

WESLEY RODRIGUES SILVA

POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO DE Cereus peruvianus Miller (CACTACEAE)

NA SERRA DO JAPI, ESTADO DE SÃO PAULO

Orientadora: Profa. Dra. Marlies Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biologia da Universidade Estadual  
de Campinas para a obtenção do título  
de Mestre em Biologia (Ecologia).

CAMPINAS

1983

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais,

Avenídio e Wanda,

dedico esta tese.

Sra. Sebastiana Rodrigues Vieira dos Santos, pela ajuda na utilização das câmaras de germinação.

Sra. Anna Gagliardi, bibliotecária do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, pela revisão das referências bibliográficas.

Sra. Marli Bicudo Fernandes, pelo esmero e dedicação na montagem e datilografia do texto final.

Sra. Esmeralda Zanchetta Borghi, pelo excelente acabamento dado a algumas das ilustrações deste trabalho.

Sr. José Negreiros, administrador da Fazenda Ermida, pela permissão concedida para a realização deste estudo naquela propriedade.

Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas, pelo fornecimento de dados meteorológicos.

CNPq (Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pela bolsa de estudo concedida.

Professores, colegas e funcionários do Departamento de Zoologia e do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais, que colaboraram direta ou indiretamente neste trabalho.

Colegas do Curso de Pós-Graduação em Ecologia, cuja amizade e convivência inspiradoras enriqueceram a experiência de pesquisar.

Maria Celeste, pelo estímulo, paciência e compreensão nos momentos decisivos deste trabalho; e Juliana, pela gracinha de menina que você é ...

## ÍNDICE

1.	INTRODUÇÃO .....	1
2.	ASPECTOS GERAIS DA REGIÃO .....	5
2.1.	Situação geográfica .....	5
2.2.	Geomorfologia .....	5
2.3.	Solo .....	5
2.4.	Clima .....	6
2.5.	Vegetação .....	10
3.	MATERIAL E MÉTODOS .....	13
3.1.	Áreas de estudo .....	13
3.2.	Registros sobre as flores .....	13
3.3.	Experimentos de polinização.....	15
3.4.	Observação, coleta e identificação dos visitantes das flores .....	16
3.5.	Registros sobre os frutos .....	17
3.6.	Observação, coleta e identificação dos visitantes dos frutos .....	18
3.7.	Herborização e identificação do material botânico ...	19
4.	RESULTADOS .....	20
4.1.	Descrição da planta .....	20
4.2.	Habitat e distribuição .....	24
4.3.	Biologia floral .....	24
4.4.	Sistema de reprodução .....	31
4.5.	Visitantes da flor .....	31
4.5.1.	Esfingídeos .....	33
4.5.2.	Coleópteros .....	40
4.5.3.	Abelhas .....	41
4.5.4.	Outros animais .....	43

4.6. Biologia da frutificação .....	43
4.7. Visitantes do fruto .....	47
4.7.1. Aves .....	47
4.7.2. Insetos .....	57
5. DISCUSSÃO.....	58
5.1. Biologia floral .....	58
5.2. Sistema de reprodução .....	68
5.3. Estratêgias de floração .....	70
5.4. Visitantes da flor .....	74
5.4.1. Esfingídeos .....	74
5.4.2. Coleópteros .....	80
5.4.3. Abelhas .....	81
5.4.4. Outros animais .....	84
5.5. Biologia da frutificação .....	84
5.6. Visitantes do fruto .....	95
5.6.1. Aves .....	95
5.6.2. Insetos .....	102
6. CONCLUSÕES .....	104
7. RESUMO .....	106
8. SUMMARY .....	109
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	112

## 1. INTRODUÇÃO

A relativa estabilidade climática das regiões tropicais tem sido apontada por diversos autores como a causa da grande riqueza de espécies que aí ocorre (Klopfer, 1959; Pianka, 1966; MacArthur, 1972). Sob tais condições, as interações bióticas (predação, parasitismo, competição, mutualismo, etc) possuem um papel mais importante na regulação das comunidades, do que nas condições das regiões temperadas (Dobzhansky, 1950; Baker, 1970; Robinson, 1978). As plantas e os animais, por exemplo, interagem de diversas maneiras em todos os estádios do seu ciclo de vida, demonstrando uma multiplicidade de adaptações nas suas relações (Baker, 1973).

Um dos aspectos mais fascinantes das interações ecológicas nos trópicos é a participação dos animais no processo de reprodução das plantas. Este processo divide-se em duas fases distintas, separadas no tempo e no espaço por aspectos morfológicos e funcionais, que constituem a polinização e a dispersão (van der Pijl, 1969).

A polinização consiste no transporte do pólen das anteras de uma flor, até o estigma dessa mesma ou de outra flor. A grande maioria das plantas depende de um vetor para efetuar este transporte, que pode ser abiótico (vento, água) ou biótico (insetos, aves, mamíferos), por meio do qual as Angiospermas realizam o fluxo gênico entre os indivíduos de uma determinada população (Faegri & van der Pijl, 1971; Regal, 1977). A grande quantidade de casos estudados de polinização tem contribuído para a descrição de padrões bastante definidos sobre este fenômeno, conforme atestam os trabalhos clássicos de Percival (1965), Faegri & van der Pijl (1971) e Proctor & Yeo (1972). Entretanto, apesar de os aspectos descritivos da polinização serem bem conhecidos para vários grupos de plantas e seus polinizadores, o efeito deste processo na estrutura e na dinâmica das comunidades ainda necessita de maiores estudos (Frankie & Baker, 1974; Heithaus, 1974; Proctor, 1978).

No ciclo de vida das plantas superiores, a dispersão é um processo posterior à polinização e consiste na saída de um indivíduo jovem (semente) da planta-mãe, para um novo local onde possa estabelecer-se. Como na polinização, agentes abióticos e bióticos interferem neste processo, sendo que a importância dos últimos é mais evidente nas regiões tropicais, onde são representados principalmente por aves e mamíferos (van der Pijl, 1969). O aspecto qualitativo da dispersão, como a descrição das síndromes de dispersão e a identificação das espécies dispersoras de uma determinada planta, tem sido relativamente bem estudado (Ridley, 1930; van der Pijl, 1982). Por outro lado, são escassos os trabalhos que analisam o processo de forma quantitativa, contribuindo para a formação de uma base teórica mais ampla sobre este assunto (Harper, 1977).

O presente estudo trata da biologia reprodutiva de Cereus peruvianus Miller, em relação a sua polinização e dispersão. O nome Cereus tem origem grega, significando "tocha" e refere-se ao aspecto candelabriforme dos ramos dessas plantas, conforme observado pelos primeiros exploradores do continente americano (Cutak, 1945). Cereus também refere-se a "cera" no latim (Rizzini, 1978), podendo estar relacionado com o tipo de cutícula que recobre os ramos desse cacto. Cereus peruvianus e Cereus jamacaru, este último no nordeste brasileiro, são cactos popularmente conhecidos como "mandacarus", nome tupi que significa "feixe ou molho pungente, cheio de espinhos" (Braga, 1976). Segundo Britton & Rose (1963), Cereus peruvianus distribuiu-se pelo sudeste da América do Sul. Provavelmente, a sua ocorrência naquela região esteja relacionada à penetração de climas semi-áridos no Pleistoceno Superior, hoje não mais existentes, permanecendo a espécie apenas nos locais onde o solo é pedregoso (Ab'Sáber, 1979 e comunicação pessoal).

A família Cactaceae possui aproximadamente 2000 espécies, distribuídas pelas regiões tropicais e subtropicais do continente americano (Willis, 1973). Apenas um único gênero (Rhipsalis) é encontrado em alguns pontos

da África e Ásia, onde foi provavelmente introduzido por aves frugívoras (Baker, 1973). As cactáceas estão freqüentemente associadas a ambientes áridos, seja a aridez causada por baixas precipitações ou por características edáficas (Ab'Sáber, 1970; Walter, 1971).

Talvez poucas famílias tenham um inventário tão completo sobre a polinização de suas espécies, quanto a família Cactaceae. Em seu monumental trabalho, Porsch (1939) estabelece várias classes de polinização para as espécies de cactáceas, baseando-se na morfologia da flor, no horário da ântese e nos visitantes observados. Segundo aquele autor, quanto ao tipo de polinização as espécies daquela família podem ser colocadas em cinco categorias funcionais: 1) espécies visitadas por insetos diversos (flores promíscuas), 2) espécies visitadas por abelhas, 3) espécies visitadas por aves (principalmente beija-flores), 4) espécies visitadas por esfingídeos (mariposas noturnas da família Sphingidae) e 5) espécies visitadas por morcegos. Muitas espécies foram incluídas naquelas cinco classes, com base apenas em comparações da morfologia de suas flores com as de outras espécies, cujos visitantes já eram conhecidos. Conseqüentemente, para muitas delas ainda faltam registros sobre os organismos que visitam suas flores em condições naturais. Isto aplica-se principalmente às espécies polinizadas por esfingídeos, classe a que pertence Cereus peruvianus, de acordo com Porsch (1939), pois praticamente não existem dados na literatura que confirmem o papel daqueles insetos na polinização das cactáceas esfingófilas (Grant & Grant, 1979c).

Alguns trabalhos mais recentes discutem a polinização de cactáceas por abelhas (Alcorn et al., 1959; McGregor et al., 1959; Grant & Grant, 1979a, b; Grant et al., 1979; Grant & Hurd, 1979), aves (Alcorn et al., 1961; McGregor et al., 1962) e morcegos (McGregor et al., 1962; Alcorn et al., 1962).

As informações sobre a dispersão de cactáceas são igualmente bastante reduzidas. Ridley (1930), baseado em alguns exemplos, conclui que as aves são os dispersores quase exclusivos das plantas daquela família, sendo

que os morcegos frugívoros teriam uma importância secundária neste processo. A família Cactaceae é também considerada por van der Pijl (1982) como primariamente ornitocórica (dispersa por aves), não se enquadrando na classe de quiropterocoria (dispersão por morcegos). Todavia, existem registros de morcegos alimentando-se dos frutos de Cereus hexagonus e Hylocereus lemairei (Greenhall, 1957). Em seu levantamento mundial das plantas que servem de alimento às aves frugívoras tropicais, Snow (1981a) inclui os gêneros Cereus, Lemaireocereus e Rhipsalis. Talvez um dos únicos registros na literatura que apontam a visita de aves aos frutos de Cereus peruvianus seja o trabalho de Voss & Sander (1981), a título de divulgação cultural.

O presente trabalho tem por objetivo conhecer as espécies que atuam como polinizadores e dispersores de Cereus peruvianus na Serra do Japi, bem como avaliar as diferentes estratégias adaptativas desenvolvidas por essa planta em relação ao conjunto de organismos que participam do seu ciclo reprodutivo. Espera-se que a abordagem aqui apresentada sirva como um modelo de trabalho nos estudos de autoecologia e sinecologia, contribuindo para uma compreensão mais ampla das interações bióticas numa comunidade tropical.

## 2. ASPECTOS GERAIS DA REGIÃO

### 2.1. Situação geográfica

A Serra do Japi está situada no setor oeste do município de Jundiaí (23°11'S e 46°52'WG), prolongando-se ainda para oeste no município de Cabreúva, onde passa a receber o nome de Serra da Ermida. A região oriental da serra dista 8 km do centro da cidade de Jundiaí, sendo o acesso à área possibilitado pelas várias estradas municipais e particulares, que partem das rodovias estaduais SP-330 (Via Anhangüera), SP-348 (Rodovia dos Bandeirantes) e SP-300 (Rodovia Mal. Rondon).

### 2.2. Geomorfologia

A Serra do Japi pertence ao planalto cristalino atlântico, uma unidade geomorfológica caracterizada por relevo montanhoso, modelado em rochas pré-cambrianas do complexo cristalino. Esta elevação constitui-se no mais saliente feixe de quartzitos da série São Roque (Moreira & Camelier, 1977) e situa-se numa das zonas de transição entre o planalto cristalino e a depressão periférica paulista. Seu ponto culminante atinge 1290m, na divisa dos municípios de Jundiaí e Cabreúva.

### 2.3. Solo

Devido ao relevo montanhoso e à estrutura da rocha mãe, predominam na região os litossolos fase substrato granito-gnaiss e fase filito-xisto, frequentes nas partes mais altas. Nas baixadas e vales intermontanos, pode ser encontrado latossolo vermelho-amarelo fase rasa (Serviço Nacional de Pesquisas Agronômicas, 1960). Os litossolos são solos pouco desenvolvidos, com profundidade variando em torno de 50cm, cujo horizonte A, constituído basicamente de detritos vegetais em decomposição, assenta-se diretamente sobre

a rocha mãe. A fertilidade desses solos é reduzida, principalmente pela pouca profundidade e baixa capacidade de retenção de água, em geral decorrentes de uma declividade acentuada. Na maior parte da serra, o solo é raso e pedregoso, ocorrendo também afloramentos rochosos em vários locais.

#### 2.4. Clima

Na caracterização climática desta região, foram consideradas apenas as variações de temperatura (Tabela I) e precipitação (Tabela II) no período de 1968 a 1981. Os dados foram obtidos nas seguintes localidades:

- a) temperatura: Estação Experimental de Jundiaí, pertencente ao Instituto Agrônomo de Campinas, localizada no bairro do Corrupira, na divisa dos municípios de Jundiaí e Louveira, distante da Serra do Japi, aproximadamente, 10 km ao NE ( $23^{\circ}12'S$  e  $46^{\circ}53'WG$ ; altitude 715m).
- b) precipitação: Fábrica de Papel Ermida S/A., localizada no bairro da Ermida, em Jundiaí, na face ocidental da Serra do Japi ( $23^{\circ}13'S$  e  $46^{\circ}56'WG$ ; altitude 725m).

