 4. DISCUSSÃO.

### 4.1. Fenologia.

Todas as dez espécies floresceram nos períodos anuais úmidos e super úmidos, de setembro a junho. Sendo que somente duas delas, *Anemopaegma chamberlaynii* e *Adenocalymma bracteatum*, também floresceram no período seco, entre julho e agosto. Entretanto, nove das dez espécies apresentaram seus picos de floração exclusivamente no período anual de maior precipitação pluviométrica, de janeiro à abril.

As mudanças sazonais de precipitação pluviométrica, segundo Alvim (1960), parecem ser um dos fatores determinantes dos períodos de floração na maioria das espécies, tanto nas regiões temperadas quanto nas tropicais. Nos neotrópicos, em geral, a taxa anual de precipitação está estreitamente correlacionada com a duração e a severidade da estação seca (Gentry 1982, 1988; Peixoto & Gentry 1990). Em um estudo sobre a fenologia de lianas, inclusive a das espécies aqui estudadas, na mesma área do presente trabalho, Morellato (1991) citou que a estação seca parece ser um período desfavorável à atividade reprodutiva das plantas, especialmente à floração, tanto na Mata de Santa Genebra como, em geral, nas florestas semidecíduas do sudeste do Brasil.

Ao estudar a fenologia das Bignoniaceae, Morellato (1991) encontrou duas espécies arbóreas e 22 lianas.

Dentre as 22 lianas nenhuma floresceu exclusivamente no período seco, sendo que somente sete destas espécies apresentaram flores também durante esse período. Os períodos de floração encontrados para as espécies aqui estudadas coincidiram, em geral, com os observados por Morellato (1991). No trabalho de Yanagizawa (1983), em uma mata semidecídua, em Botucatu, SP., *Arrabidaea samyroides* e *A. triplinervia* foram observadas florescendo somente no período super úmido, nos mesmos meses aqui registrados.

Para as Bignoniaceae aqui estudadas foi possível caracterizar dois padrões fenológicos de floração, entre os descritos por Gentry (1974a,b). Um padrão do tipo "cornucópia" (Gentry 1974a), para seis das espécies que floresceram somente em um único período do ano, e outro padrão, do tipo "estacionário modificado" (Gentry 1974b), para *Pithecoctenium crucigerum*, que também floresceu uma única vez ao ano, e para as três espécies que floresceram duas ou mais vezes ao ano (*Stizophyllum perforatum*, *Anemopaegma chamberlaynii* e *Adenocalymma bracteatum*).

O padrão de floração "cornucópia" caracteriza as plantas que produzem um grande número de flores, com alto sincronismo entre os indivíduos, em uma única estação do ano. A produção de flores ocorre durante muitas semanas, até alguns meses, atraindo um amplo espectro de polinizadores potenciais, principalmente abelhas (Gentry 1990). O tipo "cornucópia" é reconhecidamente a estratégia de floração

mais comum entre as Bignoniaceae, sendo também encontrada em muitas plantas de regiões temperadas (Gentry 1974b).

A marcante sazonalidade observada nos florescimentos do tipo "cornucópia", que no presente estudo esteve associada à estação chuvosa, também foi registrada por outros pesquisadores no Brasil. Por exemplo, *Arrabidaea triplinervia* e *A. samydoides*, foram observadas por Gentry (1978a) em Manaus, AM., e por Yanagizawa (1983) em Botucatu, SP. Esse padrão foi também registrado por Morellato (1991), para *Arrabidaea triplinervia*, *A. samydoides*, *Adenocalymma marginatum* e *Amphilophium vauthieri*.

Na pesquisa de Morellato (1991), o padrão aqui citado como "cornucópia" está descrito como "sazonal". Sua classificação não coincide com a do presente trabalho, em relação ao padrão de floração de *Arrabidaea selloi*, que apresentou marcante sazonalidade no período de florescimento, além de outros atributos de "cornucópia". Morellato (1991) classificou o padrão dessa espécie com dúvida, como floração "explosiva?" (interrogação da autora).

A sazonalidade no florescimento das espécies de "cornucópias" é considerada como um mecanismo, muito bem conhecido, de isolamento reprodutivo, que torna possível o aumento da diversidade intra-comunitária (Gentry 1974b). Nesse aspecto, Gentry (1976,1990) mencionou que todas as espécies simpátricas de Bignoniaceae, do tipo "cornucópia", geralmente apresentam seus picos de floração em diferentes meses.

Entretanto, neste estudo observou-se que ocorreram sobreposições parciais dos picos de floração das espécies de "cornucópia", nos meses de janeiro (*Amphilophium vauthieri* e *Adenocalymma marginatum*) e março (*Lundia obliqua*, *Arrabidaea triplinervia*, *A. selloi*, *A. samydoides*). Apesar disto, no início ou no fim do período de floração, a sobreposição foi mínima ou não existiu.

Estudos sobre as sobreposições dos períodos de floração em espécies simpátricas têm revelado algumas controvérsias sobre o papel da competição por polinizadores (Waser 1978, 1983; Brown & Kodric-Brown 1979; Poole & Rathcke 1979; Rabinowitz *et al.* 1981; Schemske 1981). Para Waser (1983), existem fortes indicativos de que espécies com flores semelhantes e sincronia no florescimento, competem por polinizadores. No presente trabalho as flores eram aparentemente semelhantes, na maioria das espécies, contudo a sincronia no florescimento, quando existiu, foi mínima. Além disso, existem indícios que espécies simpátricas de Bignoniaceae, com florações simultâneas, minimizam a competição por polinizadores exibindo diferenças morfológicas e funcionais nas suas flores (Gentry 1976).

Um aspecto importante na evolução dos padrões fenológicos de floração refere-se à estratégia da planta em expor uma grande quantidade de flores simultaneamente, como no padrão "cornucópia", aqui encontrado na maioria das espécies, e as implicações na atração do visitante adequado e na seleção dos frutos que serão desenvolvidos (Zimmerman

1990). Um exemplo desta estratégia foi observado por Stephenson (1979), em *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae), indicando que a super produção de flores era importante na atração dos visitantes e na reprodução, em períodos que apresentavam condições adversas, quando existiam poucos polinizadores disponíveis.

O padrão "estacionário modificado" refere-se a plantas que praticamente não apresentam sazonalidade nos períodos de floração. Possuem baixo sincronismo de florescimento entre os indivíduos e poucas inflorescências/indivíduo, com poucas flores por dia, em intervalos esporádicos e curtos, através de semanas ou de longos períodos, usualmente meses (Gentry 1974b).

O padrão "estacionário modificado" foi encontrado por Gentry (1974b), no Panamá e Equador, em várias espécies dos gêneros *Anemopaegma*, *Adenocalymma*, *Stizophyllum* e *Pithecoctenium*. A grande maioria das observações sobre os padrões fenológicos de floração das espécies do presente trabalho coincidem com os encontrados por Gentry (1974a,b), para outras espécies destes gêneros. A única exceção refere-se à *Amphilophium* spp. (*A. paniculatum* (L.) H.B.K. e *A. pannosum* (DC.) Bur. & Schum.), que nas avaliações de Gentry (1974b) são classificadas como "estacionárias modificadas". Aqui o padrão de floração de *Amphilophium vauthieri* foi à semelhança de "cornucópia". Contudo, esta espécie produziu menos inflorescências, e conseqüentemente menos flores, do que as demais espécies desse padrão. Assim, é possível que

em condições de regime pluviométrico tão determinado, como na região sudeste do Brasil, esta espécie reduza seus períodos de floração e comporte-se aparentemente como "cornucópia". Entretanto, observando-se detalhadamente os dados de Gentry (1974a,b; 1976, 1990), nota-se que algumas espécies de um mesmo gênero, podem apresentar diferentes padrões de floração.

Segundo Gentry (1974a,b), as florações "estacionárias" e "estacionárias modificadas" são estrategicamente vantajosas para as espécies que utilizam polinizadores com padrões de forrageamento designados como "trap-liners" por Janzen (1971), que tendo "aprendido" a localização de uma certa planta em flor, passam a visitá-la todo dia, como parte de uma seqüência, ou rota de coleta. Além desse aspecto, as plantas com florescimento "estacionário" gastam menos energia do que as "cornucópias", para produzir suas flores (Gentry 1974b), o que seria favorecido pela seleção de conservação da energia para a reprodução (cf. Heinrich & Raven 1972).

Estudos sobre a fenologia do florescimento sugerem que os diferentes padrões têm evoluído como resposta à várias pressões seletivas, tais como competição por polinizadores, interespecífica (Levin & Anderson 1970, Mosquin 1971, Gentry 1974a, Pleasants 1980, Campbell & Motten 1985) e intraespecífica (Zimmerman 1980, 1984), entre outras. Contudo, além dos padrões de floração, diversas estratégias adaptativas, tais como as características morfológicas e

funcionais da flor, determinam como se dá a interação flor-polinizador.

#### 4.2. Morfologia floral.

As flores das Bignoniaceae estudadas apresentaram grande variação na espessura e forma dos seus cálices. Nas dez espécies foram encontrados desde cálices finos, como os de *Stizophyllum perforatum* (não justaposto à corola, do tipo inflado) e *Arrabidaea selloi* (justaposto à corola, do tipo campanulado), até cálices grossos, como os de *Amphilophium vauthieri* (justaposto à corola, com "colarinho" e lacínios reflexos) e *Pithecoctenium crucigerum* (que também é justaposto à corola, mas é cupular e truncado).

O significado adaptativo dos cálices pode estar relacionado à proteção do ovário e do néctar contra pilhadores que, ao perfurá-los, poderiam danificar o gineceu, além de utilizarem a recompensa floral destinada aos polinizadores. Assim, cálices espessos como os de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum* (espécies que apresentaram maior número de óvulos e néctar em maior quantidade e concentração), não favoreceram o acesso dos pilhadores e eventuais danos ao ovário. O cálice de *Stizophyllum perforatum* apresentou outra estratégia de proteção. Embora seja fino e possa ser facilmente perfurado, é do tipo inflado, formando um amplo espaço entre ele e a corola, evitando que diversos pilhadores tivessem acesso ao

néctar. Desta forma, essa estratégia funcionou como uma "barreira" para os pilhadores que, aparentemente, foi tão eficiente quanto um cálice espesso.

Em Bignoniaceae a morfologia dos cálices apresenta grande diversidade de formas e é considerada como importante caráter taxonômico (Sandwith & Hunt 1974, Gentry 1980). Sendo que alguns dos seus tipos morfológicos de cálices conferem grande proteção contra a pilhagem de néctar (Gentry 1974b, 1990), o que já é bem conhecido também para as flores de muitas outras famílias (Pijl 1954, 1960).

A morfologia básica das flores das dez espécies estudadas, pode ser classificada como do tipo "goela" (Faegri & Pijl 1980), com algumas modificações, aqui sugeridas, no caso das flores de *Amphilophium vauthieri* ("goela fechada"), *Lundia obliqua* ("goela ressupinada") e *Stizophyllum perforatum* ("goela plissada"). Na classificação dos tipos morfológicos descritos por Gentry (1974b), existem oito tipos florais em Bignoniaceae, sendo cada um deles associado à uma determinada síndrome de polinização e um padrão de floração.

Desses tipos, quatro foram os que mais se aproximaram da morfologia das flores estudadas, seus padrões de floração e respectivas síndromes de polinização, para oito das espécies: tipo "Anemopaegma" (para *Anemopaegma chamberlaynii*, *Adenocalymma bracteatum*, *A. marginatum*, *Arrabidaea triplinervia* e *A. selloi*); tipo "Amphilophium" (em *Amphilophium vauthieri*, com uma modificação); tipo

"*Cydista*" (para *Arrabidaea samydoides*) e tipo "*Pithecoctenium*" (em *Pithecoctenium crucigerum*).

Assim, para descrição das outras duas espécies, propõe-se a criação de dois tipos: 1 - tipo "*Stizophyllum*", como uma modificação do tipo "*Cydista*" de Gentry (1974b), para caracterização das flores de *Stizophyllum perforatum*, incluindo as borboletas na descrição da sua síndrome de polinização e caracterizando, na parte morfológica, as profundas invaginações das fendas da corola, que formam um tubo floral que aqui é denominado de "goela plissada". 2 - tipo "*Lundia*", para caracterização de suas flores, baseando-se principalmente na ausência de nectário e na sua ressupinação, o que não é descrito em nenhum dos tipos de Gentry (1974b).

Além da criação desses dois tipos, propõe-se uma modificação na descrição do tipo "*Amphilophium*" contribuindo para a caracterização morfológica da sua flor, de "pseudo-cleistogâmica" (Gentry 1974b) para "goela fechada", que parece ser mais adequado para descrevê-la.

Na relação entre os tipos morfológicos e fenológicos, os dados do presente trabalho coincidem totalmente com os de Gentry (1974b) para as espécies de *Anemopaegma*, *Adenocalymma* e *Arrabidaea*.

Yanagizawa (1983), que estudou a biologia floral de *Arrabidaea samydoides* e *A. triplinervia*, classificou essas duas espécies como "*Anemopaegma*", argumentando que esse tipo possui "corola de textura membranácea e delicada, com a

entrada do tubo aberta e anteras inclusas, características estas que refletem adaptações à melitofilia". Tais comentários são perfeitamente aceitos para as flores de *A. triplinervia*. Contudo, para *A. samydoides* eles são discordantes, porque as flores dessa espécie não possuem a entrada do tubo aberta como em *A. triplinervia*. O tipo "*Cydista*", aqui utilizado para classificar *A. samydoides*, apresenta as mesmas características do tipo "*Anemopaegma*" e acrescenta que o tubo da corola é comprimido dorsalmente. Esta compressão pode ser observada na Fig. 20 A-B (pág. 49). Compare também com a abertura do tubo de *A. triplinervia* na Fig. 19 C-D (pág. 48).

As dobras longitudinais na região inferior das corolas em nove espécies (com exceção de *Lundia obliqua*), assim como o estreitamento gradual do tubo, parecem ser características morfológicas que favorecem ou promovem uma certa pressão das anteras e estigma contra a região dorsal dos visitantes, promovendo a polinização nototribica (Yanagizawa 1983).

Além desses aspectos de compressão da corola e localização das dobras longitudinais, outros, tais como a distribuição espacial dos estames e do gineceu, conferem às flores estudadas uma marcante simetria bilateral. A modificação de um estame em estaminódio, nesta família, também é reconhecida como uma das características que contribuíram para evolução da zigomorfia nas suas flores (Jain & Singh 1979). Nas Bignoniaceae estudadas, a simetria zigomorfa, a corola tubular e a plataforma de pouso

encontrada na maioria das espécies, foram atributos florais que orientaram como os visitantes teriam acesso legítimo ao néctar. Essas características florais também foram encontradas em *Arrabidaea* spp. e *Jacaranda* spp. (Yanagizawa 1983) e em *Jacaranda caroba* (Vieira *et al.*, no prelo). Segundo Stebbins (1970) e Leppik (1974), as flores que apresentam estes atributos morfológicos possuem um mecanismo de polinização altamente especializado.

Outro tipo de orientação para o acesso ao néctar pelos visitantes é encontrado nos guias florais, que podem ser olfativos, visuais ou estruturais (Kevan 1978). No presente trabalho foi observado que a fenda central da região inferior da corola, resultante das dobras longitudinais, apresenta as características de um guia do tipo estrutural, servindo como "guia de língua" para as abelhas e borboletas. Esse guia de língua é muito evidente em *Stizophyllum perforatum*. Guias desse tipo também foram encontrados em espécies de *Arrabidaea* e *Jacaranda* (Yanagizawa 1983).

#### 4.3. Biologia floral.

De um modo geral, os atributos florais de zigomorfia, presença de odor, cores diversas, plataforma de pouso, antese diurna, guias de néctar e néctar abrigado na base do tubo da corola, estão associados à síndrome de melitofilia (Faegri & Pijl 1980).

Com exceção de *Lundia obliqua* e *Stizophyllum perforatum*, as flores das demais espécies estudadas apresentaram todos estes atributos, podendo ser caracterizadas como melitófilas. A flor de *Stizophyllum perforatum* apresentou a corola praticamente dividida em três compartimentos, com um canal central estreito e longo, à semelhança de um tubo característico de flores psicófilas (veja Faegri & Pijl 1980). Todavia, segundo Wyatt (1983), as flores psicófilas são eretas e geralmente actinomorfas, ao passo que as de *S. perforatum* são pendentes e zigomorfas. Assim, estas flores não de adequam totalmente aos atributos das síndromes de melitofilia e psicofilia. A flor de *Lundia obliqua* que não apresentou néctar, tampouco guias de néctar evidentes, também não se enquadra bem em nenhuma das síndromes descritas.

Segundo Gentry (1990), as espécies de *Stizophyllum* e *Lundia* estão adaptadas para melitofilia, na sua maioria, sendo citada apenas uma espécie ornitófila em *Lundia*.

S. Vogel (comunicação pessoal, 1991), em estudos na restiga de Maricá, RJ., observou que *Lundia cordata* P. DC. apresentava flores vermelhas e néctar, com estames exertos, como uma flor tipicamente ornitófila. Na Mata de Santa Genebra, Morellato (1991) encontrou *Lundia nitidula* DC., uma espécie de ocorrência rara que floresceu em fevereiro, que produzia néctar e apresentava abelhas como polinizadoras. Neste mesmo trabalho, Morellato (1991) cita que observou abelhas polinizando *Lundia obliqua* que oferecia néctar como

recurso. Em uma discussão posterior, L. P. Morellato (comunicação pessoal, 1991) esclareceu que tal informação deve ter sido um erro na redação de seu trabalho.

