Maria Carolina Checchia da Inês

FENOLOGIA E SUCESSO REPRODUTIVO DE
***PSYCHOTRIA SUTERELLA* (RUBIACEAE): EFEITOS DA**
DISPONIBILIDADE DE RECURSOS E DENSIDADE FLORAL

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Mestre em Ciências, na Área de
Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Silvana Buzato

São Paulo

2006

Ficha Catalográfica

Checchia da Inês, Maria Carolina

Fenologia e Sucesso Reprodutivo de
Psychotria suterella (Rubiaceae): efeitos da
disponibilidade de recursos e densidade
floral

64 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. reprodução 2. fatores ambientais
3. interação planta-polinizador 4. densidade
de recursos florais I. Universidade de São
Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof^a. Dr^a. Silvana Buzato
Orientadora

Dedicatória

A meus pais

Agradecimentos

A meus pais, por todo o apoio e amor, desde o início. Pela criação, valores e princípios. Por encorajarem meu gosto pela natureza. Pelas ajudas incansáveis no campo, auxílio na confecção de figuras e intermináveis “saquinhos”. Por tudo.

A minha irmã, pelo companheirismo de uma vida inteira, carinho e paciência, e por até ter ido ao campo (!) comigo.

A Silvana Buzato, orientadora e amiga que me acompanhou desde os tempos da iniciação científica. Pela paciência e sabedoria em ensinar. Pela disposição e estímulo constantes.

A toda minha família, que direta ou indiretamente me deu forças e motivação.

A todo o pessoal do laboratório: Sylene, Juliana, Noni, Luciano, Rosinha e Hipólito, pelo convívio saudável, produtivo, e amigoso. Pelas risadas e discussões.

Ao querido amigo Ro, motivo pelo qual já teria valido à pena entrar na faculdade de biologia.

Aos amigos que temporariamente se tornaram ajudantes de campo: Juliana, Rodrigo, Sylene, Luciano e Fábio. Ao Bessa, pela surpresa de aniversário em pleno campo, um pouco antes da tempestade.

A um ajudante de campo especial, meu avô (*in memoriam*), marceneiro com alma de biólogo.

Ao Sr. Altino e Dona Conceição, por permitirem a utilização da sua propriedade no Carmo Messias e pelos lanches depois do trabalho. A SABESP, por autorizar a coleta de dados no interior da Reserva do Morro Grande, Cotia, SP..

Ao Luciano e Roberto Shimizu, pelas intensas ajudas estatísticas.

A Sylene e Silvana pela ajuda valiosa antes da entrega da tese.

Aos amigos que participaram do meu cotidiano universitário, desde a graduação até as fases finais do mestrado.

Aos novos amigos que fiz e que me ensinaram que a vida pode ser mais prazerosa dançando.

A CNPq, CAPES e FAPESP, pelo financiamento da pesquisa. A coordenadora do curso de pós-graduação do Departamento de Ecologia da USP, Prof^a Dr^a Astrid de M. P. Kleinert, pelas ajudas constantes e imediatas durante as etapas do mestrado.

Aos professores, funcionários e alunos do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências, pela companhia, ajuda e logística importantes para o desenvolvimento do trabalho. A Patrícia, Maurício e Paulo César, pelos auxílios no campo e laboratório.

Índice

RESUMO	6
ABSTRACT	7
INTRODUÇÃO GERAL	8
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	10

CAPÍTULO I

Variação na expressão fenológica de botões, flores e frutos e sucesso reprodutivo dos tipos florais de *Psychotria suterella* (Rubiaceae) em função de diferentes disponibilidades de recurso

Resumo	12
Introdução	13
Materiais e Métodos	15
Resultados	18
Discussão	29
Referências Bibliográficas	35

CAPÍTULO II

Efeito da densidade de recursos florais de *Psychotria suterella* sobre a frequência de visitas de duas espécies de *Bombus*

Resumo	39
Introdução	40
Materiais e Métodos	41
Resultados	48
Discussão	56
Referências Bibliográficas	61

RESUMO

Várias podem ser as causas da variação local no sucesso reprodutivo de espécies vegetais, sendo a disponibilidade de recursos abióticos, herbivoria, polinização e dispersão de sementes comumente consideradas. Em espécies distílicas, a variação na disponibilidade de recursos abióticos pode determinar diferenças na quantidade e no período de produção das estruturas reprodutivas, e estas por sua vez podem influenciar a interação planta polinizador, modulando o comportamento de forrageio de visitantes florais. Este trabalho teve como objetivos verificar como alguns fatores poderiam determinar variação na fenologia e no sucesso reprodutivo de *Psychotria suterella*, uma espécie arbórea distílica comum em florestas no sudeste do Brasil. Os fatores experimentalmente investigados foram água, luz, nutrientes inorgânicos e superfície foliar. Além disto, investigamos a resposta de abelhas *Bombus*, *B. brasiliensis* e *B. morio*, à disponibilidade de recursos florais em quatro escalas espaciais. A variação na oferta de recursos não afetou o padrão temporal sincrônico de emissão de botões e desenvolvimento de flores dos tipos florais de *P. suterella*, mas condicionou alterações na quantidade das estruturas reprodutivas produzidas de forma distinta em cada tipo floral. Plantas com morfologia floral longistila parecem estar se reproduzindo sob condições ambientais limitantes, em função de responderem positivamente ao aumento na disponibilidade de recursos, enquanto plantas com morfologia floral brevistila parecem estar melhor adaptadas às condições ambientais, uma vez que responderam negativamente a todos os tratamentos. Respostas fisiológicas singulares parecem ser as responsáveis por essas diferenças. Não houve variação no número de flores, energia produzida no néctar das flores e frequência de visitas a flores e plantas para os tipos florais de *P. suterella*. A oferta de energia por flor e a frequência de visitas por flor variaram entre plantas. *Bombus morio* e *Bombus brasiliensis* responderam à variação na disponibilidade de recursos florais de *P. suterella* em escala espaciais menores que 5m, visitando com mais frequência plantas com maior oferta de energia, independente da disponibilidade energética na vizinhança. Porém, a frequência de visitas média por flor não apresentou relação com a quantidade de recursos florais nas plantas, e não foi influenciada pela densidade de energia nas demais escalas, fato que deve estar relacionado à grande variação na produção de néctar entre as flores dentro de uma mesma planta.

ABSTRACT

Several factors might cause intrapopulational variation in plant reproductive success, being often mentioned abiotic resource availability, herbivory, pollination and frugivory as possible factors. In distylous species, the variation on abiotic resources availability can determine differences in quantity as well as in the moment of emission of reproductive structures. Those structures might influence the plant-pollinator interaction, modeling foraging behaviour of floral visitors. The aims of this study were to identify how variation in some abiotic resources change the phenology and reproductive success of *Psychotria suterella*, a common distylous species from Brazilian southeastern forests. We experimentally changed the amounts of light, water, inorganic nutrients and foliar surface. In addition, we measured the frequency of *Bombus*, *B. brasiliensis* and *B. morio*, in relation to floral density at four spatial scales. The variation in abiotic resources availability did not change the temporal pattern of flowering in both, pin and thrum morphs, although bud and flower number was different. Pin plants seemed to be under restrict environmental conditions because the addition of resources increased the number of reproductive structures. On the other hand, any alteration in environmental resources affected negatively thrum plants. We did not register variation in flower number, energy production in nectar, plant and flower visitation rates for both *P. suterella* floral morphs. Energy supply per flower and flower visitation rates varied among plants. *Bombus morio* and *Bombus brasiliensis* responded to availability of floral resources in spatial scales smaller than five meters, visiting more frequently plants with more energy reward regardless of neighbourhood energetic availability. The flower visitation rate was not related to flower resource availability in *P. suterella* plants. This result might be determined by the high variation in flower energy production within plant.

INTRODUÇÃO GERAL

Espécies vegetais apresentam variação local no sucesso reprodutivo, sendo várias as hipóteses utilizadas para explicar tal variação, como arquitetura das flores na planta (Medrano et al.2000), disponibilidade de recursos abióticos (Lee & Bazzaz 1982, Kato & Hiura 1999, Parra-Tabla & Bullock 1998), herbivoria (Obeso 1998, Mothershead & Marquis 2000), e interação planta-polinizador (Rathcke 1988, Bosh & Waser 2001). A magnitude qualitativa e quantitativa da influência de cada um desses fatores, que pode variar espaço-temporalmente (Roberts 1996), determina o seu grau de importância para a reprodução da planta.

O efeito de cada fator na fecundidade pode ser observado pela variação na produção de frutos e sementes (Stephenson 1981, Susko & Lovett-Doust 1999). A escassez de recursos abióticos no início da reprodução pode diminuir a produção dessas estruturas devido à baixa emissão de botões e flores, já que tais estruturas são relacionadas ontogeneticamente (Allphin *et al.* 2002). Considerando etapa posterior, a fecundidade pode depender da quantidade de recurso disponível no ambiente quando este é fundamental na composição de frutos e sementes (Stephenson 1981, Campbell & Halama 1993, Verburg, & During 1998, Akhalkatsi & Lösch 2005, Caruso & Remington 2005). Determinar a influência de tais fatores sobre o sucesso reprodutivo da função feminina, freqüentemente mensurado pela produção de frutos e sementes, é um tema central em questões que envolvem a reprodução de espécies vegetais (Niesembaum 1993).

Em espécies vegetais polinizadas por animais, a quantidade de flores também pode influenciar a produção de frutos quando o arranjo floral apresenta função de atração dos polinizadores (Thompson 2001). Nesse cenário, se a freqüência de visitas às

plantas depende da densidade de flores, a fenologia da espécie vegetal pode ser fator importante para determinar a intensidade da interação, uma vez que o padrão de florada sincrônico ou disperso influencia a quantidade de flores disponíveis aos animais. Dessa maneira, agora sob o ponto de vista do polinizador, as flores ou as substâncias ofertadas por elas, como pólen e néctar, passam a ser os recursos ambientais que podem variar espaço-temporalmente (Roberts 1996, Shafir *et al* 2006). Por essa razão, estudos de interação devem investigar também a escala espaço-temporal na qual a densidade floral pode influenciar o comportamento do polinizador (Wiens & Milne 1989), tentando analisar o ambiente sob o ponto de vista do animal e caracterizando melhor os processos na comunidade natural.

Considerando o contexto apresentado, este trabalho teve como objetivo verificar como alguns fatores ambientais poderiam determinar a variação na fenologia e sucesso reprodutivo de *Psychotria suterella*, e foi dividido em duas partes: **Capítulo 1** descreve a fenologia de botões, flores e frutos e o sucesso reprodutivo de *Psychotria suterella* em função da variação na disponibilidade de água, luz, nutrientes inorgânicos, e da perda de superfície fotossintetizante; e **Capítulo 2** investiga a resposta de abelhas do gênero *Bombus*, principal polinizador de *Psychotria suterella*, em função na disponibilidade de recursos florais em quatro escalas espaciais distintas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akhalkatsia, M. & Lösch, R. 2005. Water limitation effect on seed development and germination in *Trigonella coerulea* (Fabaceae) Flora 200: 493–501.
- Allphins, L., Wiens, D. & Harper, K. T. 2002. The relative effects of resources and genetics on reproductive success in the rare *Kachina daisy*, *Erigeron kachinensis* (Asteraceae). International Journal of Plant Sciences 163 (4): 599-612.
- Bosh, M. and Waser, N. M. 2001. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). American Journal of Botany 86: 871-879.
- Campbell, D. R. & Halama, K. J. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. Ecology, 74 (4): 1043-1051.
- Caruso, C. M. & Remington, D. L. D. 2005. Variation in resource limitation of plant reproduction influences natural selection on floral traits of *Asclepias syriaca*. Oecologia 146 (1): 68 – 76.
- Kato, E. & Hiura, Y. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Stiracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. American Journal of Botany, 86(4): 495-501.
- Lee, T. D. & Bazzaz, F. A. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia Fasciculata*. Ecology 63 (5): 1363-1373.
- Medrano, M, Guitián, J., Guitián, P. 2000. Patterns of fruit and seed within inflorescences of *Pancratium maritimum* (Amaryllidaceae): nonuniform pollination, resource limitation, or architectural effects? American Journal of Botany 87 (4): 493-501.
- Mothershead, K. & Marquis, R. J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa* Ecology 81 (1): 30-40.
- Niesenbaun, R. A. 1993. Light or pollen – seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. Journal of Ecology 81: 315-323.
- Obeso, J. R. 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. Functional Ecology 12(3): 486-491.
- Parra-Tabla, V. & Bullock S. H. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. Journal of Tropical Ecology 14: 615-627.
- Rathcke, B.J. 1988. Interactions for pollination among coflowering shrubs. Ecology, 69: 446-457. Real and Rathcke 1988.
- Roberts, W. M. 1996, Hummingbirds' nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. Animal Behavior, 53:361-370.