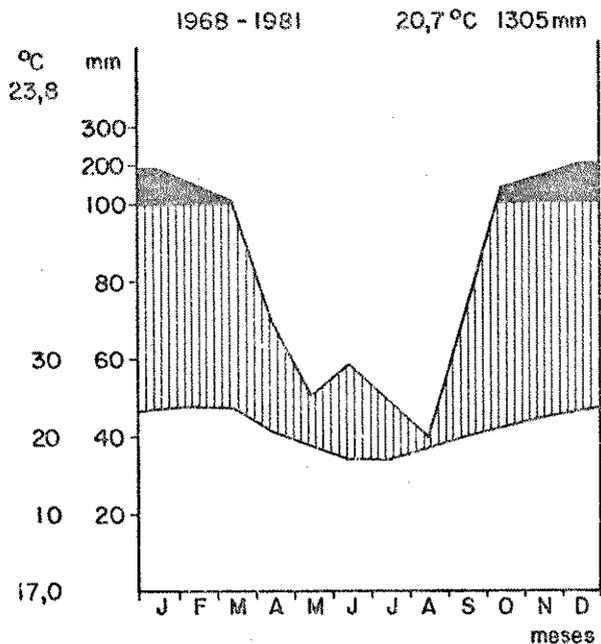
Esses dados foram utilizados na elaboração do diagrama climático e dos climatogramas da Figura 1, segundo Walter (1971). A variação anual da temperatura média mensal é de aproximadamente  $7^{\circ}C$  ( $17,0$  a  $23,8^{\circ}C$ ). O período mais quente estende-se de dezembro a março e o mais frio de junho a julho, com ocorrência de geadas ocasionais. A estação chuvosa estende-se de outubro a março, sendo dezembro e janeiro os meses mais úmidos. As menores precipitações ocorrem normalmente em julho e agosto, podendo haver uma seca de menor intensidade em meados do outono (abril-maio). Embora a Figura 1A não caracterize a ocorrência de seca nesta região, períodos secos como os observados na Figura 1B ocorrem em quase todos os anos. Esta região apresenta, portanto, clima tropical subquente úmido, com um a dois meses secos (Nimer, 1977).

Tabela I. Médias mensais de temperatura na região de Jundiáí no período de 1968 a 1981, obtidas a partir das médias das máximas e mínimas (Fonte: Seção de Climatologia Agrícola do IAC).

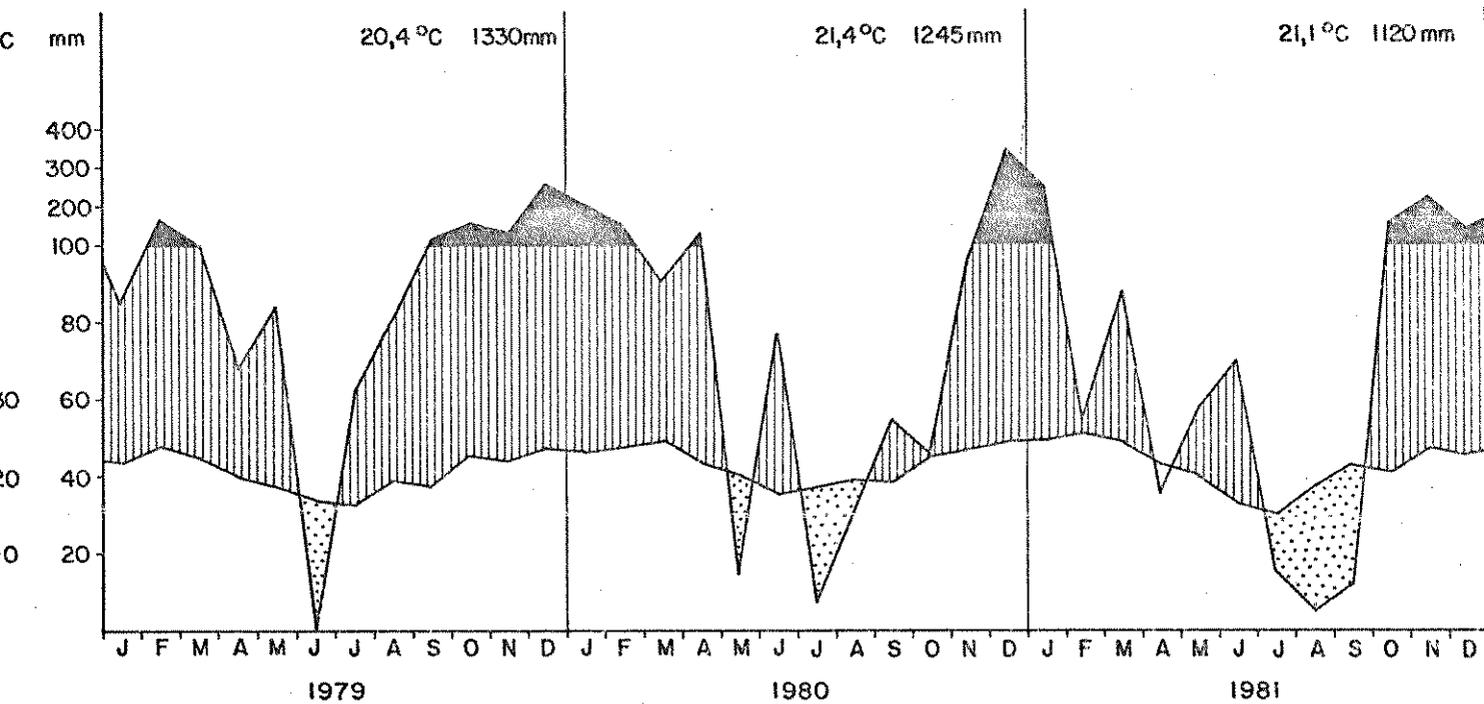
ANO	TEMPERATURA (°C)												
	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ	ANO
1968	21,3	19,5	20,4	16,6	13,1	14,0	16,2	17,2	19,5	21,4	23,6	23,6	18,8
1969	24,8	25,0	23,9	21,1	19,2	18,3	17,9	19,7	22,0	20,3	22,1	22,2	21,3
1970	23,4	23,6	24,1	21,6	20,3	18,7	17,4	17,6	19,5	21,2	21,1	24,6	21,0
1971	24,8	25,3	24,2	21,3	18,8	16,4	16,6	18,4	19,1	19,9	20,7	22,1	20,6
1972	23,0	22,8	23,4	19,4	19,1	17,7	16,6	18,2	19,4	21,0	21,8	23,1	20,4
1973	24,2	24,9	22,6	23,6	18,8	18,4	17,7	17,9	19,2	20,4	20,6	22,8	20,9
1974	23,3	24,1	23,2	20,4	18,3	16,3	17,4	18,0	20,6	20,6	21,7	21,8	20,4
1975	23,0	24,0	24,1	20,5	18,3	17,3	15,7	20,8	21,3	21,6	21,8	23,8	21,0
1976	24,1	22,6	23,2	20,6	18,3	16,0	16,0	18,0	18,0	19,8	22,2	22,7	20,1
1977	23,9	25,2	24,3	20,8	18,6	18,2	18,9	19,8	20,9	22,8	22,9	21,8	21,5
1978	24,8	24,1	23,8	20,7	17,7	16,9	18,0	17,5	19,7	22,4	21,8	22,5	20,8
1979	21,7	24,1	22,4	20,1	18,7	16,8	16,2	19,4	18,7	22,5	21,8	23,5	20,4
1980	22,9	23,8	24,7	21,5	20,2	17,4	18,6	19,6	19,0	22,2	23,3	24,5	21,4
1981	24,6	25,4	24,3	21,4	20,1	16,2	15,0	18,5	21,3	20,3	23,4	22,8	21,1
MÉDIAS	23,5	23,8	23,4	20,6	18,5	17,0	17,0	18,6	19,8	21,1	22,0	22,9	20,7

Tabela II. Precipitação na Serra do Japi no período de 1968 a 1981 (Fonte: Secretaria da Fábrica de Papel Ermida S/A., Jundiá, SP).

ANO	PRECIPITAÇÃO (mm)												ANUAL
	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ	
1968	192,8	77,8	94,8	62,0	33,3	36,3	11,9	64,4	11,9	111,0	32,1	128,6	856,9
1969	109,1	30,7	101,1	85,9	54,3	28,0	12,3	8,2	36,3	169,3	268,5	101,5	1005,2
1970	340,7	349,7	134,9	48,1	80,1	63,6	24,1	78,5	98,7	97,9	87,0	172,8	1576,1
1971	98,0	109,3	241,2	88,3	70,0	124,0	46,5	18,6	45,7	193,9	66,5	162,0	1264,0
1972	319,7	268,7	121,9	55,2	32,1	5,0	120,7	84,2	83,9	285,3	141,9	109,5	1628,1
1973	248,1	135,2	87,2	101,2	44,8	61,6	66,1	11,0	46,3	73,3	190,2	284,8	1349,8
1974	334,6	33,3	177,0	45,0	8,2	137,2	0,0	0,0	51,4	136,2	248,7	158,9	1330,5
1975	177,2	306,1	24,4	20,0	15,4	5,4	45,5	0,4	39,5	104,1	307,3	246,1	1291,4
1976	120,0	382,1	117,9	117,9	127,2	78,8	164,4	144,4	181,5	149,8	75,3	150,2	1809,5
1977	271,7	48,9	111,2	108,3	12,8	46,1	6,6	20,8	139,2	85,3	157,9	326,8	1335,6
1978	83,4	41,8	90,5	3,2	76,5	79,2	103,8	4,9	51,6	162,0	287,2	142,5	1126,6
1979	84,8	171,3	103,1	68,1	84,2	1,6	62,4	81,3	124,3	154,1	133,2	261,6	1330,0
1980	205,7	151,4	91,9	131,7	14,9	76,8	7,9	30,7	54,4	45,3	96,6	337,6	1244,9
1981	254,3	55,3	87,3	36,1	57,1	70,3	15,2	5,5	12,2	163,2	221,7	146,9	1119,6
TOTAIS MÉDIOS	202,8	154,4	113,1	69,3	50,7	58,1	49,1	39,4	69,7	137,9	165,5	194,9	1304,8



A



B

Fig. 1. Aspectos climáticos da Serra do Japi. A. Diagrama climático do período de 1968 a 1981; B. Climatogramas do período de realização do trabalho (1979 a 1981).

## 2.5. Vegetação

A cobertura vegetal da Serra do Japi constitui-se principalmente de mata, cujas características estruturais e fenológicas permitem classificá-la como floresta estacional subcaducifólia subtropical (Andrade-Lima, 1966). Embora este tipo de floresta seja mais comumente encontrado ao sul do Estado de São Paulo, a sua presença na região de Jundiaí e em trechos adjacentes da Serra da Mantiqueira é condicionada, principalmente, pela altitude. Esta mata não apresenta, entretanto, estrutura e composição florística homogêneas, mas compõe-se de dois tipos distintos, que se substituem ao longo de um gradiente de altitude.

O primeiro tipo é, basicamente, uma floresta úmida de encosta, que ocorre desde o sopê da serra até a altitude de, aproximadamente, 900m e cuja fisionomia é semelhante à da Mata Atlântica. O estrato arbóreo caracteriza-se por árvores de até 30m, com diâmetro geralmente superior a 20cm, formando uma cobertura bastante densa. A submata é relativamente fechada e entre cortada por riachos de águas claras e oligotróficas. Dentre as árvores mais comuns destacam-se as representantes das seguintes famílias: Annonaceae (Rollinia), Euphorbiaceae (Croton, Sebastiania), Lauraceae (Ocotea, Nectandra, Cryptocaria, Endlicheria), Leguminosae (Anadenanthera, Pithecellobium, Acacia, Machaerium, Dalbergia), Monimiaceae (Mollinedia), Moraceae (Cecropia), Myrtaceae (Myrcia, Myrciaria, Campomanesia, Eugenia), Solanaceae (Solanum, Cyphomandra), Vochysiaceae (Vochysia, Qualea) e outras.

A grande riqueza florística desta mata de encosta é determinada principalmente pela presença de elementos típicos da Mata Atlântica e da mata semi-caducifólia do planalto. Um aspecto interessante desta formação é que muitas espécies não são caducifólias, ou, pelo menos, possuem um processo de perda e reposição de folhas muito rápido. A exuberância da mata é maior nas baixadas e fundos de vale, provavelmente devido à deposição de solo e nutrientes oriundos das partes mais altas, carreados pela água da chuva.

Nos afloramentos rochosos, onde a ausência de árvores de grande porte determina maior luminosidade, desenvolve-se uma vegetação caracterizada por cactáceas, epífitas e pequenos arbustos.

