



Biologia da polinização de duas espécies simpátricas de Acanthaceae, na região de Campinas, São Paulo

Maria Fernanda P. de Aquino Pereira

Orientadora: Prof^a. Dra. Marlies Sazima

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Maria Fernanda P. de Aquino Pereira
e aprovada pela Comissão Julgadora

23/06/98

Marlies Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia, Universidade Estadual de Campinas,
para a obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, área de concentração em
Biologia Vegetal.

Campinas - 1998

P414b

36117/BC



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
SUBCOMISSÃO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

Biologia da polinização de duas espécies simpátricas de
Acanthaceae, na região de Campinas, São Paulo

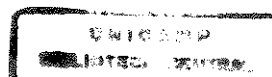
Maria Fernanda P. de Aquino Pereira

Orientadora: Prof^ª. Dra. Marlies Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia, Universidade Estadual de Campinas,
para a obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, área de concentração em
Biologia Vegetal.

Campinas -1998

9900034



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
V.	Er.
TOMBO BC/	36117
PROC.	229199
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	05/01/99
N.º CPD	

CM-001195B4-9

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA
DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Pereira, Maria Fernanda P. de Aquino

P414b Biologia da polinização de duas espécies simpátricas de Acanthaceae,
na região de Campinas, São Paulo/Maria Fernanda P. de Aquino Pereira.--
Campinas, SP:[s.n.], 1998.
59f.:ilus.

Orientadora: Marlies Sazima.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

I. Polinização. 2. Beija-flor. 3. Plantas-reprodução. I. Sazima, Marlies.
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
SUBCOMISSÃO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**Biologia da polinização de duas espécies simpátricas de
Acanthaceae, na região de Campinas, São Paulo**

Maria Fernanda P. de Aquino Pereira

Banca Examinadora:

Dra. Marlies Sazima (orientadora)

Marlies Sazima

Dr. Christian Westerkamp

Christian Westerkamp

Dr. Ary Gomes da Silva

Ary Gomes da Silva

Suplente:

Dr. Silvana Buzato

**Dedico este trabalho àqueles que
caminharam ao meu lado, dando-lhe
um sentido maior.**

Agradecimentos

Agradeço a colaboração recebida na realização deste trabalho:

À Dra. Marlies Sazima, pela forma paciente e delicada com que me orientou.

Ao Dr Ary Gomes da Silva, pelas sugestões na pré-banca e pelo apoio e incentivo ao longo de todo o trabalho.

Ao Dr. Paulo Eugênio de Oliveira e à Dra. Isabel Cristina Machado, componentes da pré-banca, pelas valiosas contribuições.

À Iara, pela forma atenciosa, alegre e competente com que me recebe no laboratório.

À CAPES , pela bolsa de mestrado.

Na caminhada para a realização deste trabalho, não estive sozinha. Senti a presença atuante de amigos, ouvi palavras animadoras de incentivo, de indicações e de críticas, que me ajudaram a seguir em frente. Não me passaram despercebidas companhias silenciosas, mas solidárias e aqueles que dispuseram seu tempo, muitas vezes, simplesmente para ficarem comigo, tornando meu trabalho de campo ainda mais prazeroso e menos solitário. Gostaria de nomeá-los um a um, mas temo não incluir os que preferiram se manter no anonimato, rezando por mim. Então prefiro dizer “muito obrigada” a vocês todos que me estenderam a mão ou a força do seu espírito e do seu amor.

Conteúdo

Resumo	i
Abstracts	ii
1.Introdução	1
2.Material e Métodos	3
2.1. Descrição da área.....	3
2.2. Metodologia.....	5
3.Resultados.....	10
3.1. <i>Geissomeria perbracteosa</i>	10
3.1.1. Morfologia e Biologia Floral	10
3.1.2 Néctar	14
3.1.3. Visitantes	17
3.1.4. Reprodução	21
3.2. <i>Justicia carnea</i>	23
3.2.1. Morfologia e Biologia Floral	23
3.2.2. Néctar	27
3.2.3. Visitantes	29
3.2.4. Reprodução	33
4. Discussão e Conclusões	34
5. Referências Bibliográficas	49

Resumo

Foram estudadas duas espécies de Acanthaceae, *Geissomeria perbracteosa* Rizz. (Acanthoideae) e *Justicia carnea* Lindl (Ruellioideae), que ocorrem em mata estacional semidecidual, situada no município de Campinas - SP. Foram abordados aspectos da fenologia, morfologia floral, produção de néctar, comportamento dos visitantes e sistema reprodutivo. As duas espécies estudadas apresentam uma floração anual, florescendo ao longo de três meses. A coloração vistosa das flores, corola tubulosa e longa, ausência de odor, presença de néctar por vários dias, são características encontradas nas duas espécies que permitem enquadrá-las na síndrome de ornitofilia. O período em que as flores das duas espécies permanecem funcionais, três a quatro dias, é considerado longo, se comparado com outras espécies ornitófilas. Este fato aumenta a probabilidade das flores serem visitadas e conseqüentemente favorece a polinização. As flores de *G. perbracteosa*, com maior comprimento do tubo da corola tiveram, o maior número de visitas realizadas por *Phaethornis* spp (Phaethorninae), enquanto que *J. carnea*, cujo tubo da corola é menor, foi mais visitada por *Thalurania glaucopis* (Trochilinae), que apresenta comprimento de bico menor que as espécies de Phaethorninae. O volume de néctar em flores de *J. carnea* é quase o dobro do encontrado em *G. perbracteosa*, o que facilita o acesso ao néctar aos beija-flores de bico curto (Trochilinae). A freqüência de visitas de beija-flores às duas espécies não acompanha a oscilação da produção de néctar, ao longo do dia. O deslocamento da freqüência de visitas em relação à secreção de néctar sugere que os beija-flores estão se valendo da estratégia de acúmulo de néctar. O comportamento de forrageio por linhas de captura para a coleta do néctar favorece a polinização cruzada. Apesar disso, a autocompatibilidade associada à longa duração das flores favorecem a autopolinização, apesar da protandria, fato que parece ser importante para essas espécies, já que a freqüência de visitas é baixa.

Abstracts

The reproductive biology of two species of Acanthaceae from a semideciduous forest were studied - *Geissomeria perbracteosa* Rizz. (Acanthoideae) and *Justicia carnea* Lindl. (Ruellioideae). Both species were studied in Campinas, State of São Paulo (47°00'00"W e 22°56'00"S). Aspects of phenology, floral morphology, nectar production, the behavior of flower visitors and breeding system were investigated. The two species studied present an annual flowering season, lasting for three months. The conspicuous color of the flowers, the long tubular corolla, the absence of scent, the presence of nectar during several days, all are characteristics that match with the syndrome of ornithophily. The flowers of the two species remained functional for three to four days. This period is considered long, compared with other ornithophilous species. This behavior increases the probability of the flowers to be visited and enhances the chances of pollination. The flowers of *G. perbracteosa*, with longer corolla tube, received the largest number of visits by *Phaethornis* spp. (Phaethorninae), while the flowers of *J. carnea*, in which the corolla tube is small, were more frequently visited by *Thalurania glaucopis* (Trochilinae). *T. glaucopis* presents a shorter beak than those of *Phaethornis* spp. The nectar volume in the flowers of *J. carnea* was almost the double of the one found in *G. perbracteosa*, what facilitates the access to the nectar for the short-beaked hummingbirds of Trochilinae. Variation in the visitation frequency of hummingbirds to the two species did not match with the oscillation of nectar production along the day. This mismatching of the visits in relation to nectar secretion suggests that hummingbirds were adopting a foraging strategy that allowed nectar accumulation, showing a trapline behavior that usually favors cross-pollination. On the other hand, the self-compatibility associated with the long duration of flowers favors self-pollination, in spite of the protandry. This fact seems to be important for seed-set in those species, since the visitation frequency is low.

1. Introdução

O conhecimento dos sistemas envolvidos nas interações planta-polinizador, proporcionado pelos estudos da biologia da polinização, tem fornecido elementos que levam a elucidar questões evolutivas e ecológicas importantes (Bawa, 1990). Estudos envolvendo esse tipo de interação têm contribuído em questões como as relacionadas à coevolução (Feinsinger, 1983), ao fluxo gênico (Bawa *et al.*, 1985), à evolução do sistema sexual das plantas (Bawa & Beach, 1981) e à estabilidade de comunidades (Howe, 1983).

O sistema de polinização constituído por flores e beija-flores é considerado um bom objeto de estudo, devido à relativa facilidade de identificação das aves no campo, ao fato das flores serem relativamente grandes e vistosas e ao fato da percepção sensorial dos beija-flores ser semelhante ao dos seres humanos (Stiles, 1978). Os estudos relativos a este sistema de polinização concentram-se na América Central e nos Andes e abordam temas como fenologia da floração, nichos alimentares e organização das comunidades (Wolf *et al.*, 1976; Feinsinger, 1976; Snow & Snow, 1980; Stiles, 1985; Arizmendi & Ornelas, 1990). No Brasil, atualmente, estudos realizados na mata Atlântica (Fischer, 1994; Sazima *et al.*, 1995;1996; Araújo, 1996) têm fornecido informações mais detalhadas a respeito dos recursos disponíveis no ambiente, ao longo do ano, e dos beija-flores presentes nessas áreas.

Os beija-flores têm sido considerados os principais vertebrados polinizadores na região neotropical (Grant, 1953; Janzen, 1975, Bawa, 1990). As flores polinizadas por essas aves podem chegar a constituir 10 a 15% das espécies vegetais de uma comunidade (Feinsinger, 1983). São aves caracteristicamente neotropicais, distribuídas em mais de 300 espécies (Proctor *et al.*, 1996). No Brasil ocorrem 38 gêneros e 83 espécies (Grantsau, 1989). Muitos estudos de beija-flores e flores visitadas por eles têm sido realizados na América Central e nos Andes (revisões em Snow & Snow, 1980; Stiles, 1980, 1985). Entretanto, para outras regiões da América do Sul os dados disponíveis

são poucos (Willis & Oniki, 1981; Rusch, 1982; Snow & Teixeira, 1982; Snow & Snow, 1986, Sazima *et al.*, 1996).

Os beija-flores são responsáveis pela polinização de várias espécies da família Acanthaceae (Bawa, 1990), uma família com distribuição pantropical, cujas espécies apresentam hábito herbáceo e arbustivo (Scotland *et al.*, 1995). O número de espécies na família é estimado entre 2500 - 2600 (Long, 1970; Willis, 1980) e 4300 (Mabberley, 1990) , distribuídas em 346 gêneros (Mabberley, 1990). Em meio às acantáceas, a posição dos gêneros *Geissomeria* e *Justicia* tem sido objeto de controvérsia, sendo, às vezes, colocados em tribos diferentes da subfamília Acanthoideae (Lindau, 1895) e, em outras, separadas em subfamílias distintas: *Geissomeria* em Acanthoideae e *Justicia* em Ruellioideae (Bremekamp 1965).

A ornitofilia não é, contudo, um dos caracteres unificadores para as subfamílias de Acanthaceae. Se for considerada uma recente abordagem filogenética para esta família (Hédren *et al.* 1995), a ornitofilia se desenvolveu paralelamente em todas as subfamílias de Acanthaceae, reforçando a idéia de Vogel (1954) sobre a descontinuidade na tendência evolutiva do estabelecimento da ornitofilia nesta família.

Considerando a diversidade de sistemas de polinização que se estabeleceram em Acanthaceae, este trabalho tem como objetivo o estudo da biologia da polinização de duas espécies simpátricas, *Geissomeria perbracteosa* Rizz. (Acanthoideae) e *Justicia carnea* Lindl (Ruellioideae), abordando aspectos da fenologia, morfologia floral, produção de néctar, comportamento dos visitantes e sistema reprodutivo.

2. Material e Métodos

2.1. Descrição da área

Este estudo foi realizado na mata Ribeirão Cachoeira, situada no condomínio Colinas do Atibaia, no Distrito de Sousas - Campinas - SP, numa área de 233,7 ha. (SEPLAMA, 1996) (Fig.1). A mata está incluída na Área de Proteção Ambiental (APA) Estadual, que se localiza no quadrante nordeste do município de Campinas, abrangendo uma área de aproximadamente 223km², situando-se entre os meridianos 46°52'30" e 47°0'0" W e as latitudes 22°45'00" e 22°56'00" S. A APA compreende todo o território do interflúvio dos rios Atibaia e Jaguari, no município de Campinas e as áreas dos distritos de Sousas e Joaquim Egídio, sendo complementada, ao norte, pela porção de território localizada entre Sousas e a divisa de Campinas-Jaguariúna-Pedreira. É a região do município de Campinas, onde a cobertura vegetal está mais bem representada, com fragmentos florestais descontínuos (SEPLAMA, 1996).