Faegri & Pijl (1980) ressaltam que todas as síndromes de polinização devem ser avaliadas como hipóteses que necessitam averiguações, sendo que as exceções são numerosas.

Quanto às exceções, muitas controvérsias têm sido registradas na literatura, tais como as observações de Chase & Raven (1975), de visitas de maripôsas às flores de *Aquilegia formosa* (Ranunculaceae), que são vermelhas e haviam sido descritas como exclusivamente ornitófilas. Um desses casos ocorre com *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae), que Gentry (1990) cita como tipicamente adaptadas para melitofilia, apesar de Stephenson & Thomas (1977) terem observado que suas flores são polinizadas tanto por abelhas (de dia), como por maripôsas (à noite).

Segundo Gentry (1974b), as Bignoniaceae polinizadas por abelhas pertencem a cinco categorias de síndromes de polinização que são estreitamente correlacionadas com os tipos morfológicos e fenológicos. Desta forma, oito das espécies aqui estudadas pertenceriam às seguintes categorias de melitofilia de Gentry (1974b):

1- "Flores para abelhas, com fauce aberta" ("Open-mouthed, bee flowers") - para os tipos "*Anemopaegma*", "cornucópia" ou "estacionário modificada" que correspondem a *Anemopaegma chamberlaynii*, *Adenocalymma bracteatum*, *A.*

*marginatum*, *Arrabidaea triplinervia* e *A. selloi* do presente estudo.

2- "Flores para abelhas, comprimidas dorsalmente" ("Dorsally compressed bee flowers") - para o tipo "*Cydista*", podendo apresentar diferentes padrões de floração, que é aqui proposto com modificações para *Arrabidaea samydoides*, como "cornucópia".

3- "Flores para Xilócopas" ("Xylocopid flowers") - para os tipos "*Pithecoctenium*" e "estacionário modificada", que aqui ocorreu em *Pithecoctenium crucigerum*.

4- "Flores pseudocleistogâmicas" ("Pseudocleistogamous flowers") - para os tipos "*Amphilophium*" e "estacionário modificada", que no presente trabalho se refere a *Amphilophium vauthieri*, com padrão semelhante à "cornucópia", sendo também proposto "goela fechada" para essa espécie.

As duas espécies, *Stizophyllum perforatum* e *Lundia obliqua*, não se enquadram nestas síndromes de melitofilia de Gentry (1974b). As flores de *S. perforatum*, que foram polinizadas por borboletas, também não se adequam totalmente à 5ª categoria de melitofilia de Gentry (1974b), "flores para abelhas e borboletas" ("bee/butterfly flowers"), em relação ao pequeno tamanho das flores dessa síndrome (como em *Tynanthus* sp.). Segundo as demais categorias de síndromes de polinização de Gentry (1974b), não há uma exclusiva para psicofilia em Bignoniaceae. Observando-se a estrutura floral de *S. perforatum*, no presente trabalho, nota-se que é

possível a sua polinização por abelhas de pequeno porte e língua longa, como Euglossini, contudo não foram observadas visitas por nenhum tipo de abelha às suas flores.

A classificação das flores de *Lundia obliqua* em uma das síndromes é mais complexa. Sua corola com coloração púrpura no interior e rosa externamente, lhe confere tons avermelhados, aos olhos humanos. Além disso, esta espécie apresentou um tubo longo e estreito, com emissão de odor quase imperceptível. Esses atributos, além da zigomorfia, poderiam caracterizá-la como uma flor ornitófila (Faegri & Pijl 1980), exceto pela posição das anteras e ausência de néctar.

Em Bignoniaceae existem vários relatos de flores miméticas (Gentry 1974a, 1976; Opler *et al.* 1976; Frankie *et al.* 1983), onde uma determinada espécie, geralmente arbórea e abundante, floresce com um dos padrões que exhibe muitas flores, e na seqüência ou simultaneamente, outra espécie, geralmente trepadeira e rara, floresce com poucas flores que são extremamente parecidas com as anteriores e apresentam a mesma síndrome de polinização, mas geralmente não produzem néctar. Desta forma, é possível que alguns visitantes inexperientes visitem essas flores sem néctar por engano e as polinizem.

Em discussões com S. Vogel (comunicação pessoal, 1991), questionou-se se as flores de *L. obliqua* não seriam um caso de mimetismo de uma flor melitófila, ou até ornitófila. Se mimetismo floral é o caso de *L. obliqua*, alguns aspectos

ainda devem ser esclarecidos. O seu padrão de floração não é semelhante ao descrito por Gentry (1974a, 1976) para mímicos. Essa trepadeira era frequente na Mata de Sta. Genebra (Morellato 1991), produziu muitas flores/indivíduo ("cornucópia") e, caso a espécie modelo seja abundante e produza ainda mais flores, parece que ela não estava presente na Mata. Nas observações das espécies que floresceram anterior e simultaneamente à *Lundia obliqua*, não foram encontradas flores semelhantes. A ausência do modelo acarreta também um problema adicional: como o polinizador visitaria essas flores sem néctar não tendo tido contato com as flores do modelo para "aprender". Além desses aspectos, a Mata de Santa Genebra é um fragmento florestal, com uma longa história de perturbação, o que pode descaracterizar relações modelo/mímico. O caso de *Lundia obliqua* parece revelar os efeitos dessa fragmentação. Existem indícios de que, em áreas florestais desse tipo, pequenas e isoladas, a baixa heterogeneidade de habitats não suporta muitas populações de polinizadores ao longo do ano (veja Bawa 1990). Entretanto, *L. obliqua* necessita ainda mais estudos para fornecer dados conclusivos.

Nas dez espécies estudadas, a disposição das inflorescências, expostas, apresentando flores eretas ou pendentes, é considerado caráter importante para os visitantes, facilitando o acesso às flores. Além disso, as cores creme ou amarelas, ou ainda de diferentes matizes de púrpura ou magenta, encontradas nas flores destas espécies,

são reconhecidamente atraentes para abelhas (Proctor & Yeo 1975; Kevan 1979; Faegri & Pijl 1980), atuando como sinalização à longa distância (Faegri & Pijl 1980; Kevan 1983). A cor púrpura, como das flores de *Stizophyllum perforatum*, também é citada como atraente para borboletas (Faegri & Pijl 1980; Richards 1986).

As flores de *Lundia obliqua*, que em alguns indivíduos ficavam emaranhadas com as de *Arrabidaea triplinervia*, formavam grandes "manchas" atrativas. Entretanto, nenhum dos visitantes de *A. triplinervia* foi observado visitando as flores de *L. obliqua*.

Os odores agradáveis e adocicados, como os encontrados nas flores de *Adenocalymma bracteatum*, *Adenocalymma marginatum*, *Amphilophium vauthieri*, *Arrabidaea samydoides* e *Arrabidaea selloi*, e o odor suave e cítrico das flores de *Arrabidaea triplinervia* e *Lundia obliqua*, podem ser considerados atributos de melitofilia (Faegri & Pijl 1980; Wyatt 1983). Enquanto a fragância balsâmica de *Stizophyllum perforatum* coincide com o odor encontrado em flores psicófilas (Faegri & Pijl 1980).

As flores de *Pithecoctenium crucigerum* e *Anemopaegma chamberlaynii*, apresentaram odores desagradáveis, levemente amargo e semelhante à suor humano, respectivamente, que não pertencem à essas duas categorias de síndromes. Entretanto, Williams (1983) e Richards (1986) ressaltaram que a identificação das fragâncias florais tem sido realizada segundo o olfato humano e que, apesar dos estudos recentes

que utilizam técnicas sofisticadas de cromatografia gasosa, muito pouco ainda é conhecido sobre a química dos odores e sua relação com os órgãos sensoriais dos visitantes florais. Desta forma, talvez a intensidade dos odores emitidos pelas flores de *Pithecoctenium crucigerum* e *Anemopaegma chamberlaynii* seja desagradável para o olfato humano, mas não para os receptores das suas abelhas polinizadoras.

Segundo Williams (1983) existem vários casos de compostos repelentes e/ou bloqueadores dos receptores dos insetos que, quando presentes na fragância floral, dificultam ou mesmo eliminam a atratividade da flor. Assim, o odor emitido pelas flores de *L. obliqua* talvez deva ser analisado quimicamente, para averiguações sobre compostos repelentes. Tal aspecto é ressaltado porque, nas observações dos visitantes, era comum ver que diferentes abelhas (*Apis mellifera*, *Centris* spp., *Bombus* spp.), "evitavam" as flores de *L. obliqua*. Ou seja, à alguns centímetros da flor, as abelhas mudavam o sentido do vôo e se afastavam da planta. Esse comportamento também foi observado para os visitantes das flores de *Arrabidaea triplinervia*, que "evitavam" as flores de *L. obliqua* quando as inflorescências dessas duas espécies ocorriam entremeadas.

Além das cores e emissão de odores, outro atributo floral importante na determinação das síndromes de melitofilia e psicofilia é a quantidade de néctar (Faegri & Pijl 1980).

A quantidade de néctar produzida por oito das espécies estudadas (*Adenocalymma bracteatum*, *Adenocalymma marginatum*, *Amphilophium vauthieri*, *Anemopaegma chamberlaynii*, *Arrabidaea samydoides*, *Arrabidaea triplinervia*, *Pithecoctenium crucigerum* e *Stizophyllum perforatum*), pode ser considerada próxima à encontrada por Opler (1983), de  $9,75 \pm 18,96 \mu\text{l}$ , em 19 espécies melitófilas na Costa Rica, cujas flores eram adaptadas para polinização por abelhas grandes. Em relação à quantidade de néctar, as flores de *Arrabidaea selloi* indicam adaptações para abelhas pequenas e vespas (veja Opler 1983).

As flores de *Stizophyllum perforatum*, que no presente estudo foram polinizadas por borboletas, apresentaram volume de néctar ( $6,1 \mu\text{l}$ ) muito superior ao das flores psicófilas ( $0,93 \pm 0,86$ ) observadas por Opler (1983).

Yanagizawa (1983), quando estudou a biologia floral de *Arrabidaea samydoides* e *A. triplinervia*, quantificou a produção de néctar dessas espécies indicando que era abundante em *A. samydoides* e pouco abundante a abundante em *A. triplinervia*, ressaltando que nas duas espécies a maior quantidade de néctar encontrada foi em flores recém-abertas. Esses dados dificultam comparações precisas, entretanto, no presente trabalho, *Arrabidaea triplinervia* apresentou néctar mais abundante ( $8,8 \mu\text{l}$ ) do que *Arrabidaea samydoides* ( $4,0 \mu\text{l}$ ). Esses dados indicam que, como já é conhecido, a quantidade de néctar produzida pelas flores pode variar significativamente entre flores de um mesmo indivíduo (Cruden

1976; Opler 1983; Vogel 1983), de indivíduos diferentes (Heinrich 1975; Vogel 1983), e sob diferentes condições ambientais (Faegri & Pijl 1980; Opler 1983).

A concentração de açúcares do néctar das flores das nove espécies nectaríferas variou de 9,5 a 35,1%, próxima da faixa de 10 a 75% que, segundo Kevan & Baker (1983), caracteriza flores zigomorfas que são polinizadas por abelhas de língua longa.

A concentração do néctar de 21,7%, em *Arrabidaea triplinervia*, no presente trabalho, foi similar a encontrada por Yanagizawa (1983), de 19 a 20%. Entretanto, as flores de *A. samydoides* observadas por Yanagizawa (1983) apresentaram concentrações mais altas (19 a 21%) do que as estudadas na Mata de Santa Genebra (16,1%).

Da mesma forma que a quantidade de néctar, a concentração de açúcares pode variar entre o mesmo e diferentes indivíduos, como também ao longo dia (Faegri & Pijl 1980; Kevan & Baker 1983).

As Bignoniaceae nectaríferas estudadas apresentaram, na parte basal da corola, uma constricção pouco acima do nectário, delimitando a "câmara nectarífera". Segundo Corbet (1978), este tipo de morfologia floral reduz os efeitos de insolação e/ou umidade, que poderiam afetar significativamente a quantidade e a concentração de açúcares do néctar durante a vida da flor. Além disso, o cálice espesso, da maioria das espécies estudadas, pode ter contribuído para essa proteção.

Além desses aspectos morfológicos, essas flores, com exceção de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*, apresentaram néctar disponível para os visitantes somente no dia da antese. Essa estratégia de apresentação de néctar por um tempo relativamente pequeno (24 horas) também foi encontrada em *Campsis radicans* (Bignoniaceae) por Bertin (1982a), e pode estar relacionada à proteção contra pilhagem. Tal relação parece se acentuar com o fato de que justamente as flores que investiram maior proteção ao néctar, com corolas e cálices mais espessos (*Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*), foram as únicas que continuaram a produzi-lo após 24h. da antese. Maiores detalhes sobre as interações entre flores e pilhadores de néctar serão discutidos no item 4.6.

As flores de *A. vauthieri* e *P. crucigerum* foram as únicas das dez espécies que alteraram suas colorações visivelmente, no processo de senescência, a partir do segundo dia, quando a produção de néctar foi reduzida. Nesses dois casos não foram observadas visitas às flores após 24h. da antese.

Muitos estudos têm sido realizados para determinar as causas das mudanças de coloração nas flores, tais como os de Gottsberger (1971), Barrows (1976, 1977), Kevan (1978) e Casper & La Pine (1984). Entre eles, o de Gottsberger (1971) avaliou as alterações dos pigmentos florais em *Malvaviscus arboreus* Cav., cuja corola apresentava variações de intensidade de vermelho durante a vida da flor. Nesse estudo

Gottsberger (1971) concluiu que dois compostos de antocianinas desapareciam das pétalas dessa Malvaceae quando suas flores iniciavam a produção de néctar.

Para os casos das Bignoniaceae *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*, são necessárias avaliações sobre quais são os compostos dos seus pigmentos florais e como eles variam durante a vida da flor. Entretanto, é possível que a mudança de coloração aqui encontrada, ao contrário do que foi registrado por Gottsberger (1971) para *Malvaviscus arboreus*, seja um indicativo do fim da produção de néctar.

Em *Pachyptera hymenaea* (DC.) A. Gentry, Bignoniaceae, as flores permanecem abertas por três dias após a antese e, a partir do segundo dia alteram sua coloração de "lavanda" escura para clara, não apresentando mais pólen e com pouco néctar (Barrows 1977). Segundo J. Semir (comunicação pessoal, 1992), também ocorrem alterações na coloração do manacá *Brunfelsia* sp. (Solanaceae), e do manacá da serra, *Tibouchina mutabilis* (Melastomataceae), quando as flores não apresentam mais recursos disponíveis. Mudanças de cor ao longo da vida da flor, em diversas famílias (Boraginaceae, Malvaceae, Polemoniaceae, Convolvulaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae, Fabaceae e outras), é um fenômeno bem conhecido (Kevan 1983).

Apesar de terem poucos registros sobre as mudanças de coloração das flores de Bignoniaceae, é possível que no caso de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum* ocorra um processo onde, segundo Vogel (1983), as alterações das

cores das corolas sinalizam o fim da antese aos visitantes (indicando, no caso das bignoniáceas, o término da produção de néctar) e, apesar das flores assim marcadas não serem mais visitadas, sua permanência na planta contribui, durante algum tempo, com a atratividade da inflorescência e da planta como um todo.

O processo de alteração das cores das corolas, após o término da receptividade do estigma em *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*, indica que essa mudança floral pode ter sido induzida pela perda da viabilidade da flor que, segundo Gori (1983), caracteriza um dos três padrões temporais de mudanças florais, ou seja, "mudança não induzida por polinizador". Na descrição desse padrão, Gori (1983) relata que as mudanças florais ocorrem em um determinado período fixo, após a antese, que geralmente corresponde ao fim da viabilidade floral (viabilidade do pólen ou receptividade do estigma) sendo que, após essas mudanças, as flores são mantidas na planta até à senescência.

Todas as características desse padrão coincidem com as encontradas durante a vida das flores de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*. As flores das demais espécies de Bignoniaceae, segundo as descrições de Gori (1983), apresentam o padrão de "senescência simples".

O significado adaptativo da ocorrência de mudanças florais não induzidas pelo polinizador, como no caso das flores de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium*

*crucigerum*, parece estar relacionado a processos seletivos e poderia ser explicado através de duas hipóteses de Gori (1983): eficiência no forrageamento do polinizador e eficiência da polinização. A primeira hipótese considera que as mudanças florais que sinalizam as flores sem recompensa (néctar, no caso) estariam maximizando o tempo que o polinizador permaneceria na planta visitando as flores com recompensa, resultando em uma alta taxa de recursos adquiridos pelo polinizador. Na segunda hipótese, devido ao reconhecimento da sinalização floral pelo polinizador, as visitas seriam realizadas somente em flores viáveis e receptivas, evitando o desperdício de pólen em flores inviáveis ou, até mesmo, já polinizadas. Desta forma, nos dois casos ocorreria aumento na aptidão ("fitness") da planta.