Acima dos 900m de altitude, a vegetação vai assumindo gradativamente um aspecto de floresta baixa e seca, com árvores de diâmetros menores do que 20cm e que não ultrapassam os 10m de altura. A submata é mais aberta, permitindo maior luminosidade e reduzindo a umidade no seu interior. No presente trabalho, esta formação é definida como mata de altitude. Os gêneros arbóreos mais representativos pertencem às seguintes famílias: Compositae (Piptocarpha, Vernonia, Vanillosmopsis, Senecio, Gochnatia), Clethraceae (Clethra), Guttiferae (Ternstroemia), Leguminosae (Pithecellobium, Acacia, Machaerium, Dalbergia), Myrsinaceae (Rapanea) e Myrtaceae (Myrcia, Gomidesia, Eugenia) entre outras. Alguns desses gêneros, tais como Pithecellobium, Machaerium, Acacia, Dalbergia, Myrcia e Eugenia podem ser encontrados também na mata de encosta. Este tipo de vegetação assemelha-se muito ao que ocorre em algumas regiões da Serra da Mantiqueira, como Campos do Jordão, Monte Verde e Poços de Caldas, o que pode indicar uma provável origem para a flora de altitude da Serra do Japi, a partir daquelas áreas (H.F.Leitão Filho, comunicação pessoal).

Assim, a Serra do Japi constitui-se num sistema muito interessante do ponto de vista florístico e fitogeográfico, pois tais evidências indicam que a região seria uma zona de contato entre as floras da Serra do Mar, das matas semi-caducifólias do planalto paulista e das matas de altitude da Serra da Mantiqueira (H.F.Leitão Filho, comunicação pessoal).

Atualmente, a vegetação da serra encontra-se bastante alterada, tanto pelas atividades agropecuárias que se desenvolvem na região desde o século XVII (Inglez de Sousa et al., 1970), como pela especulação imobiliária, responsável pela instalação de loteamentos habitacionais nos arredores e até mesmo nos pontos culminantes da serra. Nas áreas abandonadas, que outrora

eram utilizadas como pastagens ou campos de cultura, desenvolveu-se uma vegetação herbácea-arbustiva dominada por gramíneas e associações de Senecio spp e Solanum spp.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Áreas de estudo

O trabalho de campo foi realizado ao longo dos anos de 1979, 1980, 1981 e 1982, no decurso de três estações chuvosas (outubro a fevereiro). Fora daqueles períodos, as visitas ao campo foram pouco frequentes. Para efeito de comparação, foram escolhidas duas áreas de estudo, distantes entre si de aproximadamente 4 km, ambas de formação aberta e na mesma faixa de altitude (700-800 m). A primeira (área I) localizava-se em um pasto abandonado da Fazenda Ermida, na face ocidental da serra, com relevo ligeiramente ondulado e próximo de uma abrupta elevação revestida de mata (Fig. 2). A segunda (área II) localizava-se em um pasto da Fazenda Recreio, na face oriental da serra, de relevo fortemente ondulado e que também se limitava com mata (Fig. 3). Estas áreas foram escolhidas devido à facilidade de acesso e à presença de vários mandacarus. Algumas observações foram feitas nos afloramentos rochosos da mata da Fazenda Ermida, porém, devido às dificuldades para a locomoção naqueles locais, poucos dados foram aí coletados. Além dessas áreas na Serra do Japi, algumas observações sobre a biologia floral desse mandacaru foram feitas na Estação Ecológica do Taim, RS ( $32^{\circ}50'S$  e  $52^{\circ}26'WG$ ).

#### 3.2. Registros sobre as flores

Em cada uma das áreas foram selecionados e marcados 10 indivíduos de tamanhos diferentes, visando ao seu estudo fenológico. Na época da floração, vários botões foram marcados em cada mandacaru, com etiquetas plásticas numeradas e presas por um alfinete ao caule, próximas do botão. O comprimento dos botões era obtido por medição direta ou, quando situados no ápice da planta, por comparação visual à distância. Os estádios de desenvolvimento dos botões, do brotamento à abertura das flores, foram agrupados em quatro

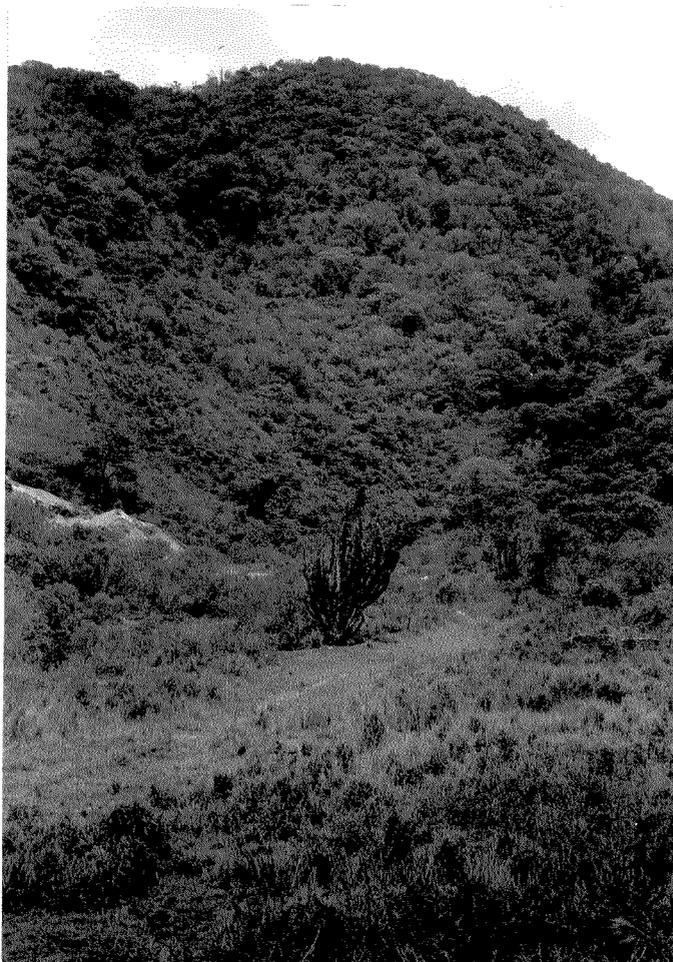


Fig. 2. Vista geral da área I (Fazenda Ermida), vendo-se em primeiro plano , no centro, um indivíduo de Cereus peruvianus.



Fig. 3. Vista geral da área II (Fazenda Recreio). Note alguns indivíduos de Cereus peruvianus isolados no pasto.

classes de tamanho: classe I (até 5 cm), classe II (5 a 10cm), classe III (10 a 15 cm) e classe IV (mais de 15 cm).

Durante as excursões ao campo (diurnas e noturnas) era anotada, quando possível, a quantidade de botões e flores abertas. A estrutura, odor, ântese, localização e duração das flores foram registrados *in situ*. Para determinar-se o volume e a concentração do néctar, algumas flores foram coletadas antes da abertura e levadas para o laboratório. Após a ântese, as flores foram, então, seccionadas longitudinalmente para expor a câmara nectárfica. O volume de néctar foi medido com o auxílio de uma micro-seringa graduada em  $\mu\text{l}$  (com capacidade para 50  $\mu\text{l}$ ) e a concentração de açúcares, com um refratômetro de bolso Atago N1 (0 a 32%). Nas flores em que a concentração do néctar excedia a capacidade de leitura do refratômetro, as medidas foram feitas após diluição do néctar em água destilada, na proporção de 1:1.

Numa ocasião, uma flor artificial foi fixada ao cladódio de uma planta, a aproximadamente 2m de distância da única flor aberta naquela noite, para tentar verificar algumas das características da flor, atrativas aos visitantes. Esse modelo consistia de um cone oco de plástico, de 15 cm de comprimento e 5 cm de diâmetro na base, com tiras estreitas de cartolina branca coladas em torno da base e dobradas para trás. No interior do cone foi colocado um chumaço de algodão, embebido em solução açucarada com 30% de concentração.

### 3.3. Experimentos de polinização

O sistema de reprodução da espécie foi estudado por meio dos seguintes experimentos de polinização: controle, auto-polinização e polinização cruzada. Os botões destinados ao controle eram ensacados com papel impermeável algumas horas ou momentos antes de abrir, permanecendo encobertos até o fim do experimento, alguns dias após. Nos botões utilizados para auto-polinização, o tratamento inicial era o mesmo utilizado para o controle, porém,

após a ântese, as flores eram descobertas temporariamente e os estames eram esfregados sobre as superfícies estigmáticas da própria flor. Em seguida, os demais estames eram retirados com uma tesoura e a flor era ensacada novamente, a fim de impedir qualquer contato posterior com visitantes. Técnica semelhante foi aplicada às flores destinadas à polinização cruzada; entretanto cada flor recebia pólen procedente de flores diferentes, podendo ser da mesma ou de outra planta. Outras flores foram ensacadas apenas depois de serem visitadas por insetos, para verificar o efeito das visitas daqueles organismos na sua polinização. Todas as flores utilizadas nesses experimentos eram etiquetadas para identificação posterior, sendo os resultados colhidos nas excursões subseqüentes.

#### 3.4. Observação, coleta e identificação dos visitantes das flores

Foram também registrados os animais que visitavam as flores, tanto durante o dia como à noite. O comportamento desses animais nas flores foi observado diretamente, sendo que, à noite, as observações foram feitas de preferência sob condições locais de luminosidade (lunar ou reflexo da iluminação urbana nas nuvens mais baixas), restringindo-se o uso de lanternas de pilha para não induzir alterações no comportamento dos visitantes. Para uma análise mais detalhada do comportamento, foram tomadas várias fotografias com auxílio de flash eletrônico. A frequência de visitas dos esfingídeos aos cactos (definindo por visita a um cacto, o período contínuo de tempo que um esfingídeo permanece na planta, em contato ou não com as flores), foi obtida em diferentes sessões de observação, realizadas em noites não consecutivas. Cada sessão de observação corresponde à observação contínua de um cacto durante 60 min, num determinado período da noite (Ex. 19:00-20:00; 20:00-21:00, etc). Durante essas sessões eram registradas todas as visitas de esfingídeos à planta. Para verificar em que período da noite as visitas eram,

proporcionalmente, mais frequentes, o total de visitas obtido nas diversas sessões de observação de um determinado período foi dividido pelo número de sessões desse período.

Alguns espécimes de visitantes foram capturados com auxílio de puçá, frasco de captura ou pinça, para identificação, análise morfológica e localização de pólen no corpo. Alguns daqueles indivíduos (esfingídeos) foram marcados com tinta especial e soltos novamente, a fim de facilitar seu reconhecimento numa possível recaptura. Parte dos insetos coletados foi colocada em álcool 70%, sendo o restante fixado a seco. A identificação do material coletado foi feita com a ajuda dos seguintes pesquisadores: Dr. Sérgio A. Vanin (coleópteros), Dr. Keith S. Brown Jr. (esfingídeos) e Profa. Helena C. de Moraes (formigas). Espécimes-testemunhos foram depositados no Departamento de Zoologia da UNICAMP.

### 3.5. Registros sobre os frutos

O desenvolvimento dos frutos foi acompanhado durante as excursões ao campo. No período de setembro de 1981 a fevereiro de 1982, foi estimada a produção de frutos para algumas plantas da área I. O rompimento da parede dos frutos, durante o amadurecimento, foi documentado in situ. Alguns frutos maduros foram coletados para análise morfológica, pesagem e medidas de suas partes. O peso fresco total dos frutos e o peso da polpa com as sementes foram obtidos em balança graduada em 10g. A concentração de açúcares da polpa foi determinada com auxílio de refratômetro. As sementes foram separadas da polpa por meio de sucessivas lavagens em água e, depois de secas à temperatura ambiente, foram pesadas em balança analítica graduada em 10 µg. Em seguida, as sementes foram divididas em dois lotes, colocadas em placa de Petri com papel de filtro embebido em água destilada e submetidas a dois testes de germinação. Um dos lotes foi colocado para germinar em câmara de germinação a 25°C sob luz constante; enquanto o outro foi colocado em outra câmara à mesma temperatura, porém no escuro.

### 3.6. Observação, coleta e identificação dos visitantes dos frutos

Os animais que visitavam os frutos foram observados visualmente, a olho desarmado ou com auxílio de binóculo 7 x 35mm, em dias não consecutivos de janeiro, em 1980 e 1981. Fora desse período, outros visitantes foram casualmente observados, durante as diversas excursões à Serra do Japi. Algumas plantas com frutos maduros das áreas I e II, situadas próximas de trechos de mata e capoeira, foram observadas durante a manhã e à tarde, registrando-se nestes períodos todas as espécies de aves que visitavam os frutos, bem como o número e duração das visitas de alimentação e o comportamento alimentar de cada espécie. Define-se por visita de alimentação o período contínuo de tempo em que uma ave permanece num determinado fruto, retirando dele polpa ou sementes. A frequência dessas visitas foi calculada dividindo-se o número total de visitas de cada espécie de ave pela soma das horas de observações em todas as plantas, considerando-se como unidade de observação a "hora-planta" (hp), ou seja, a observação de uma planta durante 60 min. O número de cactos observados em cada período variou de um a três, dependendo da posição e do campo de visão do observador.

Todas as aves foram identificadas no campo, sem necessidade de captura. A nomenclatura utilizada e a descrição morfológica são dadas em Schausensee (1970). Quatro espécimes de aves foram capturados com redes de nylon ("mist nets") e mantidos temporariamente em pequenos sacos de pano com boca de barbante corrediço, por tempo suficiente para que pudessem defecar. Após isto, suas fezes eram examinadas à procura de sementes de mandacaru. Um espécime foi morto imediatamente após a captura em rede, para exame do conteúdo do tubo digestivo, sendo depois taxidermizado e depositado na coleção de aves do Departamento de Zoologia da UNICAMP (ZUEC nº 0941). As sementes obtidas a partir do material fecal depositado nos sacos, bem como as recolhidas

das fezes aderidas à superfície das folhas de um pequeno trecho de vegetação, foram colocadas para germinar sob condições de luz e temperatura ambientes. Problemas técnicos impediram que parte dessas sementes fosse colocada nas câmaras de germinação.