A mata Ribeirão Cachoeira é uma floresta estacional semidecidual. É considerada uma floresta alta, com dossel superior variando em torno de 20 metros. Possui estratos arbustivo e herbáceo bem desenvolvidos, há relativamente poucas epífitas e a quantidade de lianas varia de acordo com a perturbação do local. As espécies arbóreas emergentes mais freqüentes são: *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), *Aspidosperma polyneuron* (Apocinaceae), *Chorisia speciosa* (Bombacaceae), *Cariniana legalis* e *C. estrellensis* (Lecytidaceae) e *Balfourodendron riedellianum* (Rutaceae)(Santini, com. pessoal). No ponto mais baixo, entre encostas, a mata é percorrida pelo

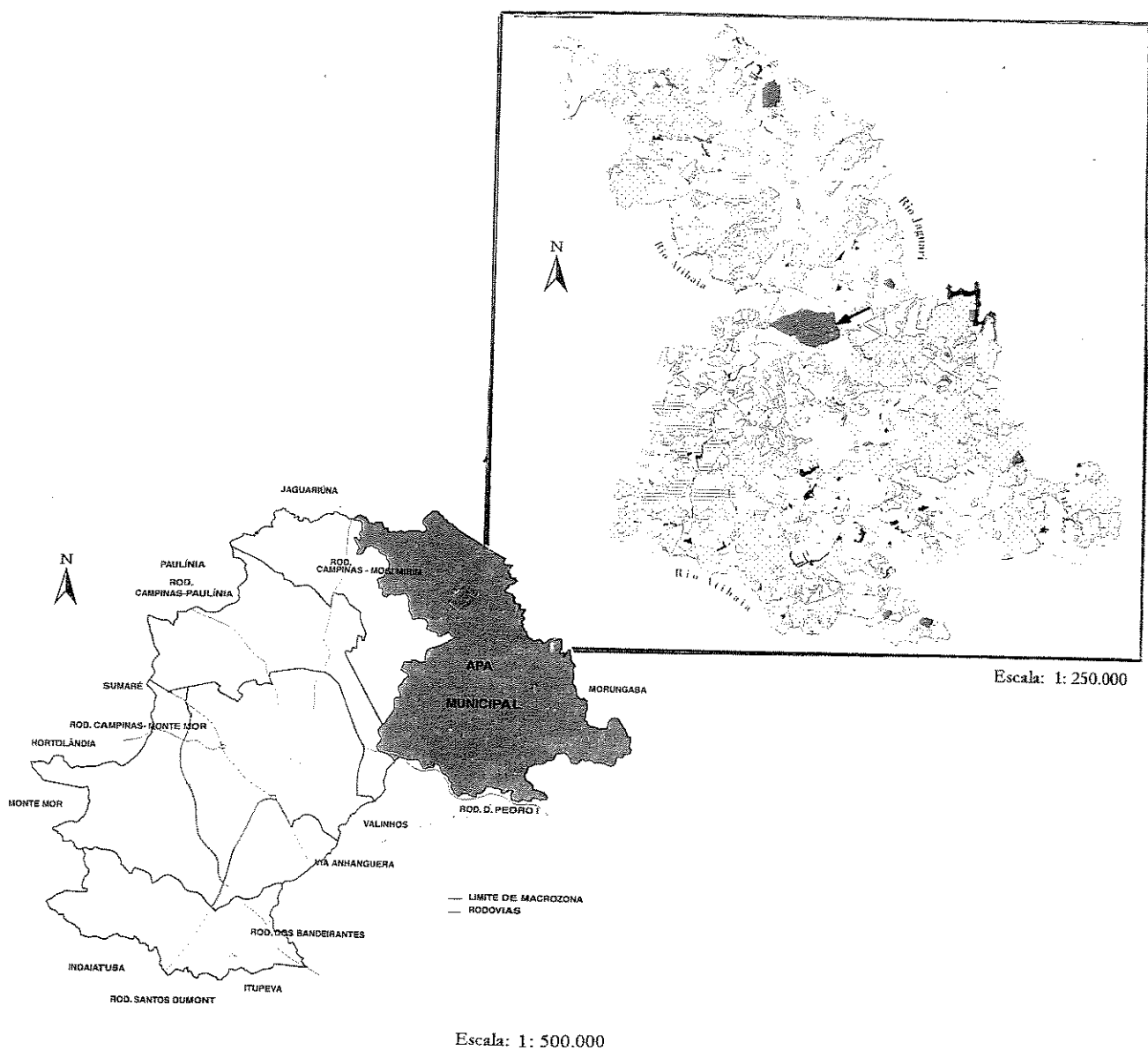


Figura 1: Localização da área de estudo (seta), situada no Município de Campinas -SP.

Fonte: SEPLAMA, 1996

Ribeirão Cachoeira, que deságua no rio Atibaia. Apesar de ser o fragmento em melhor estado de conservação, quando comparado com os demais fragmentos florestais de Campinas, apresenta sinais evidentes de perturbação em diversos pontos, sendo encontradas clareiras tanto de origem natural, quanto de origem antrópica, que se encontram em processo natural de regeneração (Santini, com. pessoal) .

O clima da área de Campinas é do tipo Cwa, de acordo com a classificação de Köppen, que significa mesotérmico de inverno seco com temperatura média do mês mais frio inferior a 18°C e do mês mais quente, superior a 22°C (Brasil, 1987). Os valores de temperaturas médias anuais oscilam em torno de 20,5°C, sendo junho e julho, os meses mais frios e dezembro, janeiro e fevereiro os meses mais quentes. A distribuição das chuvas segue o regime típico das zonas tropicais de baixa altitude. O período seco (sensu Bagnouls & Gaussin, 1964) ocorre no final do mês de junho até meados de agosto (Fig.2).

2.2. Metodologia

Os estudos sobre a biologia da polinização das duas espécies de Acanthaceae, *Geissomeria perbracteosa* Rizz e *Justicia carnea* Lindl, foram iniciados em abril de 1995 e se estenderam até agosto de 1996.

Durante a época de floração de cada espécie foram feitas visitas periódicas ao local de estudo. Foram registrados dados sobre a morfologia e biologia floral, antese, concentração, volume e produção de néctar, sistema reprodutivo e visitantes florais.

As duas espécies foram brevemente descritas, destacando-se as características morfológicas das inflorescências e partes florais como cálice,

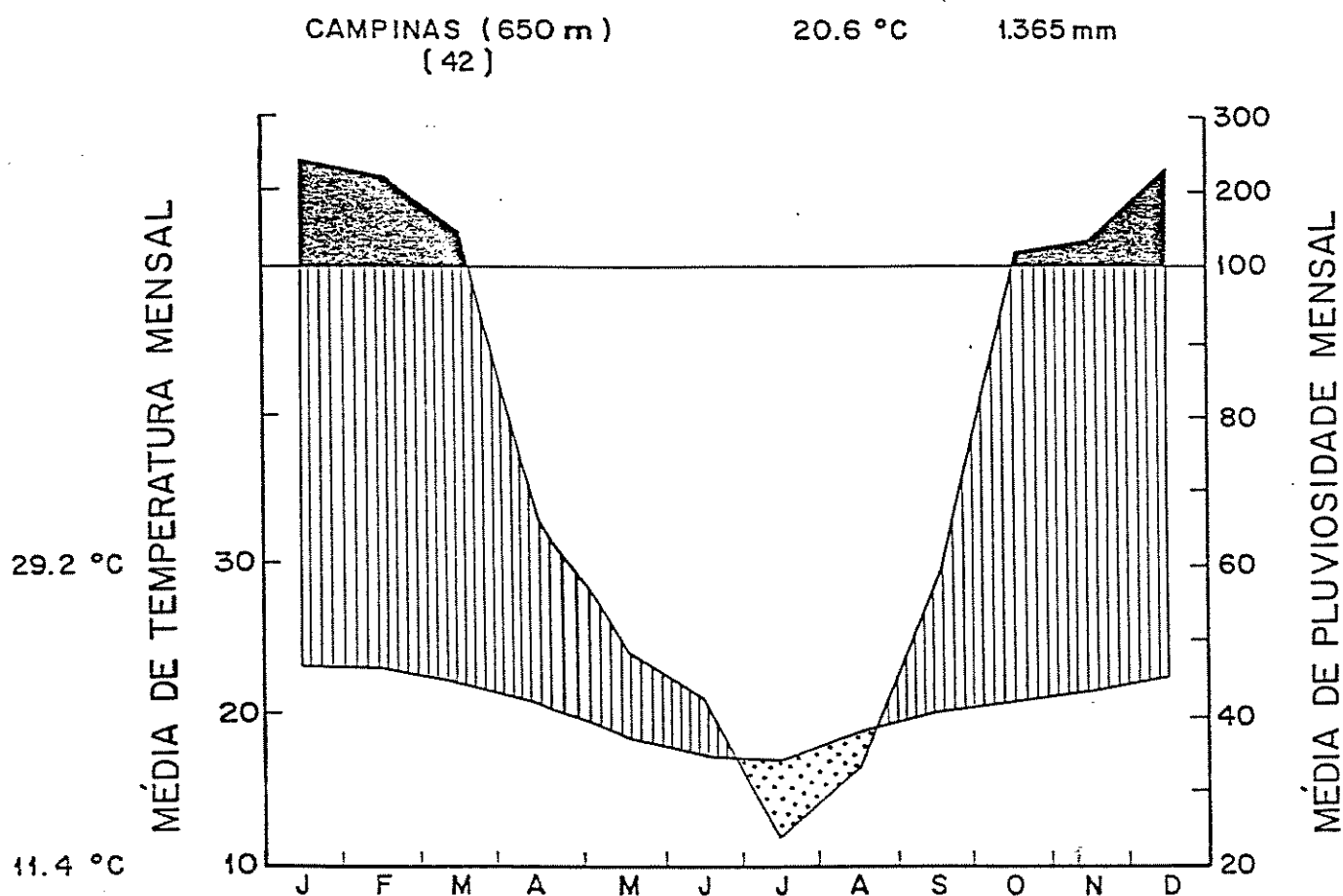


Figura 2: Diagrama ombrotérmico (Bagnouls & Gaussin, 1964) do Município de Campinas, São Paulo, para um período de 42 anos, segundo dados obtidos na Estação Meteorológica do Instituto Agrônomo de Campinas.

corola, androceu e gineceu. O tamanho efetivo do tubo da corola (sensu Wolf *et al.*, 1976) foi determinado pelo comprimento da base da flor até a abertura do tubo. O tamanho efetivo e o diâmetro da entrada do tubo, foram medidos em 20 flores de cada espécie, com o auxílio de um paquímetro.

A receptividade do estigma em *G. perbracteosa*, foi determinada pelo teste de H_2O_2 10v diluída 1:9 com água destilada em flores do primeiro ao quarto dia de duração. Em flores de *J. carnea* o mesmo teste foi feito, porém apenas em botões e flores de primeiro e segundo dia (van Fleet, 1952).

A viabilidade do pólen foi verificada pelo teste de carmim acético. Procedimentos semelhantes foram realizados para as duas espécies, sendo utilizadas oito flores e em cada uma foram contados 200 grãos de pólen provenientes de uma antera (Radford *et al.*, 1974).

O néctar foi caracterizado pela detecção de glicose com fitas impregnadas com o sistema enzimático glicose oxidase acoplada à peroxidase (Frey-Wyssling & Hausermann, 1960; Patt *et al.*, 1989).

Os valores de volume e concentração de néctar, foram obtidos em flores cujos botões foram previamente ensacados, tanto em *G. perbracteosa* ($n = 15$) como em *J. carnea* ($n = 7$). As flores que se encontravam completamente abertas foram removidas e todo o néctar foi retirado com uma micro-seringa, para medidas de volume. A concentração do néctar, das duas espécies, foi medida com refratômetro portátil em flores do primeiro ao quarto dia.

Para verificar a capacidade de reposição de néctar, botões das duas espécies foram ensacados e, no segundo dia após o início da antese, a produção de néctar foi medida entre 08:00h e 17:00h. A cada período de três horas todo o néctar acumulado foi retirado e o volume medido com uma micro-seringa. A produção de néctar foi medida em três períodos: 08:00h às 11:00h (primeiro período), 11:00 às 14:00h (segundo período) e 14:00 às 17:00h (terceiro período).

Para verificar o sistema reprodutivo, foram realizados tratamentos de polinização controlada no campo. Para tanto, foram realizados cinco tipos de tratamentos nas flores:

- autopolinização manual: os botões foram previamente emasculados e a polinização foi feita utilizando pólen da mesma flor;
- autopolinização espontânea: os botões permaneceram ensacados sem tratamento posterior;
- polinização cruzada: pólen de plantas distantes entre si, foi colocado no estigma de flores emasculadas;
- emasculação (agamospermia): botões foram emasculados e mantidos ensacados, sem tratamento posterior;
- condições naturais: as flores expostas aos visitantes foram marcadas.

O crescimento do tubo polínico foi estudado em flores de *G. perbracteosa* fixadas após 24, 48 e 72 horas, após a polinização cruzada e a autopolinização manual. O material foi fixado em FAA 50, colocado em NaOH por 15 minutos a 60°C, foi lavado em seguida com água destilada e corado com azul de anilina (Martin, 1959). As lâminas montadas foram observadas em microscópio de fluorescência.

As observações dos visitantes florais foram feitas principalmente durante o pico de floração de cada espécie. Os visitantes foram identificados em observações de campo e através da análise de fotografias. As identificações foram feitas com auxílio de literatura (Grantsau, 1986) e confirmadas por I. Sazima (Depto de Zoologia - Unicamp). Foram registrados horários, modo e frequência de visitas. O comprimento dos bicos dos beija-flores foi medido com auxílio de um paquímetro. Foram tomadas medidas de indivíduos de duas espécies de Trochilinae: *Thalurania glaucopis*, (n=2), *Amazilia lactea* (n=3) e uma espécie de Phaethorninae, *Phaethornis pretrei* (n=5), disponíveis na coleção do Museu de História Natural da Unicamp.

Os dados relativos ao néctar foram estatisticamente analisados através de testes paramétricos de dupla (t) e múltiplas (ANOVA, Sheffe)) comparações entre médias (Zar, 1996) e testes não-paramétricos de contingência (Zar, 1996), realizado pelo SYSTAT, versão 5.0.

Material botânico das duas espécies estudadas foi coletado e herborizado. As exsiccatas foram depositadas no Herbário do departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas (UEC. 33665 e UEC. 35665).

3. Resultados

3.1. *Geissomeria perbracteosa* Rizz.

3.1.1. Morfologia e Biologia Floral

Os indivíduos de *G. perbracteosa* possuem porte subarbustivo e ocorrem principalmente em clareiras. As plantas podem estar isoladas ou agrupadas em manchas que podem ser formadas por dois ou três indivíduos, medindo cerca de 100cm de altura cada um, ou por um número maior, entre 10 e 15 indivíduos, com altura variando em torno de 20cm. A distância entre as plantas, indivíduo ou mancha, varia de três a 120 metros. São plantas perenes, de floração anual que se inicia em maio, estendendo-se até agosto, sendo que o pico ocorre de maio a junho.

As inflorescências de *G. perbracteosa*, que variam de uma a 20 por indivíduo, são racemos com três a dez flores (Fig. 3). O cálice é reduzido, de cor verde e suas sépalas são livres. A corola é tubulosa e estreita, ligeiramente curva, zigomorfa, de cor vermelha em sua maior parte, e termina em cinco lobos que possuem bordas amarelas (Fig. 4). O comprimento do tubo da corola é de $37,5\text{mm} \pm 0,23$ ($\bar{X} \pm \text{d.p.}$) e o diâmetro da abertura do tubo na entrada mede $3,6\text{mm} \pm 0,01$ ($\bar{X} \pm \text{d.p.}$). Há uma constrição, seguida de um abaulamento na porção final da corola, formando uma câmara onde o néctar é acumulado (Fig. 5A). O nectário tem formato de disco e está localizado na base do ovário (Fig. 5B).