O mesmo autor sugeriu uma série de experimentos para testar as hipóteses acima, que não são mutuamente exclusivas. Apesar de não terem sido realizados tais experimentos no presente trabalho, existem evidências circunstanciais de que essas hipóteses possam ser aplicadas para os dois casos de mudanças florais encontrados. Tanto nas flores de *Amphilophium vauthieri* como nas de *Pithecoctenium crucigerum*, nenhuma visita foi observada após as mudanças de coloração das corolas. Portanto, é provável que as suas abelhas polinizadoras reconheçam essa sinalização floral e, por isso, visitem somente as flores

com néctar e, por sua vez, não desperdiçariam pólen em flores não receptivas.

No presente trabalho, além do registro dos guias-de-néctar "visíveis", foi realizado um estudo sobre as flores em ultravioleta (UV), que é "invisível" aos olhos humanos e perceptível para a visão dos insetos (Kevan 1978, 1983). Um aspecto interessante das flores nectaríferas polinizadas por insetos é a orientação à curta distância promovida pelos guias-de-néctar visuais, que auxiliam os visitantes na localização desse recurso (Kevan 1978, 1983). Segundo Kevan (1978) esses guias podem ser observados e classificados tanto no espectro visível à visão humana, como no espectro da visão do inseto.

No espectro visível para os humanos, as flores das três espécies de *Arrabidaea* foram as que apresentaram guias-de-néctar mais evidentes e as de *Stizophyllum perforatum* e *Lundia obliqua* os menos evidentes. Sob UV as flores das dez espécies apresentaram seis diferentes padrões (Tab. 5, pág. 47) e alguns guias-de-néctar para visão humana não foram mais observados, enquanto outros surgiram, como por exemplo os das flores de *Anemopaegma chamberlaynii* e *Pithecoctenium crucigerum*.

Em *Arrabidaea selloi*, padrão 1, os guias visíveis foram substituídos por alta reflexão de UV nos tricomas (que eram transparentes e "invisíveis" aos olhos humanos), anteras e estigma. Esse mesmo padrão foi encontrado em *Anemopaegma*

*chamberlaynii* (veja Fig. 19-A-B, pág 51, como exemplo do padrão 1).

Um padrão semelhante, com reflexão nos tricomas, tal como em *Arrabidaea selloi* e *Anemopaegma chamberlaynii*, também foi encontrado nas flores de *Limnanthes* spp. (Limnanthaceae) por Parker (1980, *apud* Kevan 1983). Estigmas e anteras refletindo UV também foram observados em diversas espécies de outras famílias (Silberglied 1979), assim como existem relatos de reflexão de UV pelo pólen e pelo néctar (Kevan 1976).

*Arrabidaea triplinervia*, padrão 2, foi a única espécie do gênero cuja corola apresentou somente absorção de UV no interior do tubo da corola, o que camuflou os guias visíveis para a visão humana (Figs. 19-C-D, pág. 48). Em estudos com orquídeas, Thein (1971, *apud* Kevan 1978) também observou que em algumas flores, os guias-de-néctar visíveis "desapareciam" sob luz ultravioleta.

*Amphilophium vauthieri*, padrão 4, não apresentou guias-de-néctar tanto em luz visível como em UV. Sua flor do tipo "goela fechada" apresentou o mesmo padrão de UV encontrado externamente no tubo da corola de *Pithecoctenium crucigerum*. Entretanto, internamente, a corola de *P. crucigerum* apresentou faixas de reflexão de diferentes intensidades, caracterizando um tipo de guia-de-néctar (Fig. 20-C-D, pág. 49). Segundo Silberglied (1979), os guias que alternam reflexão-absorção ou diferentes intensidades de reflexão de UV (como os padrões 3 e 4 aqui citados), são os mais

comumente encontrados nas flores polinizadas por insetos. Guias-de-néctar visíveis somente em UV, como em *Pithecoctenium crucigerum*, também foram observados, somente após análise fotográfica, em várias espécies de outras famílias (Kevan 1978).

As flores de *Adenocalymma bracteatum* e *A. marginatum* apresentaram o mesmo padrão em UV, n° 5 (como exemplo, Fig. 21-A-B, pág. 50), sem guias de néctar aparentes, tanto em UV, como em luz visível.

Em *Lundia obliqua* ocorreu o mais alto padrão de reflexão de UV (i.e., o maior contraste entre a flor e a folhagem), n° 6, das dez Bignoniaceae (Fig. 21-C-D, pág. 50). Seus guias-de-néctar permaneceram, com pouca evidência, à semelhança dos observados em luz visível.

Tanto nas flores de *Adenocalymma bracteatum* e *A. marginatum* (padrão 5), como nas de *Lundia obliqua* (padrão 6), os lobos da corola refletiram UV, enquanto o interior do tubo absorveu esse comprimento de onda. Tais padrões, com o centro da flor absorvendo UV (escuro) e as bordas com reflexões médias e altas (claro), apesar de não caracterizarem guias-de-néctar, são considerados padrões de UV típicos, tanto que, para as flores da Europa Central, de diversas famílias, Rosen & Barthlott (1991) citaram esse padrão como o modelo mais comumente encontrado entre as 832 espécies estudadas.

Todas as análises com cloreto de ferro coincidiram com as fotográficas quando ocorria somente absorção de UV em uma

dada área de tecido floral. As regiões das flores que apresentaram absorção foram as mesmas, porém a técnica não foi suficientemente refinada. As áreas florais que, fotograficamente, apresentaram baixa reflexão ou alternaram reflexão e absorção (i.e., guias-de-néctar em UV), ficaram camufladas pela reação química, apresentando absorção generalizada ou não corando (o que deveria indicar que não absorve UV).

Green & Bohart (1975) também tiveram problemas quando utilizaram cloreto de ferro na determinação de padrões de UV nas flores de *Astragalus utahensis* (Torr.) Torr. & Gray e *A. cibarius* Sheld. (Leguminosae). Esses autores concluíram que são necessários equipamentos refinados, tais como os utilizados em vídeo e análise fotográfica, para indicação de guias-de-néctar em UV.

No presente trabalho, as análises de fluorescência, em câmara de UV, também não coincidiram totalmente com as fotográficas (compare as Tabelas 5 e 6, págs. 47 e 51, respectivamente). Entretanto, as diferenças foram menores do que as encontradas com cloreto de ferro e só ocorreram na determinação da intensidade da reflexão de UV. *Adenocalymma bracteatum* e *A. marginatum*, não fluoresceram nos lobos da corola (e haviam apresentado reflexão média nas fotos). Também não houve fluorescência na grande maioria das outras estruturas florais, tanto em *A. marginatum* como nas demais espécies que, fotograficamente, apresentaram reflexão média ou baixa.

Segundo Eisner *et al.* (1973), essa técnica foi testada em flores herborizadas, que mantiveram os padrões de fluorescência de quando eram vivas, fluorescendo em locais que refletiam UV e ficando escuras onde absorviam esse comprimento de onda. Entretanto, esses autores não fazem nenhum comentário sobre a intensidade da reflexão em relação à fluorescência.

No presente trabalho a câmara de UV utilizada revelou-se funcional somente para indicar áreas florais que apresentam alta reflexão sob essa luz. Silberglied (1976) comentou que o fenômeno de fluorescência pode ser usado para "traduzir" UV em luz visível, e que isso ocorre quando os compostos fluorescentes de uma determinada estrutura recebem uma radiação de alta energia (UV) e emitem radiação de baixa energia (nesse caso, luz visível). Entretanto, somente com a interferência de lentes ópticas adequadas é possível observar a intensidade da reflexão que foi convertida em fluorescência (Kodak 1972; Silberglied 1976).

Na literatura especializada muito tem sido discutido sobre a visão dos insetos, os padrões de reflexão e absorção de UV encontrados nas flores (Horovitz & Cohen 1972; Jones & Buchmann 1974; Frohlich 1976; Kevan 1978, 1983; Silberglied 1979; Kevan & Baker 1983; Douglas 1983; Vogel 1983; Rosen & Barthlott 1991) e, especialmente, as dificuldades de interpretação do material fotografado em UV (Kevan *et al.* 1973, Kevan 1979; McCrea & Levy 1983).

No presente trabalho, por uma série de dificuldades técnicas, não foi possível a inclusão de uma escala de cinza calibrada, a ser fotografada simultaneamente com as flores, conforme sugestão de Kevan (1978, 1979). Para minimizar os possíveis problemas de interpretação, principalmente quanto à reflexão de UV, utilizou-se uma única fonte de luz, com a mesma intensidade (lux), e os negativos foram avaliados segundo sua densidade (Silberglied 1976). Segundo Vogel (comunicação pessoal, 1991), que analisou a maioria das fotos aqui apresentadas, não há dúvidas sobre as interpretações dos seus padrões de reflexão e absorção.

Entre todos os aspectos discutidos sobre UV, em várias publicações, os mais interessantes referem-se à importância inicial que foi dada aos padrões de reflexão-absorção, principalmente nas primeiras décadas do século (Silberglied 1976, 1979), e ao fato de que esses padrões, agora bem conhecidos, são apenas mais um atributo floral, tais como odor ou néctar, e que não atuam isoladamente na atração dos visitantes. Inclusive Kevan (1983) ressaltou que a única coisa de especial que UV tem, é que é invisível para os humanos.

Dessa forma, devido às propriedades da visão dos insetos (Jones & Buchmann 1974; Kevan 1978, 1983; Kevan & Baker 1983), as flores de *Arrabidaea selloi*, *Arrabidaea samydoides*, *Stizophyllum perforatum* e *Lundia obliqua*, provavelmente apresentaram uma "dupla" sinalização, com

guias-de-néctar tanto em UV como em outros comprimentos de onda visíveis (para os insetos e para os humanos).

Um dos aspectos interessantes dos seis padrões aqui estabelecidos foi a uniformidade encontrada nas folhas e ramos das dez espécies que, sob UV, apresentaram absorção (ou seja, preto na escala de cinza). Desta forma, a intensidade de reflexão dos lobos da corola determinou o contraste entre a flor e a folhagem. Sabe-se que, em situações onde a vegetação também reflete UV, os padrões de reflexão das flores ficam minimizados e até camuflados, dificultando sua localização pelos insetos (Gausman *et al.* 1975; Frohlich 1976).

Nesse aspecto, um fato intrigante refere-se ao mais alto padrão de contraste, encontrado nas flores de *Lundia obliqua*. Apesar dessa atração visual, suas flores não foram observadas sendo visitadas por agentes polinizadores. Tal fato vem reforçar as observações de que nenhum atributo floral atua isoladamente na atração do visitante (Kevan 1983).

#### 4.4. Sistema de reprodução.

##### 4.4.1. Grãos de pólen e óvulos.

*Arrabidaea triplinervia* foi a única espécie que apresentou, em algumas flores, uma antera reduzida no estamínulo, com pólen viável. Devido à posição do

estamínulo, na base da corola, é possível que algumas abelhas tocassem essa antera com o rostro, durante a tomada de néctar, recebendo uma pequena carga extra de pólen. Entretanto, devido à posição do estilete e o tamanho das abelhas polinizadoras, dificilmente os seus rostros contactariam os estigmas de outras flores. Além disso, são necessários dados sobre a proporção dessas flores em relação às demais, bem como análises sobre a eficiência da germinação e desenvolvimento de tubos polínicos, para o conhecimento sobre a efetiva contribuição desses grãos de pólen na reprodução de *A. triplinervia*.

Na análise dos resultados apresentados na Tabela 7 e Figura 22 (págs. 53 e 54, respectivamente), observa-se que ocorreu grande variação entre as quantidades de grãos de pólen e óvulos nas dez espécies. Entretanto estas quantidades não foram estatisticamente relacionadas (Fig. 22, pág. 54). Desta forma, um aspecto evidente foi de que flores menores, com cálices e corolas mais finos, apresentaram o menor número de óvulos (como em *Stizophyllum perforatum*) ou de pólen (*Arrabidaea selloi*), e as flores maiores, com cálices e corolas mais espessos, tinham também grandes quantidades de pólen e muitos óvulos (como em *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*), ou muito pólen (como em *Adenocalymma bracteatum*).

As flores de *A. vauthieri* e *P. crucigerum* foram as que exigiram, dos seus visitantes, um comportamento mais sofisticado para polinização. Desta forma, é possível que

nessas duas espécies o maior investimento em óvulos, com menos pólen, tenha ocorrido porque a polinização somente será efetuada por um certo grupo de abelhas especialistas, garantindo a eficiência na transferência do pólen. Principalmente em *Amphilophium vauthieri*, cujo pólen fica protegido pela corola fechada.

Na análise estatística das quantidades de grãos de pólen das anteras anteriores vs. anteras posteriores, foi obtida uma forte correlação entre as dez espécies (Fig. 23, pág. 57). Esta correlação indica que o investimento na quantidade de pólen era igual para as anteras anteriores e posteriores, na maioria das espécies (com exceção para *Arrabidaea selloi* e *Lundia obliqua*, que apresentaram mais pólen nas anteras anteriores).

A variação dessas quantidades de pólen entre as anteras, aliada às observações dos visitantes, sugere que as abelhas podem receber pólen no dorso, tanto de um par de anteras como de outro, ou ambos. Levando-se em conta que existem variações individuais entre o diâmetro torácico das abelhas aqui relatadas como polinizadoras (J.F.M. Camargo, comunicação pessoal, 1991), é possível que a disposição das anteras e o afunilamento do tubo da corola, permita a deposição de pólen tanto em abelhas menores (anteras posteriores), como maiores (anteras anteriores e posteriores).

Na comparação entre as razões pólen/óvulo encontradas para as dez espécies (Tab. 8, pág. 55) e as apresentadas por

Cruden (1977), como indicativas do sistema de reprodução, observa-se que sete das Bignoniaceae podem ser classificadas como autógamas, facultativas ou obrigatórias. Segundo a tabela de Cruden (1977), somente *Adenocalymma bracteatum*, *Adenocalymma marginatum* e *Stizophyllum perforatum*, teriam apresentado valores intermediários entre autogamia e xenogamia facultativa. Entretanto, a classificação baseada nessa tabela e os resultados dos experimentos de polinização no presente trabalho são discordantes. De acordo com essa classificação existe uma tendência entre as espécies vegetais à diminuírem a proporção pólen/óvulo (P/O) no sentido de xenogamia para autogamia (Cruden 1977). Nas espécies aqui estudadas, predominantemente xenógamas, a proporção P/O foi baixa e, pelo menos no que se refere à *Amphilophium vauthieri*, é possível que a baixa proporção seja devida à eficiência da transferência de pólen, e não à uma tendência para a autogamia. Parece razoável que uma espécie com morfologia floral tão especializada, oferecendo alta recompensa ao polinizador, tenha investido nessa estrutura para promover a xenogamia. De uma forma semelhante, essas observações também são pertinentes para as flores de *Pithecoctenium crucigerum*. Além disso, cabe ressaltar que nas avaliações de Cruden (1977), com ca. de 98 espécies, nenhuma Bignoniaceae foi amostrada, dificultando as comparações.

#### 4.4.2. Polinização.

A análise dos resultados dos experimentos de polinização (Tab. 9, págs. 58 e 59) revelou que oito das dez espécies estudadas desenvolveram frutos somente nos tratamentos de polinização cruzada e em condições naturais (controle). Dessas oito espécies, *Arrabidaea samydoides*, *A. selloi* e *Stizophyllum perforatum*, também iniciaram o desenvolvimento de alguns frutos, em autopolinizações manuais. Entretanto, todos esses frutos eram deformados e foram abortados. Duas espécies, *Amphilophium vauthieri* e *Lundia obliqua*, não apresentaram desenvolvimento de frutos, em nenhum dos tratamentos. Com exceção dessas duas espécies, os dados sobre o sistema de reprodução das Bignoniaceae aqui estudadas indicam que elas são auto-incompatíveis, alógamas, assim como a grande maioria das espécies neotropicais dessa família (Bawa 1974; Stephenson & Thomas 1977; Stephenson 1979, 1980; Bertin 1982a,b, 1985; Petersen *et al.* 1982; Frankie *et al.* 1983; Bullock 1985; Gibbs & Barros 1989; Gentry 1990).

Um aspecto interessante encontrado nos resultados do presente trabalho, foi que a produção de frutos no grupo das oito espécies acima citadas não diferiu estatisticamente, tanto por xenogamia como no grupo controle, quando comparada por experimento entre espécies. Entretanto, a quantidade de frutos produzidos em condições naturais pode ser considerada baixa. A grande maioria das espécies de Bignoniaceae

neotropicais é conhecida como produtora de muitas flores por inflorescência desenvolvendo, proporcionalmente, poucos frutos (Stephenson 1979, 1980, 1981; Bertin 1982a, 1986; Bawa & Webb 1984). Segundo Janzen (1977), as grandes árvores tropicais também apresentam uma baixa taxa de produção de fruto/flor (ca. 1 fruto por 100 a 500 flores).

As taxas de frutificação encontradas no presente trabalho, sob condições naturais (controle), que variaram de 5,0 a 9,3% nas oito espécies citadas, foram próximas às encontradas para *Arrabidaea samyroides* e *Jacaranda oxyphylla* Cham. (3%) por Yanagizawa (1983); para *Catalpa speciosa* (3,7 a 14,8%) por Stephenson (1979) e para *Campsis radicans* (4 e 11%, em dois anos consecutivos), por Bertin (1982a). Entretanto, para *Arrabidaea triplinervia* e *A. brachypoda*, Yanagizawa (1983) não obteve nenhum fruto nos experimentos controles.