Alguns insetos observados nos frutos foram coletados com frasco de captura, esterizados e fixados a seco para identificação.

### 3.7. Herborização e identificação do material botânico

Uma parte do material botânico coletado na Serra do Japi foi fixada em álcool 50%, sendo a outra herborizada e depositada no herbário do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais da UNICAMP (UEC nº 15193, 22579, 22580, 24139, 25870). Não foi possível coletar material na Estação Ecológica do Taim. A identificação do mandacaru segue o sistema de classificação adotado por Britton & Rose (1963) e a nomenclatura descritiva baseia-se em Barroso (1978). Todos os desenhos e ilustrações deste trabalho foram feitos a partir de fotografias ou de material fixado, com auxílio de câmara clara.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Descrição da planta

Cereus peruvianus Miller é espécie de porte arbóreo, atingindo, em média, 4 a 5m de altura, embora plantas com até 7m possam ser encontradas na área de estudo. O caule é colunar, com ramificações candelabroiformes. Ao longo do seu comprimento, os ramos são divididos por constrições, que formam segmentos distintos chamados artículos ou cladódios, cujo comprimento varia de 50 a 60 cm. Em seção transversal, os cladódios medem aproximadamente 10 a 20 cm de diâmetro e possuem quatro a nove expansões radiais, chamadas ângulos ou costelas. No vértice longitudinal desses ângulos, situam-se pontuações salientes de, aproximadamente, 1 cm de diâmetro chamadas aréolas, que são estruturas responsáveis pela formação de ramos novos, espinhos e flores. Em C. peruvianus, espinhos e flores originam-se da mesma aréola. Nos ramos das plantas jovens (indivíduos com até 2m de altura), a maioria das aréolas contém espinhos, geralmente em número de seis, medindo 1 a 3 cm de comprimento, de cor amarelada e relativamente flexíveis. Nas plantas adultas, os ramos mais próximos do solo possuem aréolas com espinhos escuros e rígidos; nos ramos apicais há normalmente uma redução no número e comprimento dos espinhos nas aréolas. As flores geralmente surgem de aréolas inermes, embora também possam ser encontradas em aréolas com espinhos. A coloração geral da planta é glauca, devido à presença de cera na cutícula.

As flores são solitárias, sésseis, actinomorfas e hermafroditas. O hipanto é glabro, de cor verde, sendo formado por um tubo de aproximadamente 150mm de comprimento e 15mm de diâmetro externo (Fig. 4A). O perianto é infundibuliforme e consiste de vários segmentos concentricamente dispostos, possuindo, quando a flor está aberta, um diâmetro de, aproximadamente, 200mm (Fig. 4A). Aqueles segmentos variam na forma, dimensões, textura e cor. Os mais

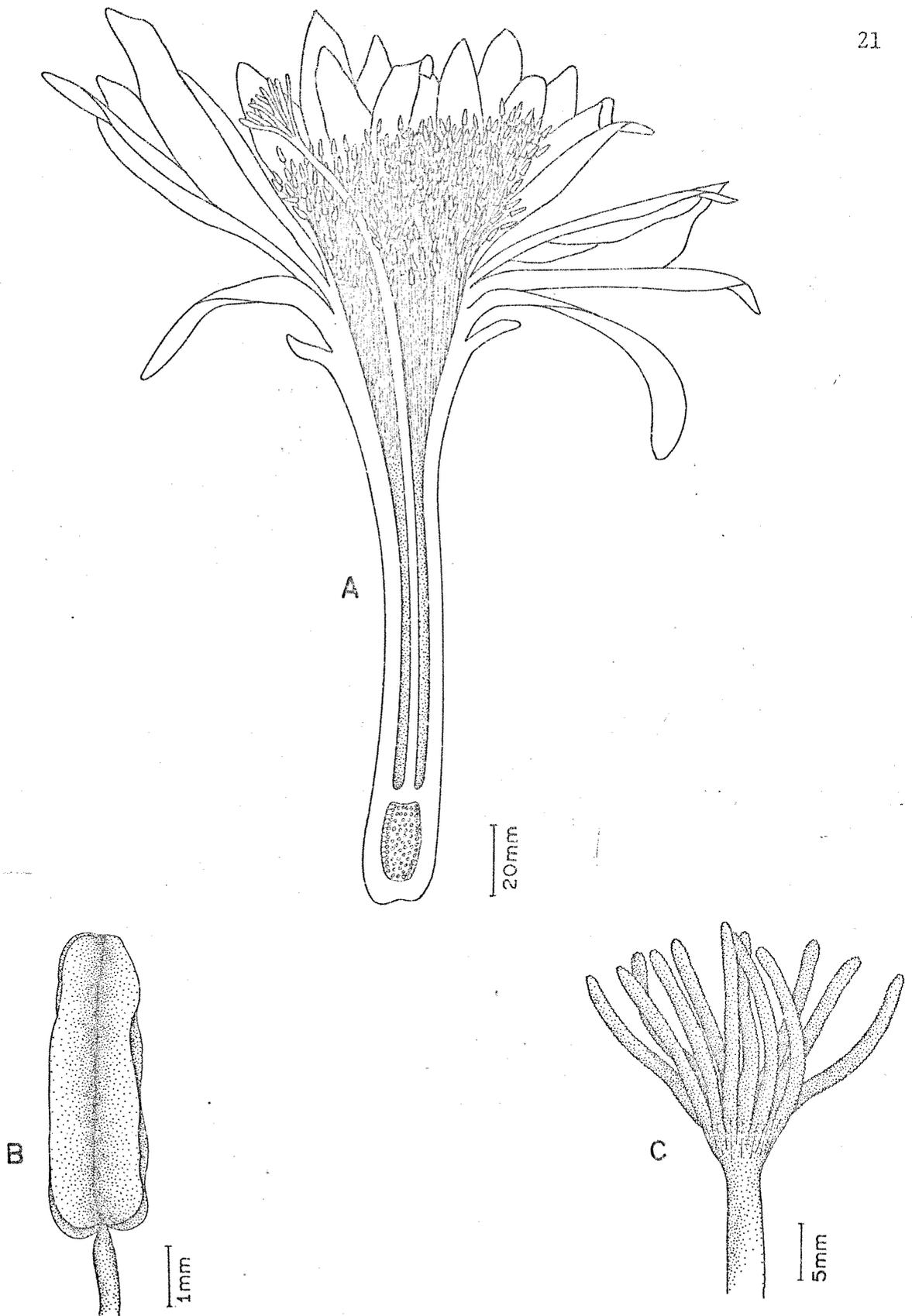


Fig. 4. Flor de Cereus peruvianus. A. Corte longitudinal mediano mostrando a posição do estigma em relação aos numerosos estames. B. Antera após a deiscência (note o afilamento da região do ligamento). C. Es tigma mostrando as expansões digitiformes.

externos são calicinos e equivalem às escamas que recobriam o botão floral . Possuem forma oboval, com ápice obtuso e base pouco individualizada , medem 30 a 40 mm de comprimento e 25 mm de largura, sua textura é carnosa e a cor é verde no centro e marrom-avermelhada nas margens. Os segmentos intermediários têm forma elíptico-alongada e ápice oblongo, medem 70 mm de comprimento e 20 mm de largura, são delgados, sendo que a cor verde desaparece gradativamente, predominando um róseo escuro, que se torna cada vez mais claro nos segmentos subsequentes. Os segmentos internos têm basicamente a mesma forma e dimensões dos intermediários, porém são membranáceos, petalóides e esbranquiçados. O comprimento total da flor aberta é de aproximadamente 220 mm.

O androceu é constituído de, aproximadamente, 600 estames. Os filetes são filiformes, medem 50 mm de comprimento e estão inseridos ao longo de uma faixa circular de, aproximadamente, 30 mm de largura, na porção superior da parede interna do hipanto (Fig. 4 A). Conforme a altura em que se inserem nesta faixa, os estames são denominados de basais, medianos e apicais, não havendo diferenciação morfológica entre esses tipos. As anteras são basifixas, biloculares, de deiscência longitudinal e medem 5 mm de comprimento e 1 mm de largura (Fig. 4 B). A ligação do filete ao conectivo é relativamente afilada, o que confere às anteras certa mobilidade. O pólen é abundante , relativamente seco, de aspecto pulverulento e, ao estereomicroscópio, a exina apresenta-se lisa. Tanto os filetes como as anteras e o pólen possuem coloração branco-amarelada.

O gineceu é constituído de um ovário ínfero, um estilete longo e um estigma com expansões digitiformes (Fig. 4 A). O ovário é multicarpelado, unilocular, com numerosos óvulos dispostos numa placenta parietal. O estilete é verde-amarelado e mede, aproximadamente, 150 mm de comprimento e 3 mm de diâmetro. O estigma possui de 12 a 14 expansões digitiformes de cor branco-amarelada, de superfície papilosa, medindo cada uma cerca de 20 a 25 mm de comprimento (Fig. 4 C).

Os frutos são bagas carnosas, oblongas, glabras, indeiscentes, medindo cerca de 90 mm de comprimento e 60 mm de diâmetro (Fig. 5). A parede do fruto possui, aproximadamente, 6 mm de espessura. As cores dos frutos são variadas, podendo encontrar-se desde frutos com coloração homogênea (amarelo ou laranja), até os que possuem uma combinação de duas ou três cores (verde e amarelo; verde e laranja; verde, amarelo e laranja; verde, laranja e vermelho-coral). A polpa origina-se do desenvolvimento da placenta, é consistente, branca, adocicada e contém numerosas (cerca de 2000) sementes pretas, reniformes, medindo 3 mm de comprimento e 2 mm de largura.

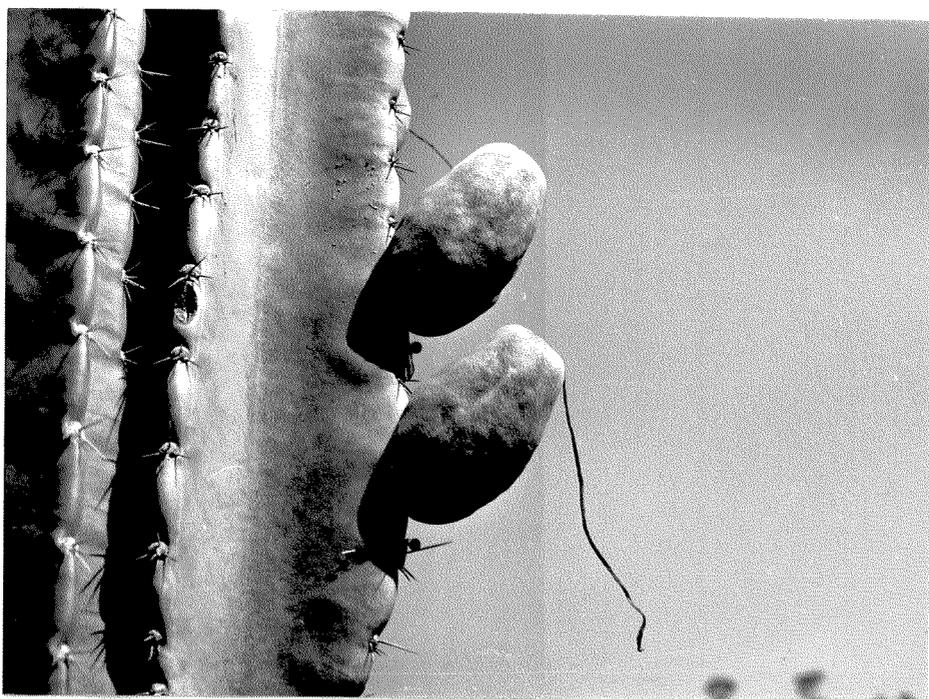


Fig. 5. Frutos de Cereus peruvianus durante o processo de maturação. Note o estilete seco e persistente pendendo do polo apical de um dos frutos.

#### 4.2. Habitat e distribuição

Na Serra do Japi, esta cactácea é encontrada, principalmente, em dois tipos de ambiente: na mata úmida de encosta e nos campos e pastos. No interior da mata de encosta os cactos são geralmente encontrados nos afloramentos rochosos, onde a luz é mais abundante devido à ausência de árvores de grande porte. Aí agrupam-se vários indivíduos, cujas raízes se fixam nas fendas do substrato rochoso, onde ocorre intensa deposição de detritos. Oustros indivíduos situam-se em locais sombreados pela copa das árvores, distinguindo-se pela cor mais escura dos cladódios e maior altura em relação aos indivíduos dos afloramentos rochosos. Nos campos e pastos, os cactos são numerosos e podem ser encontrados isolados ou agrupados (Fig. 3).

No Estado de São Paulo, além da sua ocorrência na Serra do Japi, C. peruvianus foi observado ao longo da rodovia SP-300, nas proximidades de Salto e Itu, em campos com numerosos blocos de granito ("mares de pedra" apud Ab'Sáber, 1970), e nos afloramentos rochosos de certos trechos da rodovia SP-65, entre Campinas e Itatiba. No Estado do Rio Grande do Sul, esta espécie foi observada na Estação Ecológica do Taím, no município de Rio Grande, na borda de capões de mata situados em campos de gramíneas e ciperáceas.