O androceu é composto de quatro estames brancos, isodínamos, epipétalos e livres entre si. Os filetes são longos (31mm de comprimento) de modo que as anteras estão localizadas na entrada da corola (Fig. 5A). A deiscência da antera é longitudinal. Os grãos de pólen são elípticos, lisos, brancos e ligeiramente agrupados.



Figura 3: Inflorescências de *Geissomeria perbracteosa*. As inflorescências estão em fases diferentes de floração e pode haver várias flores funcionais por inflorescência. Note flores em fase final de antese dependuradas na inflorescência (seta).



Figura 4: Flores de *Geissomeria perbracteosa*. O tubo floral é ligeiramente curvo e estreito em direção à base. Os órgãos reprodutivos situam-se na porção superior e na entrada da corola (seta).

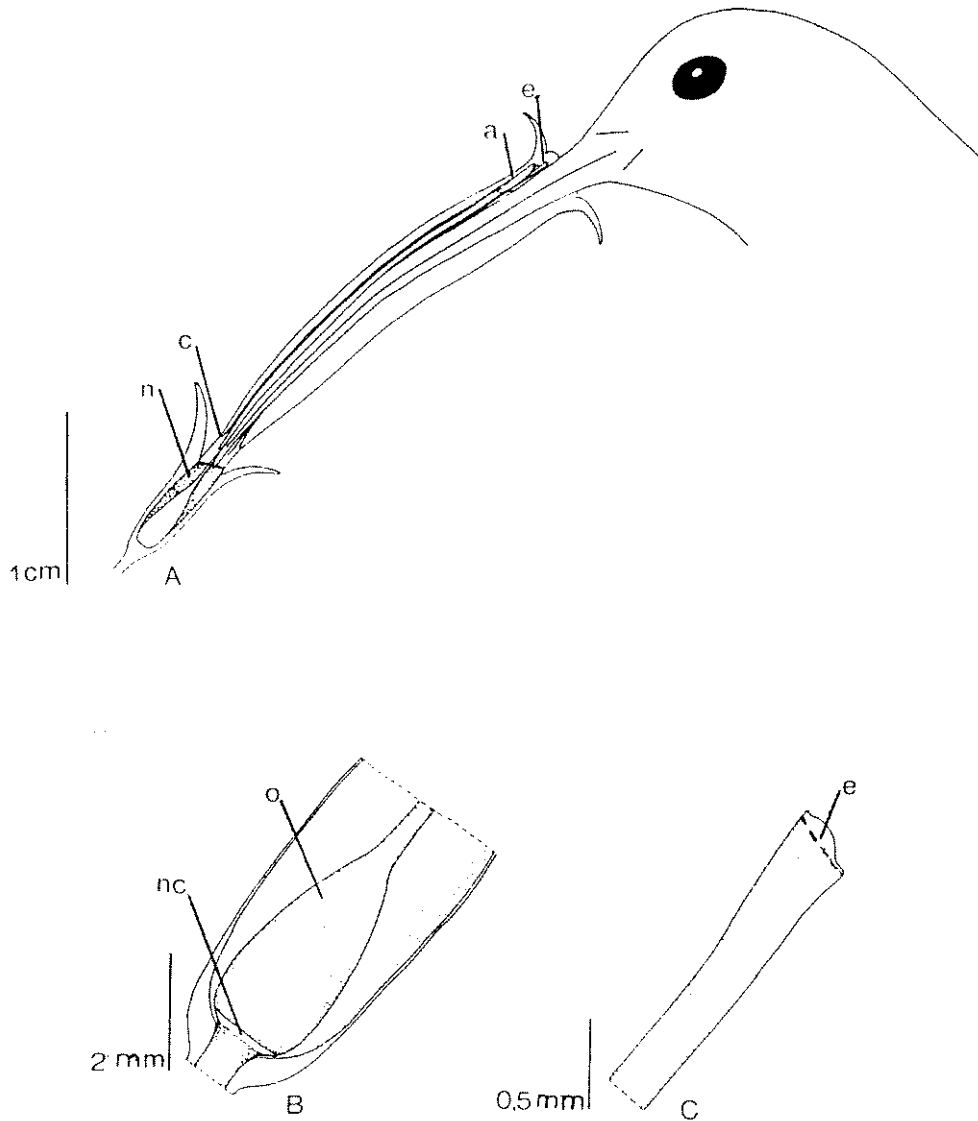


Figura 5: A - Esquema da flor de *Geissomeria perbracteosa* e sua relação com a visita de *Phaethornis pretei*; note a curvatura do bico do beija-flor que acompanha a curvatura da corola, as anteras (a) e o estigma (e) tocando a base do bico, o néctar (n) acumulado na base da flor representado por pontilhado e a constrição (c) da corola; B - detalhe da base da flor para evidenciar o nectário (nc), abaixo do ovário (o); C - parte do estilete com detalhe da porção estigmática (e).

O comprimento do estilete é semelhante ao dos filetes, de modo que o estigma se encontra um pouco à frente das anteras (Fig. 5A). O estigma tem formato de taça (Fig. 5C) e sua porção receptiva está na superfície interna da concavidade, próxima ao ápice, formando um anel. O estigma e as anteras estão posicionados junto ao lobo superior e central da flor (Fig. 4 e 5A). Tanto o formato do estigma quanto a sua disposição em relação às anteras resultam numa hercogamia. O ovário é súpero e com quatro óvulos.

Foram observadas flores iniciando a antese no período de 09:00 a 15:00h. Em cada inflorescência, abrem de duas a três flores por dia. A abertura da flor inicia-se com o afastamento, seguido de distensão dos lobos da corola, num processo que pode durar 24 horas. Nesta fase, as anteras estão abertas, liberando pólen. O estigma torna-se receptivo a partir do segundo dia e permanece assim até que a flor inicie o processo de murcha. O pólen permanece disponível por dois dias, apresentando taxa de viabilidade que variou de 98 a 100%, ao longo deste período. Trata-se de uma espécie protândrica, com dicogamia parcial. Nas flores Não há odor perceptível ao olfato humano.

As flores duram de três a sete dias, sendo que a maioria permanece funcional e com néctar cerca de três a quatro dias, sem mudança de cor na corola. Ao final da antese, a corola torna-se ligeiramente opaca, mais flácida e se desprende do receptáculo, mas é retida pelo estilete, permanecendo dependurada na inflorescência por um ou dois dias (Fig. 3). Os frutos são do tipo capsular, bivalvar e loculicida.

3.1.2. Néctar

Botões em início de antese contêm néctar e a produção continua durante todo o período em que a flor permanece funcional. As flores de *G. perbracteosa* apresentaram 7,7 μl ($\pm 3,2$) de volume médio de néctar. O valor mínimo e máximo da concentração do néctar foi de 15,6% e 23,8%, respectivamente, e o valor médio foi de 20,2%.

A produção de néctar em *G. perbracteosa*, medida nos três períodos, ao longo de um dia, foi significativamente maior durante o primeiro período (08:00-11:00h), quando foram produzidos, em média, 2,3µl de néctar (veja também Tabs. 1 e 2). Nos dois períodos seguintes, que compreendem o fim da manhã (11:00-14:00h) até o fim da tarde (14:00-18:00), a produção decaiu de maneira significativa em relação ao primeiro período (Tabs.1 e 2). No fim da manhã (segundo período), o volume produzido, em média, foi de 0,6 µl e, na parte da tarde (terceiro período) o volume foi praticamente zero (Fig.6A).

Tabela 1 - Análise de variância para produção de néctar, nos três períodos de três horas, nas flores de *Geissomeria perbracteosa* *.

Fonte de Variação	Soma dos Quadrados	Graus de Liberdade	Variância	F	p
períodos	1,191	2	0,596	18,193	0,000**
erro	0,982	30	0,033		

* resíduos com distribuição normal

** : altamente significativo

Tabela 2 - Matriz das diferenças e respectivos níveis de significância (p) detectados pelo teste de Scheffe, entre a produção de néctar, nos três períodos, ao longo do dia, de flores de *Geissomeria perbracteosa*.

Períodos		
1º período		
+ 0,291; p < 0,01**	2º período	
+ 0,460; p < 0,01**	+0,169; p > 0,05 ⁿ	3º período
1º período: 8:00 às 11:00 horas		** : altamente significativo
2º período: 11:00 às 14:00 horas		n: não significativo
3º período: 14:00 às 17:00 horas		

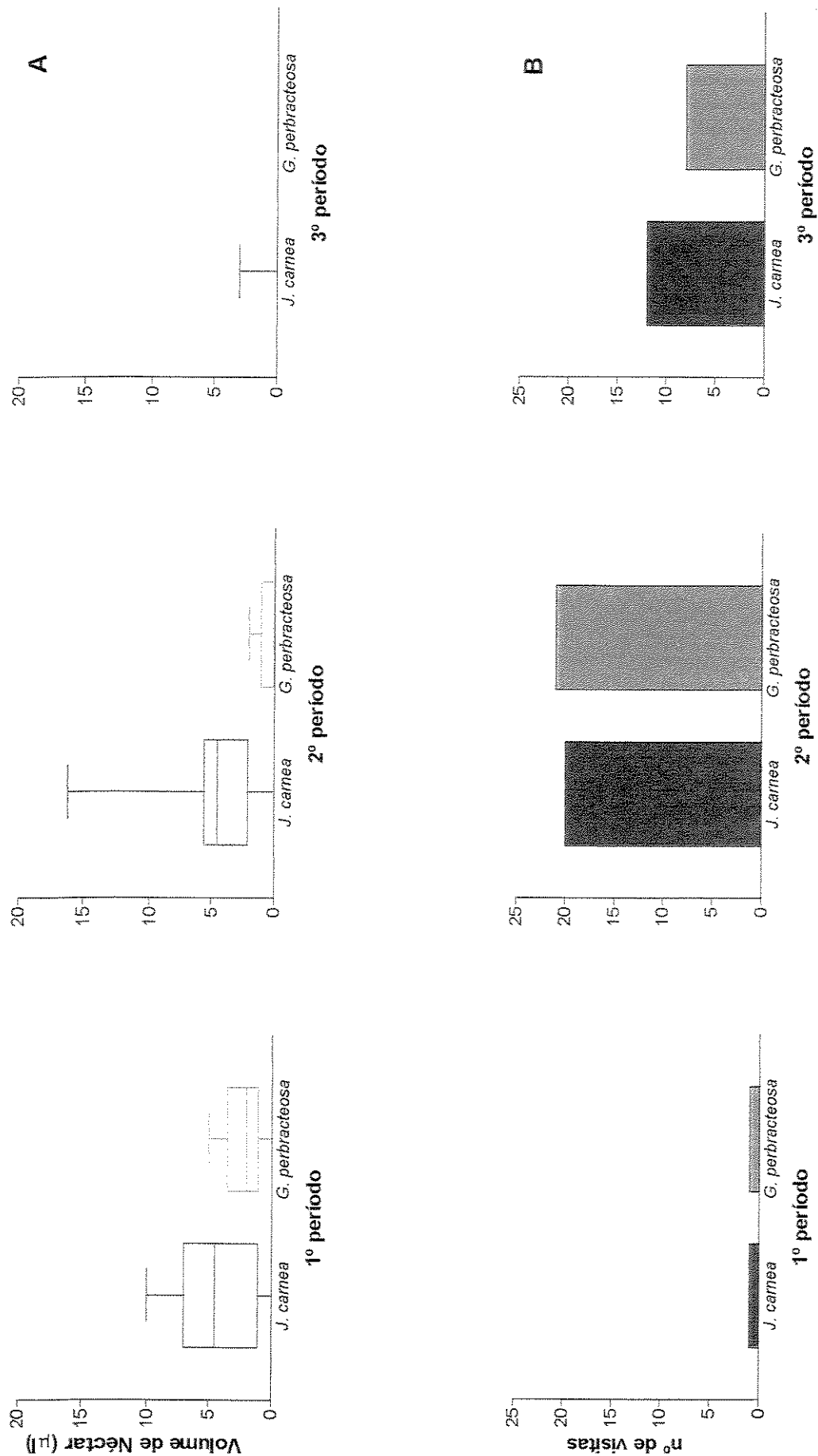


Figura 6 - Produção de néctar ao longo do dia (A) e número total de visitas de beija-flores à *Justicia carnea* e *Geissomeria perbracteosa* durante o pico de floração (B).

3.1.3. Visitantes

Foram observadas quatro espécies de beija-flores (Trochilidae) visitando flores de *G. perbracteosa*. Dentre as 33 visitas observadas, 28 foram de duas espécies de *Phaethornis*: *P. pretrei* (Lesson & De Lattre) e *P. eurynome* (Lesson) (Fig.7), três de *Thalurania glaucopis* (Gmelin) e duas foram de *Amazilia lactea* (Lesson) (Fig.8). *Phaethornis pretrei* e *P. eurynome* foram, portanto, os visitantes mais freqüentes, sendo responsáveis por 85% do total de visitas (Fig.9). As duas espécies de *Phaethornis* só foram distinguidas após a análise do material fotográfico. Por esse motivo, os dados referentes a estas espécies foram analisados em conjunto. As espécies de Phaethorninae possuem bico longo, medindo de 32,5 a 34,7mm de comprimento e ligeiramente curvo. Os bicos dos Trochilinae (*Thalurania glaucopis* e *Amazilia lactea*) são retos e relativamente curtos, cujas medidas variaram de 17,0mm a 17,8mm de comprimento.

As visitas dos beija-flores foram bastante irregulares. Num período de quatro horas, podiam ocorrer até três visitas e em outro, nenhuma. Os indivíduos de *Phaethornis* spp. retornavam a uma mesma mancha, em intervalos geralmente superiores a duas horas.