- Shafir, S. Bechar, A. & Weber, E. U. 2003. Cognition-mediated coevolution – context-dependent evaluations and sensitivity of pollinators to variability in nectar rewards. *Plant Systematics and Evolution*, 238: 195–209.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:253-279.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:253-279.
- Susko D. J. & Lovett-Doust, L. 1999. Effects of resource availability, and fruit and ovule position on components of fecundity in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *New Phytologist* 144: 295-306.
- Thompson, J. D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system. *Oecologia* 126: 386-394.
- Verburg, R. W. & During, H. J. 1998. Vegetative propagation and sexual reproduction in the woodland understory pseudo-annual *Circaea lutetiana* L. *Plant Ecology*, 134: 211-224.
- Wiens, J. A. & Milne, B. T. 1989. Scaling of “landscapes” in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetles’s perspective. *Landscape ecology*, 3: 87-96.

Capítulo I

VARIAÇÃO NA EXPRESSÃO FENOLÓGICA DE BOTÕES, FLORES E FRUTOS DOS TIPOS FLORAIS DE *PSYCHOTRIA SUTERELLA* (RUBIACEAE) EM FUNÇÃO DE DIFERENTES DISPONIBILIDADES DE RECURSO

Maria Carolina Checchia da Inês & Silvana Buzato

Departamento de Ecologia, I.B., Universidade de São Paulo
Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP

RESUMO: Em espécies distílicas, a variação na disponibilidade de recursos abióticos pode determinar diferenças na quantidade e no período de produção das estruturas reprodutivas de tipos florais distintos. Para determinar o padrão fenológico de produção de botões, flores e frutos nas plantas de *Psychotria suterella* com morfologias florais distintas, e se este varia em condições experimentais de aumento ou redução de recursos abióticos, experimentos de irrigação, adubação, sombreamento e defoliação foram conduzidos. A emissão de botões e flores foi um evento sazonal e sincrônico para ambos tipos florais, sendo a frutificação um evento que ocorreu durante todo o ano. No caso de plantas com morfologia floral brevistila, todos os tratamentos tiveram efeito negativo sobre a fenologia reprodutiva. Já no caso de plantas com morfologia floral longistila, a maior disponibilidade de água e nutrientes inorgânicos aumentou a produção de botões, flores e frutos; a defoliação aumentou a produção de botões e flores durante todo o período de estudo e de frutos até março de 2005; e o sombreamento diminuiu a produção das três fenofases. Concluímos que o padrão sincrônico de emissão de botões e desenvolvimento de flores ao longo do período é uma característica bem marcada para *Psychotria suterella*, uma vez que a variação na oferta de recursos não acarretou mudanças nesse padrão. Além disso, a disponibilidade de recursos abióticos afetou quantitativamente a fenologia reprodutiva e o sucesso reprodutivo da espécie de forma distinta entre os tipos florais. Plantas com morfologia floral longistila parecem estar se reproduzindo sob condições ambientais limitantes, em função de responderem positivamente ao aumento na disponibilidade de recursos; enquanto plantas com morfologia floral brevistila parecem estar melhor adaptadas às condições ambientais, uma vez que responderam negativamente a todos os tratamentos. Respostas fisiológicas singulares parecem ser as responsáveis por essas diferenças.

PALAVRAS-CHAVE: fenologia reprodutiva, funções sexuais, heterostilia, recursos abióticos, sucesso reprodutivo.

INTRODUÇÃO

Estudos que analisam a fenologia reprodutiva das espécies vegetais abordam a distribuição temporal das fenofases principalmente através de comparações entre comunidades (Morellato *et al.* 2000), espécies de uma comunidade (Ashton *et al.* 1988, Sakai *et al.* 2006, SanMartin-Gajardo & Morellato 2003), populações de uma mesma espécie localizadas em ambientes distintos (Armstrong & Irvine 1989), indivíduos com diferentes funções sexuais, no caso de espécies dióicas (Bawa & Webb 1983, Otero-Arnaiz & Oyama 2001), ou tipos florais distintos, no caso de espécies heterostílicas (González *et al.* 2005, Cawoy *et al.* 2006).

Os padrões fenológicos encontrados para as diversas espécies vegetais refletem adaptações a fatores abióticos e bióticos (Rathcke & Lacey 1985, van Schaik *et al.* 1993), sendo possível detectar os efeitos de variações na disponibilidade de recursos em pequena escala espacial sobre a atividade fenológica de espécies de sub-bosque (Wright 1991, Williams-Linera 2003, Lopes e Buzato 2005, Ramos & Santos 2005).

A disponibilidade de recursos para os indivíduos pode modificar o curso da floração e, conseqüentemente, o padrão temporal de frutificação. A duração prolongada da florada pode ser vantajosa por minimizar o risco de incerteza na polinização (Otero-Arnaiz & Oyama 2001). A sincronia da florada, em função das interações dependentes de densidade entre os indivíduos da população, pode ser vantajosa por facilitar a atração dos polinizadores, ou desvantajosa por aumentar a competição pelo serviço dos polinizadores (Rathcke & Lacey 1985, Feinsinger & Busby 1987). O modo como as plantas controlam os recursos alocados para a reprodução ao longo do desenvolvimento de estruturas reprodutivas pode variar conforme a função sexual (Bullock & Bawa 1981, Rathcke & Lacey 1985, Abe 2001, Otero-Arnaiz & Oyama 2001, Espírito-Santo

et al 2003), sendo de vital importância para a sobrevivência e sucesso reprodutivo dos indivíduos (Wright & Meagher 2003).

As expressões das funções feminina e masculina em espécies vegetais hermafroditas freqüentemente são distintas (Bawa & Webb 1983, Méndez & Traveset 2003). Em espécies distílicas, que possuem dois tipos florais caracterizados pelo posicionamento recíproco de estigmas e anteras, há dois problemas inerentes à utilização de recursos associados ao sexo: a alocação de recursos para produção de pólen e sementes em cada tipo floral e o equilíbrio da razão dos tipos florais na população (Casper 1992). Embora a especialização nas funções masculina ou feminina não seja um atributo comum em espécies heterostílicas, diferenças reprodutivas entre os tipos florais têm sido registradas (Casper 1992, González *et al.* 2005, Cawoy *et al.* 2006). Determinar a influência de tais fatores sobre o sucesso reprodutivo da função feminina, freqüentemente mensurado pela produção de frutos e sementes, é um tema central de questões que envolvem a reprodução de espécies vegetais (Niesembaun 1993).

Baseado no contexto exposto acima, os objetivos deste estudo foram: (1) determinar o padrão fenológico da produção de botões, flores e frutos nos dois tipos florais de *Psychotria suterella*; (2) e verificar como varia a produção de botões, flores e frutos nos dois tipos florais de *P. suterella* em condições experimentais de aumento de recursos abióticos (irrigação e adubação) ou redução de recursos (sombreamento e defoliação). Em conjunto, estas informações indicam as possibilidades de condições ambientais alterarem o sucesso reprodutivo da espécie em estudo.

MATERIAL E MÉTODOS

Sistema de estudo

Psychotria suterella Muell. Arg. (Rubiaceae) é uma árvore perene e que pode alcançar até 6 m de altura (Carvalho *et al.* 2000). É uma das espécies mais abundantes no sub-bosque dos fragmentos florestais da região de Ibiúna, Cotia, SP, onde apresenta alta variação na densidade populacional entre fragmentos (Lopes & Buzato 2005). O período de floração ocorre de janeiro a abril e cada indivíduo pode apresentar até 30 flores por dia, que permanecem receptivas por cerca de 30 h (Lopes & Buzato 2005). A espécie é heterostílica, apresentando flores com dois tipos florais distintos, brevistilo e longistilo, de acordo com a posição relativa das anteras e estigma, o que favorece a ocorrência da dispersão preferencial de pólen entre os tipos florais contidos em indivíduos diferentes (Lopes & Buzato 2005). *Psychotria suterella* apresenta mecanismo de incompatibilidade heteromórfico total, não havendo formação de frutos perante a polinização intra-tipos florais, fato que explicita a dependência de polinizadores para reprodução (Lopes & Buzato 2005).

Nos fragmentos florestais da região de Ibiúna, as populações de *P. suterella* apresentam alta sincronia de floração entre populações e pouca variação na floração entre indivíduos da população (Lopes & Buzato 2005). No entanto, a ausência de limitação polínica nas populações e a abscisão de flores efetivamente polinizadas indicam que fatores abióticos podem estar exercendo o controle da produção de frutos (Lopes 2002).

Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento florestal de 5,5 ha (23°44'55"S - 47°03'14"W), localizado em paisagem fragmentada na região de Ibiúna, Cotia, SP

(figura 1). Tal região pertence ao domínio da Mata Atlântica, classificada como Floresta Tropical Chuvosa Baixo Montana (Oliveira-Filho & Fontes 2000), na qual a vegetação original possui alta diversidade de espécies arbóreas com dominância de Myrtaceae, Lauraceae e Fabaceae (Catharino *et al.* 2006, L. Bernacci, dados não publicados). A altitude da região varia entre 850 e 1100 m, com pluviosidade de 60 mm no inverno e 200-260 mm no verão. As médias anuais das temperaturas mais altas e mais baixas são de 27° C e 11° C, respectivamente (Lopes & Buzato 2005).

Figura 1: Localização da área de estudo denominada de fragmento florestal “Carmo Messias”, situada na paisagem fragmentada na região de Ibiúna, Cotia - SP (23°44’55”S - 47°03’14”W); escala 1: 10⁶cm.

Metodologia

O efeito da disponibilidade de recursos sobre a produção de frutos de *P. suterella* foi mensurado em 30 indivíduos de cada morfologia floral (brevistila e longistila), entre janeiro de 2004 e junho de 2005. Aleatoriamente, seis indivíduos de cada tipo floral foram submetidos a um dos quatro tipos de tratamentos, e os restantes,

deixados sob condições naturais, como controle. As plantas distavam pelo menos 3 metros entre si para evitar a amostragem de indivíduos oriundos de propagação clonal ou interferência entre tratamentos. Em cada indivíduo, $\frac{1}{4}$ da copa foi demarcada para a quantificação mensal das estruturas reprodutivas - botão, flor e fruto. Cabe ressaltar que a quantificação das estruturas sempre ocorreu nos mesmos ramos demarcados no início do estudo, durante todo período de observação. Os tratamentos - irrigação, adubação, sombreamento e defoliação - aplicados a cada indivíduo estão descritos abaixo.