#### 4.3. Biologia floral

Na Serra do Japi, a floração de Cereus peruvianus inicia-se em meados de setembro, na transição da estação seca com a chuvosa, e estende-se até dezembro. A Figura 6 apresenta os estádios fenológicos de três indivíduos na área I, durante dois ciclos reprodutivos. Os cactos observados na área II e na mata também floresceram na mesma época.

Os botões, ao surgirem nas aréolas, possuem, inicialmente, a forma de uma pequena protuberância esférica recoberta de escamas. Após um ou dois dias de desenvolvimento, o primórdio do hipanto evidencia-se na base da



porção esférica. Com o alongamento, o ápice do botão torna-se cada vez mais cônico, mantendo esta forma até o momento da ântese. A duração da pré-ântese (tempo decorrido desde o surgimento do botão até a ântese) variou de 10 a 23 dias, com uma duração média de 15,5 dias em 32 botões. A produção de botões é mais intensa em outubro, diminuindo em novembro, para novamente aumentar em dezembro, nesse mês, porém, com menor intensidade. A produção de botões é, portanto, contínua de setembro a dezembro, mas diferenciada em duas fases de maior atividade. Em algumas plantas foi observado um segundo período de produção de botões em janeiro e fevereiro, após um intervalo sem botões. Entretanto, isto verificou-se apenas em certos cactos muito desenvolvidos (com mais de 5 m de altura), que produziram, naquela ocasião, cerca de 20% dos botões produzidos no período de setembro a dezembro. A produção de botões variou em função do desenvolvimento da planta. Um cacto com 6 m de altura e várias ramificações, produziu, aproximadamente, 1000 botões no ciclo reprodutivo de 1981, enquanto que outros entre 2 e 3 m de altura, com poucas ramificações, produziram 10 a 40 botões no mesmo período. Em todas as plantas foi observado que a maior parte dos botões surgiu de aréolas que estavam voltadas para o quadrante NW.

Em todas as plantas observadas nas duas áreas de estudo, o máximo de floração (maior quantidade de flores abertas por noite) ocorreu entre meados de outubro e novembro. Como exemplo desse padrão fenológico, a Figura 7 mostra a produção de flores na maior planta encontrada na área I (aproximadamente, 6 m de altura), no período de outubro a novembro de 1981.

As flores começaram a abrir durante o crepúsculo, geralmente entre 18:00 e 18:30 h, embora em alguns indivíduos tenha sido observada a ântese por volta de 20:30 h. A ântese iniciou-se com o afastamento das extremidades dos segmentos internos do perianto, formando uma abertura no centro, cujo diâmetro aumentou progressivamente. A deiscência das anteras ocorreu, aproximadamente, uma hora antes da abertura da flor, conforme foi observado em

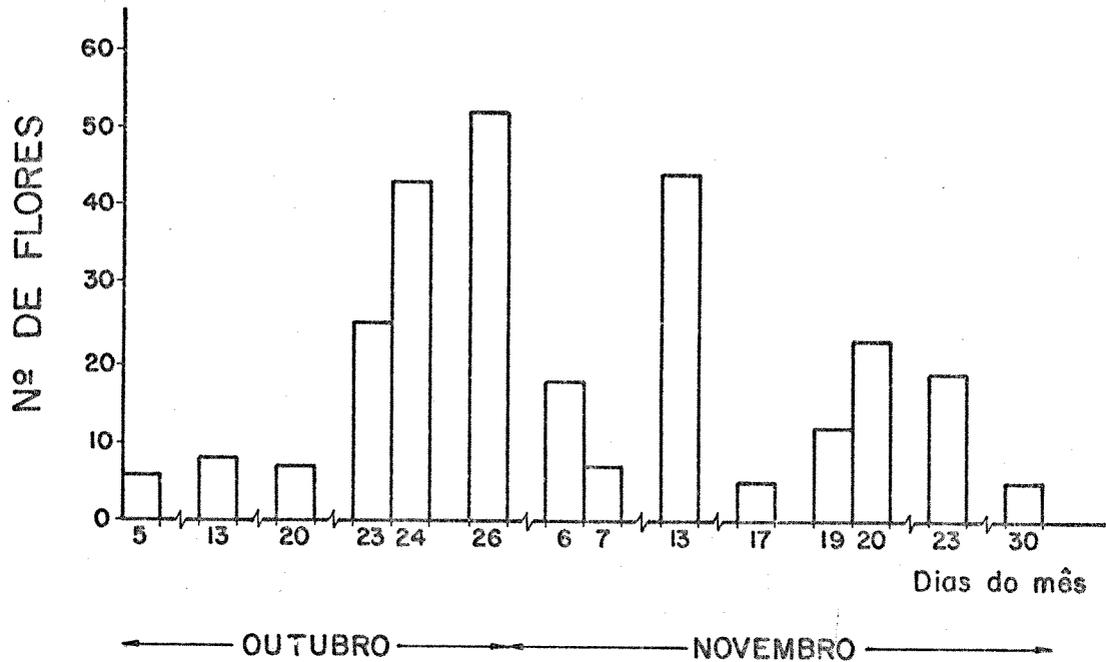


Fig. 7. Número de flores abertas por noite em um indivíduo de *Cereus peruvianus* com 6 m de altura, localizado na área I, durante alguns dias de outubro e novembro de 1981 (obs: não houve coleta de dados nos demais dias).

cortes longitudinais de botões. Portanto, quando as flores abriam, as anteras já estavam com o pólen exposto. Durante o afastamento dos segmentos do perianto, o estigma estava deslocado lateral ou superiormente em relação ao eixo central da flor, situando-se próximo às anteras do semi-círculo superior do perianto. O estigma não entrava em contato com as anteras, pois a distância entre ambos era cerca de 20 mm. As expansões digitiformes do estigma podiam

estar retorcidas, entrelaçadas ou justapostas entre si. Após um período de 40 a 90 min, as flores estavam totalmente abertas, com os segmentos externos do perianto rebatidos para trás, ao passo que os segmentos intermediários e internos permaneciam quase perpendiculares ao eixo da flor.

Na Serra do Japi, o vento sopra frequentemente do sul e sudeste e a sua intensidade pode afetar a duração da ântese. Quando o vento é forte e frontal à flor, os segmentos do perianto afastam-se mais rapidamente. Neste caso, praticamente todo pólen das antenas é retirado pelo vento em aproximadamente uma hora após o início da ântese.

O estigma não altera a sua posição nas três primeiras horas após a ântese. A partir deste período, o estilete inicia um movimento descendente, deslocando o estigma para o centro da flor (Fig. 8), o que ocorre aproximadamente por volta das 24:00 h. Quando o estigma passa a ocupar esta posição, verifica-se que a sua superfície estigmática está um pouco úmida, o que pode ser percebido pelo tato, e que as expansões digitiformes acham-se ligeiramente separadas entre si. O estigma continua deslocando-se gradativamente para baixo, pendendo sobre as anteras do semi-círculo inferior do perianto. Ao amanhecer, por volta de 05:00 h, o estilete está prostrado sobre estas anteras.

Ao iniciar-se a ântese, o néctar já está presente no interior do hipanto. O tecido responsável pela produção de néctar localiza-se desde a linha de inserção dos estames basais até o fundo do hipanto. O néctar é secretado sob a forma de gotículas, cujo diâmetro varia de 0,5 a 3,0 mm (Fig. 9). As gotículas distribuem-se de modo quase uniforme pela superfície interior do hipanto, sendo também encontradas na superfície do estilete, provavelmente devido ao contato deste com a parede do hipanto, durante os movimentos da flor causados pelo vento ou visitantes.

A concentração de açúcares no néctar variou de 22,0 a 36,0% com um valor médio de 27,7% em 12 flores, examinadas entre 20:00 e 24:00h. A



Fig. 8. Vista lateral da flor Cereus peruvianus, mostrando a posição do estigma em relação aos elementos do perianto (fotografia feita por volta de 24:00 h).



Fig. 9. Corte longitudinal mediano do hipanto da flor de Cereus peruvianus, mostrando as gotículas de nêctar ao longo da superfície interna da câmara nectarífera e do estilete.

Tabela III apresenta os volumes de néctar obtidos em flores coletadas de uma única planta. Algumas destas flores continuaram a produzir néctar mesmo após a retirada do volume produzido até às 24:00 h, observando-se também um ligeiro aumento na concentração de açúcares deste néctar. Outras flores, coletadas já em fase de murchamento (aproximadamente 15 horas após a ântese), ainda possuíam néctar no interior do hipanto.

Tabela III. Volume ( $\mu\text{l}$ ) de néctar produzido em seis flores de uma única planta de *C. peruvianus*, coletadas 30 min antes da ântese.

FLOR	5 h após a ântese	15 h após a ântese	VOLUME FINAL
I	87	50	137
II	70	30	100
III	125	—	$\geq 125$
IV	—	65	65
V	—	160	160
VI	—	155	155

$\bar{x} = 123,6 \mu\text{l}$  por flor.

Logo após o início da ântese, a flor exala um odor suave e característico, semelhante ao cheiro de verdura fresca (por exemplo, couve-flor), considerado por algumas pessoas como levemente desagradável. O odor é perceptivelmente mais forte nos segmentos petalóides do perianto e, embora diminua de intensidade ao amanhecer, persiste na flor por mais de 24 h após o início da ântese.

À medida que o pólen vai sendo retirado das anteras, seja pelo vento ou pelos visitantes, estas tornam-se escuras. Nessas condições, por volta de 05:00 h, todas as flores apresentam as anteras escuras, estilete prostrado e segmentos do perianto em início de murchamento. A partir daí, os

segmentos do semi-círculo superior do perianto começam a pender sobre os do semi-círculo inferior. A flor apenas se fecha totalmente cerca de 24 horas após a ântese. Os segmentos do perianto tornam-se, então, cada vez mais escuros, enquanto murcham. Se a flor não é polinizada durante o período receptivo, o murchamento prossegue por mais dois ou três dias, ocorrendo, então, a abscisão da flor na região de inserção do ovário à aréola. Algumas vezes pode ocorrer que só o hipanto se desprenda do ovário. Neste caso, o ovário ainda permanece ligado à aréola, com o estilete pendente na outra extremidade. Esta situação, entretanto, dura apenas mais um ou dois dias, caindo em seguida o ovário, já em início de decomposição.

#### 4.4. Sistema de reprodução

Os experimentos de polinização, realizados ao longo dos dois ciclos reprodutivos, demonstraram que o sistema de reprodução de C. peruvianus é predominantemente xenogâmico (Tabela IV). Nos experimentos de polinização cruzada xenogâmica, houve formação de fruto independentemente do horário em que foi feita a polinização manual (Tabela V).

#### 4.5. Visitantes da flor

Desde o início da ântese até a queda do hipanto, a flor de Cereus peruvianus pode receber vários visitantes. No presente estudo foram consideradas apenas as espécies de visitantes observadas e/ou coletadas durante o período em que a flor se achava receptiva (Tabela VI). Desses animais, apenas três grupos foram analisados mais detalhadamente: esfingídeos, coleópteros e abelhas.

Tabela IV. Resultados da polinização experimental em flores de C. peruvianus

PROCEDIMENTO	Nº de flores tratadas	Nº de frutos formados	% de sucesso
controle (ensacados)	40	0	0
autogamia (pólen da mesma flor)	40	3	7,5
geitonogamia (pólen da mesma planta)	18	0	0
xenogamia (pólen de plantas diferentes)	40	28	70,0

Tabela V. Relação entre o horário da polinização cruzada xenogâmica manual das flores e produção de frutos em C. peruvianus

HORÁRIO	Nº de flores	Nº de frutos	% de sucesso
18:00 - 21:30	28	21	75,0
21:30 - 24:00	7	4	57,1
24:00 - 03:00	5	3	60,0

Tabela VI. Visitantes das flores de C. peruvianus, observados durante o período de receptividade da flor (18:00 às 05:00 h).

ORDEM	FAMÍLIA	ESPÉCIE
Coleoptera	Nitidulidae	não identificada
	Oedemeridae	<u>Oxacis</u> sp
	Scarabaeidae	<u>Cyclocephala melanocephala</u>
Lepidoptera	Sphingidae	<u>Agrius cingulatus</u>
		<u>Manduca rustica</u>
	Noctuidae	não identificada
Hymenoptera	Formicidae	<u>Camponotus lespei</u>
	Apidae	não identificada (mamangava)
		<u>Trigona spinipes</u>
		<u>Apis mellifera</u>
Anura	Hylidae	<u>Hyla pulchella</u>

#### 4.5.1. Esfingídeos

As duas espécies de esfingídeos, observadas em visita às flores de C. peruvianus, possuem padrões morfológicos e comportamentais muito semelhantes, conforme são descritos a seguir.

Agrius cingulatus (Fabricius, 1775) mede, aproximadamente, 50 mm de comprimento e 100 mm de envergadura. A probóscide, quando totalmente distendida, atinge, aproximadamente, 110 mm de comprimento. Os pêlos do corpo são mais densamente dispostos na cabeça e ao longo do tórax e abdômen. A coloração geral das asas anteriores é castanha-acinzentada, com faixas escuras e claras, mais ou menos difusas. As asas posteriores são rosadas na sua porção proximal, tendendo ao cinzento na porção distal, com três faixas trans

versais escuras. O abdômen possui pares dorso-laterais de manchas rosadas, alternados com pares de manchas negras, em quase toda a sua extensão.