No primeiro período (06:00 - 10:00h), houve visitas apenas de *Phaethornis* spp. e com baixa freqüência. A maior freqüência de visitas de *Phaethornis* spp. foi a partir das 10:00h (segundo período), diminuindo à metade, a partir das 14:00h (terceiro período) (Fig.10). Durante todo o período de observação, *T. glaucopis* foi visto em dois dias e *A. lactea* em apenas um, restringindo suas visitas aos dois últimos períodos (Fig.10). Ao analisar o total de visitas de beija-flores por período, foi possível verificar que, no primeiro período, houve o menor número de visitas (1); no segundo, foi atingido o maior número (20) e, no último período, o número de visitas diminuiu (13), mas foi maior que no primeiro (Fig.6B).

Apesar de mais de uma espécie ter visitado as flores, num mesmo período (Fig.10), não foram presenciados encontros inter ou intra-específicos.



Figura 7: *Phaethornis eurynome* após visita a flores de *Geissomeria perbracteosa*. Há numerosos grãos de pólen aderidos na parte superior do bico (seta).



Figura 8: Visita de *Amazilia lactea* à flor de *Geissomeria perbracteosa*. Este beija-flor introduz profundamente o bico na flor, recebendo pólen na porção inicial da fronte.

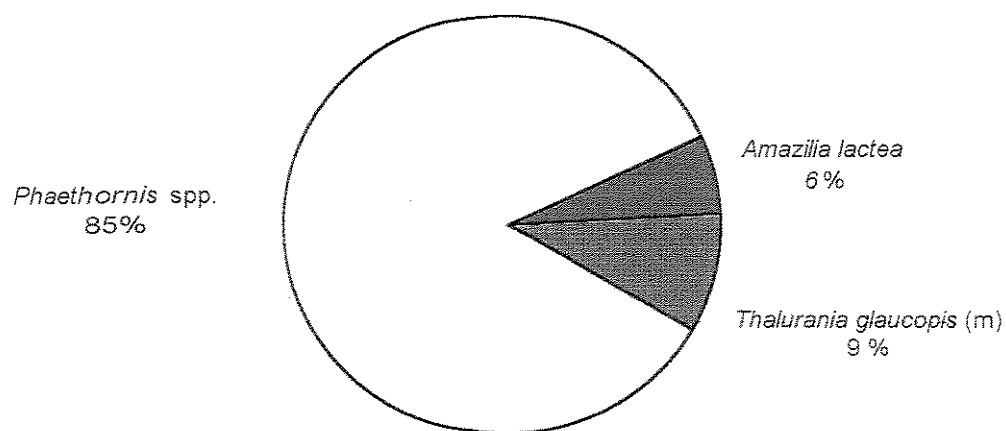


Figura 9: Relação percentual de visitas das espécies de beija-flores à *Geissomeria perbracteosa*, durante os meses de maio e junho de 1995 e junho e julho de 1996.

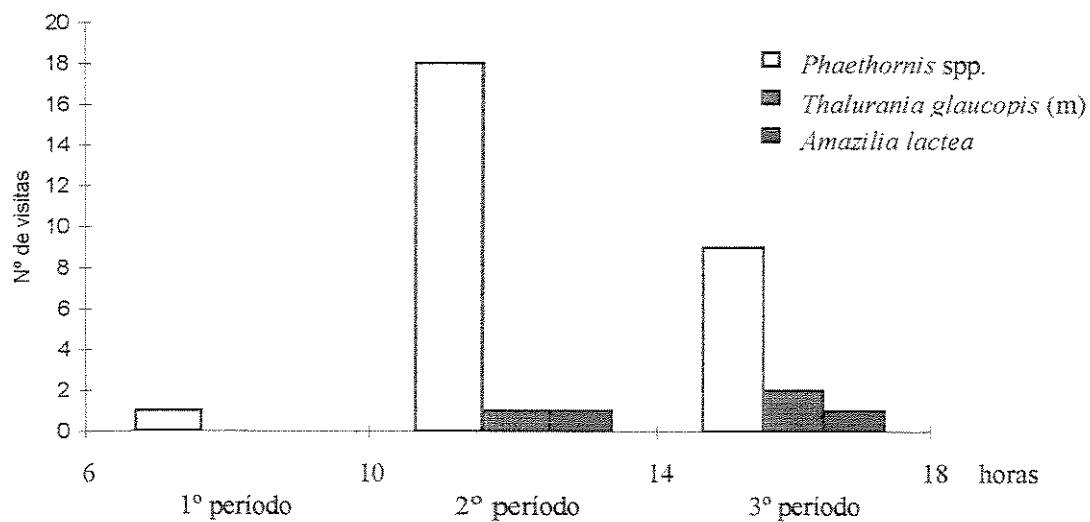


Figura 10: Frequência de visitas de beija-flores a flores de *Geissomeria perbracteosa*, nos três períodos do dia, durante os meses de maio e junho de 1995 e junho e julho de 1996.

Durante visita às manchas de *G. perbracteosa*, as quatro espécies de beija-flores se comportavam de maneira semelhante, visitando todas ou quase todas as flores da mancha. Ao retirar o néctar, durante a visita à flor, as espécies de *Phaethornis* com bico mais longo, contatavam estigma e anteras com a parte superior do bico onde adere o pólen (Fig.7). Os beija-flores *T. glaucopis* e *A. lactea*, de bico mais curto, introduziam o bico profundamente na flor, para retirada do néctar, contatando os elementos de reprodução com a parte inicial da fronte (Fig.8). Após visitar uma mancha, seguiam para outra que se encontrasse próxima, ou podiam visitar plantas de outras espécies ornitófilas como *Ruellia brevifolia* (Acanthaceae), *Abutilon longifolium* (Malvaceae) e *Manetia* sp. (Rubiaceae). Não foi observada a presença de outro visitante ou pilhador em flores de *G. perbracteosa*.

3.1.4. Reprodução

Os experimentos realizados para verificar o sistema de reprodução evidenciaram que *G. perbracteosa* é uma espécie autocompatível. Entretanto, ao comparar a produção de frutos em condições naturais (70%) com a obtida a partir da autopolinização espontânea (26,7%), foi verificada uma produção de frutos bem superior no primeiro experimento ($\chi^2 = 8,96$ $p < 0,01$) (Tab.3). A autopolinização manual apresentou uma taxa de frutificação um pouco superior (40,0%) à obtida com a autopolinização espontânea (26,7%) ($\chi^2 = 13,46$ $p < 0,01$) (Tab.3)

Na polinização cruzada, o sucesso reprodutivo foi maior (61,5%) em relação aos experimentos envolvendo autopolinização (26,7 e 40%), mas próximo dos resultados obtidos em condições naturais (70%) (Tab.3). Os resultados destes experimentos mostram que a planta desenvolve menos frutos, quando recebe seu próprio pólen ($\chi^2 = 7,32$ $p < 0,01$). Apesar da taxa de frutificação ser mais baixa em flores autopolinizadas, não foram constatadas diferenças na

velocidade do crescimento dos tubos polínicos em estiletes de flores autopolinizadas e das que receberam pólen de outro indivíduo. Também não ocorreram reações de incompatibilidade perturbando a morfologia, o direcionamento e a continuidade do crescimento do tubo polínico.

Não houve formação de frutos em flores emasculadas, indicando que não há agamospermia nesta espécie.

Tabela 3 - Resultados dos experimentos de polinização controlada em flores de *G. perbracteosa*.

Tratamentos	Frutos / Flores	%
autopolinização espontânea	4 / 15	26,7
autopolinização manual	6 / 15	40,0
agamospermia	0 / 22	0
condições naturais	7 / 10	70
polinização cruzada	8 / 13	61,5

3.2. *Justicia carnea*

3.2.1. Morfologia e biologia floral

As plantas de *J. carnea* ocorrem no interior da mata, nas bordas de clareiras ou às margens do riacho que corta a área. Os indivíduos crescem isolados, ou raramente agrupados, sem caracterizar uma mancha. A distância entre os indivíduos variou de 5 a 170 metros. Seu porte é subarbustivo, atingindo até 2m de altura. É uma espécie perene que floresce anualmente, iniciando sua floração em novembro e estendendo-se até meados de fevereiro, sendo que o pico da floração ocorre de dezembro a janeiro.

As inflorescências, que podem variar de uma a cinco por planta, são tirso subsésseis, solitários, terminais e geralmente possuem de dez a 20 flores (Fig.11). O cálice é reduzido, de cor verde, com os segmentos lanceolados. As flores possuem corola zigomorfa, de cor rosa, com tubo reto e estreito, (Fig.11). O lábio superior da corola é longo e curvo, sendo bilobado no ápice e o lábio inferior também é curvo e 3-lobado (Fig.12). A parte tubulosa da corola tem comprimento de $35,8\text{mm} \pm 0,03$ ($\bar{X} \pm \text{d.p.}$) e o diâmetro de abertura da entrada do tubo é de $3,4 \text{ mm} \pm 0,09$ ($\bar{X} \pm \text{d.p.}$). Na sua porção final há uma constrição seguida de um abaulamento onde o néctar é acumulado (Fig.13A). O disco nectarífero está localizado na base do ovário (Fig.13B).

O androceu é constituído por dois estames isodínamos, epipétalos, livres entre si. Os filetes são brancos, longos (55mm de comprimento), recurvados no ápice e dispõem as anteras próximas ao ápice do lábio superior da corola (Figs.12 e 13A). As anteras são bitecas, possuem deiscência longitudinal e apresentam coloração vinácea. Os grãos de pólen são elípticos, brancos, lisos e ligeiramente agrupados. O estilete é um pouco mais comprido que os filetes e acompanha o lobo superior da corola até próximo ao ápice onde se curva para



Figura 11: Inflorescência de *Justicia carnea*. Há flores em diversas fases de desenvolvimento. Mesmo as flores em final de antese são mantidas na inflorescência (seta).

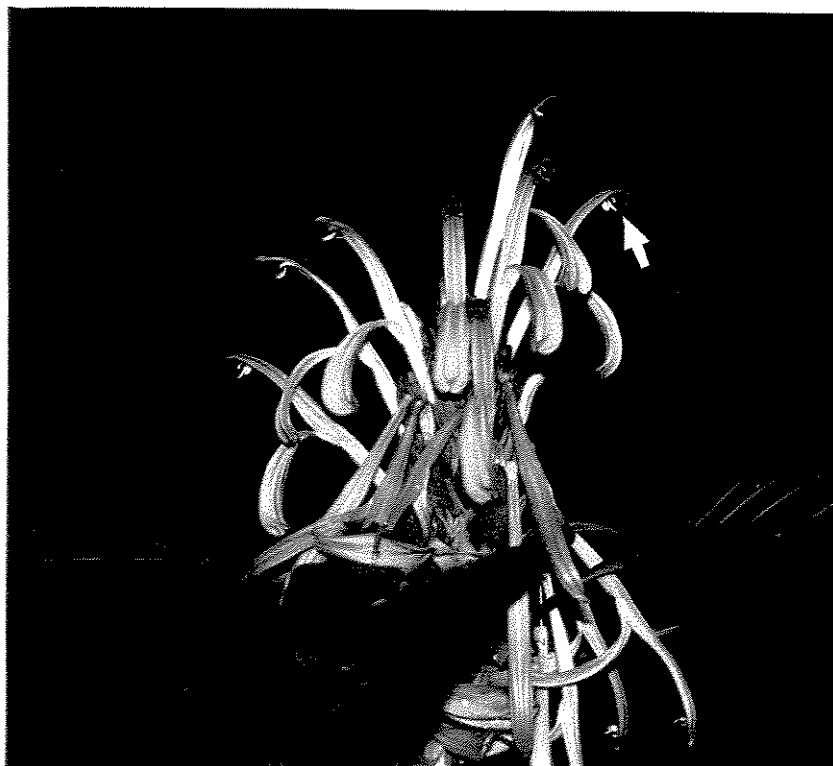


Figura 12: Inflorescência de *Justicia carnea*. O estigma e as anteras estão localizados na parte apical do lábio superior (seta).

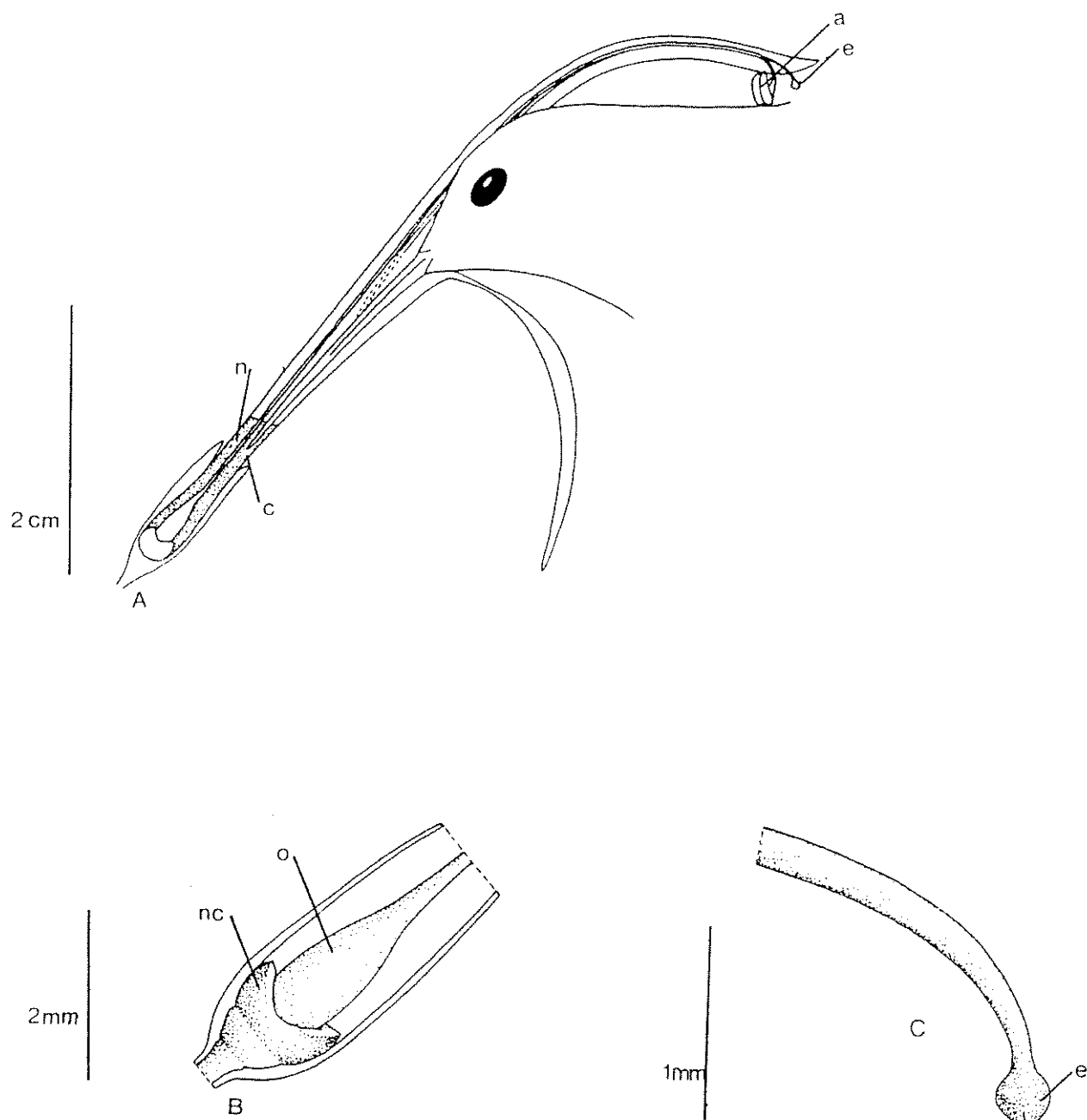


Figura 13: A - Esquema da flor de *Justicia carnea* e sua relação com a visita de *Thalurania glaucopsis*: note anteras (a) tocando a nuca do beija-flor e o estigma (e) próximo a elas, o bico reto acompanha o tubo da corola, também reto; o néctar (n) acumulado na base da flor; a constrição (c) na base da corola; B - detalhe da base da flor com o ovário (o) e o nectário (nc) em sua base; C - detalhe da parte do estilete com o estigma (e).