1. irrigação - a área radicular de cada planta, estimada pela projeção da copa no solo (Silva 2005, figura 2), recebeu 10L de água.mês⁻¹;
2. adubação: em valas circulares de 10 cm de profundidade, acompanhando a área de projeção da copa no solo (figura 2), 300g de fertilizante granulado N:P:K na proporção de 1:1:1 foi aplicado trimestralmente em cada indivíduo;
3. sombreamento: cobrindo toda a extensão da copa dos indivíduos foi instalada uma tela capaz de bloquear 60% dos raios luminosos (Niesenbaum 1993, Cunningham 1996). Cabe ressaltar que o anteparo não impediu a passagem de água das chuvas e o acesso dos visitantes às flores (M.C.Checchia da Inês, obs. pess.);
4. defoliação: para cada indivíduo, 50% da área foliar foi removida com a finalidade de reduzir a superfície fotossintetizante e conseqüentemente o aporte de carboidratos para o desenvolvimento de estruturas reprodutivas (Rigney 1995, Trueman & Wallace 1999). Os indivíduos foram vistoriados ao longo do período de estudo a fim de manter constante a área foliar, sendo removidas folhas que surgiram neste período.

Figura 2: Estimativa da disposição subterrânea de raízes em função da projeção

Análise dos dados

Para cada mês, o número total de botões, flores e frutos de cada tipo floral na população foi obtido através da soma dos valores dos indivíduos em cada tratamento (N=6). Considerando que no início da manipulação experimental os indivíduos já haviam investido recursos para a emissão das estruturas reprodutivas de 2004, o efeito dos tratamentos sobre a produção de botões, flores e frutos, foi considerado somente a partir do quinto mês após o início dos tratamentos.

Para cada tipo floral, a diferença no padrão de distribuição das frequências de botões, flores e frutos de junho de 2004 a junho de 2005 entre o controle e cada um dos tratamentos foi verificada através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999). Diferenças mensais na produção de frutos entre o controle e cada um dos tratamentos foram verificadas através do teste de Wilcoxon (Zar 1999), para os meses de junho de 2004 a junho de 2005, em cada tipo floral. Diferenças na produção de botões, flores e frutos entre o controle e cada um dos tratamentos foram também avaliadas através de análise gráfica para ambas morfologias florais, considerando o período entre junho de 2004 e junho de 2005.

RESULTADOS

Fenologia de botões

Independente dos tratamentos (figuras 3A, 4 e 5), a emissão de botões foi um evento sazonal e sincrônico, sendo iniciado em novembro e finalizado em março (figura 3A). Houve grande variação no número de botões entre os indivíduos deixados sob condições naturais ou aqueles sob condições experimentais (tabela 1). Plantas com morfologia floral brevistila emitiram maior quantidade de botões do que aquelas com morfologia floral longistila na razão de 2,8:1, respectivamente (figura 3A). Para os

indivíduos com morfologia floral longistila, a disponibilidade de recursos abióticos afetou a emissão de botões. Os tratamentos que aumentam a disponibilidade de água e nutrientes inorgânicos no solo aumentaram o número de botões (figuras 4A-B), enquanto que os tratamentos que reduziram a quantidade de recursos por perda de superfície fotossintetizante ou redução na disponibilidade de luz reduziram o número de botões florais (figuras 4C-D). Os tratamentos de luminosidade e adubação alteraram a distribuição de botões florais durante o período de junho de 2004 a junho de 2005 (tabela 2).

Independente da característica do tratamento aplicado aos indivíduos com morfologia floral brevistila, todos apresentaram redução no número de botões (figuras 5A-D), sendo que a intensidade do efeito foi maior para os indivíduos submetidos aos tratamentos de sombreamento e defoliação (figuras 5C-D). Com exceção do experimento de luminosidade, todos os outros alteraram a distribuição de botões florais dos indivíduos brevistilos durante o período de junho de 2004 a junho de 2005 (tabela 2).

Fenologia de flores

Independente dos tratamentos (figuras 3B, 6 e 7), a antese floral em indivíduos longi- e brevistilos foi um evento sazonal e sincrônico. Foi observada variação na época de florada entre os anos: em 2004, ocorreu de março a junho; em 2005, ocorreu de janeiro a abril (figura 3). Houve grande variação no número de flores entre os indivíduos deixados sob condições naturais ou aqueles sob condições experimentais (tabela 1). Indivíduos com flores brevistilas emitiram maior quantidade de botões do que os com flores longistilas na razão de 4,2:1, respectivamente (figura 3B).

Os tratamentos que aumentaram a disponibilidade de água e nutrientes inorgânicos no solo aumentaram o número de flores longistilas (figuras 6A-B). Por outro lado, os tratamentos que reduziram a quantidade de recursos por perda de superfície fotossintetizante (figura 6D) ou diminuição da disponibilidade de luz (figura 6C) reduziram o número de flores. Independente da característica do tratamento aplicado aos indivíduos com morfologia floral brevistila, todos acarretaram redução no número de flores (figuras 7), sendo que a intensidade do efeito foi maior para os indivíduos submetidos ao tratamento de sombreamento (figura 7C). Os tratamentos não alteraram a distribuição de flores para ambos tipos florais durante o período de junho de 2004 a junho de 2005 (tabela 2).

Fenologia de frutos

A frutificação nos indivíduos de ambos tipos florais de *Psychotria suterella* ocorreu durante todo o ano, havendo grande variação no número de frutos entre os indivíduos deixados sob condições naturais ou aqueles sob condições experimentais (figura 3C, tabela 1). Para ambos tipos florais houve dois momentos de maior produção de frutos durante o ano (figuras 3C, 8 e 9). Indivíduos com flores brevistilas produziram maior quantidade de frutos do que aqueles com flores longistilas na razão de 3:1, respectivamente (figura 3C).

Para os indivíduos com morfologia floral longistila, os tratamentos de irrigação e adubação acarretaram aumento no número de frutos nos indivíduos longistilos, porém o efeito do tratamento de irrigação foi manifestado durante todo o período ao passo que o efeito do tratamento de adubação foi manifestado somente no final do período (figuras 8A-B). Os tratamentos que diminuíram a disponibilidade de recursos tiveram efeitos distintos sobre a produção de frutos: nas plantas sombreadas houve menor frutificação

do que nas plantas controle durante todo o período, enquanto nas plantas defoliadas a produção de frutos foi maior que o controle durante a maior parte do ano, havendo redução na produção no final do período de observação (figuras 8C-D). Os tratamentos de adubação, sombreamento e defoliação alteraram a distribuição de frutos durante o período de junho de 2004 a junho de 2005 (tabela 2), porém somente os tratamentos de adubação (Wilcoxon: $Z = 2,90$; $P = 0,004$) e luminosidade (Wilcoxon: $Z = 3,11$; $P = 0,002$) acarretaram diferenças na intensidade do evento.

Para os indivíduos com morfologia floral brevistila, com exceção dos meses de janeiro e fevereiro de 2005 no caso dos tratamentos de irrigação, defoliação e adubo, todos os tratamentos reduziram a produção de frutos (figura 9A-D). Todos os tratamentos alteraram a distribuição de frutos nos indivíduos brevistilos durante o período de junho de 2004 a junho de 2005 (tabela 2), porém diferenças na intensidade do evento foram detectadas somente para o tratamento de luminosidade (Wilcoxon: $Z = 3,18$; $P = 0,001$).

Tabela 1: Médias aritméticas $\pm$ desvios-padrão para número de botões (branco), flores (cinza claro) e frutos (cinza escuro) para cada tipo floral de *Psychotria suterella* no período de junho de 2004 a junho de 2005.

Tipo floral	Tratamento	Período						
		2004						
		J	J	A	S	O	N	D
Longistilo	irrigação	...	...	...	...	...	56,2 $\pm$ 70,2	154,2 $\pm$ 138,4
	adubação	...	...	...	...	...	40,5 $\pm$ 35,9	102,0 $\pm$ 105,2
	sombreamento	...	...	...	...	...	10,8 $\pm$ 21,1	43,5 $\pm$ 64,1
	defoliação	...	...	...	...	...	18,0 $\pm$ 18,2	39,3 $\pm$ 29,4
	controle	...	...	...	...	...	17,3 $\pm$ 20,8	80,5 $\pm$ 43,2
Brevistilo	irrigação	...	...	...	...	...	48,8 $\pm$ 63,5	76,5 $\pm$ 109,0
	adubação	...	...	...	...	...	19,2 $\pm$ 19,8	64,2 $\pm$ 40,1
	sombreamento	...	...	...	...	...	8,3 $\pm$ 17,6	21,7 $\pm$ 29,6
	defoliação	...	...	...	...	...	13,8 $\pm$ 18,4	19,5 $\pm$ 18,7
	controle	...	...	...	...	...	85,2 $\pm$ 81,4	206,0 $\pm$ 174,2
Longistilo	irrigação	...	...	...	...	...	...	...
	adubação	...	...	...	...	...	...	...
	sombreamento	...	...	...	...	...	...	0,3 $\pm$ 0,8
	defoliação	...	...	...	...	...	...	...
	controle	...	...	...	...	...	...	0,5 $\pm$ 1,2
Brevistilo	irrigação	...	...	...	...	...	...	...
	adubação	...	...	...	...	...	...	...
	sombreamento	...	...	...	...	...	...	...
	defoliação	...	...	...	...	...	...	...
	controle	...	...	...	...	...	...	...
Longistilo	irrigação	23,8 $\pm$ 24,8	42,5 $\pm$ 47,0	38,2 $\pm$ 39,1	42,7 $\pm$ 41,8	39,0 $\pm$ 36,1	35,7 $\pm$ 23,1	34,5 $\pm$ 32,6
	adubação	10,7 $\pm$ 13,9	17,5 $\pm$ 23,9	18,2 $\pm$ 24,4	16,0 $\pm$ 19,3	16,7 $\pm$ 20,2	13,3 $\pm$ 17,8	13,2 $\pm$ 15,6
	sombreamento	11,3 $\pm$ 12,3	12,2 $\pm$ 20,0	11,5 $\pm$ 19,6	11,2 $\pm$ 18,3	13,7 $\pm$ 22,2	11,0 $\pm$ 18,5	12,8 $\pm$ 20,2
	defoliação	12,3 $\pm$ 14,8	22,0 $\pm$ 26,5	24,5 $\pm$ 22,7	22,5 $\pm$ 22,6	24,8 $\pm$ 24,5	22,5 $\pm$ 21,5	22,3 $\pm$ 20,6
	controle	6,5 $\pm$ 7,2	12,2 $\pm$ 13,8	17,5 $\pm$ 21,2	15,8 $\pm$ 21,8	18,3 $\pm$ 21,4	16,5 $\pm$ 16,7	16,3 $\pm$ 18,4
Brevistilo	irrigação	12,8 $\pm$ 10,9	16,3 $\pm$ 21,3	27,2 $\pm$ 33,9	24,2 $\pm$ 28,7	24,8 $\pm$ 30,8	23,3 $\pm$ 28,6	21,0 $\pm$ 27,2
	adubação	18,2 $\pm$ 20,0	27,3 $\pm$ 29,6	26,8 $\pm$ 26,3	27,0 $\pm$ 28,0	27,0 $\pm$ 28,1	22,3 $\pm$ 22,9	25,7 $\pm$ 25,2
	sombreamento	2,7 $\pm$ 6,1	11,7 $\pm$ 26,6	11,3 $\pm$ 23,9	10,0 $\pm$ 21,1	11,3 $\pm$ 24,4	9,8 $\pm$ 22,1	10,0 $\pm$ 22,1
	defoliação	12,8 $\pm$ 12,0	27,2 $\pm$ 32,8	28,2 $\pm$ 33,0	28,7 $\pm$ 33,9	31,7 $\pm$ 37,4	22,3 $\pm$ 25,6	27,5 $\pm$ 35,1
	controle	40,3 $\pm$ 48,1	42,8 $\pm$ 52,8	43,8 $\pm$ 54,7	48,7 $\pm$ 65,7	42,7 $\pm$ 54,5	39,2 $\pm$ 55,5	29,0 $\pm$ 35,1

Continuação da tabela 1.