Manduca rustica (Fabricius, 1775) tem porte ligeiramente mais avançado que A. cingulatus. Mede aproximadamente 55 mm de comprimento e 120 mm de envergadura. A probóscide distendida mede cerca de 120 mm de comprimento. Os tufo de pêlos no corpo distribuem-se de modo semelhante ao de A. cingulatus. A cor de fundo das asas anteriores e posteriores é castanha-escura, com faixas claras, difusas. Os pares de manchas alternadas do abdômen são amarelos e negros.

Durante as observações de campo, à noite, o reconhecimento dos esfingídeos foi feito, quando possível, com base na velocidade dos batimentos das asas em vôo, pois A. cingulatus possui batimentos de asas mais rápidos que M. rustica, o que ocasiona diferenças às vezes perceptíveis no seu comportamento de aproximação à flor.

As visitas desses esfingídeos às flores de C. peruvianus iniciaram-se por volta de 19:30 h e estenderam-se até às 03:00 h. Em certas ocasiões, devido às dificuldades para distinguir as espécies entre si, as frequências de visitas de esfingídeos a alguns cactos mais altos foram tomadas em conjunto para ambas as espécies. Os esfingídeos geralmente foram mais ativos entre 20:00 e 23:00 h, não se observando visitas após as 03:00 h (Fig. 10). Em nenhuma ocasião foi registrada a visita de A. cingulatus após as 23:00 h, ao passo que as visitas de M. rustica foram observadas em todos os horários entre 19:00 e 03:00 h. Aparentemente, não houve relação entre o número de visitas de esfingídeos e as condições atmosféricas nos períodos de observação (lunar, vento, umidade do ar, temperatura), embora não fossem obtidos dados precisos sobre a influência desses fatores. O comportamento alimentar das espécies de esfingídeos estudadas consistiu basicamente dos padrões descritos a seguir.

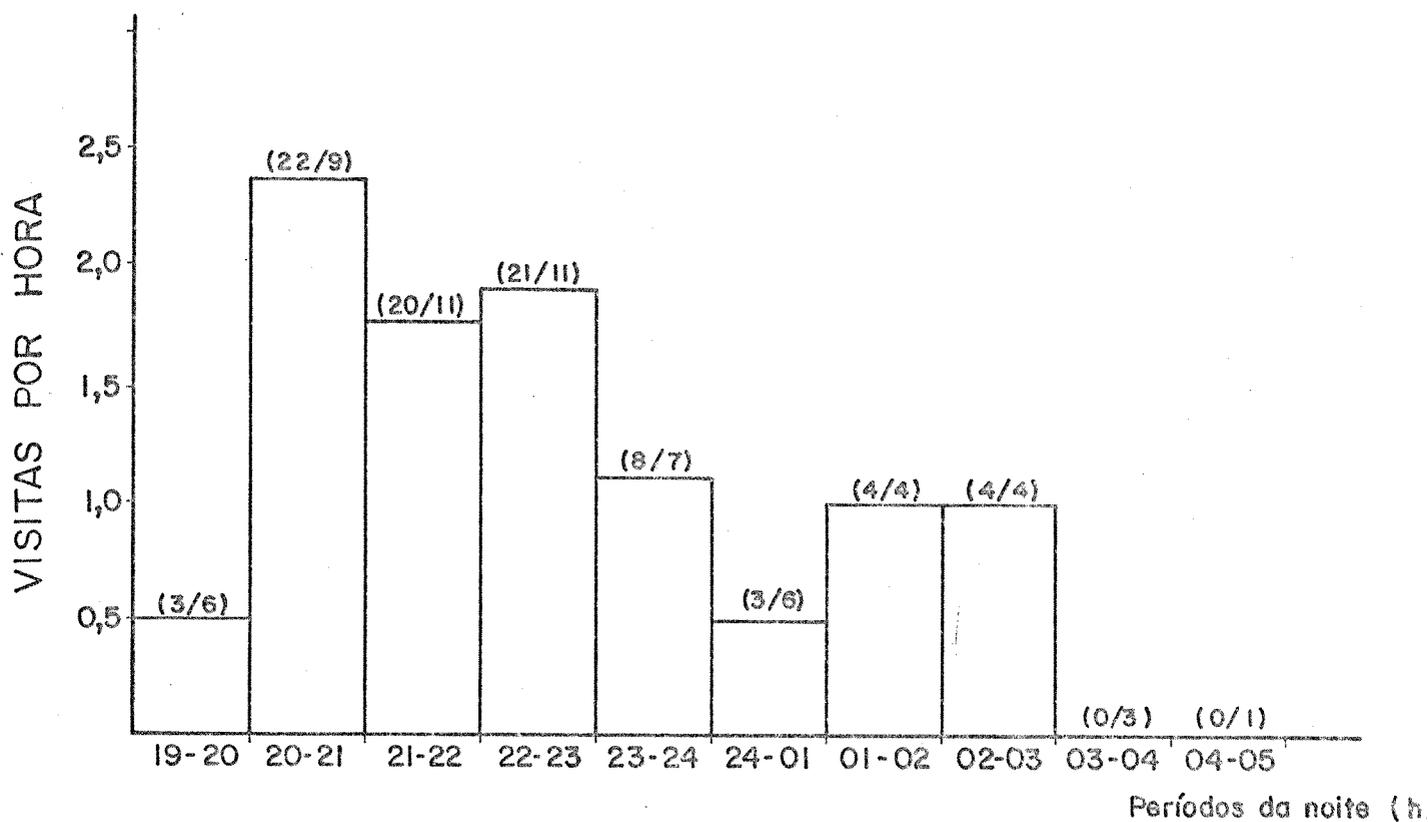


Fig. 10. Freqüência de visitas de esfingídeos a plantas de C. peruvianus, em diversos períodos da noite (os números entre parênteses acima de cada barra indicam: o total de visitas registrado no período/ o número de sessões de observação realizadas no período).

Ao aproximar-se de uma flor, o esfingídeo já estava com a probóscide distendida. O contato com a flor deu-se, então, de três maneiras, que foram etologicamente categorizadas como visita de adejo, visita de pouso e visita de penetração.

Visita de adejo: O esfingídeo inseria a probóscide na entrada do tubo floral, enquanto adejava defronte à flor, realizando curtos deslocamentos para frente e para trás. Nessa operação, o corpo da mariposa podia ou não tocar nos estames, dependendo da maior ou menor proximidade com a flor (Fig. 11). Este comportamento durava em média 1 a 5 s, após o que o esfingídeo podia retirar-se para outra flor, ou então afastar-se uns 50 cm para retornar à mesma flor, sempre com a probóscide distendida. Algumas vezes, ao abandonar a flor, o esfingídeo tocava nos estames e elementos petalóides com as asas.

Visita de pouso: O esfingídeo inseria a probóscide no hipanto e pousava nos estames, tocando nas anteras com o abdômen e as asas (Fig. 12). Dependendo da posição do estigma, este também entrava em contato com o corpo da mariposa. De modo geral, enquanto permanecia pousado na flor, o esfingídeo batia as asas numa frequência menor que a do vôo adejado da visita de adejo. Em apenas uma ocasião, o esfingídeo não bateu as asas durante este tipo de visita, quando pousou numa flor semi-aberta. A permanência do esfingídeo na flor, na visita de pouso, variou de 30 a 90 s.

Visita de penetração: A aproximação e o pouso do esfingídeo na flor eram semelhantes aos padrões observados nos outros dois tipos de visita. Porém, após o pouso sobre os estames, o esfingídeo caminhava em direção à entrada do tubo floral, erguendo e mantendo as asas unidas junto ao corpo. Em seguida penetrava no hipanto, ficando em contato com as anteras dos estames basais. Naquela posição, apenas a metade distal das asas anteriores permanecia fora do tubo (Fig. 13). Se o estigma estiver ocupando o centro do perianto, o esfingídeo pode pressioná-lo ligeiramente com o corpo, curvando o estilete durante a sua penetração no tubo. Visitas desse tipo duravam em média de 1 a 3 min.



Fig. 11. Visita de adejo de Manduca rustica a uma flor de Cereus peruvianus. O esfingídeo está adejando para frente e para trás diante da flor, com a probóscide distendida e parcialmente introduzida no tubo floral.



Fig. 12. Visita de pouso de Manduca rustica a uma flor de Cereus peruvianus. Note a relação do corpo do esfingídeo com os estames da flor (o estigma está oculto sob o corpo do esfingídeo). Neste momento a probóscide de M. rustica está inserida no tubo floral.



Fig. 13. Visita de penetração de Agrius cingulatus a uma flor de Cereus peruvianus. O esfingídeo penetra parcialmente no tubo floral, deixando visível apenas a porção distal das asas. No momento da fotografia (21:00 h) o estigma ainda estava deslocado para a periferia do perianto.

Esses três padrões de visita às flores foram observados ao longo de todos os períodos da noite, sendo a visita de adejo a mais usual, tanto em A. cingulatus como em M. rustica. A permanência dos esfingídeos em cada planta variou de 5 s a 10 min aproximadamente, porém não foi possível correlacionar a duração das visitas com o número de flores disponíveis nas plantas visitadas. Os esfingídeos visitaram um número variável de flores em cada planta, sem demonstrar preferência aparente por flores situadas em alturas determinadas na planta. Flores parcialmente abertas também podiam ser visitadas (Fig. 11). Nas visitas de adejo, um esfingídeo podia visitar até cinco vezes consecutivas uma mesma flor, mesmo havendo várias flores disponíveis na planta. Em apenas quatro ocasiões foram observados dois esfingídeos visitando simultaneamente as flores de uma única planta. Quando iluminado com luz de lanterna, o esfingídeo abandona a planta, a não ser que esteja no interior do tubo floral (visita de penetração).

Por ocasião do experimento com a flor artificial, durante 90 min de observação foram registradas duas visitas de esfingídeos à planta observada. Na primeira visita, o esfingídeo permaneceu próximo à planta por 15 s, visitando tanto a flor natural como a artificial (visita de adejo). Na segunda visita, o esfingídeo aproximou-se apenas da flor natural, abandonando em seguida a planta.

Ao todo, seis indivíduos de Manduca rustica foram capturados durante o trabalho, sendo dois desses guardados e quatro apenas examinados, marcados e liberados no campo. No laboratório, constatou-se a presença de grãos de pólen espalhados principalmente sobre a cabeça, probóscide e abdômen de ambas as mariposas. No campo, à luz de lanterna, não foi possível observar grãos de pólen aderidos ao corpo dos insetos capturados, mas, esfregando-se estames previamente destados, sobre várias partes do corpo, percebeu-se que o pólen aderiu a elas com facilidade. Nenhum esfingídeo marcado e liberado no campo foi visto novamente visitando flores nas observações

subseqüentes, tanto na noite da marcação como nas seguintes. Numa noite, após a captura e retenção de um indivíduo de M. rustica, outro esfingídeo desta mesma espécie visitou a planta em observação, 20 min após a coleta do primeiro.

Além dos esfingídeos, outras mariposas pequenas (provavelmente da família Noctuidae) foram observadas nas flores de Cereus peruvianus, porém, as visitas destes insetos eram pouco frequentes e consistiam apenas no pouso sobre o hipanto ou sobre a superfície dos elementos calicinos do perianto. Não foi observado o contato daquelas mariposas com o estigma e os estames da flor.

#### 4.5.2. Coleópteros

A espécie Cyclocephala melanocephala (Scarabaeidae) foi encontrada na maioria das flores observadas neste trabalho. São coleópteros relativamente pequenos (aproximadamente 12 mm de comprimento), de protórax variando da cor amarela ao castanho-escuro e élitros amarelados. As flores de C. peruvianus foram visitadas por esses besouros sempre ao escurecer. A partir de 18:30 h (ou 19:00 h em dezembro), os escarabeídeos começaram a chegar à planta, encontrando as flores parcialmente abertas. Não foram observados besouros forçando a entrada nos botões. Geralmente pousavam nos elementos petalóides ou nos estames e, mais raramente, no estigma. No interior do perianto, a maioria dos escarabeídeos deslocava-se lentamente entre os filetes, ao passo que outros agarravam-se ao estilete e, às vezes, ao estigma, ou então penetravam no hipanto até a região de inserção dos estames basais, atingindo a porção superior da câmara nectarífera. O número de besouros encontrados por flor variou de 3 a 26. A presença desses besouros nas flores não impediu que estas fossem visitadas normalmente por esfingídeos, conforme se observou em, pelo menos, três ocasiões. Alguns pares de besouros

foram observados em cópula, na flor. Em flores com escarabeídeos presentes, seccionadas longitudinalmente, foram encontradas depressões côncavas de , aproximadamente, 2 mm de profundidade, na porção superior da parede interna do hipanto, indicando que os besouros tivessem se alimentado daquele tecido. Devido à falta de pilosidade nos besouros, poucos grãos de pólen ficavam aderidos ao seu corpo. Não foi possível observar se os besouros se deslocavam de uma flor para outra durante a noite. Um escarabeídeo foi encontrado no hipanto de uma flor murcha, aproximadamente 48 h após a ântese da flor.

Os coleópteros da família Nitidulidae foram encontrados entre os estames de apenas algumas flores, não tendo sido possível verificar quando e como lá chegaram. São muito pequenos, medindo uns 2 mm de comprimento.

Os coleópteros da família Oedemeridae (Oxacis sp) também são pequenos (aproximadamente 10 mm de comprimento) e poucos indivíduos foram encontrados em algumas flores, deslocando-se sobre os elementos petalóides.