baixo (Fig.13A). A disposição do estigma ligeiramente à frente das anteras resulta numa hercogamia, pela barreira espacial ao contato espontâneo entre eles. O estigma possui dois lobos pouco acentuados e arredondados (Fig.13C). O ovário é súpero (Fig.13B) e possui quatro óvulos. As flores não apresentam odor perceptível ao olfato humano.

As flores podem iniciar sua antese ao longo do dia, não tendo sido constatado um horário em que ocorresse com mais frequência. Cerca de três a quatro flores abrem por dia, em cada inflorescência. A abertura da flor se inicia na fenda que divide os lábios superior e inferior da corola, no sentido da base para o ápice da flor. O estigma se apresenta receptivo a partir do segundo dia de antese. O pólen tem uma taxa de viabilidade entre 95,5 e 99% e fica disponível nos dois primeiros dias após a abertura da flor. Estas características indicam que esta espécie também é protândrica, mas como as flores duram de dois a quatro dias, contendo néctar durante todo esse período, a protandria não é suficiente para evitar a autopolinização. Ao final da antese, não há alteração perceptível de cor da corola, que se desprende do receptáculo mas permanece presa à inflorescência, pelo estilete, por mais um ou dois dias (Fig.12). Os frutos são cápsulas claviformes com quatro sementes.

3.2.2. Néctar

O néctar é secretado desde o começo da antese até o início do processo de murchamento. O volume médio de néctar em *J. carnea* foi de 17,3 μ l ($\pm$ 7,7). A concentração variou de 22,1% a 27,4%, mantendo uma média de 24,7%.

A produção de néctar em *J. carnea*, medida ao longo do dia, é maior nos dois primeiros períodos, tendo sido produzidos 4,3 μ l no primeiro período (08:00 - 11:00h) e 4,8 μ l no segundo período (11:00-14:00h), diminuindo significativamente no terceiro período (14:00-17:00h), quando foram produzidos 1,2 μ l de néctar (veja também Tabs. 4, 5 e Fig 6).

Tabela 4 - Análise de variância para a produção de néctar, nos três períodos de três horas, nas flores de *Justicia carnea**.

Fonte de Variação	Soma dos Quadrados	Graus de Liberdade	Variância	F	p
períodos	1,453	2	0,726	4,952	0,015 ⁿ
erro	3,960	27	0,147		

* resíduos com distribuição normal

n: não significativo

Tabela 5 - Matriz das diferenças detectadas pelo teste de Scheffe entre a produção de néctar, nos três períodos, ao longo do dia, de flores de *Justicia carnea*.

Períodos		
1º período		
0,023; $p > 0,05^n$	2º período	
+ 0,455; $0,05 > p > 0,01^*$	+ 0,478; $0,05 > p > 0,01^*$	3º período
1º período: 8:00 às 11:00 horas	n: não significativo	
2º período: 11:00 às 14:00 horas	*: significativo	
3º período: 14:00 às 17:00 horas		

Houve diferença altamente significativa ($t_{0,01, 21} = -4,217$) quanto à quantidade de néctar produzida pelas duas espécies. As flores de *J. carnea* contêm, em média, mais que o dobro do volume de néctar produzido nas flores de *G. perbracteosa*.

A análise de variância da concentração do néctar não mostrou variação significativa em flores do primeiro ao quarto dia, para ambas as espécies.

Também não houve diferença significativa de concentração de néctar entre as duas espécies, quando foram comparadas flores da mesma idade (Tab.6).

Tabela 6 - Análise de variância das concentrações do néctar de flores de diferentes idades de *Geissomeria perbracteosa* e *Justicia carnea**

Fonte de Variação	Soma dos Quadrados	Graus de Liberdade	Variância	F	p
espécies	0,001	1	0,001	0,691	0,413 ⁿ
idade	0,001	3	0,000	0,159	0,923 ⁿ
espécies × idade	0,004	3	0,001	0,796	0,507 ⁿ
erro	0,050	28	0,002		

* resíduos com distribuição normal; n: não significativo

3.2.3. Visitantes

As espécies de beija-flores que visitaram *J. carnea*, no período observado, foram *Thalurania glaucopis* (macho e fêmea), *Phaethornis pretrei* e *P. eurynome*. O visitante mais freqüente foi a fêmea de *T. glaucopis*, responsável por 13 (43%) das 30 visitas observadas, seguida pelo macho dessa espécie que fez 11 visitas (37%) (Fig.14), conferindo para esta espécie de beija-flor um total de 80% das visitas. As espécies de *Phaethornis* realizaram seis visitas ao longo do período de observações. As visitas de *T. glaucopis* ocorreram em intervalos de tempo que variaram de 20 minutos a uma hora e trinta minutos. As visitas de *Phaethornis* spp. ocorreram em intervalos maiores, superiores a duas horas.

O maior número de visitas (21) de beija-flores foi registrado no segundo período do dia (10:00-14:00h), quando a fêmea de *T. glaucopis* foi o visitante

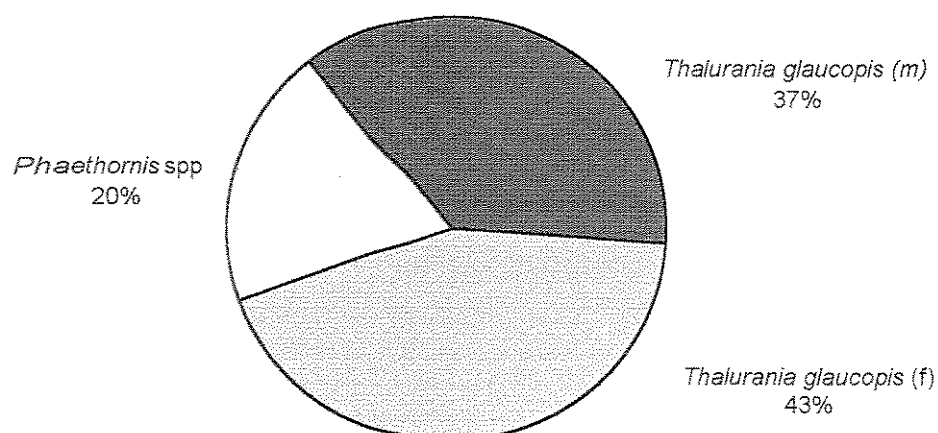


Figura 14: Relação percentual de visitas das espécies de beija-flores à *Justicia carnea* nos meses de dezembro de 1995 e janeiro de 1996.

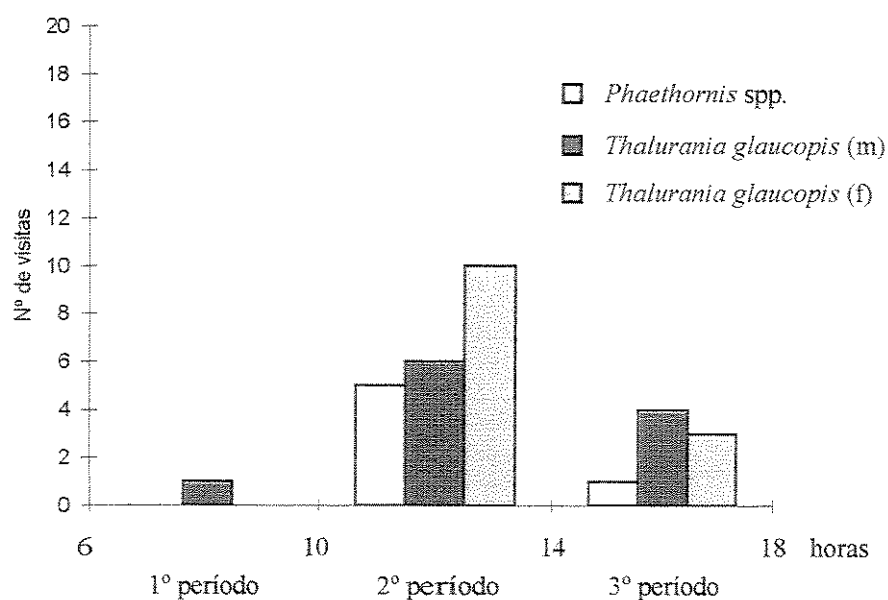


Figura 15: Frequência de visitas de beija-flores a flores de *Justicia carnea* nos três períodos do dia, durante os meses de dezembro de 1995 e janeiro de 1996.

mais freqüente, realizando 10 visitas. Em seguida, foi o macho desta espécie que efetuou o maior número de visitas (6) nesse período. Dentre as seis visitas realizadas por *Phaethornis* spp. ao longo do dia, cinco ocorreram nos horários compreendidos no segundo período.

No primeiro período (6:00-10:00h), ocorreu apenas uma visita de *T. glaucopis* macho. Este beija-flor esteve presente nos três períodos do dia e foi o mais freqüente no terceiro período (14:00-18:00h), tendo feito quatro visitas (Fig.15). O maior número (21) de visitas, considerando as três espécies de beija-flores, ocorreu no segundo período. No terceiro houve oito visitas. Neste último período, também foram registradas visitas das três espécies, porém numa freqüência mais baixa em relação ao segundo período.

As visitas às flores de *J. carnea* foram feitas de modo semelhante pelas três espécies de beija-flores. Ao introduzir o bico, o beija-flor provoca um pequeno deslocamento do lábio superior da corola para baixo, de modo que as anteras e o estigma contatam a região da nuca da ave (Fig 16). Geralmente os beija-flores visitavam quase todas as flores das inflorescências. Após deixar uma planta, seguiam para outra que se encontrasse próxima. No período em que *J. carnea* floresceu, *Almeidea* sp. (Rutaceae) estava em plena florada e *Ruellia brevifolia* (Acanthaceae) encontrava-se no final de floração.

Apesar da presença de mais de um beija-flor num mesmo período (Fig.15), estas visitas ocorreram em diferentes horários, ou ainda em diferentes dias, não tendo sido observados encontros inter ou intra-específicos. Além dos beija-flores, foi observada uma única vez um indivíduo de *Xylocopa* sp. (Anthophoridae), que descia pela parte externa da flor até a base, furando a corola na região onde o néctar é armazenado.



Figura 16: *Phaethornis eurynome* visitando flor de *Justicia carnea*. Durante a visita ocorre leve deslocamento da corola para baixo, de modo que anteras e estigma tocam a nuca do beija-flor.

3.2.4. Reprodução

Os resultados relativos ao sistema reprodutivo indicam que *J. carnea* é uma espécie autocompatível, apresentando taxas semelhantes de formação de frutos, a partir de autopolinizações espontâneas e manuais, e que não ocorre agamospermia (Tab.7). Foi possível também verificar que, em condições naturais, o sucesso reprodutivo é bem superior ao das autopolinizações (Tab.7).

Durante a realização dos experimentos de polinização controlada, as inflorescências sofreram alta taxa de predação. Na fase de botão, foram atacadas por lagartas que se desenvolviam dentro da flor, ou ainda tiveram o pedicelo cortado por outro inseto não identificado. Por isso, os experimentos de polinização para verificar o sistema reprodutivo desta espécie, foram muito prejudicados.

Tabela 7- Resultados dos experimentos de polinização controlada em flores de *J. carnea*.

Tratamento	Frutos / Flores	%
autopolinização espontânea	1 / 6	16,6
autopolinização manual	2 / 13	15,4
agamospermia	0 / 15	0
condições naturais	4 / 8	50

4. Discussão e Conclusões

As duas espécies de Acanthaceae estudadas, *G. perbracteosa* e *J. carnea*, apresentam um episódio de floração ao ano, enquadrando-se no padrão de floração anual de Newstrom *et al.* (1994). Além disso, ambas florescem ao longo de três meses, com poucas flores (2-3) abrindo por dia. Este padrão fenológico se enquadra no tipo “steady state”, segundo a classificação proposta por Gentry (1974). Esta estratégia de floração parece ser comum em flores polinizadas por vertebrados nos neotrópicos (Wolf *et al.*, 1976; Stiles, 1978, 1985) e foi encontrada em outras espécies ornitófilas de Acanthaceae, como *Mendoncia velloziana* (Buzato, 1990) e *Ruellia asperula* (Machado & Sazima, 1995), que diferem das espécies estudadas por apresentarem um período de floração mais longo que o encontrado em *G. perbracteosa* e *J. carnea*. Este padrão não parece ser exclusivo de espécies ornitófilas, pois também foi encontrado em *Mendoncia puberula*, uma Acanthaceae melitófila de matas do sudeste do Brasil, polinizada principalmente por abelhas Euglossine (Buzato, 1990). As espécies que apresentam este tipo de floração, têm sido associadas a polinizadores que forrageiam em linhas de captura e que aprendem a localização da planta em flor e a incluem em sua rota alimentar diária (Gentry, 1974).