Tipo floral	Tratamento	Período 2005					
		J	F	M	A	M	J
Longistilo	irrigação	160,6 ± 136,6	113,0 ± 81,3	1,4 ± 1,7	...	...	...
	adubação	126,7 ± 137,1	63,2 ± 63,0	0,8 ± 0,2	...	...	...
	sombreamento	23,5 ± 32,7	19,5 ± 23,2	0,6 ± 0,9	...	...	...
	defoliação	41,5 ± 38,7	36,5 ± 39,7	0,3 ± 0,5	...	...	...
	controle	83,2 ± 50,8	61,5 ± 37,4	0,3 ± 0,5	...	...	...
Brevistilo	irrigação	89,2 ± 117,6	60,3 ± 70,6	0,5 ± 0,5	...	...	...
	adubação	61,7 ± 32,7	56,8 ± 37,1	0,3 ± 0,8	...	...	...
	sombreamento	29,7 ± 43,3	20,2 ± 34,2	...	...	...	...
	defoliação	20,8 ± 19,6	12,8 ± 10,9	...	...	...	...
	controle	233,3 ± 210,0	161,3 ± 169,9	0,5 ± 1,2	...	...	...
Longistilo	irrigação	...	20,8 ± 28,3	...	...	...	...
	adubação	1,3 ± 3,3	17,3 ± 27,8	...	...	...	...
	sombreamento	...	2,7 ± 4,7	...	...	...	...
	defoliação	1,5 ± 3,2	20,8 ± 28,4	0,6 ± 0,6	...	...	...
	controle	0,5 ± 0,8	6,8 ± 4,4	0,3 ± 0,8	...	...	...
Brevistilo	irrigação	0,8 ± 2,0	4,0 ± 4,2	...	...	...	...
	adubação	...	8,8 ± 8,1	0,4 ± 0,9	...	...	...
	sombreamento	0,2 ± 0,4	2,8 ± 5,2	...	...	...	...
	defoliação	...	12,5 ± 26,2	0,5 ± 0,8	...	...	...
	controle	0,3 ± 0,8	28,5 ± 26,2	0,7 ± 1,2	...	...	...
Longistilo	irrigação	30,3 ± 28,2	30,0 ± 27,2	30,2 ± 30,0	25,0 ± 20,9	19,8 ± 23,8	13,3 ± 15,2
	adubação	14,8 ± 20,5	11,5 ± 21,9	40,8 ± 48,0	41,0 ± 44,2	37,0 ± 39,9	37,0 ± 40,5
	sombreamento	11,8 ± 17,7	11,5 ± 16,9	11,5 ± 16,9	16,2 ± 24,3	13,8 ± 24,1	10,2 ± 21,5
	defoliação	17,8 ± 15,8	16,8 ± 16,3	44,2 ± 40,3	39,5 ± 51,4	38,0 ± 48,4	37,0 ± 45,1
	controle	13,8 ± 13,7	13,2 ± 14,2	27,0 ± 23,8	29,0 ± 22,4	29,5 ± 22,5	30,2 ± 26,4
Brevistilo	irrigação	19,0 ± 21,0	21,0 ± 25,4	20,3 ± 18,4	14,3 ± 00,9	13,2 ± 11,2	10,0 ± 9,9
	adubação	29,3 ± 34,9	24,3 ± 28,9	29,1 ± 30,1	21,3 ± 19,6	23,2 ± 25,8	19,3 ± 19,0
	sombreamento	8,3 ± 18,5	7,3 ± 17,0	15,7 ± 27,6	9,7 ± 17,1	8,0 ± 12,2	6,3 ± 10,3
	defoliação	25,5 ± 29,4	28,8 ± 32,8	57,5 ± 82,8	53,8 ± 93,9	56,3 ± 97,4	44,7 ± 74,3
	controle	16,2 ± 21,3	10,7 ± 14,7	82,3 ± 65,7	91,8 ± 79,5	82,3 ± 70,2	82,5 ± 72,1

Tabela 2: Efeito dos tratamentos de irrigação, adubação, sombreamento e defoliação sobre a distribuição de botões, flores e frutos para cada tipo floral de *Psychotria suterella* no período de junho de 2004 a junho de 2005. As análises foram feitas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (KS); D = maior diferença entre as porcentagens cumulativas do número de estruturas ao comparar tratamento e controle.

Fenofase	Tratamento	Tipo floral					
		Longistilo			Brevistilo		
		D	KS	p	D	KS	p
Botões	irrigação	0,045	0,033	0,1<p<0,05	0,053	0,029	0,001<p<0,005
	adubação	0,062	0,034	0,001<p<0,005	0,047	0,033	0,025<p<0,5
	sombreamento	0,153	0,049	<0,001	0,048	0,048	>0,1
	defoliação	0,024	0,044	>0,1	0,082	0,052	0,01<p<0,025
Flores	irrigação	0,122	0,172	>0,1	0,049	0,133	>0,1
	adubação	0,061	0,171	>0,1	0,013	0,154	>0,1
	sombreamento	0,100	0,265	>0,1	0,044	0,247	>0,1
	defoliação	0,061	0,172	>0,1	0,023	0,217	>0,1
Frutos	irrigação	0,029	0,034	>0,1	0,056	0,025	<0,001
	adubação	0,071	0,035	<0,001	0,230	0,028	<0,001
	sombreamento	0,145	0,042	<0,001	0,197	0,040	<0,001
	defoliação	0,253	0,033	<0,001	0,286	0,030	<0,001

Figura 3: Produção total de botões (A), flores (B) e frutos (C) entre janeiro de 2004 e junho de 2005 em plantas de *Psychotria suterella* com tipo floral longistilo ($\triangle$) e brevistilo ($\blacktriangle$) expostas às condições naturais.

Figura 4: Produção de botões referente ao período de janeiro de 2004 e junho de 2005 em plantas com tipo floral longistilo submetidas aos tratamentos de irrigação (A), adubação (B), sombreamento (C) e defoliação (D) ($\triangle$ = controle; $\square$ = tratamento).

Figura 5: Produção de botões referente ao período de janeiro de 2004 e junho de 2005 em plantas com tipo floral brevistilo submetidas aos tratamentos de irrigação (A), adubação (B), sombreamento (C) e defoliação (D) ($\blacktriangle$ = controle; $\blacksquare$ = tratamento).

Figura 6: Produção de flores referente ao período de janeiro de 2004 e junho de 2005 em plantas com tipo floral longistilo submetidas aos tratamentos de irrigação (A), adubação (B), sombreamento (C) e defoliação (D) (Δ = controle; $\square$ = tratamento).

Figura 7: Produção de flores referente ao período de janeiro de 2004 e junho de 2005 em plantas com tipo floral brevistilo submetidas aos tratamentos de irrigação (A), adubação (B), sombreamento (C) e defoliação (D) ($\blacktriangle$ = controle; $\blacksquare$ = tratamento).

Figura 8: Produção de frutos referente ao período de janeiro de 2004 e junho de 2005 em plantas com tipo floral longistilo submetidas aos tratamentos de irrigação (A), adubação (B), sombreamento (C) e defoliação (D) (Δ = controle; $\square$ = tratamento).

Figura 9: Produção de frutos referente ao período de janeiro de 2004 e junho de 2005 em plantas com tipo floral brevistilo submetidas aos tratamentos de irrigação (A), adubação (B), sombreamento (C) e defoliação (D) ($\blacktriangle$ = controle; $\blacksquare$ = tratamento).

DISCUSSÃO

A emissão de botões e flores na população de *P. suterella* se mostrou um evento sazonal. A época da floração encontrada nessa espécie foi intermediária às outras épocas de emissão de flores já descritas para espécies de *Psychotria*. SanMartin-Gajardo e Morellato (2003) verificaram que *Psychotria nuda* e *P. leitana* floresceram de dezembro a julho, com pico de florada em março/abril, enquanto *P. bilotula* e *P. pubigera* começaram a florescer em agosto, apresentando queda na produção de flores a partir de março.

A frutificação ocorreu ao longo de todo ano tanto para *P. suterella* como para outras espécies do gênero, podendo, no entanto, haver grandes flutuações em sua produção total (Almeida & Alves 2000, SanMartin-Gajardo & Morellato 2003). *P. suterella* é reconhecida como componente importante na dieta de aves residentes do sub-bosque (Boscolo 2000) e tal padrão de frutificação disponibiliza frutos ao longo do ano para várias espécies de aves frugívoras, possibilitando que suas sementes sejam dispersas por uma maior gama de animais (Almeida & Alves 2000).

Psychotria suterella apresentou sincronia na produção de botões e flores entre os tipos florais longistilo e brevistilo, dado também observado para outras espécies distílicas, como *Fagopyrum esculentum* (Cawoy *et al.* 2006), *Paulicourea fendleri* e *Paulicourea petiolaris* (Sobrevila *et al.* 1983). Esse padrão pode ter causas evolutivas relacionadas aos custos relativos às funções sexuais e à necessidade de sincronia entre os tipos florais para a reprodução, uma vez que o sucesso reprodutivo depende do cruzamento entre os tipos florais. Diferenças na fenologia reprodutiva entre indivíduos masculinos e femininos são comuns em plantas dióicas, sendo geralmente observada produção antecipada, maior quantidade e maior longevidade de flores masculinas (Bullock & Bawa 1981, Rathcke & Lacey 1985, Abe 2001, Otero-Arnaiz & Oyama 2001, Espírito-Santo *et al.* 2003). Nas plantas femininas os custos são maiores no final

do episódio reprodutivo, sugerindo haver menor número de flores em função do investimento energético futuro para desenvolvimento e maturação de frutos e sementes (Espírito-Santo *et al.* 2003). Como cada planta de *P. suterella* contém flores de apenas uma morfologia que apresentam funções masculina e feminina, as pressões seletivas relativas às funções sexuais descritas para plantas dióicas provavelmente incidem de maneira semelhante sobre todos os indivíduos da população. Dessa maneira, a sincronia na florada seria uma estratégia evolutivamente estável por maximizar o sucesso reprodutivo das funções masculina e feminina de ambos tipos florais.

Houve diferença quantitativa nas fenofases botões, flores e frutos de *Psychotria suterella* entre as morfologias florais em plantas expostas às condições naturais. Em diversas espécies heterostílicas são encontradas variações quantitativas em atributos reprodutivos ao comparar os tipos florais distintos, como: fenologia (Cawoy *et al.* 2006, González *et al.* 2005), produção de grãos de pólen (Del Carlo & Buzato 2005), período de oferta e concentração de néctar (Contreras & Ornelas 1999) e produção de sementes (Ree 1997). Considerando que a fecundação de flores brevistilas está condicionada à presença de pólen longistilo, e que há menor quantidade de flores longistilas ao longo do período, seria esperada menor produção de frutos em plantas brevistilas em função da menor disponibilidade de grãos de pólen compatíveis. Porém os resultados evidenciaram que a produção de frutos foi até duas vezes maior em plantas brevistilas, parecendo não haver limitação polínica para plantas com essa morfologia floral (Lopes 2002, M. C. Checchia da Inês, dados não publicados). Diferenças fisiológicas nas condições favoráveis de utilização de recursos abióticos, bem como capacidades distintas de aquisição e manipulação dos mesmos, podem ter sido responsáveis pela maior produção de estruturas reprodutivas de *P. suterella* no tipo floral brevistilo.

O aumento na produção de botões e flores em plantas com tipo floral longistilo submetidas aos tratamentos de maior disponibilidade de recursos caracteriza que nesses

indivíduos a produção dessas estruturas ao longo do período é provavelmente limitada pela disponibilidade de água e nutrientes inorgânicos. Alguns dos poucos trabalhos que investigaram a fenologia reprodutiva em diferentes condições de recursos verificaram resultados semelhantes. Em *Artemisia tridentata*, o incremento de água acarretou aumento na biomassa floral ao longo de quatro meses (Evans & Black 1993). Sperens (1997) acompanhou anualmente as fenofases reprodutivas de *Sorbus aucupara* e verificou que a fertilização afetou positivamente a produção de flores em 3 dos 4 anos amostrados. Analisando as plantas com morfologia floral brevistila, o efeito dos mesmos tratamentos foi oposto, pois acarretou diminuição na florada. Como o aumento na quantidade de água e adubo foi acompanhado por diminuição na emissão de botões e flores, podemos inferir que a disponibilidade natural dos recursos testados possivelmente forneça condições favoráveis, próximas às ideais, para tais fenofases reprodutivas de plantas com tipo floral brevistilo, e que a variação nessa disponibilidade, para valores maiores ou menores, provavelmente é prejudicial às plantas brevistilas.