Além das implicações de ocorrência de polinizadores adequados, a baixa produção de frutos em condições naturais em espécies auto-incompatíveis, deve ser analisada sob vários aspectos. Segundo Stephenson (1979) e Petersen *et al.* (1982), existe, em diferentes espécies de Bignoniaceae, a possibilidade de que o tamanho da inflorescência (i.e. quantidade de flores) tenha sido selecionado por outros fatores, além da capacidade de cada uma das flores produzir um fruto viável. Assim, ao apresentar muitas flores, a planta poderia selecionar a "qualidade" dos frutos a serem desenvolvidos, eliminando, por exemplo, flores polinizadas

com pólen inadequado ou com pouco pólen em relação ao número de óvulos.

Apesar dos fatores que limitam as taxas de produção de frutos em condições naturais, em espécies de Bignoniaceae auto-incompatíveis ainda não estarem bem definidos, o fato de que em polinizações manuais geralmente obtém-se maior frutificação já é bem conhecido, principalmente devido a eficiência na transferência de pólen (Stephenson 1981; Petersen *et al.* 1982).

Desta forma, para discussões conclusivas sobre a baixa produção de frutos em condições naturais, em relação à quantidade de flores, nas oito espécies do presente trabalho, as hipóteses formuladas por Stephenson (1979) sobre a seleção quantitativa e qualitativa de flores polinizadas (por inflorescência) que desenvolverão frutos, poderiam ser testadas.

Segundo Arroyo (1976), nas angiospermas tropicais que apresentam, simultaneamente, uma grande quantidade de flores receptivas, é provável que ocorram diferentes mecanismos de auto-incompatibilidade para evitar a produção de frutos em cruzamentos por geitonogamia.

O desenvolvimento de frutos por autopolinização manual, abortados no início do desenvolvimento, como ocorreu em *Arrabidaea samydoides*, *A. selloi* e *Stizophyllum perforatum*, parece indicar um mecanismo do tipo "auto-incompatibilidade de ação tardia" (*sensu* Seavey & Bawa 1986), onde o reconhecimento entre flores polinizadas com seu próprio

pólen, ou pólen de outros indivíduos, ocorre somente após os tubos polínicos terem atingido o ovário. Os casos de auto-incompatibilidade de ação tardia após a fertilização, como os aqui encontrados, são enigmáticos, e os detalhes sobre a forma de rejeição e de controle genético são ainda desconhecidos (Gibbs 1990a, b). As pesquisas nessa área, com Bignoniaceae, são relativamente recentes. Até à publicação do trabalho de Seavey & Bawa (1986) somente uma espécie dessa família, *Campsis radicans*, havia sido citada como uma das que provavelmente apresentava um mecanismo de auto-incompatibilidade tardia. Mais recentemente esse mecanismo também foi encontrado em *Tabebuia ochracea* e *T. caraiba* (Gibbs & Barros 1989) e em *Jacaranda caroba* (Vieira *et al.*, no prelo). Em estudos sobre uma comunidade vegetal de Cerrado, Oliveira & Gibbs (1990) encontraram auto-incompatibilidade na maioria das espécies lenhosas analisadas e, entre elas, muitas apresentavam auto-incompatibilidade tardia que, segundo esses autores, é um mecanismo frequente também em plantas florestais.

Todas as 108 flores de *Amphilophium vauthieri* utilizadas nos experimentos de polinização foram predadas por coleópteros. O ataque desses herbívoros florais (que será discutido no item 4.6.2.) impediu que o sistema de reprodução dessa bignoniácea fosse determinado, sendo que também não foram encontrados frutos em nenhum dos indivíduos, mesmo em flores não marcadas.

O fato de *Lundia obliqua* não ter apresentado frutos no grupo controle pode ser justificado pela ausência de visitantes polinizadores. Entretanto, quanto às demais flores dessa espécie, que nos diferentes tratamentos de polinização também não desenvolveram frutos, pouco se pôde concluir e vários aspectos ainda devem ser pesquisados. Um desses aspectos refere-se à total ausência de frutos dessa espécie, em centenas de flores observadas, nos 15 indivíduos acessíveis que ocorriam na Mata de Santa Genebra. O caso de *Lundia obliqua* parece revelar os efeitos da fragmentação dessa Mata, como já discutido anteriormente (veja Bawa 1990).

Morellato (1991) mostrou, na figura 11 de seu trabalho, que *Lundia obliqua* frutificou no período de julho a setembro nessa mesma Mata. Em uma discussão posterior, Morellato (comunicação pessoal, 1991) esclareceu que esse resultado provavelmente refere-se à dados de herbário de outras localidades e que, por engano, não ficou claro na redação de seu trabalho. H. F. Leitão Filho (comunicação pessoal, 1991), assim como nas observações do presente trabalho, também não encontrou frutos de *L. obliqua* nessa Mata, em vários anos de observações.

Em uma outra mata próxima, a cerca de 17 Km da área desse trabalho, localizada na Fazenda São Vicente, município de Campinas, L. C. Bernacci (comunicação pessoal, 1991) também não encontrou frutos em *L. obliqua*.

Uma possível explicação para a abundância de *L. obliqua* na Mata de Santa Genebra, pode ser a ocorrência de propagação vegetativa. Apesar dessa propagação não ter sido pesquisada no presente trabalho, são relatados muitos casos em lianas, especialmente na família Bignoniaceae, em que a propagação vegetativa ocorre, inclusive à partir de tocos dos caules que foram cortados por poda (Gentry 1978a; Putz 1984). Assim, é possível que devido às constantes podas das trepadeiras na borda da mata, *L. obliqua* esteja sendo beneficiada.

Nas análises de crescimento dos tubos polínicos de *L. obliqua*, no presente trabalho, tanto em autopolinização como em polinização cruzada, foram encontrados feixes de tubos atingindo o ovário. Inclusive, em dois gineceus, após 24 horas da polinização cruzada, podia-se observar à olho nu, um entumescimento do ovário. Entretanto, esse entumescimento não ocorreu nos demais gineceus (oito), coletados após 48 horas da polinização cruzada.

Tanto na análise dos tubos polínicos de *L. obliqua* (com autopolinização e polinização cruzada), como dos de *Stizophyllum perforatum* e das três espécies de *Arrabidaea* (somente autopolinização), esses tubos não foram observados penetrando nos óvulos, apesar de crescerem até seus arredores. Esta análise revela que, pelo menos à nível do estigma e do estilete, não ocorre auto-incompatibilidade nessas cinco espécies. Esse fato reforça a hipótese da

ocorrência de auto-incompatibilidade de ação tardia (*sensu* Seavey & Bawa 1986).

#### 4.5. Os visitantes.

A polinização por abelhas ocorreu em oito das espécies estudadas. Dentre essas abelhas (14 espécies), 10 eram Anthophoridae e quatro Apidae. A grande maioria delas, 12 espécies, distribuídas entre os gêneros *Xylocopa*, *Epicharis*, *Centris*, *Bombus* e *Eulaema*, apresentaram algumas semelhanças morfológicas entre si, tais como portes médios ou grandes (*sensu* Frankie *et al.* 1983) e línguas compridas (Zucchi *et al.* 1969; Michener 1979), além de um padrão comportamental similar durante a visita, recebendo pólen no dorso. Somente duas das espécies de abelhas polinizadoras possuíam língua curta (*Rhathymus* cf. *unicolor* e *Euplusia auriceps* que visitaram exclusivamente *Arrabidaea triplinervia*), e foram as que penetravam mais no interior do tubo da corola para tomada de néctar.

A grande maioria das espécies de Bignoniaceae neotropicais, em especial as da tribo Bignonieae, são polinizadas por abelhas médias e grandes, principalmente Anthophoridae (Gentry 1974b, 1990). Em estudos nas florestas tropicais da Costa Rica, Opler *et al.* (1980) e Frankie *et al.* (1983), concluíram que a polinização por abelhas médias e grandes está frequentemente associada à árvores e trepadeiras, sendo raramente encontrada em ervas e epífitas.

Conforme discutido no item 4.2., a morfologia floral das espécies de Bignoniaceae foi importante para orientação na visita legítima e, devido ao tamanho das flores, somente as abelhas de porte adequado poderiam realizar a polinização ao coletarem néctar.

As Bignoniaceae nectaríferas estudadas apresentam um tipo de polinização considerado "não promíscuo" (veja Percival 1965), porque selecionam seus visitantes legítimos devido a dificuldade de acesso à recompensa floral. Essas condições também foram encontradas por Yanagizawa (1983), que relatou polinização não promíscua em *Arrabidaea triplinervia*, *A. samydoides*, *A. brachypoda*, *Jacaranda decurrens* e *J. oxyphylla*.

O acesso ao néctar em flores tubulares, tais como as das Bignoniaceae estudadas, sugere uma estreita co-adaptação entre essas flores e abelhas de língua comprida, ao longo de suas histórias evolutivas (Percival 1965; Zucchi *et al.* 1969; Proctor & Yeo 1975; Faegri & Pijl 1980). Sendo que, inclusive, existe uma forte correlação positiva entre o comprimento da língua e o tamanho corporal, na grande maioria das abelhas (Morse 1978).

Além das espécies do presente trabalho, a polinização nototribica também foi encontrada em várias espécies de Bignoniaceae (Gentry 1974b, 1990; Stephenson & Thomas 1977; Yanagizawa & Gottsberger 1979; Bertin 1982a; Yanagizawa 1983; Ramirez 1989; Vieira *et al.*, no prelo), sendo que a sua alta freqüência na família deve-se às interações

morfológicas flor-visitante (Gentry 1990). Outro aspecto dessas interações refere-se à deposição de pólen nos estigmas das flores dessa família. Devido à localização anterior do estigma a sua área fértil pode ser contactada pelo polinizador e, conseqüentemente receber o pólen, somente no começo da visita. Esse mecanismo de polinização também é bem conhecido entre as Bignoniaceae (Gentry 1974b).

Dentre as nove espécies nectaríferas, uma delas, *Amphilophium vauthieri*, exigiu um comportamento diverso do seu único polinizador exclusivo, *Centris collaris*, para abertura e visita da flor. Segundo Gentry (1974b), os polinizadores de *A. vauthieri* devem ser, por necessidade, abelhas grandes e robustas, sendo que foram observadas *Megachile* sp., duas espécies não identificadas de grandes Anthophoridae (*Centris?*) e outras, provavelmente Xylocopini, com força física suficiente para separarem os dois lábios da corola fechada para entrarem na flor. Além disso, no presente trabalho também foi observado que o acesso ao néctar em *Amphilophium vauthieri*, somente ocorre através de um pequeno espaço, formado pelo deslocamento da base do estilete, no início da câmara nectarífera (conforme explicado no item 3.6.3., pág. 66), à semelhança do encontrado nas flores de *Pithecoctenium crucigerum*.

A maneira como as flores de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum* permitiram o acesso ao néctar sugere que, nessas duas espécies, esteja ocorrendo convergência na morfologia das estruturas florais (compare

Figs. 16 e 17, págs. 36 e 37, respectivamente) que protegem esse recurso. Além disso, a restrição para o acesso legítimo ao néctar, é semelhante nas duas espécies. Essas evidências de convergência também são apoiadas pela descrição dos tipos morfológicos florais de Gentry (1974b), onde o tipo "*Amphilophium*" foi originado a partir de modificações do tipo "*Pithecoctenium*", com alterações somente na formação de uma corola fechada. Além disso, não ocorreu furto de néctar nessas duas espécies indicando que, possivelmente, abelhas de porte médio ou pequeno (que usualmente pilharam dessa forma as demais bignoniáceas) não teriam tamanho adequado para empurrar e deslocar o estilete para obtenção do néctar, e tampouco força para abrir a corola em *Amphilophium vauthieri*. Um aspecto curioso foi que *Xylocopa* spp., apesar de apresentarem tamanho e força suficientes para abrir a flor, como foi registrado por Gentry (1974b), não mostraram essa habilidade no presente trabalho, pois nunca foram observadas visitando as flores de *Amphilophium vauthieri*, tanto legítima como ilegitimamente.

Dentre as oito espécies de Bignoniaceae polinizadas por abelhas, a grande maioria apresentou pelo menos uma espécie de polinizador exclusivo (Tab. 20, pág. 84). As exceções foram encontradas em *Anemopaegma chamberlaynii* e *Pithecoctenium crucigerum*.

No trabalho de Yanagizawa (1983) também foram encontrados resultados semelhantes, em *Arrabidaea samydoides* e *A. triplinervia*, com pelo menos uma espécie de abelha

polinizadora exclusiva (*Centris pectoralis* em *Arrabidaea samydoides*, *C. collaris* e *C. xanthoenemis* em *Arrabidaea triplinervia*). Esses dados e os do presente trabalho confirmam as afirmações de Percival (1965), em relação à polinização não promíscua, e sugerem que algumas das espécies de abelhas "exclusivas", que foram abundantes ou freqüentes, tenham se comportado dentro dos padrões de "fidelidade" citados por Grant (1950), Linsley (1958) Faegri & Pijl (1980). Apesar desse padrão ser bem conhecido para *Apis mellifera* (Grant 1950), a fidelidade ou constância floral tem sido considerada uma característica comportamental de muitas abelhas sociais (*Apis*, *Bombus*, *Melipona*), semi-sociais e solitárias (Linsley 1958; Linsley & MacSwain 1958). Entretanto, a constância temporária também pode ser justificada pela abundância do recurso (Heinrich 1976, 1979; Pyke 1978). Nesse aspecto, o padrão de floração do tipo "cornucópia" parece ter sido uma estratégia bem sucedida, pois as espécies que apresentaram esse padrão ofereciam muito néctar (devido à quantidade de flores), durante um tempo extenso (alternância das espécies com esse padrão).

As espécies que apresentaram floração "estacionária modificada", por sua vez, teriam favorecido as abelhas que visitam flores em uma rota de coleta ("trap-line", Janzen 1971). É possível que as abelhas *Epicharis flava*, *Centris discolor*, *C. mocsary*, *Eulaema nigrita* e *Eulaema* sp., polinizadoras das espécies com padrão de floração

"estacionário modificada", tenham apresentado comportamento do tipo "trap-line" nas espécies de Bignoniaceae que visitaram (veja Janzen 1971 e Frankie *et al.* 1983). Segundo Gentry (1974a,b), o padrão "estacionário modificada", associado ao forrageamento em rota de coleta, tem promovido a polinização cruzada nas Bignoniaceae que assim florescem, beneficiando a grande maioria das espécies auto-incompatíveis.

As flores de *Anemopaegma chamberlaynii* (polinizadas por *Centris mocsary*, *C. discolor* e *Eulaema nigrata*), partilharam *C. mocsary* e *C. discolor* com *Pithecoctenium crucigerum*, e *E. nigrata* com *Arrabidaea triplinervia*. Em *Pithecoctenium crucigerum* (também com três espécies polinizadoras), *Epicharis flava* polinizou suas flores e as de *Arrabidaea triplinervia*. Tais resultados (Tab. 20, pág. 84) sugerem que, pelo menos em uma parte dos períodos de floração dessas três bignoniáceas, tenha ocorrido competição por polinizador.

Observando-se a Fig. 2 (pág. 22) nota-se que existiram períodos de floração onde *Anemopaegma chamberlaynii* e *Pithecoctenium crucigerum* não floresceram juntamente com *Arrabidaea triplinervia*, enquanto é evidente a sobreposição da floração de *Pithecoctenium crucigerum* com parte do período de *Anemopaegma chamberlaynii*. Assim, aparentemente, as abelhas polinizadoras tanto de *Arrabidaea triplinervia* como de *Anemopaegma chamberlaynii* (*Eulaema nigrata*) e *Pithecoctenium crucigerum* (*Epicharis flava*), teriam a

competição minimizada, enquanto as que polinizavam simultaneamente *A. chamberlaynii* e *P. crucigerum* (*Centris mocsary* e *C. discolor*) teriam a competição maximizada no período de sobreposição das florações. Analisando-se os dados das Tabs. 13 e 18 (págs. 69 e 80, respectivamente) observa-se que *Centris mocsary* foi freqüente nas duas bignoniáceas, porém, *C. discolor* foi rara em *Anemopaegma chamberlaynii* e abundante em *Pithecoctenium crucigerum*. Entretanto, conforme discutido anteriormente (no item 4.1. Fenologia), as evidências da competição somente poderiam ser confirmadas com avaliações da aptidão de cada uma dessas plantas, na ausência das outras (Howe & Westley 1986).

Na avaliação dos visitantes das oito espécies polinizadas por abelhas, observa-se que algumas delas podem ser consideradas polinizadoras ocasionais, pois, apesar de terem apresentado comportamento e tamanho adequados, ocorreram raramente. Essas abelhas foram: *Eulaema* sp., em *Adenocalymma bracteatum*; *Centris discolor*, em *Anemopaegma chamberlaynii*; *Centris bicolor*, em *Arrabidaea samydoides*; e *Eulaema nigrita* e *Euplusia auriceps* em *Arrabidaea triplinervia*.