As flores de *G. perbracteosa* e *J. carnea* apresentam características comuns com plantas ornitófilas, de acordo com os critérios utilizados por Faegri & van der Pijl (1980) para definir a síndrome da ornitofilia. Respeitadas as considerações sobre a cautela na associação de atributos florais e polinizadores em suas respectivas síndromes de polinização (Endress, 1994; Buzato *et al.*, 1994; M. Sazima *et al.*, 1994), as características das duas espécies estudadas tais como a antese diurna, a coloração vistosa da flor, a corola tubulosa e longa, a ausência de odor e a presença de néctar por vários dias, permitem enquadrá-las claramente na síndrome da ornitofilia. Faegri & van

der Pijl (1980) chamam a atenção para o fato de que as flores visitadas por aves não se restringem àquelas que exibem a síndrome de ornitofilia, sendo que muitas delas apresentam características que divergem dos atributos estabelecidos para a síndrome. Araújo (1996), em seu estudo realizado no litoral norte do estado de São Paulo, observou que 50% das espécies com flores utilizadas pelos beija-flores pertencem a outras síndromes e que as flores são, na sua maioria, tubulosas porém com o comprimento da corola ligeiramente menor do que o das flores ornitófilas.

A abertura das flores de *G. perbracteosa* e *J. carnea*, apesar de ser diurna, inicia tardiamente e ocorre ao longo do dia, à semelhança das flores de *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995) e de *R. brevifolia* (Piovano *et al.*, 1995; M. R. Sigrist, com. pessoal). Em *M. velloziana*, as flores iniciam a antese por volta das 05:00 h (Buzato, 1990). A antese diurna das flores é uma das características da síndrome da ornitofilia (Faegri & van der Pijl, 1980), que está associada ao hábito diurno das aves nectarívoras (Endress, 1994). Muitas destas aves se alimentam ativamente pela manhã e no final da tarde, sendo relativamente inativas no início da tarde (Stiles & Wolf, 1970; Stiles, 1973; Carpenter & McMillen, 1976; Gass, 1978). Este padrão de atividade tem se mostrado independente de mudanças na oferta de néctar, repetindo-se mesmo em casos em que este recurso é continuamente disponível (Wheeler, 1980) e também em populações naturais onde a disponibilidade de néctar é maior nas primeiras horas da manhã e diminui gradual e linearmente, ao longo do dia (Gass, 1978; Carpenter, 1979). No caso de flores que permanecem abertas por vários dias, como as de *G. perbracteosa* e *J. carnea*, o horário de abertura parece tornar-se menos importante que o pico de produção e acúmulo de néctar (Proctor *et al.*, 1996), ocasião em que haverá maior disponibilidade de néctar.

A coloração vistosa, somada ao fato de estarem reunidas em inflorescências, torna as flores de *G. perbracteosa* e de *J. carnea* evidentes na vegetação. Como as flores permanecem na inflorescência, após a antese, sem sofrer alteração de cor durante os dois primeiros dias de senescência, é

possível que intensifiquem a sinalização para visitantes, conforme o modelo geral simulado por Cohen & Shmida (1993). As cores vermelho e rosa destas duas espécies correspondem ao que Wolf *et al.* (1976), Stiles (1980) e Buzato (1995) encontraram para diversas espécies de comunidades neotropicais. Estas cores estão incluídas na faixa do espectro que abrange o vermelho e o alaranjado, encontrando-se, portanto, entre as cores mais atrativas para os beija-flores (Faegri & van der Pijl, 1980; Grant & Grant, 1968). Apesar dos vários casos relatados de aves visitando flores de cores variadas, como brancas e amarelas (Wolf *et al.*, 1976, Faegri & van der Pijl, 1980, Araújo, 1996), indicando que a associação da ave com a cor não é absoluta, (Faegri & van der Pijl, 1980), a cor vermelha ocorre com muita frequência em espécies polinizadas por aves (Grant & Grant, 1968). Segundo Raven (1972), a cor vermelha é um excelente sinalizador para as aves, sendo a única cor do espectro que é inconspícua para a maioria das abelhas. A cor é o principal elemento de atração em flores ornitófilas (Stiles, 1976), sendo a conspicuidade o requisito mais importante para que a flor seja atrativa. As aves têm sua maior sensibilidade espectral em direção ao final das ondas de comprimento longo (Stiles, 1981). Huth & Burkhardt (1972) detectaram, numa espécie de beija-flor, um desvio em direção ao violeta em comparação com o homem. Goldsmith (1980) verificou que os beija-flores também percebem comprimentos de onda na faixa do ultra-violeta longo. Segundo Faegri & van der Pijl (1980), o vermelho e o alaranjado são cores tão conspícuas para as aves como para os humanos, mas Gottsberger (1971) sugere que as aves são mais hábeis que o homem ao distinguir nuances de tons entre o vermelho e o alaranjado.

As características morfológicas relacionadas à corola das espécies de Acanthaceae estudadas assemelham-se às encontradas em plantas ornitófilas de outras comunidades neotropicais (Arizmendi & Ornelas, 1990; Buzato, 1995, Araújo, 1996). O formato tubular da corola destas duas espécies, é também encontrado em *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995), *R. brevifolia* (Piovano *et al.*, 1995) e *M. velloziana* (Buzato, 1990), espécies de Acanthaceae polinizadas

por beija-flores, sendo também o tipo de corola predominante em flores polinizadas por beija-flores em diversas comunidades neotropicais (Wolf *et al.*, 1976; Stiles, 1980; Buzato, 1995; Araújo, 1996). A forma tubulosa das flores parece ser uma característica que contribui para a orientação do bico do beija-flor, fato mencionado por Endress (1994) como um atributo comum às flores ornitófilas.

O comprimento médio do tubo da corola de *G. perbracteosa* (37,5mm) aproxima-se da média (38,9mm) encontrada para espécies ornitófilas em flores de uma comunidade do litoral norte do estado de São Paulo (Araújo, 1996). *J. carnea* tem comprimento médio do tubo da corola (35,8mm) próximo ao encontrado para outras comunidades neotropicais, onde a média variou entre 31,2 - 34,2 mm (Arizmendi & Ornelas, 1990; Sazima *et al.*, 1996). A diferença encontrada entre essas comunidades, segundo Araújo (1996), está associada ao fato do comprimento médio do bico das espécies de beija-flores, que visitavam as flores na sua área de estudo, ser um pouco maior que o registrado nas comunidades estudadas por Arizmendi & Ornelas (1990) e Sazima *et al.* (1996). As flores de *G. perbracteosa*, com maior comprimento de corola, tiveram o maior número de visitas realizadas por *Phaethornis* spp. (Phaethorninae), enquanto que *J. carnea*, cujo tubo da corola é menor, foi mais visitada por *Thalurania glaucopis* (Trochilinae), que apresenta comprimento de bico menor que as espécies de Phaethorninae. Esta relação é mencionada por Sazima *et al.* (1996) que observaram que o conjunto de flores polinizadas exclusivamente por Phaethorninae, possui comprimento médio acima do valor médio do tubo da corola de flores polinizadas exclusivamente por Trochilinae.

A curvatura do tubo da corola é mais um atributo que pode estar relacionado com a orientação do bico das espécies visitantes (Endress, 1994), pois é sugerido que o formato reto ou curvo do bico dos beija-flores esteja associado à alimentação destas aves (Sick, 1984). O tubo da corola de *G. perbracteosa* apresenta uma curvatura acentuada e seus visitantes mais freqüentes foram espécies de *Phaethornis*, cujo bico é levemente curvado. As

flores de *J. carnea* possuem o tubo da corola praticamente reto e a maioria das visitas foram realizadas por *T. glaucopis*, cujo bico é reto. Para outras espécies de Acanthaceae como *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995), *R. brevifolia* (Piovano *et al.*, 1995) e *M. velloziana* (Buzato, 1990), em que não há curvatura expressiva no tubo da corola, os visitantes principais são beija-flores de bico reto.

Estames longos e expostos, com filetes longos, delgados porém fortes e anteras grandes com bastante pólen reunido em porções, como ocorre nestas espécies, são características comuns a flores adaptadas a animais que adejam (Richards, 1997). Em *G. perbracteosa*, o estilete fica em meio aos estames, mas o estigma está num nível ligeiramente mais elevado que o das anteras. Em *J. carnea*, o estilete está divergente em relação aos estames, com o estigma posicionado à frente das anteras, como também ocorre em *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995) e em *R. brevifolia* (Sigrist, com. pessoal). No entanto, todas essas espécies apresentam os órgãos reprodutivos distantes da fonte de alimento, característica freqüentemente encontrada em flores ornitófilas (Faegri & van der Pijl, 1980).

O número de estames em *G. perbracteosa* (4) e *J. carnea* (2) é consequência da redução no androceu. Endress (1994) considera a redução do número de estames como característica derivada, em várias famílias da ordem Scrophulariales, sendo, portanto, as flores de dois estames mais evoluídas em relação às mais próximas do androceu pentâmero, salvo nos casos de reversão. Em Scrophulariales muito raramente os cinco estames estão presentes formando um grupo em que a zigomorfia é rudimentar. Efetivamente a zigomorfia é mais evidente em *J. carnea* que em *G. perbracteosa*, principalmente em função dos lábios que se formam pelos lacínios da corola.

A ausência de odor perceptível ao olfato humano nas flores de *G. perbracteosa* e *J. carnea*, como ocorre também em outras Acanthaceae como, *M. velloziana* (Buzato, 1990), *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995) e *R. brevifolia* (Piovano *et al.*, 1995) e várias outras espécies ornitófilas (Grant &

Grant, 1968), é uma característica comum dentro da ornitofilia (Faegri & van der Pijl, 1980) e pode contribuir para a exclusão de determinados visitantes, pois torna as flores menos atrativas para alguns animais (Raven, 1972).

A ausência de odor em flores ornitófilas é um atributo que tem sido relacionado ao pensamento corrente entre ornitólogos de que a percepção olfativa das aves é fraca (Harriman & Berger, 1986) e que beija-flores têm o sistema olfativo pouco desenvolvido (Grant & Grant, 1968). Entretanto, Silva (1997) observou que, em condições naturais, sinais voláteis florais com um odor ceroso (*sensu* ALDRICH, 1993) estiveram associados aos padrões horários de visitação de *Amazilia lactea* (Lesson), *A. fimbriata* (Gmelin), *Eupetomena macroura* (Gmelin) e *Polytimus guainumbi* (Pallas). Os aromas descritos como cerosos, quando comparados aos odores florais agradáveis (simpáticos *sensu* Vogel, 1983) ou desagradáveis (idiopáticos *sensu* Vogel, 1983), podem, entretanto, passar despercebidos pelo homem (Kaiser, 1993). Este padrão de aroma floral não está restrito a flores ornitófilas, pois mesmo o odor semelhante a “sabão de coco” descrito por Buzato (1990) para *Mendoncia puberula* (Acanthaceae), uma espécie melitófila, fica melhor caracterizado no padrão organoléptico do tipo ceroso (ALDRICH, 1993).

Atualmente, permanece o consenso de que as aves apresentam uma percepção olfativa fraca (Harriman & Berger, 1986). Entretanto, recentemente tem sido demonstrada a percepção de sinais químicos em aves, sendo o nervo trigêmeo o responsável pela quimiorrecepção (Jakubas & Mason, 1991). A percepção destes sinais químicos auxilia na localização (Harriman & Berger, 1986) e na seleção (Jakubas & Mason, 1991) de alimentos, na habituação e localização de domicílios (Ioale *et al.*, 1990) e ainda na interação de presas e predadores (Mason *et al.*, 1991). Tratando especificamente sobre beija-flor Goldsmith & Goldsmith (1982) demonstraram, através de experimentos comportamentais, como uma população silvestre de uma espécie de beija-flor do gênero *Archilochus* foi capaz de habituar-se a sinais voláteis e associá-los, principalmente, a condições insatisfatórias de néctar, apresentando, portanto,

um sistema olfativo funcional. Considerando estes fatos, no caso de *G. perbracteosa* e de *J. carnea*, não é possível excluir a participação de odores pouco perceptíveis ao olfato humano que poderiam estar envolvidos em refinamentos tanto da escolha das flores, como dos padrões de visita dos beija-flores. Estas possibilidades precisariam ser melhor investigadas.

O período em que as flores das duas espécies estudadas permanecem funcionais, três a quatro dias, é considerado longo, se comparado com outras espécies ornitófilas. A antese das flores de vinte e três espécies ornitófilas estudadas por Arizmendi & Ornelas (1990) e de mais outras treze estudadas por Kodric-Brown *et al.* (1984) têm a duração de um a dois dias. Nem mesmo em outras espécies de Acanthaceae como *M. velloziana* (Buzato, 1990), *R. brevifolia* (Piovano *et al.*, 1995) e *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995) ocorre uma antese tão longa. A permanência da flor na planta, por um período maior, aumenta a probabilidade dela ser visitada e conseqüentemente pode favorecer a polinização cruzada.

O volume de néctar em flores de *J. carnea* é quase o dobro do encontrado em *G. perbracteosa*. A produção de néctar, nas duas espécies, é contínua, sendo mais intensa no primeiro período do dia. Em flores de *G. perbracteosa*, a produção decai no segundo período, mas nas flores de *J. carnea*, a produção diminui significativamente somente no terceiro período. Produção de néctar ao longo de toda a antese também ocorre em *M. velloziana* (Buzato, 1990), *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995) e *R. brevifolia* (Piovano *et al.*, 1995), esta última ainda apresentou um pico na produção de néctar no período da manhã, coincidindo com o período em que ocorre a maior produção em *G. perbracteosa* e *J. carnea*. A quantidade de néctar disponível (Rathcke, 1992) e a sua composição (Stiles & Freeman, 1993) são muito importantes, pois ele é a fonte de substâncias que compõem a dieta do animal e, como conseqüência, estas duas características podem influenciar o comportamento de visita de beija-flores (Hainsworth & Wolf, 1976). O maior volume de néctar

disponível em flores de *J. carnea*, em relação à *G. perbracteosa*, facilita o acesso ao néctar aos beija-flores de bico curto (Trochilinae).