#### 4.5.3. Abelhas

As visitas de Apis mellifera em Cereus peruvianus podem ser crepusculares ou matinais . Por volta de 17:45 h, as abelhas eram vistas voando em torno dos botões, que ainda estavam fechados. Algumas abelhas afastavam os ápices justapostos dos elementos internos do perianto, já visíveis em alguns botões, forçando a entrada do perianto. À medida que os botões iam abrindo, um maior número de abelhas conseguia penetrar no perianto (até 10 ou 12 indivíduos). As abelhas geralmente pousavam nos elementos petalóides, deslocando-se então para as anteras, ou pousavam diretamente nas anteras. Raramente pousavam no estigma. Em seguida, as abelhas passavam a coletar pólen, deslocando-se ativamente entre os estames. Durante os deslocamentos, as abelhas podiam às vezes tocar no estigma, que, naquele horário, encontrava-se no semi-círculo superior do perianto. Cada abelha podia

visitar mais de uma flor durante a coleta de pólen. Nas flores visitadas por muitas abelhas, as anteras se tornavam escuras e sem pólen antes que a flor abrisse totalmente. As abelhas começavam a abandonar as flores ao anoitecer, a partir das 18:30 h. Nas flores que abriam em dezembro, quando o fotoperíodo é mais longo, a retirada de pólen por abelhas prolongava-se até por volta de 19:00 h.

As visitas matinais de A. mellifera iniciavam-se por volta de 05:00 h e estendiam-se por mais algumas horas pela manhã. As abelhas coletavam o pólen restante na flor, tanto nas anteras como na superfície dos elementos petalóides. Em ambos os períodos de visita, A. mellifera demonstrou preferência pelas flores situadas nos ramos mais altos dos cactos.

As visitas de Trigona spinipes (irapuás) às flores de C. peruvianus eram menos frequentes que as de A. mellifera e ocorriam entre 17:00 e 18:00 h. As irapuás pousavam no botão ainda fechado e, utilizando as mandíbulas, faziam um orifício de, aproximadamente, 8 mm de diâmetro na região apical dos elementos medianos do perianto, por onde penetravam. A seguir, destruíam total ou parcialmente o estigma e coletavam pólen das anteras, que também podiam ser destruídas, abandonando depois o botão. Flores danificadas desta maneira por T. spinipes tiveram ântese normal. Em duas ocasiões, T. spinipes e A. mellifera foram observadas juntas, coletando pólen nas mesmas flores, por volta de 18:00 h. Em outra ocasião, às 08:30 h, várias irapuás foram observadas visitando flores em início de murchamento, coletando restos de pólen sobre as anteras e elementos petalóides.

As mamangavas (Hymenoptera, Apoidea) visitavam as flores a partir das 05:00 h. Indivíduos solitários pousavam nos elementos petalóides e anteras, coletando o pólen não retirado durante a noite. Mais de uma flor podia ser visitada em cada planta. Aparentemente, não havia preferência por flores situadas em alturas determinadas da planta, como ocorre em A. mellifera.

O resultado das visitas de esfingídeos, besouros escarabeídeos e abelhas a algumas flores de C. peruvianus, acha-se na Tabela VII.

Tabela VII. Resultados das visitas de esfingídeos, besouros escarabeídeos e abelhas a algumas flores de C. peruvianus, ensacadas em seguida à sua visita.

Visitante	Nº de flores	Nº de frutos	% de sucesso
<u>Manduca rustica</u>	2	1	50
<u>Cyclocephala melanocephala</u>	9	0	0
<u>Apis mellifera</u>	6	0	0

#### 4.5.4. Outros animais

Formigas do gênero Camponotus foram observadas em atividade no interior de algumas flores, andando sobre os elementos petalóides e os estames. Durante seus deslocamentos, raramente tocavam no estigma.

Numa única ocasião, na Estação Ecológica do Taim, duas pererecas (Hyla pulchella, Hylidae) foram observadas sobre os elementos calicinos do perianto de uma flor parcialmente aberta (uma delas pode ser vista na Fig. 11).

#### 4.6. Biologia da frutificação

Quando a flor era polinizada, a abscisão do hipanto ocorria dois ou três dias após a antese. Porém, o ovário persistia no cladódio, secando apenas o estilete, que podia ou não se desprender e cair.

A maturação do fruto estendeu-se por, aproximadamente, 70 dias e consiste no crescimento do ovário, que, gradativamente, adquire a forma

globosa. Durante a maturação o fruto permaneceu verde, começando a mudar de cor apenas uns quatro dias antes do rompimento da parede. Na maioria das plantas, os frutos eram amarelos ou alaranjados quando maduros, ao passo que, em algumas, frutos vermelhos ou coralinos podiam ser encontrados.

Ao completar-se a maturação, a parede do fruto rompia-se longitudinalmente em um dos lados, em geral na altura mediana do fruto, formando-se então uma pequena fenda, por onde já se podia observar a polpa. A fenda aumentava enquanto o rompimento da parede progredia em direção aos polos do fruto, provocando também a separação da massa de polpa. O rompimento ultrapassava o polo apical, porém não atingia o polo basal, dividindo incompletamente o fruto em duas partes. Algumas vezes, o rompimento da parede iniciava-se no polo apical, seguindo depois em direção ao polo basal do fruto. Nas duas situações, as linhas de rompimento não eram simétricas, ficando, portanto, o fruto dividido em duas ou três partes desiguais.

A polpa é constituída de uma substância de consistência pastosa, adocicada, com numerosas sementes. A concentração de açúcares da polpa variou de 7,0 a 14,0% , com um valor médio de 10,8% em 14 frutos maduros. O peso total e fracionado de alguns frutos maduros, bem como o número e a porcentagem de germinação de sementes destes frutos, acham-se na Tabela VIII. A Figura 14 mostra a relação inversa existente entre o peso médio e o número das sementes encontradas nestes frutos ( $r = -0,815$ ;  $p < 0,01$ ). O peso das sementes aparentemente não influenciou na sua capacidade de germinação ( $r = -0,476$ ; NS).

Os frutos permaneciam abertos durante aproximadamente cinco dias. Nesse período, a polpa podia ser retirada total ou parcialmente, dependendo da frequência dos visitantes. Após isto, a parede do fruto decompunha-se, caindo logo depois.

A Tabela IX mostra a produção de frutos de plantas em diversas fases de desenvolvimento. Nas duas áreas de estudo, o período de ocorrência

Tabela VIII. Peso fresco total e dos componentes, número e germinação de sementes de frutos maduros de *C. peruvianus*.

Fruto	Peso total (g)	Peso da polpa s/ sementes (g)	Peso total das sementes (g)	Peso médio por semente (mg) <sup>1</sup>	Nº de sementes	% de germinação (N= 50) <sup>2</sup>
I	150,3	62,1	5,9	2,0	2902	100
II	306,0	141,1	7,3	2,2	3284	46
III	282,0	149,8	6,5	2,6	2395	82
IV	186,8	79,9	6,9	1,9	3539	100
V	185,5	83,8	3,7	2,7	1384	86
VI	140,7	64,5	2,5	2,1	1209	94
VII	135,6	57,5	3,0	2,8	1102	64
VIII	105,4	39,2	1,9	2,9	613	74
IX	150,0	59,8	3,9	2,4	1578	84
X	170,0	81,0	3,7	2,5	1520	80
XI <sup>3</sup>	—	—	0,5	3,0	143	30
XII <sup>4</sup>	—	—	5,5	2,2	2891	48

<sup>1</sup> média das médias de 10 lotes de 10 sementes por fruto.

<sup>2</sup> 25°C e luz constante durante 20 dias (não houve germinação nos lotes mantidos no escuro).

<sup>3</sup> fruto obtido em experimento de auto-polinização (aproximadamente 60 mm de comprimento e 40 mm de diâmetro).

<sup>4</sup> fruto obtido em experimento de polinização cruzada (dimensões aproximadamente normais).

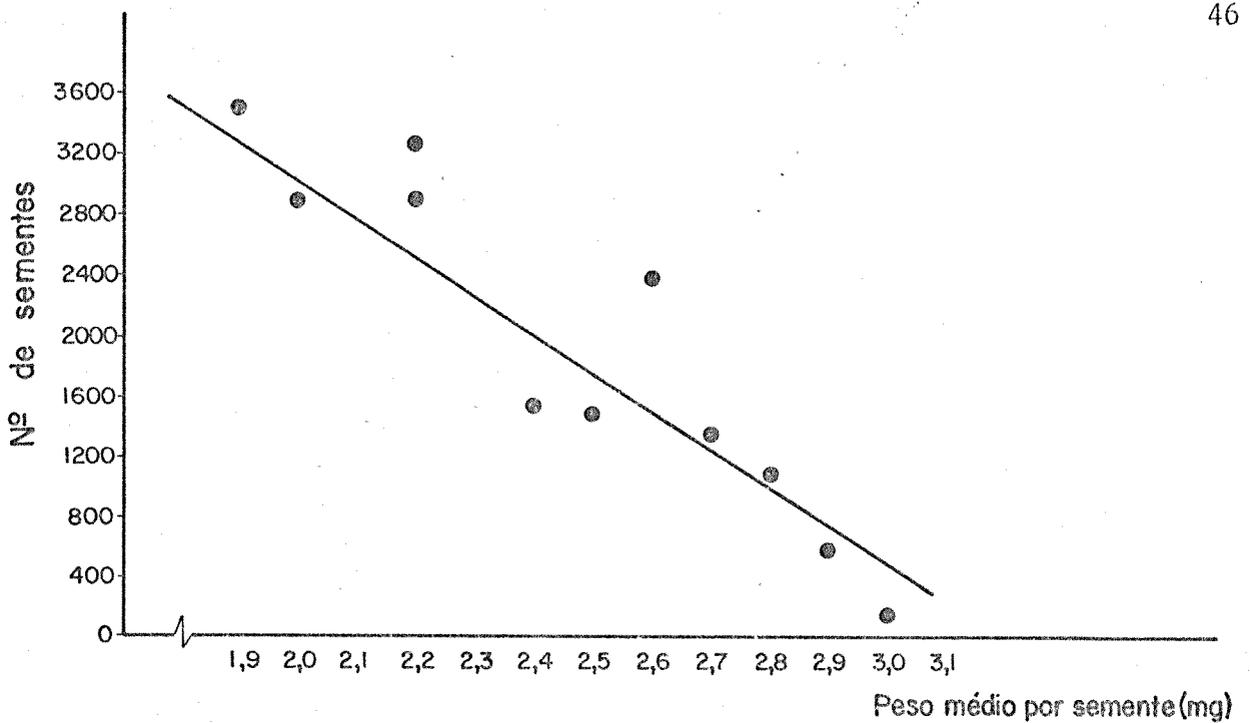


Fig. 14. Relação entre o número de sementes e o peso médio por semente em frutos maduros de Cereus peruvianus ( $r = -0,815$ ;  $p < 0,01$ ).

Tabela IX. Produção de frutos em seis plantas de C. peruvianus, no período de setembro de 1981 a fevereiro de 1982.

(obs: Foram excluídas as flores utilizadas nos experimentos de polinização manual).

PLANTA (alt.)	Nº de flores	Nº de frutos	% de sucesso
A (6,0)	986	353	35,7
B (2,5)	8	2	25,0
C (3,0)	1	0	0,0
D (3,0)	74	33	44,5
E (5,0)	164	84	51,2
F (2,0)	17	8	47,0
G (3,0)	40	9	22,5

de frutos maduros estendeu-se de dezembro a fevereiro (Fig. 6), havendo um máximo em meados de dezembro e janeiro.

#### 4.7. Visitantes do fruto

##### 4.7.1. Aves

Diversas espécies de aves visitaram os frutos durante o dia (Tabela X), ao passo que, à noite, nenhum visitante foi observado. As visitas das aves aos frutos iniciavam-se por volta de 05:30 h e continuavam até aproximadamente 18:30 h, diminuindo ligeiramente de intensidade nas horas mais quentes do dia. De modo geral, as visitas eram mais frequentes nas plantas que possuíam muitos frutos abertos. As aves alimentavam-se quase exclusivamente dos frutos que tinham a polpa exposta, independentemente da cor do fruto. Entretanto, no início da época de maturação (dezembro), foram encontrados alguns frutos ainda verdes, já quase sem polpa, que possuíam um furo de borda irregular de, aproximadamente, 3 cm de diâmetro, na sua extremidade apical. Em torno desses furos existiam pequenos orifícios.

O comportamento alimentar das aves nos frutos pode ser assim generalizado para uma boa parte das espécies observadas. A ave aproximava-se do cacto voando e pousava no ápice de um ramo, pulando depois para um dos frutos. Algumas vezes a ave pousava diretamente no fruto. Geralmente a ave permanecia pousada numa das bordas da parede do fruto, quando este já estava aberto. Em seguida, inclinava o corpo para frente e para baixo e arrancava pedaços de polpa com auxílio do bico, engolindo-os imediatamente. Às vezes, quando um fruto se situava muito próximo do ápice de um ramo, a ave podia pousar sobre o ápice para alimentar-se. A permanência e o número de bicadas da ave no fruto variaram entre os indivíduos da mesma espécie. Após retirar-se de um fruto, a ave podia visitar outro fruto da mesma planta ,

Tabela X. Espécies de aves que visitam os frutos de C. peruvianus nos campos pedregosos da Serra do Japi, Jundiá, SP.