Uma das interações morfológicas flor-abelha encontradas no presente trabalho, refere-se ao pequeno porte de *Centris bicolor* que foi adequado para polinizar a flor comprimida dorsoventralmente de *Arrabidaea samydoides*, e inadequado em *Anemopaegma chamberlaynii*, onde essa abelha não atingia a região estigmática e furtava néctar. As demais espécies de

*Centris*, entretanto, apresentaram portes médios e grandes e formaram um dos grupos de abelhas polinizadoras mais abundantes, em quatro das espécies de Bignoniaceae. A ocorrência de abelhas Anthophoridae polinizando a grande maioria das espécies estudadas, parece também estar relacionada à grande quantidade de flores disponíveis (veja Bawa 1990).

Além das bignoniáceas polinizadas por abelhas, no presente estudo foi observada a polinização por borboletas, em *Stizophyllum perforatum* (Tab. 20, pág. 84). Conforme discutido anteriormente, as flores dessa espécie apresentaram características intermediárias entre melitofilia e psicofilia. Apesar de Gentry (1990) citar que os polinizadores das espécies de *Stizophyllum* são exclusivamente abelhas médias e grandes, no presente trabalho foram mostradas algumas evidências de que essas abelhas, em *S. perforatum*, dificilmente teriam acesso ao néctar devido ao extremo afunilamento e estreitamento da fenda central (Fig. 18, pág. 38). Entretanto, é possível que, nas relações de tamanho, algumas abelhas Euglossini possam realizar a polinização.

O comportamento de visita das borboletas que polinizaram *S. perforatum*, *Battus polydamas* e *Papilio astyalus* (Papilionidae), de ficar pairando em frente à flor, à semelhança de um adejamento, mas com as pernas apoiadas na pequena plataforma da corola, é conhecido como uma estratégia que reduz a carga de sustentação das asas e o

custo metabólico do voo, em maripósas Sphingidae (Bartholomew & Casey 1978; Heinrich 1983). As demais borboletas (Nymphalidae e HesperIIDae) que visitaram *S. perforatum*, apresentavam envergadura bem menor e, ao pousarem na pequena plataforma, podiam ali ficar para tomada de néctar, através das fendas laterais do tubo da corola, como furto. Desta forma, devido à disposição das anteras e do estigma, isolados na fenda central da corola, parece que somente as borboletas com envergadura grande, como *Battus polydamas* e *Papilio astyalus*, estariam aptas para polinizar as flores de *Stizophyllum perforatum*.

Como pode ser observado nas tabelas sobre os visitantes (Tabs. 10 a 19), muitas abelhas e borboletas não apresentaram comportamento e/ou tamanho adequado para serem consideradas polinizadoras efetivas e, apesar de terem realizado visitas legítimas, somente furtaram pólen ou néctar.

O furto de pólen ocorreu somente em *Adenocalymma bracteatum*, *Arrabidaea selloi* e *Arrabidaea triplinervia*, tendo sido raro nessas duas *Arrabidaea*. Entretanto, em *Lundia obliqua* existiu uma suspeita de furto de pólen realizado por seis espécies de pequenos insetos (Tab. 17, pág. 78), seus únicos visitantes florais, que foram encontrados formando uma "nuvem" sobre as anteras. *Adenocalymma bracteatum* foi a bignoniácea que apresentou maior quantidade de pólen e de espécies furtando pólen (duas abelhas e três dípteros). As abelhas que efetuaram esse tipo

de pilhagem, *Augochlora* sp. e *Trigona spinipes* (em *Adenocalymma bracteatum*), *Paratrigona lineata* e *Nannotrigona testaceicornis* (em *Arrabidaea selloi*), e *Paratrigona* sp. (em *Arrabidaea triplinervia*), são de porte muito pequeno à minúsculo e têm sido registradas como ladras de pólen em flores de Bignoniaceae (Gentry 1974b; Barrows 1977; Yanagizawa 1983; Vieira *et al.*, no prelo) e de outras famílias (Sazima & Sazima 1989; Amaral & Piedade, no prelo). Entretanto, existem possibilidades de que, eventualmente, essas abelhas contactem o estigma das flores, ao caminharem sobre ele, e promovam a polinização. Apesar desse tipo de polinização não ter sido observado no presente trabalho, Yanagizawa (1983) e Vieira *et al.* (no prelo) citaram essa possibilidade em *Arrabidaea* spp. e *Jacaranda* spp.

O furto de néctar ocorreu em sete das nove espécies nectaríferas, e foi efetuado por abelhas e borboletas. Dentre as abelhas, o furto ocorreu devido ao seu pequeno porte em relação ao tamanho da flor. Entre as borboletas, que ocorreram em *Adenocalymma bracteatum*, *Arrabidaea selloi*, *Arrabidaea triplinervia* e *Stizophyllum perforatum*, além do tamanho inadequado para efetuar a polinização, o comportamento na tomada de néctar, geralmente girando o corpo, impediu qualquer possibilidade de contacto com o estigma.

As abelhas que furtaram néctar foram principalmente espécies de *Euglossa* (*E. annectans*, *E. pleosticta* e *E. cordata*), em *Adenocalymma bracteatum*, *Anemopaegma*

*chamberlaynii* e *Arrabidaea triplinervia*. As relações de tamanho flores-*Euglossa* spp. têm se revelado muito variáveis em Bignoniaceae, especialmente em *Arrabidaea* spp. No estudo de Yanagizawa (1983), *Euglossa* sp. e *E. cordata*, praticamente não contactaram os órgãos sexuais de *Arrabidaea triplinervia* e *A. samydoides*, respectivamente, tendo sido consideradas polinizadoras pouco eficientes. Nas observações de Gentry (1974b), *Euglossa variabilis* e *E. viridissima* foram registradas polinizando *Arrabidaea patellifera* e, em *A. chica*, as abelhas polinizadoras incluíam três espécies de *Euglossa*. Entretanto, no presente estudo, a probabilidade dessas abelhas terem atuado como polinizadoras foi muito baixa, principalmente se observarmos a intensidade de visitas de outras abelhas, polinizadoras efetivas, e a raridade com que *Euglossa* spp. foram observadas em *A. triplinervia* (Tab. 16, pág. 74).

Os visitantes de *A. triplinervia* foram, em geral, os que apresentaram comportamentos mais agressivos (abelhas) e oportunistas (as abelhas *Epicharis flava* e *Apis mellifera*, e a borboleta *Urbanus viterboana alva*).

Encontros agonísticos inter e intra-específicos têm sido relatados em abelhas tropicais e geralmente estão associados à defesa dos sítios alimentares (Inouye 1983; Sazima & Sazima 1989).

O registro de uma determinada espécie de abelha alterando seu comportamento de polinizadora para pilhadora, durante um determinado período de visita, como foi observado

em *Epicharis flava*, parece ser um aspecto muito pouco conhecido. Apesar do seu aparelho bucal não apresentar estruturas adaptadas para fazer furos nas corolas de *Arrabidaea triplinervia*, *Epicharis flava* causava danos nos tecidos florais ao introduzir a língua em pequenas perfurações feitas pelas outras abelhas, aumentando a área danificada. Entretanto, não foi encontrada referência na literatura sobre esse tipo de pilhagem em espécies de *Epicharis*. Analisando-se o comportamento de *E. flava*, conclui-se que é possível que essa abelha tenha obtido, temporariamente, mais benefícios ao pilhar, devido à alta competição intra e inter-específica pelo néctar de *Arrabidaea triplinervia* no final da tarde. Nesse caso, o benefício foi evidente em relação ao tempo de visita, que era menor na pilhagem (dois a três seg.) do que na visita legítima (sete seg.). Inouye (1983) comentou que roubar néctar é, potencialmente, mais eficiente do que realizar uma visita legítima e que esse aspecto havia sido sugerido no século passado, por Darwin, ao citar que o motivo que impele uma abelha a furar uma corola parece ser economia de tempo, pois entrar e sair de uma flor é muito mais demorado.

Em relação ao comportamento oportunista da borboleta *Urbanus viterboana alva*, que tomava néctar em *Arrabidaea triplinervia* utilizando as perfurações feitas pelas abelhas na corola, existem somente alguns registros, em borboletas da Costa Rica, dos gêneros *Eurema* e *Phoebus* (Inouye 1983). A abelha *Apis mellifera*, aguardava a queda da corola de

*Arrabidaea triplinervia*, no final da tarde e então entrava no interior do cálice e lambia o pouco néctar que havia sobrado. Embora *Apis mellifera* seja frequentemente citada com ladra secundária de néctar (Inouye 1983), ela não foi observada atuando dessa forma, possivelmente devido à grande quantidade de abelhas grandes e agressivas que visitavam as flores de *A. triplinervia*.

Além de *Epicharis flava* em *Arrabidaea triplinervia*, outras abelhas e alguns beija-flores pilharam néctar das flores das Bignoniaceae, realizando roubo primário (Tab. 21, pág. 88). Dentre essas abelhas, *Oxaea flavescens* foi a mais abundante e *Xylocopa* sp. a mais rara e a maior de todas as abelhas (cerca de 40mm), ocorrendo exclusivamente em *Arrabidaea triplinervia*, nas flores que ficavam acima de três metros. As demais espécies de *Xylocopa* (*X. suspecta*, *X. frontalis* e *X. brasilionorum*) foram frequentes em *A. triplinervia* e raras ou ausentes nas demais bignoniáceas.

Segundo Camargo *et al.* (1984), *Oxaea flavescens* apresenta estruturas bucais adaptadas para roubo de néctar obrigatório em flores tubulosas e é uma espécie multivoltina, ativa durante todo o ano. Além desses atributos, que promovem essa espécie à categoria de uma das mais eficientes abelhas pilhadoras nas regiões onde ocorre, principalmente no sudeste brasileiro, Camargo *et al.* (1984) observaram que os machos dessa espécie exibem uma clara preferência pelas flores de Bignoniaceae, em especial *Pyrostegia venusta*. Pilhagem de néctar por *Oxaea flavescens*

também foi relatada em muitas outras bignoniáceas: *Jacaranda* spp. (Yanagizawa 1983; Camargo *et al.* 1984; Vieira *et al.*, no prelo), *Arrabidaea* spp. (Yanagizawa 1983; Camargo *et al.* 1984), *Tecoma stans* (Camargo *et al.* 1984), *Memora peregrina* e *Tabebuia* spp. (Camargo *et al.* 1984), *Tabebuia ochracea* (Oliveira 1991) e *Fridericia speciosa* (observação pessoal).

As abelhas do gênero *Xylocopa*, apesar de apresentarem órgãos bucais bem desenvolvidos, que permitem explorar o néctar das flores tubulares (como as do presente estudo), através de roubo, não são pilhadoras exclusivas e, em muitas flores elas atuam como polinizadoras legítimas (veja Pijl 1954; Camargo *et al.* 1984). No presente trabalho, esse foi o caso de uma das espécies de *Xylocopa*, não identificada, polinizadora exclusiva de *Adenocalymma marginatum* (Tab. 11, pág. 65). Entretanto, tanto no presente trabalho como em muitos outros, a grande maioria das espécies de *Xylocopa* têm sido registradas como ativas pilhadoras, tanto em flores de Bignoniaceae como de outras famílias (Pijl 1954; Gentry 1974a,b; Barrows 1976, 1977, 1980; Faegri & Pijl 1980; Inouye 1980, 1983; Yanagizawa 1983; Oliveira 1991).

Alguns aspectos morfológicos e estruturais das flores das Bignoniaceae, tais como nectários extraflorais e espessuras do cálice e da corola, que envolvem interações com abelhas e beija-flores que roubam néctar, além da importância dessa pilhagem na polinização, serão discutidos no próximo item.

#### 4.6. Interações entre as flores, pilhadores de néctar e herbívoros.

##### 4.6.1. As flores e os pilhadores de néctar.

Na análise dos resultados pôde-se observar que todas as espécies de bignoniáceas nectaríferas investiram mais em espessura do cálice e da corola, na proporção em que a produção do néctar e sua concentração de açúcares eram maiores (Figs. 24-A-B. Pág. 86). Esta análise mostrou que a quantidade e a qualidade da recompensa floral, representada pelo néctar, são fortemente correlacionadas com a proteção fornecida pelo cálice e corola. Entretanto, cabe ressaltar que essas correlações podem ser espúrias, se analisadas separadamente, porque flores maiores apresentaram câmaras nectaríferas maiores e mais néctar, ao passo que flores menores apresentaram também câmaras nectaríferas menores e conseqüentemente menos néctar. Além disso nas bignoniáceas nectaríferas estudadas, as flores maiores apresentaram também sépalas e pétalas mais espessas e néctar mais concentrado.

Neste estudo observou-se que apenas a corola não foi suficiente para evitar os pilhadores que efetuavam roubo primário de néctar; pois as flores de seis das nove espécies nectaríferas foram perfuradas justamente na região da corola. Nas flores de todas essas espécies não foram

encontradas perfurações nos cálices para roubo primário de néctar.

Yanagizawa (1983), ao estudar as flores de *Arrabidaea samydoides*, *A. triplinervia* e *A. brachypoda*, comentou que a forma e a consistência do cálice dessas espécies parece ser importante na relação pilhador/flor. Ao contrário dos dados do presente trabalho, Yanagizawa (1983) encontrou pilhagem de néctar com perfuração do cálice em *Arrabidaea triplinervia*. Entretanto, em *Arrabidaea samydoides* e *A. brachypoda* a pilhagem ocorreu somente com perfurações das corolas. De acordo com aquela autora a espécie mais pilhada foi *A. samydoides*, seguida por *A. brachypoda* e *A. triplinervia*, o que lhe sugeriu que a abundância dos pilhadores, em cada uma das três espécies foi inversamente proporcional à espessura dos respectivos cálices.

Piedade *et al.* (em prep.), também observaram perfurações de cálices para roubo primário de néctar, nas flores de *Fridericia speciosa* (Bignoniaceae) que possuem cálices do tipo alado, recobrindo mais da metade do tubo da corola. Os danos, porém, somente foram realizados na região onde o cálice ficava justaposto e aderido à corola, entre as alas. Nas nove espécies nectaríferas do presente estudo, não ocorreram flores com cálices aderidos às corolas.

Muitos trabalhos sobre biologia floral citam pilhagem de néctar, contudo são poucos os que descrevem como a pilhagem é realizada (roubo primário, secundário ou furto) e se ocorrem danos nas estruturas florais. Entre esses poucos

trabalhos, a grande maioria refere-se a perfurações somente na corola, quando as flores são gamopétalas (Macior 1966, 1970, 1974; Corbet *et al.* 1981; Inouye 1983; Sugden 1986), principalmente em Bignoniaceae (Gentry 1974b, 1978b; Barrows 1977, 1980; Bertin 1982a).

Considerando os resultados do presente trabalho, onde ocorreram perfurações somente nas corolas, para roubo primário de néctar em seis espécies, sendo que três nunca foram pilhadas (Tab. 21, pág. 88. Fig. 25, pág. 89), pode-se argumentar que nessas três espécies, além da proteção promovida pelos cálices, foram encontrados dois atributos florais que não ocorriam nas demais seis espécies: (1) não produziam néctar ou sua produção era muito baixa. (2) Além de apresentarem corolas grossas, ocorriam espessamentos nas bases dos estames ("genículos"), formando uma barreira física ainda maior entre a corola, a ser perfurada, e a câmara nectarífera.

A condição 1 foi encontrada em *Lundia obliqua*, que não possuía néctar, e em *Arrabidaea selloi*, que produzia pouco néctar (0,7 µl no horário da antese, o menor volume entre as nove espécies produtoras de néctar). A condição 2 ocorreu com *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*.

Segundo Gentry (1974b), as grandes espessuras tanto do cálice como da corola, em *Amphilophium* spp. e *Pithecoctenium* spp., tais como as aqui encontradas em *A. vauthieri* e *P. crucigerum*, tornariam, aparentemente, essas flores imunes à pilhagem de néctar por beija-flores e espécies de *Xylocopa*.

De acordo com Inouye (1983) existem adaptações florais, morfológicas e fisiológicas, que podem ser interpretadas como proteção contra roubo de néctar. Essas adaptações são: (1) investimento em tecidos florais, que podem ser generalizadamente espessos, ou com espessamento somente no cálice, ou somente o desenvolvimento de cálices inflados, e/ou proteção por brácteas; (2) produção de inflorescências compactas, como em algumas Labiatae, Leguminosae, Compositae, e outras; (3) produção de repelentes químicos, como em algumas espécies tropicais de Apocynaceae e (4), um aspecto geralmente aceito, apesar de pouco documentado, é o da proteção promovida por formigas associadas à nectários extraflorais (nef). Entre essas quatro adaptações florais pôde-se encontrar duas delas (investimento em tecido floral e formigas-nef) no grupo das bignoniáceas nectaríferas do presente trabalho.

As flores de *Adenocalymma bracteatum* e *A. marginatum*, que apresentaram cálices e corolas não tão espessos como em *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*, ou tampouco cálice inflado como em *Stizophyllum perforatum*, foram as únicas pilhadas exclusivamente por beija-flores (Tab. 21, pág. 88). Essas duas bignoniáceas também apresentaram nectários extraflorais nos seus cálices. Esses nefts atraíram diversas formigas que promoveram proteção adicional às suas flores, afungentando as abelhas pilhadoras *Oxaea favescens* e *Xylocopa suspecta*, sem contudo interferirem na pilhagem feita pelos beija-flores. Em *A.*

*chamberlaynii*, onde ocorreu pilhagem por essas abelhas, e por beija-flor, as formigas associadas aos nef eram muito menores que as das *Adenocalymma* spp. e elas nunca foram observadas atacando as abelhas pilhadoras.