A concentração média do néctar de *G. perbracteosa* (20,2%) e *J. carnea* (24,7%), está próxima da encontrada em *M. velloziana* (22%) (Buzato, 1990) e *R. asperula* (25 a 33%) (Machado & Sazima, 1995). As duas espécies aqui estudadas estão dentro da faixa sugerida por Baker (1975) para plantas visitadas por beija-flores e corresponde a resultados encontrados em outros estudos de espécies ornitófilas (Arizmendi & Ornelas, 1990; Sazima *et al.*, 1995; Araújo, 1996). A baixa concentração do néctar de flores ornitófilas, quando comparada com flores melitófilas, causa certo estranhamento, quando se considera o alto gasto energético dos beija-flores (Heyneman, 1983). Considerando que flores visitadas por beija-flores evoluíram sob a pressão seletiva exercida pelo efeito do comportamento de forrageamento dessas aves, Baker (1975) sugere que a baixa concentração de açúcar no néctar destas flores esteja relacionada ao fato de que o aumento da viscosidade, ocasionado pela alta concentração de açúcar, poderia interferir na eficiência do beija-flor ao retirar o néctar. Esta idéia é reforçada por Heyneman (1983) ao sugerir que animais que adejam ou que estão muito expostos à predação e precisam reduzir o tempo despendido para a coleta do néctar, tenderiam a se alimentar de néctar mais diluído. Para explicar esta contradição, entre o que é esperado e o que encontramos na natureza, Bolten & Feinsinger (1978) propuseram uma hipótese alternativa. A baixa concentração de açúcares do néctar de flores visitadas pelos beija-flores não seria para atraí-los, mas sim para excluir as abelhas, que agiriam apenas como pilhadoras, deixando de polinizar essas plantas, pois a preferência das abelhas é por néctar mais concentrado, em torno de 35% (Heyneman, 1983). Em *G. perbracteosa*, essa estratégia pode ser uma das causas da ausência de visitas de abelhas ou de outros insetos. Entretanto, essa estratégia não exclui completamente estes visitantes, pois as flores de *J. carnea* são pilhadas por *Xylocopa* sp.. As abelhas, principalmente de grande

porte, podem também utilizar o néctar mais diluído como recurso alimentar, pois são capazes de concentrar o néctar antes de ingeri-lo (Roubik, 1992).

Apesar da constatação no campo de que beija-flores se alimentam preferencialmente de néctar mais diluído (Bolten & Feinsinger, 1978), experimentos realizados por Hainsworth & Wolf (1976) e Stiles (1976), nos quais eram oferecidas soluções com diferentes concentrações, demonstraram que os beija-flores tinham preferência pelas soluções mais concentradas. Isto confirma a expectativa de que beija-flores procuram néctar mais concentrado. Na natureza, beija-flores foram observados utilizando flores com néctar a uma concentração superior à média considerada para flores ornitófilas (Baker, 1975). Silva (1997) verificou que espécies como *Eriotheca candolleana* (Bombacaceae), *Passiflora pentagona* (Passifloraceae) e *Melocactus violaceus* (Cactaceae) possuem néctar na concentração dentro da faixa de flores melitófilas, mas este néctar também é utilizado pelos beija-flores. Estas aves aceitam baixas concentrações até determinado limite, rejeitando água açucarada em concentração próxima a 5% (Goldsmith & Goldsmith, 1982).

A frequência de visitas de beija-flores às duas espécies estudadas não acompanha a oscilação da produção de néctar. O período de maior produção de néctar (1º período), nas duas espécies, coincidiu com o menor número de visitas. Foi no período seguinte (2º período), que *G. perbracteosa* e *J. carnea* receberam o maior número de visitas. Ao final da tarde (3º período), quando a produção de néctar em ambas as espécies é praticamente zero, a frequência de visitas é maior do que no primeiro período, quando a produção de néctar é mais intensa. Esse deslocamento da frequência de visitas em relação à secreção de néctar, sugere que os beija-flores estão se valendo da estratégia de acúmulo de néctar, fato semelhante ao registrado por Varassin (1996b) em *Passiflora speciosa*. Mesmo quando a produção de néctar é abundante e contínua, como em *Passiflora pentagona*, as espécies de beija-flores que a visitam, espaçam suas visitas, concentrando-as nas primeiras horas da manhã e, principalmente, na metade e no final do dia (Silva, 1997). Os beija-flores que visitam as duas

espécies de Acanthaceae estudadas, forrageiam em linhas de captura (Janzen, 1971) (como será discutido adiante), estratégia comportamental na qual os beija-flores modulam seu comportamento alimentar (Bernadello *et al.*, 1994; Varassin, 1996a) de maneira que as visitas ocorram, quando as flores apresentam certa quantidade de néctar. Dessa maneira, o espaço de tempo entre uma visita e outra, é suficiente para que ocorra o acúmulo de néctar. A visita às flores, quando realizadas com uma frequência uniformemente distribuída no tempo, ao invés de um processo errático, ou seja, o estabelecimento de um forrageamento sistemático (Possingham, 1989), possibilita o acúmulo de néctar, diminuindo a probabilidade do beija-flor encontrar uma flor sem néctar.

Comportamento de visita semelhante ao das espécies de beija-flores que visitam *G. perbracteosa* e *J. carnea*, foi observado nos beija-flores que visitam flores de *M. velloziana* (Buzato, 1990). A distribuição pouco agregada, com poucas flores por planta e com quantidade de néctar inferior a 20ml por flor, nas espécies estudadas, contribuem para o estabelecimento de rotas de alimentação, semelhante ao verificado em outros estudos por Stiles (1975), Feinsinger & Colwell (1978) e Sazima *et al.* (1995, 1996). Por outro lado, em *R. asperula*, que tem distribuição agrupada, o beija-flor principal estabelece comportamento territorial e as espécies menores, com bico mais curto, fazem visitas ilegítimas às flores (Machado & Sazima, 1995).

Os visitantes mais frequentes de *G. perbracteosa* foram as duas espécies de *Phaethornis*, com visitas espaçadas, com mais de duas horas de intervalo, em média, concentrando-se nos dois últimos períodos, indicando que estabeleceram, como estratégia de forrageamento, rondas de alto ganho (ver Feinsinger & Colwell, 1978). As visitas realizadas por *T. glaucopsis* (3) e *A. lactea* (2) (Trochilinae) a *G. perbracteosa* foram poucas e irregulares. Portanto, considerando as características morfológicas e o comportamento de forrageio, essas duas espécies de beija-flores podem ser consideradas generalistas, de acordo com os padrões estabelecidos por Feinsinger & Colwell (1978).

Nas flores de *J. carnea*, *T. glaucopis* foi o visitante mais freqüente, com intervalos relativamente curtos, concentrando suas visitas no segundo e terceiro período do dia, coincidindo com os períodos em que *Phaethornis* spp. realizaram suas visitas, porém numa freqüência bem menor e em intervalos superiores a duas horas. Neste caso *T. glaucopis* estabeleceu rondas de baixo ganho e as espécies de *Phaethornis* continuaram a apresentar comportamento de forrageamento com rondas de alto ganho (Feinsinger & Colwell, 1978).

O comportamento de forrageamento por linhas de captura observado nos beija-flores que visitam as duas espécies de Acanthaceae estudadas, pode estar relacionado com a distribuição espacial dessas plantas. Plantas que ocorrem espaçadas, dispersas numa área, requerem de seus polinizadores vôos de longas distâncias (Endress, 1994). Ambas as espécies possuem distribuição semelhante no interior da mata. Apesar de *G. perbracteosa* poder ocorrer agrupada em manchas e *J. carnea* apresentar indivíduos que geralmente crescem isolados, o número de flores disponíveis encontradas pelo beija-flor em uma mancha de *G. perbracteosa* ou em um indivíduo de *J. carnea* são muito parecidos.

Durante as visitas às flores, *T. glaucopis* apresentou variação de comportamento, forrageando como generalista em *G. perbracteosa* e em rondas de baixo ganho em *J. carnea*. Além disso, este beija-flor apresentou comportamento tipicamente territorial, defendendo um arbusto de *Abutilon* sp. (Malvaceae) (obs. pess), na mesma área e período de floração de *G. perbracteosa*, tendo constantes encontros agonísticos com *Phaethornis* spp. O comportamento territorial dos beija-flores tem sido associado a um padrão de distribuição espacial das plantas, em que os indivíduos com flores se encontram agrupados em manchas que, por sua vez, estão dispersas na área (Carpenter, 1987). Os beija-flores apresentam certa flexibilidade, quanto ao seu comportamento. Uma mesma espécie de beija-flor pode apresentar comportamento territorial, ao utilizar determinada planta ou forragear em linhas de captura, quando utiliza outro recurso, ou, ainda, apresentar os dois tipos de

comportamento, ao visitar uma mesma espécie vegetal (Sazima *et al.*, 1996). A diferença de oferta de recurso em *G. perbracteosa*, de porte subarbustivo, com poucas flores abrindo por dia, contrastada com *Abutilon* sp., de porte arbóreo, com um número de flores evidentemente superior e concentradas em um único indivíduo, é a provável causa desta alteração de comportamento, concordando com as observações de Feinsinger (1978) e Sazima *et al.* (1992) em que os beija-flores apresentam flexibilidade comportamental, em função da quantidade de recurso disponível. A variação na disponibilidade do recurso pode ainda interferir na frequência de visitas, no número de flores visitadas por planta, na duração da visita em cada flor (Buzato *et al.*, 1994) e na atividade do beija-flor após deixar a planta (Rathcke, 1992).

A distribuição esparsa de indivíduos na população, como ocorre em *G. perbracteosa* e *J. carnea*, força o beija-flor a estabelecer territórios tão grandes que invasões podem acontecer sem que haja possibilidade de defesa. Neste contexto, van Sluys & Stotz (1995) sugerem que pode ocorrer o uso comum de um recurso floral por beija-flores de comportamento territorial, sem interações agonísticas. Armstrong (1992) propõe que a defesa do território não seria dependente da disponibilidade do recurso alimentar, mas sim da possibilidade de defesa do recurso.

G. perbracteosa e *J. carnea* compartilham as mesmas espécies de beija-flores, *Phaethornis* spp. e *T. glaucopis* (macho e fêmea), sendo que *G. perbracteosa* também é polinizada por *A. lactea*. Durante a visita, estes beija-flores contatam os órgãos reprodutivos das flores podendo efetuar a polinização. *G. perbracteosa* foi mais visitada por Phaethorninae enquanto que *J. carnea* recebeu maior número de visitas de Trochilinae. Apesar de *J. carnea* apresentar distribuição espacial mais espaçada, com indivíduos isolados, o maior volume de néctar disponível em cada flor, pode estar favorecendo as visitas de *T. glaucopis*. O estabelecimento de rotas maiores poderia explicar a menor frequência das visitas das espécies de *Phaethornis*, comparada com as de *T. glaucopis*. Além disso, a coluna de néctar formada no tubo da corola de *G.*

perbracteosa é mais baixa em relação a *J. carnea*, dificultando o seu uso para os beija-flores de bico mais curto.

G. perbracteosa e *J. carnea* são espécies autocompatíveis mas, pelo fato de serem protândricas e apresentarem hercogamia (Richards, 1997), a probabilidade de ocorrer autopolinização diminui. Outras espécies ornitófilas desta mesma família, como *R. asperula* (Machado & Sazima, 1995), *R. brevifolia* (Piovano *et al.*, 1995) e *M. velloziana* (Buzato, 1990) também são autocompatíveis, apesar da autoincompatibilidade ser considerada freqüente em Acanthaceae (East, 1940; Fryxell, 1957; Pandley, 1960). Entretanto, a autocompatibilidade associada à dicogamia apenas parcial e à longa duração das flores, são fatos que favorecem a formação de frutos através da autopolinização. Este conjunto de atributos parece ser importante para essas espécies, uma vez que a freqüência de visitantes é baixa. Apesar da protandria, característica comumente encontrada dentro de Scrophulariales (Endress, 1994), as duas fases não estão completamente separadas nestas duas espécies de Acanthaceae, pois, no segundo dia da antese, os estigmas estão receptivos e as anteras, ainda podem conter um pouco de pólen, tornando possível a autopolinização. Apesar do pequeno tamanho amostral dos experimentos com sistema reprodutivo, há indícios de que essas espécies sejam preferencialmente xenógamas pois, em ambas as espécies, as taxas de frutificação em polinizações cruzadas e/ou em condições naturais são superiores às de autopolinizações.

Os experimentos em *G. perbracteosa*, mostrando maior sucesso reprodutivo na polinização cruzada (61,5%) e em condições naturais (70%), em relação às autopolinizações espontânea e manual (26,7 e 40%), indicam que a presença de um polinizador incrementa a produção de sementes. A presença dos beija-flores, agindo como vetores de pólen nessas duas espécies, deve ser importante para a sua variabilidade genética (Richards, 1986). A polinização realizada por animais que forrageiam em linhas de captura, favorece a polinização cruzada (Endress, 1994).

G. perbracteosa (Aphelandrae) e *J. carnea* (Justiciae) são representantes típicos da ornitofilia em Acanthaceae. Esta família tem se caracterizado pela descontinuidade evolutiva no estabelecimento de sistemas de polinização, com paralelismos na ocorrência da melitofilia, psicofilia, esfingofilia e ornitofilia, até dentro de um mesmo gênero, nas diferentes subfamílias (Vogel, 1954).

A afinidade taxonômica e a posição evolutiva dos gêneros *Geissomeria* e *Justicia* têm sido objeto de controvérsia. Vogel (1954) provavelmente adotou a classificação proposta por Lindau (1895), pela qual os dois gêneros, apesar de pertencerem a tribos diferentes (Aphelandrae e Justiciae, respectivamente), estavam colocados dentro do grupo Imbricatae da subfamília Acanthoideae. Bremekamp (1965) manteve Acanthaceae com apenas duas subfamílias, colocando *Geissomeria* em Acanthoideae e *Justicia* entre as Ruellioideae. Cronquist (1981) pareceu adotar a classificação de Lindau (1985), excluindo Mendoncioideae e reconhecendo a subfamília Acanthoideae como um grupo natural e bem delimitado, ao passo que Thorne (1992) aceitou as duas subfamílias de Bremekamp (1965), mantendo também as outras três subfamílias (Mendoncioideae, Nelsonioideae e Thunbergioideae) de Lindau (1985).