Para plantas longistilas e brevistilas o sombreamento diminuiu a intensidade de floração, indicando que a luz poderia ser um fator limitante para a expressão desse evento. O efeito da intensidade de luz incidente sobre a fenologia reprodutiva também foi observado no caso de *Circaea lutetiana*, no qual plantas expostas a maior quantidade de luz começaram a produzir flores com 1 mês de antecedência e em maior quantidade do que plantas menos iluminadas (Verburg & During 1998).

No caso do tratamento responsável pela diminuição do número de folhas, as respostas foram distintas para botões e flores, variando também em função dos tipos florais. Como a defoliação diminuiu a emissão de botões nas plantas longistilas, e de botões e flores nas plantas brevistilas, podemos supor que o decréscimo de 50% da superfície fotossintetizante de *Psychotria suterella* minimizou a disponibilização de

compostos orgânicos para as estruturas reprodutivas a ponto de comprometer sua emissão. Por outro lado, a população de plantas longistilas defoliadas apresentou aumento na produção de flores, permitindo supor que, nas condições às quais essas plantas estão expostas, a quantidade de luz poderia apresentar maior importância relativa na produção de fotossintatos do que a superfície fotossintetizante. Mabry e Wayne (1997) observaram que a alocação reprodutiva de *Abutilon theophrasti* em plantas defoliadas sob alta disponibilidade de luz foi maior do que a encontrada em plantas não defoliadas, mas tal tratamento aumentou a alocação vegetativa em regiões menos iluminadas, sugerindo ser luz o recurso limitante para a reprodução dessa espécie.

Em relação à frutificação, todos os tratamentos causaram diminuição na produção de frutos de *P. suterella* com morfologia floral brevistila, fato também ocorrido com as demais fenofases analisadas e que corrobora a hipótese de que disponibilidade natural dos recursos testados provavelmente está mais próxima das condições reprodutivas ideais para esse tipo floral do que a disponibilidade após a intervenção experimental, mesmo no caso de aumento de recursos.

No caso de plantas com morfologia floral longistila, em função do aumento na quantidade de água e nutrientes determinar produção de frutos semelhante ou maior que em plantas controle, e do sombreamento determinar menor produção, concluímos que esses fatores são limitantes para a frutificação. Por outro lado, plantas longistilas defoliadas apresentaram aumento na produção de frutos até março de 2005, apresentando valores gradativamente menores do que os encontrados em plantas controle a partir dessa data. Esse fato pode estar relacionado à competição por compostos orgânicos, uma vez que seriam sintetizados em menor quantidade devido à menor superfície foliar. Tais compostos estariam disponíveis durante o início do período, passando a ser recurso limitante no decorrer do tempo em função da sua

utilização nos frutos anteriormente formados. Bañulos e Obeso (2005) verificaram que a defoliação apresentou pouco ou nenhum efeito sobre a produção inicial e final de frutos em ramos defoliados de *Rhammus alpinus*, sugerindo haver deslocamento de compostos orgânicos dos ramos vizinhos não defoliados.

Uma outra hipótese para explicar o efeito positivo da defoliação sobre o início da produção de frutos longistilos considera a alocação de recursos entre as fases de vida da planta. Neste estudo não foi acompanhada a fenologia vegetativa de *Psychotria suterella*, porém houve emissão de novas folhas durante o período de estudo (M. C. Checchia da Inês, *obs pes.*), que foram removidas na população de plantas defoliadas. Como a espécie produz frutos durante todo ano, houve sobreposição entre as fenofases reprodutiva e vegetativa, como ocorre também para outras espécies do gênero (Almeida & Alves 2000). Assumindo que há um “pool” de recursos disponíveis para cada planta, e que este é alocado tanto para estruturas reprodutivas como para estruturas vegetativas (Obeso 2002), uma menor quantidade de folhas propiciaria maior destinação de recursos para os frutos. Nesse cenário, a quantidade de compostos orgânicos sintetizados pela restrita superfície foliar da planta não seria limitante para a produção de frutos. A partir do momento em que tais compostos passam a ficar escassos, a produção diminui, atingindo níveis menores do que os encontrados em plantas não defoliadas. Ichie *et al.* (2005) conduziram experimentos de defoliação e anelação em plantas de *Dryobalanops aromatica* e observaram que os dois tratamentos acarretaram diminuição no sucesso reprodutivo, porém a defoliação afetou a produção intermediária e tardia de frutos, não influenciando a produção inicial.

A maior produção de flores e frutos encontrada em plantas defoliadas do que em plantas controle, durante a maior parte de período, associada ao resultado de que as taxas de fotossíntese provavelmente acarretaram mudanças na produção dessas estruturas (observado nas plantas sombreadas), também pode sugerir que a superfície

foliar pode interferir na quantidade de estruturas reprodutivas em processos não relacionados à síntese de carboidratos. Podemos supor que o acréscimo na produção de flores e frutos em plantas com menor número de folhas, seja ocasionado pela menor taxa de transpiração foliar. Shimada *et al.* (1992) verificaram em plantas de soja com baixa disponibilidade de água que a defoliação aumentou o potencial hídrico foliar, a condutância foliar e a taxa fotossintética aparente das folhas remanescentes. No caso de *Psychotria suterella*, essa hipótese é corroborada pelo fato das plantas irrigadas apresentarem maior produção de tais estruturas reprodutivas ao longo do período de estudo, indicando que a água pode ser um fator limitante para as fenofases.

Resumindo, podemos concluir que o padrão sincrônico de emissão de botões e desenvolvimento de flores ao longo do período é uma característica bem marcada para *Psychotria suterella*, uma vez que a variação na oferta de recursos não acarretou mudanças nesse padrão. Além disso, a disponibilidade de recursos abióticos afetou quantitativamente a fenologia reprodutiva e o sucesso reprodutivo da espécie de forma distinta entre os tipos florais. Plantas com morfologia floral longistila parecem estar se reproduzindo sob condições ambientais limitantes, em função de responderem positivamente ao aumento na disponibilidade de recursos; enquanto plantas com morfologia floral brevistila parecem estar melhor adaptadas às condições ambientais, uma vez que responderam negativamente a todos os tratamentos. Respostas fisiológicas singulares parecem ser as responsáveis por essas diferenças.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abe, T. 2001. Flowering phenology, display size and fruit set in understory dioecious shrub *Acuba japonica* (Cornaceae). *Amrican Jpournal of Botany*, 88(3): 455-461.
- Almeida, E. M. & Alves, M. A. S. 2000. Phenology of *Psychotria nuda* and *P. brasiliensis* (Rubiaceae) in an area of the Atlantic forest, southeast of Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 14: 335-346.
- Armstrong, J. E. & Irvine, A. K. 1989. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. *American Journal of Botany*, 76: 74-85.
- Ashton, P. S., Givnish, T. J. & Appanah, S. 1988. Staggered Flowering in the Dipterocarpaceae: New Insights Into Floral Induction and the Evolution of Mast Fruiting in the Aseasonal Tropics. *American Naturalist*, 132 (1): 44-66.
- Bañulos, M. & Obeso, J. 2005. How is fruit production regulated in dioecious fleshy-fruited shrub *Rhmnus alpinus*? *Basic and Applied Ecology*, 6:249-259.
- 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. *American Journal of Botany*, 71: 736-751.
- Boscolo, D. 2002. O uso de técnicas de play-back no desenvolvimento de um método capaz de atestar a presença ou ausência de aves no interior de fragmentos florestais. Tese de Mestrado, Universidade de São Paulo, SP.
- Bullock, S. H. & Bawa, K. S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) *woodosn* (Caricaceae) in Costa Rican Rain Forest. *Ecology*, 62(6): 1494-1504
- Carvalho, L. M. T., Fontes, M .A. L. & Oliveira-Filho, A. T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 149: 9-22.
- Casper, B. B. 1992. The application of sex allocation theory to heterostylous plants. *In*: Barret, S. C. H., ed. *Evolution and function of heterostyly*. New York, 209-223.
- Catharino, E. L. M., Bernacci, L. C., Franco, G. A. D. C., Durigan, G. & Metzger, J. P., 2006. Aspectos da composição e diversidade do componente arbóreo nas florestas da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica*, 6(2), <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00306022006.issn1676-0603>.
- Cawoy, V., Deblauwe, V., Halbrech, B., Ledent, J., Kinet, J. & Jacquemart, A. 2006. Morph differences and honeybee morph preference in the distylous species *Fagopyrum esculentum* Moench. *International Journal of Plant Sciences*, 167: 853-861.
- Contreras, P. S. & Ornelas, J. F. 1999 Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in Mexico. *PLant Systematics and Evolution*, 219(3-4): 225-241.

- Cunningham, S. A. 1996. Pollen Supply Limits Fruit Initiation by a Rain Forest Understorey Palm. *Journal of Ecology* 84(2): 185-194.
- Del Carlo, S. & Buzato, S. 2005. Male sterility and reproductive output in distylous *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 465-474.
- Espírito-Santo, M. M., Madeira, B. G., Neves, F. S., Faria, M. L., Fagundes, M. & Fernandes, G. W. 2003 Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub
- Evans, R. D & Black, R. A. 1993. Growth, photosynthesis, and resource investment for vegetative and reproductive modules of *Artemisia tridentata*. *Ecology*, 74(5): 1516-1528.
- Feinsinger, P. & Busby, W. H. 1987. Pollen carryover: experimental comparisons between morphs of *Palicourea lasiorrachis* (Rubiaceae), a distylous, bird-pollinated, tropical treelet. *Oecologia*, 73: 231-235.
- González, C., Ornelas, J. F., & Jiménez, L. 2005. Between-year changes in functional gender expression os *Paulicourea padifolia* (Rubiaceae). a distylous, hummingbird-pollinated shrub. *Annals of Botany*, 95: 371-378.
- Ichie, T., Kenzo, T., Kitahashi, Y., Koike, T. & Nakashizuka, T. 2005. How does *Dryobalanops aromatica* supply carbohydrate resources for reproduction in a masting year? *Trees* 19: 703–710.
- Lopes, L.E. & Buzato S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(4): 785-795.
- Lopes, L.E. 2002. Biologia reprodutiva de *Psychotriasuterella* (Rubiaceae): efeitos da fragmentação de hábitat e de conexão estrutural. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Mabry C. M. & Wayne, P. W. 1997. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia*, 111: 225-232
- Méndez, M. & Traveset, A. 2003. Sexual allocation in single-flowered hermaphroditic individuals in relation to plant and flower size. *Oecologia*, 137(1): 69-75.
- Morellato, L.P.C., Tallora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E. & Iparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32:811-823.
- Niesenbaun, R. A. 1993. Light or pollen – seasonal limitations on female reproductive success in the undestory shrub *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology* 81: 315-323.
- Obeso, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155: 321-348.
- Oliveira-Filho A. T. & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.