Formigas atacando *Xylocopa* spp. na base da corola de *Thunbergia grandiflora* foram observadas por Faegri & Pijl (1966). Sendo que, segundo esses autores, as flores de *T. grandiflora* que não tinham sucesso na atração de formigas estavam sujeitas à roubo de néctar por estas abelhas.

Em *Campsis radicans*, Elias & Gelband (1975) encontraram também proteção contra roubo de néctar, realizada pelas formigas que eram atraídas pelos nef localizados no cálice e na corola dessa bignoniácea. Dados semelhantes foram registrados por Sazima & Sazima (1989), que observaram comportamento agressivo em formigas que percorriam as folhas e os botões florais de *Passiflora edulis* Sims., visitando os nef, e dificultando o roubo de néctar dos botões florais por *Xylocopa* spp. Vários autores têm relatado o papel dos nef nas interações mutualísticas plantas-formigas, em diferentes espécies vegetais, tais como Bentley (1977) e Oliveira (1988).

Assim, o investimento floral, tanto em estruturas protetoras espessas ou infladas, como também em nef, nas espécies estudadas, parece estar associado à maior proteção do néctar. Entretanto, ainda existem controvérsias sobre o papel, deletério ou benéfico, da pilhagem de néctar em relação à polinização. A grande maioria dos trabalhos relata

aspectos deletérios, tais como queda na produção de frutos, enquanto outros têm citado benefícios, tais como aumento do fluxo de pólen e até de frutos produzidos (*e.g.* Inouye 1983). Em Bignoniaceae, Gentry (1978b), assim como Camargo *et al.* (1984), sugeriram que a pilhagem pode ser benéfica porque aumentaria a intensidade de visitas dos polinizadores à procura de néctar, principalmente nas espécies que apresentam muitas flores (como no tipo "cornucópia"). Do ponto de vista do polinizador, a pilhagem altera a abundância e, conseqüentemente a distribuição do recurso, interferindo diretamente no seu comportamento de forrageamento (Heinrich & Raven 1972). Assim, para as Bignoniaceae do presente estudo, que são auto-incompatíveis, a pilhagem poderia ser benéfica, promovendo a xenogamia nas espécies com estratégia de floração "estacionária modificada". Entretanto, o aumento da intensidade de visitas legítimas (provocado pela maior procura de néctar, que diminui devido a ação dos pilhadores) em espécies "cornucópia", promoveria também a geitonogamia, além da xenogamia. Desta forma, é possível que essas interações flores-pilhadores-polinizadores também tenham sido responsáveis pela carga de frutos ("fruit-set"). Justamente uma das hipóteses que têm sido sugeridas para explicar a baixa produção de frutos em relação à quantidade de flores, refere-se ao comportamento do polinizador que pode transferir pólen inadequado (Bawa & Weeb 1984).

#### 4.6.2. As flores e os herbívoros.

As flores de *Amphilophium vauthieri*, *Pithecoctenium crucigerum* e *Adenocalymma bracteatum*, que apresentaram as estruturas florais mais especializadas, tanto para polinização (as duas primeiras), como para proteção contra roubo de néctar (discutido no item 4.6.1.), foram as únicas atacadas por herbívoros de vida livre que causaram pequenos e grandes danos (vide Tab. 22, pág. 91).

Esse fato leva-nos a questionar alguns aspectos: (1) os herbívoros de vida livre, ao atacarem essas flores, foram favorecidos pela proteção das câmaras nectaríferas? (2) as flores de *Amphilophium vauthieri*, *Pithecoctenium crucigerum*, *Adenocalymma bracteatum* e *Lundia obliqua* não possuem defesas químicas contra herbivoria, ao passo que as demais seis espécies as possuem? (3) as flores dessas espécies foram as que apresentaram maior longevidade e, no caso de *A. vauthieri* e *P. crucigerum*, o maior tempo de produção de néctar? (4) esses aspectos teriam favorecido a herbivoria?

Em relação aos três primeiros aspectos, somente o primeiro pode ter resposta favorável. Há uma correlação positiva indicando que os herbívoros de vida livre ocorreram nas flores de corolas e cálices mais espessos (veja também Fig. 26-B, pág. 94). Além disso, embora *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum* também tenham apresentado os maiores números de óvulos, na análise de Correlação de Spearman o número de óvulos vs. número de

espécies de herbívoros, não foi significativo à nível de 95%, porém foi à nível de 90% ( $0,05 < p < 0,10$ ).

Em relação aos demais aspectos (defesas químicas e longevidade floral) não existem informações suficientes. Contudo é intrigante que, em uma família mundialmente conhecida como portadora de defesas químicas contra herbívoros (Gentry 1974b), tenha ocorrido o nível de ataque encontrado em *Lundia obliqua*. Esses aspectos devem ser analisados futuramente, assim como outros: Por quê as flores de *Adenocalymma marginatum* também não foram predadas? As formigas associadas aos seus nectários extraflorais (nef) foram mais eficientes contra herbívoros do que as de *A. bracteatum*? E a baixa incidência do ataque às flores de *A. bracteatum* deveu-se à proteção das formigas?

As associações formigas-nef mostraram que, em *Adenocalymma marginatum* ocorreram quatro espécies de formigas e, em *A. bracteatum*, duas. As espécies comuns às duas *Adenocalymma* foram *Camponotus* spp., sendo justamente as que apresentaram comportamento mais agressivo, mordendo as pernas das abelhas pilhadoras. Entretanto, em observações recentes foram encontradas, em dois indivíduos, várias inflorescências de *Adenocalymma bracteatum* com todas suas flores predadas (corolas "comidas" em pequenas áreas), sem formigas e com os nefts sendo explorados por dezenas de abelhas *Trigona* sp.. Apesar de ocorrerem registros sobre comportamento agressivo em *Trigona spinipes* em relação à abelhas pilhadoras bem maiores, como *Xylocopa* spp. (Sazima &

Sazima 1989), não existem evidências ou observações de que essas pequenas abelhas afugentem ou ataquem herbívoros mastigadores.

Assim sendo, a questão primordial que deve direcionar as futuras investigações sobre herbivoria é a de que a família Bignoniaceae é conhecida como uma das mais especializadas nas defesas contra herbívoros (Gentry 1974b; Elias & Gelband 1976; Elias & Prance 1978). Segundo Elias (1983) 90%, ou mais, das espécies conhecidas de Bignoniaceae possuem nectários, que podem ocorrer em brotos jovens, folhas, sépalas, corolas e frutos jovens. Oliveira & Oliveira-Filho (1991), em vegetação de cerrado, encontraram em Bignoniaceae uma das maiores incidências de nectários extraflorais entre as espécies de 14 famílias. A abundância e diversidade de nectários, principalmente extraflorais, parece funcionar como eficiente atrativo para formigas, tanto que Gentry (1974b) comentou que em Bignoniaceae ocorrem dois mecanismos defensivos contra herbívoros: "químico" e "formigas".

As defesas químicas são bem conhecidas nas espécies de *Tabebuia*, *Tecoma* e *Catalpa*, devido à presença de substâncias secundárias tais como lapachol e ácido tânico (Hoehne 1939; Gentry 1974b). Entretanto, em *Tabebuia ochracea*, a presença de sete metabólitos secundários não impediu que coleópteros Alticinae e tisanópteros Thripidae se alimentassem de suas folhas, além de serem atacadas por fitófagos sugadores (Ribeiro *et al.* 1988).

Barrows (1977) encontrou, além de coleópteros Curculionidae, tisanópteros da família Thripidae causando danos às flores de *Pachyptera hymenaea* (Bignoniaceae). Esses coleópteros, assim como os Nitidulidae no presente trabalho, se alimentavam de partes da corola e atacavam os ovários, destruindo-os totalmente, provocando perdas de 57% (em 150 botões e flores examinadas).

Herbivoria floral por coleópteros Nitidulidae é comumente encontrada em flores com adaptações para síndrome de cantarofilia, tais como as de *Prosopanche americana*, Hydnoraceae (Simpson & Neff 1981), *Xylopia aromatica*, *Annona* spp. e de outras espécies de Annonaceae (Gottsberger 1990).

Observando-se as semelhanças estruturais entre essas flores e a de *Amphilophium vauthieri*, nota-se que a câmara nectarífera dessa bignoniácea (dentro da flor fechada, com corola e cálice espessos), pode funcionar para os besouros à semelhança de uma "câmara de polinização" das Annonaceae, no aspecto de proteção e alimentação. Essas suposições, de uma certa forma, reforçam a idéia inicial de que as câmaras nectaríferas das flores espessas protegeriam os herbívoros de vida livre.

No caso dos herbívoros galhadores dos botões florais de *Lundia obliqua*, alguns aspectos devem ser discutidos. Segundo Fernandes *et al.* (1987), os estudos sobre insetos galhadores na região neotropical são raros, apesar da abundância e diversidade desses organismos. No Brasil, de acordo com Fernandes *et al.* (1988), a maioria dos estudos

sobre galhas entomógenas refere-se à descrições das suas características externas e do cecidógeno e apresentam identificações incompletas das plantas hospedeiras, sem referências aos insetos.

Sabe-se que uma das peculiaridades da ocorrência de galhas em botões florais e/ou flores está relacionada à sazonalidade do período de floração, de modo que, fenologicamente, elas são muito mais restritas do que as galhas de estruturas vegetativas (Mani 1964). Tal aspecto implica em perfeita sincronia do ciclo de vida do agente cecidógeno com a época da floração, caracterizando a associação cecidógeno-planta hospedeira como um dos mais especializados níveis de "estratégia trófica" (Ananthakrishnan 1984). Segundo Mani (1964), os dípteros, especialmente os da família Cecydomyiidae, são os maiores responsáveis pela ocorrência dessas galhas florais (cerca de 40%), em todo o mundo.

Em Bignoniaceae ocorre um dos mais baixos índices mundiais de galhas (7,2%) entre as famílias de Sympetalae (Mani 1964). No Brasil são raros os trabalhos que citam galhas nessa família. Tavares (1908, 1916, 1918, 1925) mencionou a ocorrência de galhas em algumas espécies de *Jacaranda*, *Bignonia*, *Arrabidaea* e *Lundia*, coletadas em vários Estados brasileiros. Essas galhas de *Lundia* sp. ocorreram no limbo foliar, pecíolos e no ráquis primário das inflorescências, entretanto, a descrição da superfície externa glabra não coincide com a que foi encontrada em *L.*

*obliqua* (com densa pilosidade). Recentemente, em Minas Gerais, Fernandes *et al.* (1988) registraram galhas entomógenas no caule e na gema apical de *Tabebuia ochracea*. Em uma área de cerrado, no Mato Grosso do Sul, Amaral & Rinaldi (1986) não encontraram galhas nas duas espécies de *Tabebuia* examinadas. Segundo a literatura, o presente estudo relata, pela primeira vez, a ocorrência de galhas em botões florais de *Lundia obliqua*.

As galhas de *L. obliqua*, no presente estudo, foram encontradas nas mesmas plantas em três anos consecutivos, com taxa de infestação crescente. Em 1992, em uma análise prévia, 78% dos 500 botões examinados estavam atacados. Além dessas infestações, existem evidências de que a maioria dos indivíduos de *L. obliqua*, na Mata de Santa Genebra, esteja apresentando deficiências: (1) foram encontradas, recentemente, mais dois tipos de galhas, foliares, também com alta infestação na maioria dos indivíduos; (2) muitas das suas folhas, sem galhas, apresentavam-se retorcidas e manchadas, com sintomas que podiam indicar infecções por microrganismos ou deficiências nutricionais.

Entretanto, não só no caso de *L. obliqua*, mas também nas demais espécies, são necessários estudos mais refinados em outros períodos de floração, para avaliações mais seguras sobre o impacto da herbivoria na aptidão dessas bignoniáceas.

Segundo Hendrix (1990), sabe-se muito pouco sobre os efeitos da herbivoria no desenvolvimento e crescimento futuro das espécies atacadas, com algumas exceções em árvores de interesse comercial. Além disso, se considerarmos que as populações de herbívoros, tanto de vida livre, como galhadores, apresentam variações temporais e espaciais, parece fundamental que o mais importante a ser feito já tenha sido dito por Janzen (1977): "nós precisamos muito, muito mais, de história natural das plantas tropicais e de como elas interagem com os animais, do que uma miscelânea de notas de campo sobre qual besouro foi encontrado em qual planta."

## 5. CONCLUSÕES.

1 - Há uma predominância de melitofilia na taxocenose estudada e o néctar é o principal recurso forrageado pelos visitantes florais. As abelhas de porte médio e grande são os principais componentes da guilda de nectarívoros (polinizadores e pilhadores).

2 - Os principais fatores que atuam na seleção dos polinizadores efetivos são a morfologia floral e a estratégia de floração.

3 - O investimento em tecidos florais espessos, nos cálices, corolas e base dos estames, favorece a proteção do néctar contra pilhagem.

4 - O sistema de reprodução encontrado, alogâmico, com algumas espécies apresentando mecanismos de auto-incompatibilidade de ação tardia, deve ser avaliado em relação às estratégias de floração, para elucidar os fatores envolvidos na seleção da proporção de frutos/flores.

5 - O estudo da herbivoria floral é importante para um melhor conhecimento do impacto dos herbívoros no investimento reprodutivo dessas Bignoniaceae.

6 - A Mata de Santa Genebra deve ser preservada para estudos das interações plantas-polinizadores, pouco conhecidas em ambientes florestais fragmentados.

## 6. RESUMO.

No presente trabalho, realizado na Mata de Santa Genebra, município de Campinas, São Paulo, no período de dezembro de 1988 a junho de 1991, foram estudados aspectos da ecologia floral de dez espécies de lianas da tribo Bignonieae, Bignoniaceae. Essas espécies foram *Adenocalymma bracteatum* (Cham.) DC., *Adenocalymma marginatum* (Cham.) DC., *Anemopaegma chamberlaynii* (Sims) Bur. & K.Schum., *Arrabidaea samydoides* (Cham.) Sandw., *Arrabidaea selloi* (Spreng.) Sandw., *Arrabidaea triplinervia* H. Baill., *Amphilophium vauthieri* P. DC., *Lundia obliqua* Sonder, *Pithecoctenium crucigerum* (L.) A. Gentry e *Stizophyllum perforatum* (Cham.) Miers.

As flores da maioria das espécies apresentaram síndrome de melitofilia e foram polinizadas por abelhas Anthophoridae e Apidae, de porte médio ou grande e língua comprida. As exceções foram *Stizophyllum perforatum* e *Lundia obliqua*. As flores de *S. perforatum* apresentaram características melitófilas, entretanto suas flores foram polinizadas somente por borboletas Papilionidae. As flores de *L. obliqua*, sem néctar, apresentaram algumas características melitófilas e evidências de que possam ser "miméticas" de flores nectaríferas, entretanto, não foi observado nenhum polinizador visitando-as. Alguns atributos florais em *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*

selecionam comportamento de visita especializado para as abelhas polinizadoras.

As flores das dez espécies apresentaram reflexão de ultravioleta em diferentes intensidades e estruturas florais, tendo sido classificadas dentro de seis diferentes padrões de reflexão-absorção.

São discutidas ainda as adaptações florais das espécies nectaríferas, relacionadas à proteção do néctar contra pilhadores. As flores de *Amphilophium vauthieri* e *Pithecoctenium crucigerum*, que apresentaram néctar em maior quantidade e concentração de açúcares entre as espécies nectaríferas, foram as mais bem sucedidas nas defesas contra pilhadores de néctar (beija-flores e abelhas *Oxaea flavescens* e *Xylocopa* spp.). As demais espécies nectaríferas foram pilhadas, por pelo menos um desses animais, com exceção em *Arrabidaea selloi*, que apresentou néctar em menor quantidade e menos concentrado do que as demais espécies. Além de pilhagem de néctar por roubo, na maioria das espécies também ocorreu pilhagem por furto, tanto de néctar como de pólen.

As espécies de Bignoniaceae apresentaram auto-incompatibilidade e produziram frutos somente em experimentos de polinização cruzada (xenogamia) e em condições naturais (controle). Entretanto, o sistema de reprodução de *Amphilophium vauthieri* não foi determinado (a grande maioria de suas flores foi predada por coleópteros). *Lundia obliqua* não produziu frutos em nenhum dos

experimentos. Em *Stizophyllum perforatum*, *L. obliqua* e nas três espécies de *Arrabidaea*, foram encontrados mecanismos de auto-incompatibilidade de ação tardia.

Além dos aspectos de biologia floral e sistema de reprodução, todas as espécies foram avaliadas em relação à herbivoria floral. Os herbívoros ocorreram em diferentes fases de desenvolvimento floral, desde botão (como os dípteros Cecydomiidae galhadores, em *Lundia obliqua*) até flores em antese (como os coleópteros Nitidulidae em *Amphilophium vauthieri*) e, em alguns casos, prejudicaram o investimento reprodutivo dessas Bignoniaceae.

## 7. ABSTRACT.

Some floral ecology aspects were investigated in ten liana species of the tribe Bignonieae, Bignoniaceae. These species were *Adenocalymma bracteatum*, *Adenocalymma marginatum*, *Amphilophium vauthieri*, *Anemopaegma chamberlaynii*, *Arrabidaea samydoides*, *Arrabidaea selloi*, *Arrabidaea triplinervia*, *Lundia obliqua*, *Pithecoctenium crucigerum* e *Stizophyllum perforatum*.