Análises cladísticas, baseadas no sequenciamento de DNA do cloroplasto (Hedrén *et al.*, 1995), sugerem a separação de *Geissomeria* e *Justicia* em subfamílias distintas, como proposto por Bremekamp (1962), ao mesmo tempo em que sugerem Mendoncioideae, Thunbergioideae e Nelsonioideae como grupos irmãos para as Acanthoideae (Scotland *et al.*, 1995). Considerando esta abordagem filogenética, a ornitofilia se desenvolveu paralelamente em todas as subfamílias de Acanthaceae, reforçando a idéia de Vogel (1954) sobre a descontinuidade na tendência evolutiva do estabelecimento da ornitofilia nesta família. A polinização por aves é tão comum em espécies das subfamílias Acanthoidae e Ruellioidae, filogeneticamente próximas entre si (Hédren *et al.* 1995), como em espécies de Mendoncioidae (Buzato, 1990) e Thunbergiodae

(Vogel, 1954), duas subfamílias cuja posição entre as Acanthaceae é bastante discutível (Hédren *et al.* 1995). Em todas as subfamílias em que ocorre, a ornitofilia tem sido acompanhada ou pela melitofilia ou pela psicofilia / esfingofilia ou por ambas (Vogel, 1954; McDade & Kinsman, 1980; Hédren, 1989; Kelbessa, 1990).

4. Referências bibliográficas

- ALDRICH. 1993. *Flavors and fragrances: international edition*. Aldrich Chemical Co., Wisconsin
- Arizmendi, M. C. & Ornelas, J. F. 1990. Hummingbird and their resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, **22**: 172-180.
- Armstrong, D.P. 1992. Correlation between nectar supply and aggression in territorial honeyeaters: causation or coincidence? *Behav. Ecol. Socio*, **30**: 95-102.
- Araújo, A.C., 1996. *Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Bagnouls, F. & Gaussin, H. 1964. Os climas tropicais e sua classificação. *Boletim Geográfico*, **176**: 545-566
- Baker, H.G. 1975. Sugar concentration in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica*, **7**: 37-41.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Ann. Rev. Ecol Syst.*, **21**: 399-422.
- Bawa, K.S. & Beach, J.H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Mo. Bot. Gdn.*, **68**: 254

- Bawa, K.S.; Perry, D.R. & Beach, J.H. 1985. Reproductive biology of a tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am. J. Bot.*, **72**: 331-345.
- Bernardello, L., Galleto L. & Rodriguez, I.G. 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. *Bot. J. Linn. Soc.*, **114**: 293-308.
- Bolten, A.B. & Feinsinger, P. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* **10**: 307-309
- Brasil. Ministério das Minas e Energia. Secretaria Geral. 1987. Levantamento de recursos naturais. Volume 34. Projeto RADAMBRASIL, Rio de Janeiro.
- Bremekamp, C.E.B. 1965. Delimitation and subdivision of the Acanthaceae. *Bull. Bot. Surv. India*, **7** : 21-30
- Buzato, S. 1990. *Ecologia da polinização das duas espécies simpátricas de Mendoncia (Acanthaceae), na região de Campinas, São Paulo*. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora*, **189**: 327-334.
- Buzato, S. 1995. *Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Carpenter, F. L. 1979. Competition between hummingbirds and insects for nectar . *Am. Zool.*, **19**: 1105-1114

- Carpenter, F.L. 1987. Food abundance and territoriality: to defend or not to defend ? *Am. Zool.*, **27**: 387-399.
- Carpenter, F.L. & Mac Millen, R.E. 1976. Energetic cost of feeding territories in na Hawaiian honey-creeper. *Oecologia*, **26**: 213-223
- Cohen, D. & Shmida, A. 1993 The evolution of flower display and reward . In: *Evolutionary biology* , **27**: 197-243.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University. Press, New York.
- East, E.M. 1940. The distribution of sel-sterility in the flowering plants. *Proc. Americ Philos. Soc.*, **82**: 449-518.
- Endress, P.K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New york.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monog.*, **46**: 257-291
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plant and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monogr.* **48**: 269-287
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In: **Coevolution**. (D. J. Futuyima & M. Slatkin, eds.) Sinauer Associates, Massachusetts, p 282-310.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.*, **18**: 779-795.

- Fischer, E. A. 1994. Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de mata atlântica, litoral sul de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Frey-Wyssling, A. & Hausermann, E. 1960. Deutung der gestaltlosen Nektarien. *Ber. Schwiez. Bot. Ges.*, **70**: 150-162.
- Fryxell, P.A. 1957. Mode of reproduction of Higher Plants. *Bot. Ver.*, **23**: 135-233
- Gass, C.L. 1978. Rufous hummingbird feeding territoriality in a suboptimal habitat. *Can. J. Zool.* **56**: 1535-1539
- Gentry, A.H. 1974. Coevolutionary patterns in Central America Bignoniaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **61**: 728-759.
- Goldsmith, T.H. 1980. Hummingbirds see near ultraviolet lighth. *Science* , **207**: 786-788.
- Goldsmith, K.M. & Goldsmith, T.H. 1982. Sense of smell in the black-chinned hummingbird. *Condor*, **84**: 237-238.
- Gottsberger, G. 1971. Colours changes of petals in *Malvaviscus arboreus* flowers. *Acta Bot. Neerl.*, **20**: 381-388.
- Grant, V. 1953. Flower pollination. *Encyclopedia Americana*, **22**: 320-323
- Grant, K. & Grant, V. 1968. *Hummingbird and their flowers*. New York, Columbia University Press.
- Grantsau, R. 1989. *Os beija-flores do Brasil*. Editora.Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.

- Hainsworth, F.R. & Wolf, L.L. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia*, **25**: 101-113.
- Harriman, A.E. & Berger, R.H. 1986. Olfactory acuity in the common raven (*Corvus corax*). *Physiology & Behavior*, **36**: 257-262.
- Hédren, M. 1989. *Justicia* sect. *Harnieria* (Acanthaceae) in tropical Africa. *Symb. Bot. Upsal.* **29**: 1-141
- Hédren, M.; Chase, M.W. & Olmstead, R.G. 1995. Relationships in the Acanthaceae and related families as suggested by cladistic analysis of rbcL nucleotide sequences. *Pl. Syst. Evol.* **194**: 93-109
- Heinrich, B. & Raven, P.H. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, **176**: 597-602.
- Heyneman, A.J. 1983. Optimal sugar concentrations of floral nectars-dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. *Oecologia*, **60**: 198-213
- Howe, H.F. 1983. Constraints on the evolution of mutualisms. *Am. Nat.*, **123**: 764-777
- Huth, H.H. & Burkhardt, D. 1972. Der spektrale Sehbereich erns Violettthohi-Kolibris, *Naturwissenschaften*, **59**: 650.
- Ioale, P., Nozzolini, M. & Papi, F. 1990. Homing pigeons do extract directional information from olfactory stimuli. *Behav. Ecol Socio.*, **26**: 301-306
- Jakubas, W. J. & Mason, J.R. 1991. Role of avian trigeminal sensory system in detecting confery benzoato, a plant allelochemical. *J. Chem. Ecol.*, **17**: 2213-2221.

- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distances pollinators of tropical plants. *Science*, **171**: 203-205
- Janzen, D.H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Edward Arnold Publishers, London.
- Kaiser, R. 1993. Verbal description of scents. In: *The scents of orchids: olfactory and chemical investigations*. pp. 40-45. Elsevier, Amsterdam.
- Kelbessa, E. 1990. *Justicia* sect. *Ansellia* (Acanthaceae). *Symb. Bot. Upsal.*, **29**: 1-96
- Kodric-Brown, A., Brown, J.H.; Byerrrs, G.S. & Gori, D.F. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology*, **65**: 1358-1368
- Lindau, G. 1895. Acanthaceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Engler, A. & Prantl, K. (ed.). v. 4, t 3 b, p 274-354. Leipzig, Engelmann.
- Long, R.W. 1970. The genera of Acanthaceae in the southeastern United States. *J. Arn. Arbor.*, **51**: 257-309
- Machado, I.C. & Sazima, M. 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. *Revta. brasil. Bot.*, **18**: 27-33.
- Mabberley, D.J. 1990. *The plant book*. Cambridge Univerity Press, Cambridge
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means fluorescence. *Stain Technol.*, **37**: 125.

- Mason, J.R., Clark, L. & Shah, P.S. 1991. O-aminoacetophenone repellency to birds: similarities to methyl anthranilate. *Journal of Wildlife Management*, **55**: 334-340.
- McDade, L.A. & Kinsman, S. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution*, **34**: 944-9580
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, **26**: 141-159.
- Pandley, K.K. 1960. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in angiosperms. *Evolution*, **14**: 98-115.
- Patt, J.M., Merchant, M.W., Williams, D.R.E. & Meeuse, B.J.D. 1989. Pollination biology of *Platanthera stricta* (Orchidaceae) in Olympic National Park, Washington. *Amer. J. Bot.*, **76**: 1097-1106.
- Piovano, M.; Galetto, L. & Bernardello, L. 1995. Floral morphology, nectar features and breeding system in *Ruellia brevifolia* (Acanthaceae). *Rev. Brasil. Biol.*, **55**: 409-418
- Possingham, H.P. 1989. The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *Am. Nat.*, **133**: 42-60.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The Natural History of Pollination*. Harper Collins Publishers, London
- Radford, A.E., Dickson, W.C., Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harber and Row Publ., New York.

- Rathcke, J.F. 1992. Nectar distribution, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: *Effect of resource distribution on animal-plant interactions.* (M.D. Hunter, T. Ohgushi e P.W. Price, eds). p. 113-138. Academic Press, San Diego.
- Raven, P.H. 1972. Why are bird-visited flowers predominantly red? *Evolution*, **26**: 674
- Richards, A.J. 1997. *Plant Breeding Systems*. 2 ed. George Allen & Unwin (Publishers) Ltd, London
- Roubik, D.W. 1992. *Ecology and natural history of tropical bees*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruschi, A. 1982. Beija-flores do estado do Espírito Santo. Editora Rios, São Paulo.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1992. O beija-flor *Phaethornis ruber* ao visitar flores: ajuste comportamental a disponibilidade de néctar. In: *Anais de Etologia*, **10**: 202.
- Sazima, M., Sazima, I. & Buzato, S. 1994. Nectar by day and night: *Syphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Pl. Syst. Evol.*, **191**: 237-246.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The Saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *J. Ornitol.*, **136**: 195-206.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Bot. Acta*, **109**: 149-160.

- Scotland, R.W.; Sweere, J.A.; Reeves, P.A. & Olmstead, R.G. 1995. Higher-level systematics of Acanthaceae determined by chloroplast DNA sequences. *Am. Bot.* **82**: 266-275
- SEPLAMA. Secretaria de Planejamento do Meio Ambiente 1996. Plano de gestão da Área de Proteção Ambiental da região de Sousa e Joaquim Egídio -APA Municipal. Prefeitura Municipal de Campinas.
- Sick, H. 1984. Beija-flores: família Trochilidae. In: *Ornitologia brasileira*. 3ed. V.1, p. 383. Brasília, Editora UNB
- Silva, A. G. 1997. *Fragrâncias e néctar florais na determinação de padrões horários de visitação às flores de cinco espécies vegetais*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Snow, D.W. & Snow, B.K. 1980. Relationships between hummingbird and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist) Zool Ser.* **38**: 105-139
- Snow, D.W. & Snow, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brasil. *El Hornero*, **12**: 286-296
- Snow, D.W. & Teixeira, D. 1982. Hummingbirds and their flowers in the costal mountains of SE Brazil. *J. Ornithol.* **123**: 446-450.
- Stiles, F.G. 1973. Food supply and the annual cycle of the Anna hummingbird. *Univ. Calif. Publi. Zool.* **97**: 109pp
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, **56**: 285-301.
- Stiles, F.G. 1976. On taste preferences and color choice in hummingbirds. *Condor*, **78**: 10-26.

- Stiles, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.*, **18**: 715-727.
- Stiles, F.G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, **122**: 322-343.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Mo. Bot. Gdn.*, **68**: 323-351.
- Stiles, F.G. 1985. Seasonal pattern and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithol. Monogr*, **36**: 757-787
- Stiles, F.G. & Freeman, C.E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica*, **25**: 191-205.
- Stiles, F.G. & Wolf, L.L.. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* **87**: 467-491
- Thorne, R.F. 1992. An updated classification of the flowering plants. *Aliso*. **13**: 365-389
- van Fleet, D.S. 1952. Histochemical location of enzymes in vascular plants. *Botanical Review*, **18**, 354-398.
- van Sluys, M. & Stotz, D.F. 1995. Patterns of hummingbird visitation to *Vriesea neoglutinosa* (Bromeliaceae) flowers in Espírito santo, southeastern Brazil. *Bromelia*, **2**:27-35
- Varassin, I.G. 1996a. Forrageamento de *Phaethornis superciliosus* em flores de *Passiflora coccinea*. V Congresso Brasileiro de Ornitologia, Campinas, SP, p: 123

- Varassin, I.G. 1996b. *Néctar e voláteis florais na polinização de quatro espécies de Passiflora L.(Passifloraceae)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Vogel, S. 1954. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. Bot. Studien 1: 1-338. Jena: Fischer
- Vogel, S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. In: *Encyclopedia of plant physiology*, New Series. V. 12c, Physiological plant ecology III (eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler), pp. 559-624. Springer-Verlag, Berlin.
- Wheeler, T.G. 1980. Experiments in feeding behavior of Anna hummingbird. *Wilson Bull.*, **92**: 53-62
- Willis, E.O. and Oniki, Y. 1981. Levantamento preliminar de aves em treze áreas do Estado de São Paulo. *Revta. bras. Biol.*, **41**: 121-135
- Willis, J.C., 1980. *A Dictionary of Flowering Plants and Ferns*. Cambridge University Press
- Wolf, L.L., Stiles, F.G. & Hainsworth, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.*, **32**: 349-379.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analyses*. 3 ed. Prentice Hall, New Jersey.