- Otero-Arnaiz, A. & Oyama, K. 2001. Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understory dioecious Journal of Tropical Ecology, 17(5): 745-754.
- Ramos, F. N. & Santos, F. A. M. 2005 Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments: fragment and habitat scales. Canadian Journal of Botany, 83(10): 1305–1316.
- Rathcke, B. & Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 16: 179-214.
- Ree, R. 1997. Pollen flow, fecundity and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). Biotropica, 29: 298-308.
- Rigney, L. P. 1995. Postfertilization causes of differential success of pollen donors in *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae): nonrandom ovule abortion. American Journal of Botany 82 (5): 578-584.
- Sakai, S., Harrison, R. D., Momose, K., Kuraji, K., Nagamasu, h., Yasunari, T. Chong, L. & Nakashizuka, T. 2006. Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. American Journal of Botany, 93(8): 1134-1139.
- SanMartin-Gajardo, I & Morellato, L. P. C. 2003. Inter and intra specific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic Forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. Revista de Biología Tropical, 51:299-309.
- Shimada, S., Kokubun, M., Shibata, H. & Matsui, S. 1992. Effect of water-supply and defoliation on photosynthesis, transpiration and yield of soybean. Japanese Journal of Crop Science, 61(2): 264-270.
- Silva, P. H. M. 2005. Técnicas de plantio de florestas. Revista do Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais ([http:// www.ipef.br/silvicultura/plantio.asp](http://www.ipef.br/silvicultura/plantio.asp))
- Sobrevila, C., Ramirez, N. & Enrech, N. X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. Biotropica, 15:161-169.
- Sperens, U. 1997. Long-term variation in, and effects of fertilizer addition on, flower, fruit and seed production in the tree *Sorbus aucuparia* (Rosaceae). Ecography, 20: 521-534.
- Trueman, S. J. & Wallace, H. M. 1999. Pollination and resource constraints on fruit set and fruit size of *Persoonia rigida* (Proteaceae). Annals of Botany 83: 145-155.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics 24: 353 -377.
- Verburg, R. W. & During, H. J. 1998. Vegetative propagation and sexual reproduction in the woodland understory pseudo-annual *Circaea lutetiana* L. Plant Ecology, 134: 211-224.
- Williams-Linera, G. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. Biotropica, 35(1): 28-36

- Wright, J. W. & Meagher, T. R. 2003 Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Ecology*, 84(8): 2062–2073.
- Wright, S. J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology*, 72: 1643-1657.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall International. New Jersey. 2^a edição.

Capítulo II

EFEITO DA DENSIDADE DE RECURSOS FLORAIS DE *PSYCHOTRIA SUTERELLA* SOBRE A FREQUÊNCIA DE VISITAS DE DUAS ESPÉCIES DE *BOMBUS*

Maria Carolina Checchia da Inês & Silvana Buzato

Departamento de Ecologia, I.B., Universidade de São Paulo
Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP

RESUMO: Interações biológicas podem ser ou não dependentes da densidade de recursos, sendo que a densidade de recursos florais tem importância na atração de visitantes florais e pode afetar a aptidão do indivíduo. O objetivo deste trabalho foi verificar como a disponibilidade de recursos florais de *P. suterella* em várias escalas espaciais afeta a frequência de visitas de abelhas do gênero *Bombus*. Os resultados indicaram que *Bombus morio* e *Bombus brasiliensis* respondem à variação na disponibilidade de recursos florais de *Psychotria suterella* em escalas espaciais menores que 5m, visitando com mais frequência plantas com maior oferta de energia, independente da disponibilidade energética na vizinhança. Porém, a frequência de visitas média por flor não apresentou relação com a quantidade de recursos florais nas plantas, e não foi influenciada pela densidade de energia nas demais escalas testadas. Este último resultado deve estar relacionado a grande variação na produção de néctar entre as flores dentro de uma mesma planta.

PALAVRAS-CHAVE: abelhas, distribuição de recursos, escalas espaciais, frequência de visitas, néctar.

INTRODUÇÃO

Interações biológicas podem ser ou não dependentes da densidade de recursos (Harper 1990). No caso de plantas que apresentam dependência de vetores para a transferência de grãos de pólen, a habilidade em atrair polinizadores pode ser crucial para seu sucesso reprodutivo (Feinsinger 1987, Schemske *et al.* 1994, Conner & Rush 1996). O arranjo floral tem grande importância na atração de visitantes florais, havendo estudos que revelam a relação do número e arranjo de flores com a aptidão do indivíduo (Mitchell *et al.* 2004, Stout 2000, Gouslon *et al.* 1998).

Além da oferta de recursos florais na planta, a taxa de visita num indivíduo pode ser influenciada pela oferta destes recursos na vizinhança. Nesses casos, as variações na abundância e composição floral ao redor da planta podem afetar o sucesso reprodutivo dos indivíduos da comunidade. A densidade pode exercer influência nos serviços dos polinizadores no que se refere à composição de sua fauna, às frequências de visita a flores, à constância floral e a distância de forrageio, entre outros (Rathcke 1983, Waser 1986, Kunin & Iwasa 1996, Bosh & Waser 2001). O aumento na abundância de recursos florais da mesma espécie ou de espécies diversas tem efeitos no sucesso reprodutivo dos indivíduos via facilitação, aumentando o sucesso na polinização, ou via competição, resultando em limitação polínica (Vandermeer *et al.* 1985, Feinsinger 1987, Rathcke 1988).

Além da distribuição dos indivíduos (Klinkhamer *et al.* 2001), outros fatores também podem ser responsáveis pela variação espaço-temporal dos recursos florais, tais como: variação na disponibilidade de recursos abióticos no ambiente e que pode alterar os padrões de fenologia floral (q.v. Capítulo 1), produção de néctar e depleção dos recursos por outros visitantes (Parra-Tabla & Bullock 1998, Niesenbaum 1993, Real & Rathcke 1988), sendo essa variação importante na determinação do movimento de visitantes florais.

A percepção da variação de recursos florais pelos visitantes está relacionada à habilidade desses animais em distinguir diferenças na distribuição dos recursos, que pode ser realizada em escalas espaciais distintas devido aos atributos morfofisiológicos e comportamentais das espécies. Alguns visitantes florais que forrageiam em busca de néctar podem ser capazes de reconhecer a variação na produção de flores em um mesmo indivíduo, ao passo que outros reconhecem a variação na produção de recursos florais somente entre plantas ou manchas maiores de recurso (Kotliar & Wiens 1990, Thompson 2001, Leiss & Klinkhamer 2005). Recentemente, alguns pesquisadores têm enfatizado a importância de analisar as interações sob a percepção do animal, determinando quais fatores são importantes e em quais escalas espaciais eles devem ser abordados (Kotliar & Wiens 1990, Bronstein 1995), pois as características e resultados oriundos de processos ecológicos diferem em função das escalas utilizadas (Wiens & Milne 1989).

Com base nas informações acima referidas, este trabalho teve como objetivo verificar: 1. como varia a oferta de recursos florais de *Psychotria suterella* na planta focal e em sua vizinhança; 2. Como varia a frequência de visita de abelhas *Bombus*, *B. brasiliensis* e *B. morio*, em função das diferenças na disponibilidade de recursos florais em escalas espaciais distintas.

MATERIAL E MÉTODOS

Sistema de estudo

Psychotria suterella (Rubiaceae) é uma árvoreta perene e que pode alcançar até 6m de altura (Carvalho *et al.* 2000). Representa uma das espécies mais abundantes no sub-bosque dos fragmentos florestais na região de Ibiúna, apresentando alta variação na densidade populacional entre fragmentos (Lopes & Buzato 2005). O período de floração ocorre de janeiro a abril e cada indivíduo pode apresentar até 30 flores por dia, que

permanecem receptivas por cerca de 30 h (Lopes & Buzato 2005). A espécie é heterostílica, com flores de dois tipos florais distintos, brevistilo e longistilo, de acordo com a posição relativa das anteras e estigma, o que favorece a ocorrência da dispersão preferencial de pólen entre os tipos florais contidos em indivíduos diferentes (Lopes & Buzato 2005). *Psychotria suterella* apresenta mecanismo de incompatibilidade heteromórfico total, não havendo formação de frutos perante a polinização intra-tipos florais, fato que explicita a dependência de polinizadores para reprodução (Lopes & Buzato 2005). A alta densidade populacional de *P. suterella* no sub-bosque de várias formações florestais (Guilherme *et al.* 2004, Armelin & Mantovani 2002), associada com suas características fenológicas (Lopes & Buzato 2005) fazem da espécie uma das mais abundantes fontes alimentares para nectarívoros.

Bombus brasiliensis (Lepeletier, 1836) é neotropical e sua distribuição ocorre na região centro-sul do Brasil, enquanto *Bombus morio* apresenta ampla distribuição na América do Sul (Brahamovich *et al.* 2004). Ambas espécies são de grande porte, com o tamanho de *B. morio* (12,6 mm-17,6 mm) semelhante ao de *B. brasiliensis* (12,8 mm-15,5 mm, Moure & Sakagami 1962). Os indivíduos de *Bombus* necessitam de 19 joules/hora para manter suas atividades diárias (Heinrich & Raven 1972), e adquirem essa energia alimentando-se do néctar das flores. Estas duas espécies de abelhas são as principais polinizadoras de *P. suterella* na região de estudo (Grandisoli 1997, Lopes 2002, figura 1) e apresentam sobreposição na utilização de recursos florais (Willms 1995, Cortopassi-Laurino *et al.* 2003)

Figura 1: *Bombus brasiliensis* visitando flor de *Psychotria suterella* (Rubiaceae).

Foto: Eduardo Bessa.

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido de fevereiro a abril de 2005 numa população de *Psychotria suterella* (Rubiaceae) no interior da Reserva do Morro Grande, um remanescente de 10.000 hectares, localizado em paisagem fragmentada no Plateau de Ibiúna, Cotia, SP (figura 2). Tal região pertence ao domínio da Mata Atlântica, classificada como Floresta Tropical Chuvosa Baixo Montana (Oliveira-Filho & Fontes 2000), na qual a vegetação original possui alta diversidade de espécies arbóreas com dominância de Myrtaceae, Lauraceae e Fabaceae (Catharino *et al.* 2006). A altitude da região varia entre 850 e 1100 m, com pluviosidade de 60 mm no inverno e 200-260 mm

no verão. As médias anuais das temperaturas mais altas e mais baixas equivalem a 27° C e 11° C, respectivamente (Lopes & Buzato 2005).

Figura 2: Localização da área de estudo no estado de São Paulo, Brasil, mostrando em detalhe a Reserva do Morro Grande. Modificado de Uezu *et al.* 2005.

Metodologia

A fim de verificar se as abelhas do gênero *Bombus* respondem às diferentes ofertas de recursos florais de *P. suterella* em diferentes escalas espaciais, foram desenvolvidos dois experimentos que consideraram: 1. a diferença na oferta de recursos florais entre plantas focais vizinhas e 2. a densidade de recursos na planta focal e em sua vizinhança. As variáveis avaliadas foram a quantidade de recurso florais e a frequência de visita das abelhas.

1. *Resposta de Bombus à variação na disponibilidade de recursos florais entre plantas vizinhas distantes a menos de 5 metros:* para este estudo foram amostrados 8 pares de plantas de *Psychotria suterella*. Cada par, formado por plantas com mesmo tipo floral e que estavam menos de 5 m, foi representado por um indivíduo “rico” em flores e outro indivíduo “pobre” em flores. Essas categorias foram estabelecidas de maneira que a planta classificada como “rica” apresentasse, pelo menos, 50% mais flores que a sua vizinha “pobre” (Figura 3).

2. *Resposta de Bombus à variação de densidade de recursos florais em diferentes escalas:* para este estudo foram estabelecidos seis blocos, cada um contendo três parcelas circulares. Cada parcela foi composta por três círculos concêntricos de cinco, dez e quinze metros de raio dispostos ao redor de uma planta focal de *P. suterella* (figura 4). O tamanho das parcelas foi estabelecido com base em estudos semelhantes (Feinsinger *et al.* 1991).

Figura 3: Posição relativa dos pares de indivíduos, formados por plantas "pobres" e "ricas", na área da Reserva do Morro Grande SP.