The flowers of most of those species showed melittofily syndrome and were pollinated by medium or large-sized bees of the families Apidae and Anthophoridae. The exception were *Stizophyllum perforatum* and *Lundia obliqua*. The flowers of *S. perforatum* showed melittofilous characteristics, however their flowers were pollinated by Papilionidae butterflies. The flowers of *L. obliqua*, without nectar, showed some melittofilous characteristics, and evidences that they can be "mimetic" of nectariferous, but no pollinator was seen visiting them. Some flower attributes of *Amphilophium vauthieri* and *Pithecoctenium crucigerum* selected specialized visitor behaviour of the pollinating bees.

The flowers showed ultraviolet reflections of different intensities in the flowers structures, having been classified in six patterns of ultraviolet reflection-absorption.

Flowers adaptations of the nectariferous flowers for the protection of the nectar against robbers were also

discussed. The flowers of *Amphilophium vauthieri* and *Pithecoctenium crucigerum*, with a higher concentration of sugars among the nectariferous species, were also most successful in their protection against nectar robbers (hummingbirds and the bees *Oxaea flavescens* and *Xylocopa* spp.). The other nectariferous species were robbed by the least one of these animals with the exception of *Arrabidaea selloi*, which showed the least volume of nectar and the least concentration of sugars of all species. Besides the robbing, in most species there was also nectar and pollen theft.

The Bignoniaceae species showed selfincompatibility and are allogamous. The reproductive system of *Amphilophium vauthieri* was not determined as most of its flowers were damaged by Coleoptera. *Lundia obliqua* didn't produce any fruit during the whole experiment. Late self incompatibility was observed in *Stizophyllum perforatum*, *Lundia obliqua*, *Arrabidaea selloi*, *Arrabidaea samydoides* and *Arrabidaea triplinervia*. Floral herbivory was investigated in all species. Herbivory occurred in different stages of floral development, from bud (as galls produced by Diptera Cecydomiidae in *Lundia obliqua*) to mature flowers (Coleoptera Nitidulidae in *Amphilophium vauthieri*). The damage of these herbivores in some cases impaired the reproductive investment of these Bignoniaceae.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- ALVIM, P. 1960 Moisture stress as a requirement for flowering of coffee.  
*Science* 132:354.
- AMARAL, M.E.C. & RINALDI, I.M.P. 1986 Zoocecidios em plantas de Cerrado (Campo Grande - MS).  
In: Resumos. XIII Congresso Brasileiro de Zoologia. Cuiabá. nº 744.
- AMARAL, M.E.C. & PIEDADE, L.H. Ecologia da polinização de *Leonurus sibiricus* L. (Labiatae), na região de Campinas, São Paulo.  
*Revta. brasil. Bot.* (no prelo).
- ANANTHAKRISHNAN, T.N. Adaptative strategies in cecidogenous insects. In: *Biology of gall insects*. (T.N. ANANTHAKRISHNAN, ed.) Edward Arnold. London. p. 1-9.
- ARNOLD, C.R.; ROLLS, P.J. & STEWART, J.C.J. 1974 *Fotografia aplicada*. Omega. Barcelona.
- ARROYO, M.T.K. 1976 Geitonogamy in animal-pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility.  
*Taxon* 25:543-548.
- BARROWS, E.M. 1976 Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbenaceae).  
*Biotropica* 8:123-135.
- BARROWS, E.M. 1977 Floral maturation and insect visitors of *Pachyptera hymenaea* (Bignoniaceae).  
*Biotropica* 9:133-134.
- BARROWS, E.M. 1980 Robbing of exotic plants by introduced carpenter and honeybees in Hawaii, with comparative notes.  
*Biotropica* 12:23-29.

- BAKER, H.G. 1983 An outline of the history of anthecology, or pollination biology. In: **Pollination biology**. (L. REAL, ed.). Academic Press. Orlando.
- BAKER, H.G. & HARRIS, B. 1959 A pollination of *Parkia* by bats and its attendant evolutionary problems. *Evolution* 11:449-460.
- BAKER, H.G. & HURD, P.D., Jr. 1968 Intrafloral ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 13:385-414.
- BARTHOLOMEW, G.A. & CASEY, T.M. 1978 Oxygen consumption of moths during rest, preflight warm-up and flight in relation to body size and wing morphology. *J. Exp. Biol.* 76:349-356.
- BAWA, K.S. 1974 Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:85-92.
- BAWA, K.S. 1990 Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:399-422.
- BAWA, K.S. & WEBB, C.J. 1984 Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Am. J. Bot.* 71:736-751.
- BENTLEY, B.L. 1977 Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-428.
- BERTIN, R.I. 1982a Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae). *Amer. J. Bot.* 69:122-134.
- BERTIN, R.I. 1982b Paternity and fruit production in trumpet creeper (*Campsis radicans*). *Am. Nat.* 119:694-709.

- BERTIN, R.I. 1985 Nonrandom fruit production in *Campsis radicans*: between-year consistency and effects of prior pollination.  
*Am. Nat.* 126:750-759.
- BERTIN, R.I. 1986 Consequences of multiple paternity in *Campsis radicans*.  
*Oecologia* 70:1-5.
- BITTENCOURT, J.A.R. 1981 Alguns aspectos da fenologia e polinização de *Jacaranda macrantha* Cham.  
Tese de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- BRANTJES, N.B.M. 1979 Samen delen en wedden op twee paarden bij de bestuiving van Bignoniaceae.  
*Vakbl. Biol.* 5:72.
- BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. 1979 Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers.  
*Ecology* 60:1022-1035.
- 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.  
*Southwestern Naturalist* 26:133-145.
- BULLOCK, S.H. 1985 Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico.  
*Biotropica* 17:287-301.
- BUZATO, S. 1990 Ecologia da polinização de duas espécies simpátricas de *Mendoncia* (Acanthaceae), na região de Campinas, São Paulo. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia. UNICAMP. Campinas.
- CAMARGO, J.M.F.; GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1984 On the phenology and flower visiting behavior of *Oxaea flavescens* (Klug) (Oxaeinae, Andrenidae, Hymenoptera) in São Paulo, Brazil.  
*Beitr. Biol. Pflanzen* 59:159-179.

- CAMPBELL, D.R. & MOTTEN, A.F. 1985 The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66:554-563.
- CARVALHO, C.T. 1960 Das visitas de morcegos às flores (Mammalia, Chiroptera). *Anais Acad. bras. Ciênc.* 32:359-377.
- CASPER, B.B. & LA PINE, T.R. 1984 Changes in corolla color and other floral characteristics in *Cryptantha humilis* (Boraginaceae): cues to discourage pollinators? *Evolution* 38:128-141.
- CHASE, V.C. & RAVEN, P.H. 1975 Evolutionary and ecological relationships between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens* (Ranunculaceae), two perennial plants. *Evolution* 29:474-486.
- CHAUHAN, S.V.S.; YADAV, V. & YADAV, D.K. 1987 Studies into the causes of seedlessness in some Bignoniaceae. *Journal of Experimental Botany* 38:173-177.
- CORBET, S.A. 1978 Bees and the nectar of *Echium vulgare*. *Linn. Soc. London Symp. Ser.* 6:21-30.
- CORBET, S.A.; CUTHILL, M.F.; HARRISON, T. & HARTLEY, G. 1981 Why do nectar-foraging bees and wasps work upwards on inflorescences? *Oecologia* 51:79-83.
- CRUDEN, R.W. 1976 Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion - preliminary evidence of ecotypic adaptation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63:277-289.
- CRUDEN, R.W. 1977 Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- DOUGLAS, S. 1983 Floral color patterns and pollinator attraction in a bog habitat. *Can. J. Bot.* 61:3494-3501.

- EISNER, T.; EISNER, M.; HYPPIO, P.A.; ANESHANSLEY, D. & SILBERGLIED, R.E. 1973 Plant taxonomy: ultraviolet patterns of flowers visible as fluorescent patterns in pressed herbarium specimens.  
*Science* 179:486-487.
- ELIAS, T.S. 1983 Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: **The biology of nectaries**. (B. BENTLEY & T.S. ELIAS, eds.) Columbia Univ. Press. New York. p.174-203.
- ELIAS, T.S. & GELBAND, H. 1975 Nectar: its production and function in trumpet creeper.  
*Science* 189:289-291.
- ELIAS, T.S. & GELBAND, H. 1976 Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis radicans*, Bignoniaceae.  
*Amer. J. Bot.* 63:1349-1353.
- ELIAS, T.S. & PRANCE, G.T. 1978 Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae.  
*Brittonia* 30:175-181
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der 1966 **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press. Oxford.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der 1980 **The principles of pollination ecology**. 3th. ed. Pergamon Press. Oxford.
- FERNANDES, G.W.; MARTINS, R.P. & TAMEIRAO NETO, E. 1987 Food web relationships involving *Anadiplosis* sp. galls (Diptera: Cecidomyiidae) on *Machaerium aculeatum* (Leguminosae).  
*Revta brasil. Bot.* 10:117-123.
- FERNANDES, G.W.A.; TAMEIRAO NETO, E. & MARTINS, R.P. 1988 Ocorrência e caracterização de galhas entomógenas na vegetação do *campus* Pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais.  
*Revta bras. Zool.* 5:11-29.
- FERRI, M.G.; MENEZES, N.L. & MONTEIRO-SCANAVACCA, W.R. 1969 **Glossário de termos botânicos**. Ed. Edgard Blücher. São Paulo.

- FONT-QUER, P. 1979 *Diccionario de Botánica*.  
Labor. Barcelona.
- FRANKIE, G.W.; HABER, W.A.; OPLER, P.A. & BAWA, K.S. 1983  
Characteristics and organization of the large bee  
pollination system in the Costa Rican dry forest.  
In: *Handbook of experimental pollination biology*.  
(C.J. JONES & R.J. LITTLE, eds.). Van Nostrand  
Reinhold. New York. p.411-477.
- FROHLICH, M.W. 1976 Appearance of vegetation in  
ultraviolet light: absorbing flowers, reflecting  
background.  
*Science* 194:839-841.
- GAUSMAN, H.W.; RODRIGUEZ, R.R. & ESCOBAR, D.E. 1975  
UV radiation reflectance, transmittance and absorptance  
by plant leaf epidermises.  
*Agron. J.* 67:720-724.
- GENTRY, A.H. 1973 Bignoniaceae. In: *Flora of Panama*.  
*Ann. Missouri Bot. Gard.* 60:781-977.
- GENTRY, A.H. 1974a Flowering phenology and diversity in  
tropical Bignoniaceae.  
*Biotropica* 6:64-68.
- GENTRY, A.H. 1974b Coevolutionary patterns in Central  
American Bignoniaceae.  
*Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:728-759.
- GENTRY, A.H. 1976 Bignoniaceae of southern Central  
America: Distribution and ecological specificity.  
*Biotropica* 8:117-131.
- GENTRY, A.H. 1978a Diversidade e regeneração da capoeira  
do INPA, com referência especial às Bignoniaceae.  
*Acta Amazonica* 8:67-70.
- GENTRY, A.H. 1978b Anti-pollinators for mass-flowering  
plants ?  
*Biotropica* 10:68-69.

- GENTRY, A.H. 1979 Distribution patterns of neotropical Bignoniaceae: some phytogeographical implications. In: *Tropical botany*. (K. LARSEN & L. HOLM-NIELSEN, eds.). Academic Press. New York. p.339-354.
- GENTRY, A.H. 1980 Bignoniaceae - Part I (Crescentieae and Tourrettieae). *Flora Neotropica* 25:1-130.
- GENTRY, A.H. 1982 America neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America pleistocene climatic fluctuations or an accident of the andean orogeny ? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69:557-593.
- GENTRY, A.H. 1988 Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:1-34.
- GENTRY, A.H. 1989 An overview of the geography, taxonomy, and evolution of lianas. In: *The biology of climbing plants*. (F. PUTZ, S. BULLOCK & H. MOONEY, eds.). Cambridge University Press.
- GENTRY, A.H. 1990 Evolutionary patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55:118-129.
- GIBBS, P.E. 1990a Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revta. brasil. Bot.* 13:125-136.
- GIBBS, P.E. 1990b Auto-incompatibilidade em plantas de Cerrado. In: *Resumos. VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Campinas. p. 32.
- GIBBS, P.E. & BARROS, M. 1989 Auto-incompatibilidade e incompatibilidade inter-específica, em duas espécies dos cerrados: *Tabebuia caraiba* e *T. ochracea* (Bignoniaceae). In: *Resumos. XL Congresso Nacional de Botânica*. Cuiabá. p. 21.

- GORI, D.F. 1983 Post-pollination phenomena an adaptative floral changes. In: *Handbook of experimental pollination biology*. (C.E. JONES & R.J. LITTLE, eds.). Van Nostrand Reinhold. New York. p. 31-49.
- GOTTSBERGER, G. 1971 Colour change of petals in *Malvaviscus arboreus* flowers. *Acta Bot. Neerl.* 20:381-388.
- GOTTSBERGER, G. 1985 Floral ecology. Report on the years 1981 (79) to 1985. *Prog. Bot.* 47:384-417.
- GOTTSBERGER, G. 1989 Floral ecology. Report on the years 1985 (1984) to 1988. *Prog. Bot.* 50:352-379.
- GOTTSBERGER, G. 1990 A polinização das espécies de Annonaceae do Cerrado. In: *Resumos. VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Campinas. p. 36.
- GOLDSMITH, T.H. & BERNARD, G.D. 1974 The visual system of insects. In: *The physiology of Insecta*. II. 2 ed. (M. Rockstein, ed.). Academic Press. New York. p.165-272.
- GRANT, V. 1950 The flower constancy of bees. *Bot. Rev.* 16:379-398.
- GRANT, V. & GRANT, K.A. 1965 *Flower pollination in the phlox family*. Columbia Univ. Press. New York.
- GREEN, T.W. & BOHART, G.E. 1975 The pollination ecology of *Astragalus cibarius* and *Astragalus utahensis* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 62:379-386.
- HEINRICH, B. 1975 Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6:139-179.
- HEINRICH, B. 1976 Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. *Ecology* 57:874-889.

- HEINRICH, B. 1979 "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis.  
*Ecology* 60:245-255.
- HEINRICH, B. 1983 Insect foraging energetics.  
In: *Handbook of experimental pollination biology*. (C.E. JONES & R.J. LITTLE, eds.). Van Nostrand Reinhold. New York. p. 187-214.
- HEINRICH, B. & RAVEN, P.H. 1972 Energetics and pollination ecology.  
*Science* 176:597-602.
- HENDRIX, S.D. 1990 Herbivory and its impact on plant reproduction. In: *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. (J.L. DOUST & L.L. DOUST, eds.). Oxford Univ. Press. New York. p. 246-263.
- HESS, D. 1983 *Die Blute*. Ulmer. Stuttgart.
- HOEHNE, F.C. 1939 *Plantas e substâncias vegetais tóxicas e medicinais*. 2ª ed. Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo. São Paulo. 335 p.
- HOROVITZ, A. & COHEN, Y. 1972 Ultraviolet reflectance characteristics in flowers of crucifers.  
*Amer. J. Bot.* 59:706-713.
- HOWE, H.F. & WESTLEY, L.C. 1986 Ecology of pollination and seed dispersal. In: *Plant ecology*. (M.J. CRAWLEY, ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford. p.185-215.
- INOUYE, D.W. 1980 The terminology of floral larceny.  
*Ecology* 61:1251-1253.
- INOUYE, D.W. 1983 The ecology of nectar robbing.  
In: *The biology of nectaries*. (B. BENTLEY & T. ELIAS, eds.). Columbia University Press. New York. p. 153-173.
- JAEGER, P. 1954 Les aspects actuels du problème de la chéiroptérogamie.  
*Bull. Inst. fr. Afr. noire, Serie A*, 16:796-821.

- JAIN, D.K. & SINGH, V. 1979 Studies in Bignoniaceae - VI. Floral anatomy. Proc. Indian Acad. Sci. 88:379-390.
- JANZEN, D.H. 1971 Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171:203-205.
- JANZEN, D.H. 1977 Promising directions of study in tropical animal-plant interactions. Ann. Missouri Bot. Gard. 64:706-736.
- JONES, E. & BUCHMANN, S.L. 1974 Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. Anim. Behav. 22:481-485.
- KEVAN, P.G. 1976 Fluorescent nectar. Science 194:341-342.
- KEVAN, P.G. 1978 Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: *The pollination of flowers by insects.* (A.J. RICHARDS, ed.). Academic Press. London. p. 51-78.
- KEVAN, P.G. 1979 Vegetation and floral colors revealed by ultraviolet light: interpretational difficulties for functional significance. Am. J. Bot. 66:749-751.
- KEVAN, P.G. 1983 Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. In: *Handbook of experimental pollination biology.* (C.E. JONES & R.J. LITTLE, eds.). Van Nostrand Reinhold. New York. p. 3-30.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. 1983 Insects as flower visitors and pollinators. Ann. Rev. Entomol. 28:407-453.
- KEVAN, P.G.; GRAINGER, N.D.; MULLIGAN, G.A. & ROBERTSON, A.R. 1973 A gray-scale for measuring reflectance and color in the insect and human visual spectra. Ecology 54: 924-926.