Figura 4: (A) Posição relativa dos blocos, (B) seção com três blocos e (C) uma parcela circular, na área da Reserva do Morro Grande SP

Antes do início de cada censo de visitantes foi mensurado o número de flores nas plantas focais e nas outras plantas de *P. suterella* contidas em cada parcela circular. Para o segundo estudo foram também quantificadas as flores de outras espécies utilizadas como recurso floral pelas espécies de *Bombus*. Além disso, foi estimada a quantidade de néctar disponível às abelhas através da taxa de produção de néctar por flor (Kearns & Inouye 1993). Medidas de volume e concentração de néctar de flores ensacadas de *P. suterella* foram realizadas em 3 a 5 flores em cada indivíduo focal, duas vezes ao dia, com intervalo aproximado de 5 horas, contemplando a quantidade de néctar produzida durante o dia. O volume de néctar foi medido com micro-seringas calibradas e a concentração foi determinada através de refratômetro portátil com compensação para temperatura. As concentrações de açúcar, originalmente expressas em concentrações percentuais equivalentes de sacarose ($100 \times \text{mg soluto/mg de solução}$), foram convertidas em mg de soluto/ μl de solução. Estes valores, multiplicados por 16,48, forneceram a quantidade de energia (joules) por μl de solução (Kearns & Inouye 1993), permitindo estimar a energia disponível para as abelhas em dado local e momento. A mesma metodologia foi utilizada para medir a produção de néctar em 5 flores de cada indivíduo das demais espécies vegetais visitadas pelas abelhas, distantes até 15m da planta focal. A partir da energia média produzida por flor nas plantas focais de *P. suterella*, foi estimada a energia disponível para as abelhas nas demais escalas, multiplicando-se a energia média produzida por flor pelo número de flores abertas na planta focal e nas plantas das demais escalas.

A mensuração das frequências de visitas nas plantas focais foi efetuada entre 0800 e 1700h, tendo sido realizados 2 censos de visitantes com duração de uma hora para cada planta. No caso dos pares de plantas focais, o censo foi realizado simultaneamente. A fim de reduzir efeitos do horário do censo, as observações foram

intercaladas entre as plantas ao longo do período. A frequência de visitas por hora foi determinada pela média da frequência nos dois censos.

Análise dos dados

Os dados de disponibilidade de energia foram analisados por meio de ANOVA hierárquica considerando-se os seguintes níveis: blocos, plantas dentro de blocos, e flores dentro de plantas (Zar 1999). A magnitude do efeito (ω^2), que indica a proporção da variação explicada pelos diferentes níveis, foi estimada por meio de análise de componentes da variância segundo Graham & Edwards (2001) para os fatores aleatórios (bloco, planta e flor). Esta análise também foi utilizada para os dados de frequência de visitas às flores. A relação entre frequências de visitas e disponibilidade de flores, nas diferentes escalas espaciais (planta focal, 5m, 10m e 15m de raio), foram analisadas por regressão não paramétrica (Conover 1999) com correção de Bonferroni (Zar 1999). Além disto, estes dados foram também analisados por regressões lineares para obtenção dos valores de r^2 . A distribuição dos dados e dos resíduos foi verificada por inspeção gráfica. A comparação da frequência de visitas por planta e por flor entre plantas pobres e ricas foi efetuada por meio do teste de Wilcoxon (Zar 1999). A comparação entre tipos florais para as variáveis número de flores, energia produzida por flor e frequência de visitas de *Bombus* às plantas e flores foi feita pelo teste t de Student (Zar 1999).

RESULTADOS

Nenhuma outra espécie visitada por *Bombus brasiliensis* e *B. morio* estava florida no interior das parcelas durante o período do estudo, sendo *P. suterella* a única espécie apresentando oferta de recurso floral para as abelhas.

Não houve diferença entre os tipos florais brevistilo e longistilo de *P. suterella* no que diz respeito ao número de flores disponíveis ($t = 0,671$, $p = 0,518$; figura 5A),

energia produzida por flor ($t = 1,750$, $p = 0,111$; figura 5B) e frequências de visitas às flores ($t = -0,405$, $p = 0,694$; figura 5C) e plantas ($t = 0,983$, $p = 0,349$; figura 5D).

Houve variação no número de flores encontradas nas plantas focais das parcelas circulares, com valores mínimo e máximo correspondentes a 2 e 24, respectivamente ($X = 8,3 \pm 5,5$). Houve diferenças entre plantas focais na quantidade de energia produzida por flor ($F_{(10, 54)} = 3,813$, $p = 0,0006$), mas tal diferença não foi encontrada entre blocos ($F_{(4, 10)} = 0,714$, $p = 0,601$, figura 6). A análise da magnitude do efeito dos fatores evidenciou que a variação na produção de energia entre flores (CV=62,05%) foi responsável pela maior parte da variação encontrada em *P. suterella*, seguida pela variação entre plantas (CV=37,95%).

A frequência de visitas das espécies de *Bombus* às plantas é maior em indivíduos ricos em flores do que em indivíduos pobres em flores (Wilcoxon_(n = 16) $Z = 0,214$, $p = 0,03$; figura 7A). Porém, não houve diferença na frequência de visita às flores de indivíduos pobres e ricos (Wilcoxon $Z = 0,55$, $p = 0,58$; figura 7B).

Houve diferenças entre plantas na frequência de visitas de *Bombus* às flores de *P. suterella* ($F_{(10, 63)} = 10,63$, $p = 0,0003$), não sendo detectada tal variação entre blocos ($F_{(4, 10)} = 1,437$, $p = 0,291$, figura 8). A análise da magnitude dos fatores evidenciou que a variação na frequência de visitas por flor foi a responsável pela maior parte da variação encontrada entre plantas (CV=59,69%), seguida pela variação entre flores (CV=32,54%) e entre blocos (CV=7,77%). Foi verificada relação positiva entre a frequência de visitas por planta e a quantidade de energia na planta focal ($r^2 = 0,726$, figura 9A). Tal relação se manteve, porém em menor grau, nas demais escalas (5 metros: $r^2 = 0,358$, figura 9B; 10 metros: $r^2 = 0,262$, figura 9C; 15 metros: $r^2 = 0,272$, figura 9D). A frequência de visitas por flor e a quantidade de energia na planta focal apresentou apenas valores relativamente baixos do coeficiente de determinação ($r^2 = 0,222$, figura 10A) e nas parcelas de 5 metros ($r^2 = 0,386$, figura 10B), 10 metros ($r^2 =$

0,273, figura 10C) e 15 metros ($r^2 = 0,264$, figura 10D). Os valores de r^2 obtidos para a relação entre frequência de visitas e disponibilidade de energia variaram de 0,26 a 0,73, sendo maior para a menor escala (figura 11).

Figura 5: Número de flores (A), energia disponível por flor (B) e frequência de visitas por flores (C) e por plantas (D) nas plantas brevistila e longistila de *Psychotria suterella*

Figura 6: Produção de energia por flor nas plantas focais de *Psychotria suterella*.

Figura 7: Frequência de visitas de espécies de *Bombus* por planta (A) e flor (B) aos indivíduos pobres e ricos em flores de *Psychotria suterella*.

Figura 8: Frequência de visita de espécies de *Bombus* às flores *Psychotria suterella* nas plantas focais.

Figura 9: Frequência de visitas de espécies de *Bombus* por planta nas plantas focais de *Psychotria suterella* em relação à oferta de energia na planta focal (A) e nos raios de 5m (B), 10m (C) e 15m (D).

Figura 10: Frequência de visitas de espécies de *Bombus* por flor nas plantas focais de *Psychotria suterella* em relação à oferta de energia na planta focal (A) e nos raios de 5m (B), 10m (C) e 15m (D).

Figura 11: Relações entre frequência de visitas de abelhas *Bombus* e energia disponível no néctar das flores de *P. suterella* para as 4 escalas (planta focal, 5 metros, 10 metros e 15 metros). ■ = frequência de visita por flor por hora; ▲ = frequência de visita por planta por hora

DISCUSSÃO

Muitos estudos de interação planta-polinizador verificaram que o número de flores na planta possui função de atração dos polinizadores (Goulson *et al.* 1998, Stout 2000, Grindeland *et al.* 2005, Cartar 2004, Buide 2006). Uma das explicações para tal fato, prediz que os animais tendem a forragear de maneira a adquirir maior quantidade de energia com menor gasto energético possível (MacArthur & Pianka 1966). Desse modo, há maior frequência de visitas às plantas com maior disponibilidade de recursos florais porque os polinizadores minimizam os gastos com tempo e energia de forrageio ao visitar flores mais próximas. O experimento de plantas vizinhas distantes até 5

metros demonstrou que plantas com maior número de flores foram mais freqüentemente visitadas pelas abelhas. Analisando o experimento de densidade de recurso floral nas parcelas circulares, a hipótese também foi suportada, uma vez que plantas focais com maior oferta de energia por flor foram visitadas com maior freqüência pelas abelhas do gênero *Bombus*. Essa maior quantidade de visitas pode ocorrer em função da busca aleatória de fontes mais energéticas durante o forrageio dos polinizadores, do recrutamento por parte das abelhas que previamente visitaram tais plantas (Dornhaus & Chittka 2005, Chapman *et al.* 2003), e/ou por retorno consecutivo da mesma abelha, que memoriza uma rota de forrageio em função da oferta de recursos (Burns & Thomson 2005, Cartar 2004, Osborne & Williams 2001).

Porém, quando se compara a freqüência de visitas às flores dentro das plantas, os valores são semelhantes entre plantas com maior ou menor número de flores. Tanto no experimento de plantas vizinhas distantes menos de 5 metros, como nas plantas focais das parcelas circulares, a freqüência de visitas média de abelhas *Bombus* às flores não diferiu entre plantas com muita ou pouca oferta de recursos florais. Segundo a teoria de forrageio ótimo (MacArthur & Pianka 1966), o esperado seria que, uma vez na planta, os polinizadores visitassem o maior número de flores possível, minimizando os gastos energéticos. Dessa maneira, flores localizadas em plantas com maior oferta de recursos receberiam maior freqüência de visitas, já que essas plantas são mais utilizadas pelos animais. No entanto, esta previsão não tem sido registrada (Goulson *et al.* 1998, Biernaskie *et al.* 2002). Em função disso, é considerada a possibilidade de dilema na produção da arranjo floral grande já que uma seqüência longa de visitas acarretaria alta taxa de geitonogamia, minimizando o sucesso reprodutivo vegetal (Vrieling *et al.* 1999). A fim de reduzir o tempo de residência do visitante na planta, sem diminuir a freqüência de visitas ao indivíduo, é suposto que uma das estratégias evolutivas desenvolvida pelas plantas diz respeito à variação na produção de néctar entre as flores (Buide 2006,

Grindeland *et al.* 2005, Cresswell & Osborne 2004, Biernaskie *et al.* 2002). Biernaskie & Cartar (2004) verificaram haver relação positiva entre tamanho do display floral e variabilidade na produção de néctar dentro do indivíduo para nove espécies polinizadas por *Bombus*. Os animais tendem a desenvolver comportamento "avesso ao risco" ("risk-averse", Biernaskie *et al.* 2002), evitando investir grande energia de forrageio em locais onde haja risco de pouco retorno energético, ou seja, onde a variação na produção de néctar entre as flores corresponde a uma imprevisibilidade na oferta de recursos. Em *Psychotria suterella*, como a maior parte da variação na produção de energia ocorreu entre flores, não havendo distinção morfológica visível entre aquelas com baixa e alta produção de néctar, o animal precisaria visitar cada flor para perceber a oferta de energia, tornando relativamente alto o risco de gasto energético sem retorno proporcional. Em função da variação na oferta de energia ser maior entre flores do que entre plantas, as abelhas estariam visitando apenas uma fração das flores nas plantas, independente do número de flores de cada indivíduo, na tentativa de identificar as plantas com maior oferta de energia, visitando-as com mais frequências. Essa resposta das abelhas em função da oferta energética entre plantas pode ter sido uma das razões pelas quais houve maior variação na frequência de visitas entre plantas do que entre flores.

A ausência de detecção de relação entre a disponibilidade de energia na planta e a frequência de visitas média por flor, considerando a capacidade de espécies de *Bombus* em memorizar fontes de recursos em pequenas escalas espaciais (Burns & Thomson 2005), poderia também ser explicada pela seletividade de visitas às flores. Assim, visitando somente flores com maior produção de néctar dentro da planta, a frequência média de visita por flor não aumentaria proporcionalmente com o aumento da energia na planta. Os valores de magnitude do efeito na variação de energia e frequência de visitas maiores no nível da flor corroboram tal hipótese. Aparentemente,

as duas espécies de *Bombus* visitavam preferencialmente as mesmas flores dentro da planta de *P. suterella*, ignorando outras (M.C. Checchia da Inês, obs. pess.).