- KNUTH, P. 1905 *Handbuch der blütenbiologie III*.  
Engelmann. Leipzig. p.132-143.
- KODAK 1972 *Ultraviolet and fluorescence photography. Data Book M-27*. Eastman Kodak Co., Rochester.
- KODAK 1977 *Basic scientific photography. Scientific data book N-9*. Eastman Kodak Co., Rochester.
- KÜPPERS, H. 1979 *Atlas de los colores*. Blume. Madrid.
- LAROCA, S. & ALMEIDA, M.C. 1985 Adaptação dos palpos labiais de *Niltonia virgilli* (Hymenoptera, Apoidea, Colletidae) para coleta de néctar em *Jacaranda puberula* (Bignoniaceae), com descrição do macho. *Revta. bras. Ent.* 29:289-297.
- LEHNER, P.N. 1979 *Handbook of ethological methods*. Garland. New York.
- LEITAO-FILHO, H.F. 1982 Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. *Anais do Congresso Nacional sobre Essências Nativas. Silvicultura.* 71:1181-1194.
- LEPPIK, E.E. 1974 Origin and evolution of bilateral symmetry in flowers. In: *Plant introduction and genetic resources investigation paper. 26*. Beltsville. Maryland
- LEVIN, D.A. & ANDERSON, W.W. 1970 Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104:455-467.
- LINSLEY, E.G. 1958 The ecology of solitary bees. *Hilgardia* 27:543-599.
- LINSLEY, E.G. & MACSWAIN, J.W. 1958 The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Evolution* 12:219-223.

- MACIOR, L.W. 1966 Foraging behavior of *Bombus* (Hymenoptera Apidae) in relation to *Aquilegia* pollination.  
*Amer. Jour. Bot.* 53:302-309.
- MACIOR, L.W. 1970 The pollination ecology of *Dicentra cucullaria*.  
*Amer. Jour. Bot.* 57:6-11.
- MACIOR, L.W. 1974 Behavioral aspects of coadaptations between flowers and insect pollinators.  
*Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:760-769.
- MAHESHWARI, P. 1950 An introduction to the embryology of angiosperms. Mc Graw-Hill. New York.
- MANI, M.S. 1964 Ecology of plant galls. Junk. The Hague.
- MARTIN, F.W. 1959 Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence.  
*Stain Technol.* 37:35.
- McCREA, K.D. & LEVY, M. 1983 Photographic visualization of floral colors as perceived by honeybee pollinators.  
*Amer. J. Bot.* 70:369-375.
- MEDINA, D.M. & CONAGIN, C.H.T.M. 1964 Técnica citológica. Instituto Agronômico de Campinas, Campinas. Publicação 2610. p.108.
- MENEZES, N.L. & SEMIR, J. 1991 *Burlemarxia*, a new genus of Velloziaceae.  
*Taxon* 40:413-426.
- MICHENER, C.D. 1979 Biogeography of the bees.  
*Ann. Missouri Bot. Gard.* 66:277-347.
- MORAWETZ, W. 1982 Morphologisch-ökologische differenzierung biologie, systematic und evolution der neotropischen gattung *Jacaranda* (Bignoniaceae). Springer Verlag. Wien. 184p.

- MORELLATO, L.P.C. 1991 Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de doutorado. Instituto de Biologia. UNICAMP. Campinas.
- MORSE, D.H. 1978 Size-related foraging differences of bumblebees workers.  
Ecol. Ent. 3:189-192.
- MOSQUIN, T. 1971 Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time.  
Oikos 22:398-402.
- NEWCOMBE, F.C. 1922 Significance of the behavior of sensitive stigmas.  
Amer. J. Bot. 9:99-120.
- NEWCOMBE, F.C. 1924 Significance of the behavior of sensitive stigmas. II.  
Amer. J. Bot. 11:85-93.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. 1991 The pollination and reproductive biology of a Cerrado woody community in Brazil.  
Ph.D. thesis. University of St. Andrews.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. de & GIBBS, P.E. 1990 Biologia de polinização de espécies lenhosas de cerrado: um estudo comunitário. In: Resumos. VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Campinas. p.81.
- OLIVEIRA, P.S. 1988 Sobre a interação de formigas com o pequi do Cerrado, *Caryocar brasiliensis* Camb. (Caryocaraceae): o significado ecológico de nectários extraflorais. Tese de doutorado. Instituto de Biologia. UNICAMP. Campinas.
- OLIVEIRA, P.S. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1991 Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in western Brazil.  
In: Plant-Animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. (P.W. PRICE, T.M. LEWINSOHN, G.W. FERNANDES, & W.W. BENSON, eds.). John Wiley & Sons. New York. p.163-175.

- OPLER, P.A. 1983 Nectar production in a tropical ecosystem  
In: *The biology of nectaries*. (B. BENTLEY & T. ELIAS,  
eds.). Columbia University Press. New York. p. 30-79.
- OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976  
Rainfall as a factor in the release, timing, and  
synchronization of anthesis by tropical trees and  
shrubs.  
*J. Biogeog.* 3:231-236.
- OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1980 Comparative  
phenological studies of treelet and shrub species in  
tropical wet and dry forests in the lowland of Costa  
Rica.  
*J. Ecol.* 68:167-188.
- PEIXOTO, A.L. & GENTRY, A.H. 1990 Diversidade e composição  
florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de  
Linhares (Espírito Santo, Brasil).  
*Revta. brasil. Bot.* 13:19-25.
- PERCIVAL, M.S. 1965 *Floral biology*. Pergamon Press.  
London.
- PETERSEN, C.; BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. 1982  
An experimental study of floral display and fruit set  
in *Chilopsis linearis* (Bignoniaceae).  
*Oecologia* 55:7-11.
- PIEADADE, L.H.; AMARAL, M.E.C. & SEMIR, J. (em prep.)  
Biologia floral de *Fridericia speciosa* (Bignoniaceae).
- PLEASANTS, J.M. 1980 Competition for bumblebee pollinators  
in Rocky Mountain plant communities.  
*Ecology* 61:1446-1459.
- POOLE, R.W. & RATHCKE, B.J. 1979 Regularity, randomness,  
and aggregation in flowering phenologies.  
*Science* 203:470-471.
- PORSCH, O. 1931 *Crescentia*, eine fledermaublume.  
*Öst. bot. G.* 80:31-44.

- PROCTOR, M. & YEO, P. 1975 *The pollination of flowers*. Collins. London.
- PUTZ, F.E. 1984 The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama.  
*Ecology* 65:1713-1724.
- PYKE, G. 1978 Optimal foraging: Movement patterns of bumblebees.  
*Theor. Popul. Biol.* 13:72-98.
- RABINOWITZ, D.; RAPP, J.K.; SORK, V.L.; RATHCKE, B.J.; REESE, G.A. & WEAVER, J.C. 1981 Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants.  
*Ecology* 62:49-56.
- RAMIREZ, N. 1989 Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana Venezolana.  
*Biotropica* 21:319-330.
- RIBEIRO, S.P.; OLIVEIRA, A.B.; PADUA, A.P.; PIMENTA, H.R. & RASLAN, D.S. 1988 Metabólitos secundários e insetos fitófagos em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae). In: *Anais do Simpósio Internacional sobre Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais*. UNICAMP. Campinas. p. 55.
- RICHARDS, A.J. 1986 *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin. London.
- RIZZINI, C.T. 1963 Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil.  
*Revta. brasil. Geogr.* 25:3-84.
- ROHLF, F.J. 1989 *NTSYS-Pc : Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Exeter Publ. New York.
- ROLLS, P. 1968 Photographic optics. In: *Photography for the scientist*. (C.E. Engel, ed.) Academic Press. New York.

- RODRIGUES, A.A.G. 1988 *Biologia da reprodução de Pyrostegia venusta (Ker.) Miers (Bignoniaceae)*. Tese de mestrado. Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho". Rio Claro.
- ROSEN, D. & BARTHLOTT, W. 1991 *Ökologische aspekte der ultraviolett-reflexion von blumen in Mitteleuropa, besonders in der Eifel*. *Decheniana (Bonn)* 144:72-112.
- SANDWITH, N.Y. & HUNT, D.R. 1974 *Bignoniáceas*. In: *Flora Ilustrada Catarinense*. (P.R. REITZ, ed.) s.ed. Itajaí. p.1-172.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1989 *Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e conseqüências para polinização do maracujá (Passifloraceae)*. *Revta. bras. Ent.* 33:109-118.
- SCHEMSKE, D.W. 1981 *Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs*. *Ecology* 62:946-954.
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.S. 1986 *Late-acting self-incompatibility in Angiosperms*. *The Botanical Review* 52:195-219.
- SILBERGLIED, R.E. 1976 *Visualization and recording of longwave ultraviolet reflection from natural objects*. Part 1. Part 2. *Functional photography* 11(2):20-28. 11(3):30-33.
- SILBERGLIED, R.E. 1979 *Communication in the ultraviolet*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:373-398.
- SIMPSON, B.B. & NEFF, J.L. 1981 *Floral rewards: alternatives to pollen and nectar*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68:301-322.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981 *Biometry*. 2nd. ed. Freeman. San Francisco.

- STEBBINS, G.L. 1970 Adaptative radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. I: Pollination mechanisms.  
*Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:307-326.
- STEPHENSON, A.G. 1979 An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae).  
*Evolution* 33:1200-1209.
- STEPHENSON, A.G. 1980 Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae).  
*Ecology* 61:57-64.
- STEPHENSON, A.G. 1981 Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions.  
*Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.
- STEPHENSON, A.G. 1982 When does outcrossing occur in a mass-flowering plant ?  
*Evolution* 36:762-767.
- STEPHENSON, A.G. & THOMAS, W.W. 1977 Diurnal and nocturnal pollination of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae).  
*Syst. Bot.* 2:191-198.
- SUGDEN, E.A. 1986 Anthecology and pollinator efficacy of *Styrax officinale* subsp. *redivivum* (Styracaceae).  
*Amer. J. Bot.* 73:919-930.
- TAVARES, J.S. 1908 Contribution prima ad cognitionem cecidologiae Braziliae. *Brotéria - Série Zoológica.* 7:5-29.
- TAVARES, J.S. 1916 Cecidomyias novas do Brazil.  
*Brotéria - Série Zoológica.* 14:36-57.
- TAVARES, J.S. 1918 Cecidologia brasileira - Cecídias que se criam nas plantas das famílias das Verbernaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Labiateae, Rosaceae, Anonaceae, Amperidaceae, Bignoniaceae, Aristolochiaceae e Solanaceae.  
*Brotéria - Série Zoológica.* 16:21-84.

- TAVARES, J.S. 1925 Nova contribuição para o conhecimento da Cecidologia Brasileira.  
Brotéria - Série Zoológica. 22:5-55.
- THOMAS, K. 1988 O homem e o mundo natural - Mudanças de atitude em relação às plantas e aos animais (1500-1800)  
Companhia das Letras. São Paulo.
- PIJL, L. van der 1954 *Xylocopa* and flowers in the tropics. I. The bees as pollinators: List of the flowers visited.  
Proc. K. ned. Akad. Wet., Serie C, 57:413-423.
- PIJL, L. van der 1960 Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution.  
Evolution 14:403-416.
- PIJL, L. van der 1961 Ecological aspects of flower evolution. II.  
Evolution 15:44-59.
- VIEIRA, M.F.; MEIRA, R.M.S.A.; QUEIROZ, L.P. & MEIRA NETO, J.A.A. Polinização e reprodução de *Jacaranda caroba* (Vell.) DC. (Bignoniaceae) em área de Cerrado do sudeste brasileiro.  
Revta. brasil. Bot. (no prelo).
- VOGEL, S. 1958 Fledermausblumen in sudamerika.  
Öst. bot. Z. 104:491-530.
- VOGEL, S. 1983 Ecophysiology of zoophilic pollination. In: *Physiological plant ecology*. III. (O.L. LANGLE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER, eds.).  
Encyclopedia of plant physiology, N.S. 12C. Springer-Verlag. Berlin. p.559-624.
- WASER, N.M. 1978 Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers.  
Ecology 59:934-944.
- WASER, N.M. 1983 Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of the evidence. In: *Handbook of experimental pollination biology*. (C.E. JONES & R.J. LITTLE, eds.).  
Van Nostrand Reinhold. New York. p.277-293.

- WEBER, A. & VOGEL, S. 1986 The pollination syndrome of *Deplanchea tetraphylla* (Bignoniaceae).  
*Pl. Syst. Evol.* 154:237-250.
- WHITHAM, T.G. 1977 Coevolution of foraging in *Bombus* and nectar dispensing in *Chilopsis*: a last dreg theory.  
*Science* 195:593-596.
- WILLIAMS, N.H. Floral fragrances as cues in animal behavior  
In: *Handbook of experimental pollination biology*. (C.E. JONES & R.J. LITTLE, eds.). Van Nostrand Reinhold.  
New York. p.50-72.
- WYATT, R. 1983 Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: *Pollination biology*. (REAL, L., ed.). Academic Press. London.  
p.51-95.
- YANAGIZAWA, Y. 1983 Aspectos da biologia floral de espécies de *Arrabidaea* e *Jacaranda*, no município de Botucatu, SP. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- YANAGIZAWA, Y. & GOTTSBERGER, G. 1979 Fator de competição entre *Distictella elongata* (Bignoniaceae) e *Crotalaria anagyroides* (Fabaceae), frente a abelhas polinizadoras.  
*Ciência e Cultura* 31:1320.
- YANAGIZAWA, Y.; MAIMONI-RODELLA, R.C.S.; AMARAL, A. Jr. & RODELLA, R.A. 1982 Biologia floral de *Zeyhera digitalis* (Vell.) Hoehne (Bignoniaceae) na região de Botucatu, SP., Brasil. In: *34ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência*. Campinas, SP., Resumos p.827.
- ZEISLER, M. 1938 Über die abgrenzung der eigentlichen narbenflche mit hilfe von reaktionen.  
*Beih. bot. Zbl.* 58:308-318.
- ZIMMERMAN, M. 1980 Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators.  
*Ecology* 61:497-501.

- ZIMMERMAN, M. 1984 Reproduction in *Polemonium*: A five year study of seed production and implications for competition for pollinator service. *Oikos* 42:225-228.
- ZIMMERMAN, M. 1990 Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In: **Plant reproductive ecology. Patterns and strategies.** (J.L. DOUST & L.L. DOUST, eds.). Oxford Univ. Press. New York. p.157-178.
- ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S.F. & CAMARGO, J.M.F. 1969 Biological observations on a neotropical parasocial bee *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 17:271-380.

## 9. APÊNDICE.

Lista das espécies de visitantes e seus respectivos autores.

## INSETOS

## HYMENOPTERA

## APIDAE

## BOMBINI

*Bombus brasiliensis* Lepeletier.

## EUGLOSSINI

*Euglossa annectans* Dressler.

*Euglossa cordata* (Linnaeus).

*Euglossa pleosticta* Dressler.

*Eulaema nigrita* (Lepeletier).

*Euplusia auriceps* (Friese).

*Exaerete smaragdina* (Guérin-Méneville).

## MELIPONINI

*Paratrigona lineata* (Lepeletier).

*Nannotrigona testaceicornis* (Lepeletier).

*Trigona spinipes* (Fabricius).

## ANTHOPHORIDAE

## CENTRIDINI

*Centris (Xanthemisia) bicolor* Lepeletier.

*Centris (Melanocentris) collaris* Lepeletier.

*Centris (Melanocentris) discolor* Smith.

*Centris (Melanocentris) mocsaryi* Friese.

*Centris similis* (Fabricius).

*Epicharis (Triepicharis) analis* (Lepeletier).

*Epicharis (Epicharis) flava* Friese.

*Epicharis (Epicharoides) cf. grandior* (Friese).

*Epicharis rustica* (Olivier).

## RATHYMINI

*Rathymus cf. unicolor* Smith.

## XYLOCOPINI

*Xylocopa (Neoxylocopa) brasilionorum* (Linnaeus).

*Xylocopa (Megaxylocopa) frontalis* (Olivier).

*Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* Moure & Camargo.

## HALICTIDAE

## AUGOCHLORINI

*Pseudaugochloropsis cf. pandora* (Smith).

## OXAEIDAE

*Oxaea flavescens* (Klug).

## LEPIDOPTERA

## HESPERIIDAE

- Cobalopsis catocala* (Herrich-Schaeffer).  
*Cymaenes gisca* Evans.  
*Cymaenes tripunctata* (Latreille).  
*Perichares philetas adela* Butler.  
*Perichares lotus* Butler.  
*Urbanus procne* (Plöte).  
*Urbanus viterboana alva* Evans.  
*Vettius diversus* (Herrich-Schaeffer).

## NYMPHALIDAE

- Temenis laothoe meridionalis* Ebert.

## PAPILIONIDAE

- Battus polydamas* (Linnaeus).  
*Papilio astyalus* Godart.

## PIERIDAE

- Ascia monuste* (Linnaeus).

## PÁSSARO

## APODIFORMES

## TROCHILIDAE

- Melanotrochilus fuscus* (Vieillot).

Formigas associadas à nectários extraflorais

## FORMICIDAE

- Camponotus crassus* Mayr.  
*Camponotus sericeiventris* (Guérin).  
*Ectatomma quadridens* (Fabricius).