Apesar da capacidade de deslocamento espacial, com velocidade média de voo equivalente a 7m.s^{-1} (Cresswell & Osborne 2004) e distâncias descritas de forrageio entre o ninho e a fonte maiores que as utilizadas entre os blocos (Walther-Hellwig & Frankl 2000) as espécies de *Bombus* não responderam as variações na disponibilidade de recursos entre blocos. Este fato poderia ser explicado pela ausência de percepção dessas abelhas sobre a variação na disponibilidade energética nas plantas entre os blocos. Contudo, como há trabalhos que relatam que algumas espécies de *Bombus* têm habilidade de responder às variações na disponibilidade de flores na escala da paisagem (Westphal 2006, Cartar 2005, Hines & Hendrix 2005), é plausível supor que a ausência de resposta nas maiores escalas testadas ocorra em função da baixa variação na disponibilidade de recursos florais de *P. suterella*.

Como houve diferença na taxa de visitação relacionada ao número de flores entre as plantas vizinhas separadas por distâncias menores que 5 metros, podemos supor que *Bombus morio* e *Bombus brasiliensis* responderam à variação de recursos em escalas pequenas. Por outro lado, não foi observada resposta das abelhas à oferta de recursos em escala maior. A disponibilidade energética na vizinhança não apresentou relação com a interação na planta focal, uma vez que os valores obtidos para a relação entre taxa de visitas na planta focal e oferta de energia nas plantas vizinhas localizadas em 5, 10 e 15 metros foram considerados baixos. Os resultados de resposta de *Bombus* à oferta de recurso em pequena escala podem ser explicados pela necessidade energética de *Bombus* e pela quantidade de energia disponível nas plantas de *Psychotria suterella*. Considerando que espécies de *Bombus* necessitam de 19 joules/hora (Heinrich & Raven 1972) e que um indivíduo focal de *Psychotria suterella* apresentou *ca.* 8 flores por dia, cada uma produzindo, em média, $3,2 \pm 1,4$ joules/hora, essas abelhas teriam oferta de

energia suficiente em áreas relativamente pequenas, não respondendo a diferenças na oferta de energia em escalas maiores.

Estudos que consideraram o comportamento de outras espécies de *Bombus* em função da disponibilidade de recursos em escalas espaciais específicas apresentaram resultados diversos. Goulson *et al.* (1998) estudaram a interação entre abelhas desse gênero e *Symphytum officiale* e verificaram que a presença de plantas conspecíficas a distâncias menores de 1 metro não apresentou efeito sobre a frequência de visitas na planta focal. Por outro lado, Cresswell e Osborne (2004) verificaram respostas de abelhas *Bombus* ao aumento no número de flores de *Brassica napus* em pequena (relativa a planta), média (mancha de recurso com aproximadamente 2.000 flores) e grande escala (mancha de recurso com aproximadamente 100.000 flores), mas ao contrário do ocorrido no presente estudo, essa pesquisa foi conduzida em campo cultivado, determinando características de distribuição espacial de recursos diferente da encontrada em condições naturais, o que poderia influenciar a resposta das abelhas.

Em resumo, foi verificado que *Bombus morio* e *Bombus brasiliensis* responderam à variação na disponibilidade de recursos florais de *Psychotria suterella* em escala espaciais menores que 5m, visitando com mais frequência plantas com maior oferta de energia, independente da disponibilidade energética na vizinhança. Porém, a frequência de visitas média por flor não apresentou relação com a quantidade de recursos florais nas plantas, e não foi influenciada pela densidade de energia nas demais escalas testadas, provavelmente em função da variação na produção de néctar entre as flores dentro de uma mesma planta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Armelin, R. S.; Mantovani, W. 2001. Definições de clareira natural e suas implicações no estudo da dinâmica sucessional em florestas. *Rodriguésia* 52(81): 5-15.
- Biernaskie, J. M., Cartar, R. V. 2004. Variation in rate of nectar production depends on floral display size: a pollinator manipulation hypothesis. *Functional Ecology* 18: 125-129.
- Biernaskie, J. M., Cartar, R. V. and Hurly, T. A. 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos* 98: 98-104.
- Bosh, M. and Waser, N. M. 2001. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 86: 871-879.
- Brahamovich, A. H. A., Íaz, N. B. D. and Orrone, J. J. M. 2004. Distributional pattern of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zoológica Mexicana* 20(1): 99-117.
- Bronstein, J. L. 1995. The plant-pollinator landscape. In *Mosaic landscapes and ecological processes* (L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam, eds.). Chapman & Hall, London, p.256-288.
- Buide, M. A. 2006. Pollination ecology of *Silene acutifolia* (Caryophyllaceae): floral traits variation and pollinator attraction. *Annals of Botany* 97: 289-297.
- Burns, J. G. & Thomson, J. D. 2005. A test of spatial memory and movement patterns of bumblebees at multiple spatial and temporal scales. *Behavioral Ecology* 17:48-55.
- Calvo, R.N. 1993. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and cost of fruiting. *Ecology* 74: 1033-1042.
- Cartar, R. V. 2004. Resource tracking by bumble bees: responses to plant-level differences in quality. *Ecology* 85(10): 2764-2771.
- Cartar, R. V. 2005. Short-term effects of experimental boreal forest logging disturbance on bumble bees, bumble bee-pollinated flowers and the bee-flower match. *Biodiversity and Conservation* 14(8): 1895-1907.
- Carvalho, L.M.T., Fontes, M.A.L. & Oliveira Filho, A.T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 149:9-22.
- Chapman, R. E., Wang, J. and Bourke, A. F. G. 2003. Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumble bee pollinators. *Molecular Ecology* 12: 2801-2808.
- Conner, J. K. and Rush, C. S. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105(4): 509-516.

- Cortopassi-Laurino, M., Knoll, F. R. N. and Imperatriz-Fonseca, V. L. 2003. Nicho trófico e abundância de *Bombus morio* e *Bombus atratus* em diferentes biomas brasileiros. In G. A. R. Melo & I. Alves-dos-Santos, Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure. Editora UNESC, Criciúma.
- Cresswell, J. E. and Osborne, J. L. 2004. The effect of patch size and separation on bumblebee foraging in oilseed rape: implications for gene flow. *Journal of Applied Ecology* 41: 539-546.
- Dornhaus, A. and Chittka, L. 2005. Bumble bees (*Bombus terrestris*) store both food and information in honeypots. *Behavioral Ecology* 16: 661–666.
- Feinsinger, P. 1987. Effects of plant-species on each others pollination: is community structure influenced. *Trends in Ecology and Evolution* 2:123–126.
- Feinsinger, P., Tiebout, H.M. III & Young, B.E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology*, 72: 1953-1963.
- Gouslon, D., Stout, J. C., Hawson, S.A. and Allen, J. A. 1998. Floral display size in comfrey, *Symphytum officinale* L. (Boraginaceae): relationships with visitation by three bumblebee species and subsequent seed set. *Oecologia* 113:502-508
- Graham, M.H. and Edwards, M. S. 2001. Statistical significance versus fit: estimating the importance of individual factors in ecological analysis of variance. *Oikos* 93(3): 505-513.
- Grandisoli, E.A.C. 1997. Biologia reprodutiva e estrutura da população de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) em um fragmento de mata secundária em São Paulo (SP). Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Grindeland, J. M., Sletvold, N. and Ims, R. A. 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology* 19(3): 383-390.
- Guilherme, F. A. G., Morellato, P. C. and Assis, M. A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4): 725-737.
- Harper, J.L. 1990. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Heinrich, B. and Raven, P. H. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176(4035): 597-602.
- Herrera, C. M. 1989. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Hines, H. M. & Hendrix, S. D. 2005. Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: effects of local and landscape floral resources. *Environmental Entomology* 34 (6): 1477-1484.
- Kearns, C. A. & Inouye, D.W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. Niwot: University Press of Colorado.

- Klinkhamer, P. G. L., deJong, T. J. & Linnebank, L. A. 2001. Small-scale spatial patterns determine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. *Ecology Letters*, 4: 559-567.
- Kotliar, N. B. and Wiens, J. A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59(2): 253-260
- Kunin, W. & Iwasa, Y. 1996. Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays: density effects and floral constancy. *Theoretical population biology*, 49: 232-263.
- Leiss, K.A. & Klinkhamer, P.G.L. 2005. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: Implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6: 317-324.
- Lopes L.E. & Buzato S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(4): 785-795.
- Lopes, L.E. 2002. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* (Rubiaceae): efeitos da fragmentação de habitat e de conexão estrutural. Dissertação de Mestrado, IB-USP, São Paulo, 62p.
- MacArthur, R. H. and Pianka, E. R. 1966. On the optimal use of a patchy environment *American Naturalist* 100(916): 603-609.
- Marques, M. C. M., Roper, J. J., and Salvalaggio, A. P. B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203-213.
- Mitchell, R. J. Karron, J. D., Holmquist, K. G. and Bell, J. M. 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional Ecology* 18: 116-124.
- Morellato, L.P.C., Tallora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E. and Ziparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- Moure, J. S. and Sakagami, S. F. 1962. As mamangabas sociais do Brasil (*Bombus* Latr.) (Hymenoptera, Apoidea). *Studia Entomológica* 51(1-4): 65-194.
- Niesenbaum, R. A. 1993. Light or pollen – Seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology* 81: 315-323. Oliveira-Filho & Fontes 2000.
- Oliveira-Filho A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.
- Osborne, J. L. and Williams, I. H. 2001. Site constancy of bumble bees in an experimentally patchy habitat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83: 129-141.
- Parra-Tabla, V. & Bullock, S. H. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 615-627.

- Rathcke, B. J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. *In*. Pollination Biology (ed. L.A. Real), pp. 305–329. Academic Press, New York.
- Rathcke, B.J. 1988. Interactions for pollination among coflowering shrubs. *Ecology*, 69: 446-457. Real and Rathcke 1988.
- Real, L.A. & Rathcke, B. 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology* 69: 728-735.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M. and Bishop, J. C. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered species. *Ecology* 75(3): 584-606.
- Stout, J. C. 2000. Does size matter? Bumblebee behaviour and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). *Apidologie* 31(1): 129-139.
- Thompson, J. D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system. *Oecologia* 126: 386-394.
- Uezu A., Metzger J. P. and Vielliard J. M. E. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species *Biological Conservation* 123(4): 507-519.
- Vandermeer, J., Hazlett B. & Rathcke, B. 1985. Indirect facilitation and mutualism. Pp. 327-343. *In*: Boucher, D.H. (ed.). *The biology of mutualism – ecology and evolution*. Oxford University Press, New York.
- Vrieling, K., Saumitou-Laprade, P. Cuguen, J. van Dijk, H., de Jong, T. J and Rlinkhamer, P. G. L. 1999. Direct and indirect estimates of selfing rate in small and large individuals of the bumblebee pollinated *Cynoglossum officiale* L. (Boraginaceae). *Ecology Letters* 2: 331-337.
- Walther-Hellwig, K. and Frankl, R. 2000 Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Insect Behavior* 13(2):239-246.
- Waser, N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *American Naturalist* 127 593-603.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. and Tschardt, T. 2006. Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. *Ecological Entomology* 31(4): 389-394.
- Wiens, J. A. & Milne, B. T. 1989. Scaling of “landscapes” in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetles’ perspective. *Landscape ecology*, 3: 87-96.
- Wilms, W. 1995. Die Bienenfauna im Küstenregenwald Brasiliens und ihre Beziehungen zu Blütenpflanzen: Fallstudie Boracéia, São Paulo. Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften, Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Tübingen.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall International. New Jersey. 2^a edição.