Família	Espécie	Nome vernacular
Picidae	<u>Colaptes campestris</u>	chã-chã
Tyrannidae	<u>Tyrannus melancholicus</u>	siriri
	<u>Myiodynastes maculatus</u> <sup>1</sup>	bem-te-vi-carijô
	<u>Pitangus sulphuratus</u>	bem-te-vi
Mimidae	<u>Mimus saturninus</u>	sabiã-do-campo
Turdidae	<u>Turdus rufiventris</u>	sabiã-laranjeira
Coerebidae	<u>Coerela flaveola</u>	sebinho
	<u>Dacnis cayana</u>	saí-azul
Thraupidae	<u>Euphonia chlorotica</u>	puvim
	<u>Tangara cayana</u>	saíra-amarela
	<u>Thraupis sayaca</u>	sanhaço
	<u>Habia rubica</u> <sup>2</sup>	tié-da-mata
	<u>Tachyphonus coronatus</u> <sup>3</sup>	gurundi
	<u>Thlypopsis sordida</u>	saíra-canário
Fringillidae	<u>Saltator similis</u>	trinca-ferro
	<u>Coryphospingus cucullatus</u>	tico-tico-rei
	<u>Zonotrichia capensis</u>	tico-tico

<sup>1</sup> Evidência apenas de sementes encontradas nas fezes.

<sup>2</sup> Observada apenas na mata.

<sup>3</sup> Observada no campo e na mata.

voar para o ápice de um dos ramos e depois retornar ao mesmo fruto, ou então abandonar a planta. Alguns aspectos gerais do comportamento alimentar e dos deslocamentos de cada espécie são dados a seguir:

Colaptes campestris. Esse pica-pau foi observado apenas uma única vez visitando um fruto situado próximo do ápice de um ramo. A ave estava pousada no ápice do ramo e arrancava pedaços da polpa do fruto, que eram imediatamente engolidos. Esta espécie deslocava-se ativamente pela área, em bandos de cinco a sete indivíduos.

Tyrannus melancholicus. Na época de frutificação do mandacaru, os siriris eram vistos em grupos de três a quatro indivíduos, geralmente pousados no alto de árvores no campo ou na beira da mata, de onde voavam para pegar insetos no ar. Quase todas as visitas dessa espécie consistiram do seguinte padrão comportamental: o pássaro adejava diante do fruto e desferia uma ou duas bicadas na polpa, voando depois para pousar no ápice de um dos ramos do cacto. Apenas numa ocasião, o pássaro pousou sobre o fruto para alimentar-se. As visitas a uma determinada planta eram geralmente feitas por um ou dois indivíduos.

Myiodynastes maculatus. Embora esta espécie não tenha sido observada alimentando-se dos frutos, foram encontradas duas sementes de mandacaru nas fezes de um indivíduo capturado com rede. Este pássaro não foi visto com frequência na área de estudo.

Pitangus sulphuratus. Os bem-te-vis são aves muito frequentes na região. O comportamento alimentar desta espécie era semelhante ao de T. melancholicus: o pássaro arrancava pedaços da polpa adejando diante do fruto, ou pousado sobre ele. No segundo caso, as visitas variavam de 0,5 a 2,0 min. Todas as visitas eram feitas por indivíduos isolados, que, ao pousarem na planta, afugentavam as aves de outras espécies aí presentes. Este pássaro normalmente visitava um ou dois frutos em cada planta.

Mimus saturninus. São pássaros frequentemente observados em grupos de quatro a sete indivíduos. Seus deslocamentos pela área eram feitos em vôos de curta distância. Em algumas ocasiões, indivíduos adultos foram vistos alimentando jovens com pedaços de polpa arrancados dos frutos. O pássaro alimentava-se pousado no fruto ou no ápice de um ramo próximo do fruto. A duração das visitas a cada fruto foi cerca de 1,0 min.

Turdus rufiventris. Os sabiãs são pouco frequentes na área de estudo. Alimentavam-se pousados no fruto ou no ápice do ramo, em visitas que duravam aproximadamente 0,5 min. Normalmente eram ariscos, retornando para locais de vegetação densa após abandonarem a planta em que se alimentavam. Apenas um fruto era visitado em cada planta.

Coereba flaveola. As visitas desta espécie duravam em média 0,5 a 1,0 min em cada fruto. Em todas as visitas observadas, o pássaro pousava no fruto para bicar a polpa. Geralmente, um a quatro frutos eram visitados em cada planta, sempre por indivíduos isolados. O sebinho locomovia-se ativamente pela área de estudo, alimentando-se também de insetos e néctar.

Dacnis cayana. O saí possui comportamento alimentar basicamente semelhante ao do sebinho. Na área de estudo era visto normalmente em bandos de três a quatro indivíduos, porém as visitas aos frutos de mandacaru foram muito raras.

Euphonia chlorotica. As visitas desta espécie tinham duração bastante variada em cada fruto (0,5 a 10,0 min). O número de indivíduos alimentando-se juntos numa mesma planta variou de um a quatro (neste último caso, um casal e dois filhotes). Os pássaros normalmente alimentavam-se enquanto estavam pousados no fruto. Durante a permanência numa planta, um indivíduo podia visitar vários frutos. Esta espécie é frequente e seus deslocamentos pela área de estudo eram muito amplos.

Tangara cayana. Esta espécie de saíra era muito ativa na área, deslocando-se em pequenos grupos de três ou quatro indivíduos, à procura de insetos e frutos. As visitas tinham duração de 0,5 a 4,0 min por fruto. Numa das visitas foi possível contar 64 bicadas do pássaro na polpa do fruto. Geralmente, um indivíduo visita um ou dois frutos em cada planta. Alguns indivíduos foram vistos voando com pedaços de polpa no bico, com os quais alimentavam filhotes que estavam em árvores próximas dos cactos.

Thraupis sayaca. Os sanhaços são frequentes e muito ativos na área de estudo. Seus deslocamentos eram rápidos e amplos, às vezes retirando-se para longe da zona de observação, porém, restringindo-se às áreas de campo ou capoeira. As visitas eram feitas geralmente por um, dois ou três indivíduos e, mais raramente, por grupos de quatro ou cinco, incluindo adultos e jovens. O sanhaço normalmente alimentava-se pousado no fruto (Fig. 15). Algumas vezes, após arrancar um pedaço da polpa de um fruto, o pássaro abandonava a planta transportando-o no bico. As visitas duravam de 0,5 a 2,0 min por fruto. Cada indivíduo podia visitar mais de um fruto durante sua permanência numa planta, retirando-se depois para visitar frutos de outros cactos situados nas proximidades. Em algumas ocasiões, os sanhaços permaneciam em repouso numa das plantas, após visitarem os frutos desta mesma planta.

Habia rubica. Apenas um indivíduo desta espécie foi visto numa ocasião, na mata, arrancando um pedaço da polpa de um fruto de mandacaru, de modo semelhante ao de Thraupis sayaca.

Tachyphonus coronatus. As visitas do gurundi eram sempre realizadas por indivíduos isolados, que permaneciam no fruto por, aproximadamente, 0,5 min. Apenas um fruto era visitado em cada planta. Após a visita, o pássaro voava rapidamente para a capoeira. O modo de arrancar e engolir a polpa era semelhante ao dos demais traupídeos observados. Um gurundi foi observado visitando um fruto de um cacto na mata.

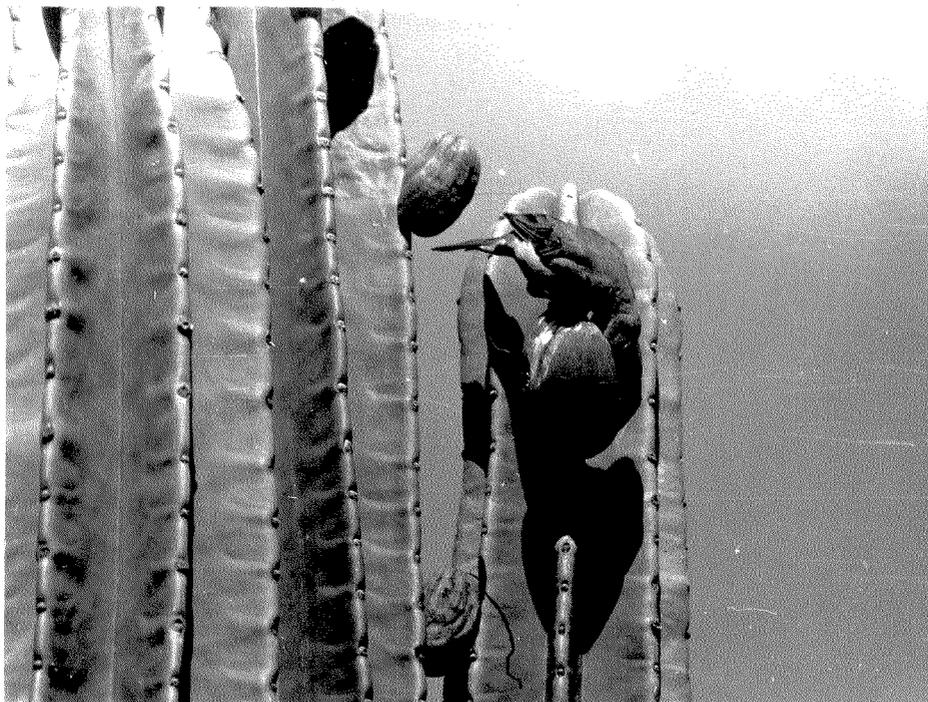


Fig. 15. Thraupis sayaca ao alimentar-se de um fruto de Cereus peruvianus.



Fig. 16. Zonotrichia capensis ao retirar as sementes de um fruto de Cereus peruvianus.

Thlypopsis sordida. A duração da visita variava de 0,5 a 1,0 min em cada fruto. O pássaro pousava no fruto para alimentar-se. Cada indivíduo visitava normalmente um fruto por planta. Esta espécie, apesar de pouco frequente, deslocava-se ativamente pela área de estudo.

Saltator similis. As visitas desta espécie eram feitas por indivíduos isolados, com duração de 0,5 a 4,0 min por fruto. O pássaro pousava no fruto ou no ápice de um ramo para arrancar os pedaços da polpa. O trinca-ferro frequente tanto a mata como a capoeira e o campo arbustivo.

Coryphospingus cucullatus. Esta espécie é vista com relativa frequência na área de estudo, porém seus deslocamentos eram mais localizados. As visitas em cada fruto duravam de 0,5 a 3,0 min, sendo que em cada planta permanecia apenas um indivíduo. O pássaro pousava no fruto e, com a ponta do bico, retirava as sementes inseridas na polpa, engolindo-as imediatamente. Pedacos da polpa podiam ser casualmente ingeridos com as sementes. No conteúdo estomacal de um indivíduo coletado com rede foram encontradas várias sementes trituradas, juntamente com restos quitinosos de insetos.

Zonotrichia capensis. Os tico-ticos são frequentes e abundantes na área. Deslocavam-se por distâncias relativamente curtas, quando comparadas às das outras espécies anteriores, e caçavam insetos e sementes no chão e nos arbustos. Geralmente, um ou dois indivíduos permaneciam no cacto, cada um visitando um ou mais frutos. A duração das visitas em cada fruto variava de 0,5 a 2,0 min. Assim como em C. cucullatus, esta espécie alimentava-se preferencialmente das sementes do fruto, retirando-as da polpa com a ponta do bico (Fig. 16). Algumas vezes arrancava também pedaços da polpa, inclusive para alimentar os filhotes. Nas fezes de um indivíduo capturado com rede, foram encontradas várias sementes trituradas e apenas quatro não danificadas. Alguns machos dessa espécie utilizavam o ápice dos ramos dos cactos como local de canto territorial.

A Tabela XI apresenta alguns parâmetros quantitativos das visitas alimentares destas espécies de aves em C. peruvianus. A Figura 17 mostra a importância relativa das mesmas espécies na utilização dos frutos como recurso alimentar.

Tabela XI. Número, frequência e duração das visitas de aves aos frutos de C. peruvianus, em 51,5 horas-planta (manhã= 47,0 hp<sup>1</sup>; tarde = 4,5 hp).

Espécies	Nº de visitas	Frequência de visitas (vis./hp)	DT <sup>2</sup> (DM) <sup>3</sup>
<u>Thraupis sayaca</u>	416	8,07	443,5 (1,0)
<u>Zonotrichia capensis</u>	67	1,30	70,0 (1,0)
<u>Euphonia chlorotica</u>	44	0,85	90,5 (2,0)
<u>Saltator similis</u>	25	0,48	26,5 (1,0)
<u>Coryphospingus cucullatus</u>	20	0,38	19,0 (0,9)
<u>Tangara cayana</u>	20	0,38	33,5 (1,6)
<u>Coereba flaveola</u>	15	0,29	10,0 (0,6)
<u>Pitangus sulphuratus</u>	15	0,29	8,6 (0,5)
<u>Thlypopsis sordida</u>	13	0,25	8,0 (0,6)
<u>Tachyphonus coronatus</u>	12	0,23	5,0 (0,4)
<u>Turdus rufiventris</u>	04	0,07	2,0 (0,5)
<u>Tyrannus melancholicus</u>	04	0,07	0,1 (0,1)
<u>Mimus saturninus</u>	02	0,03	1,5 (0,7)
<u>Dacnis cayana</u>	02	0,03	1,0 (0,5)

<sup>1</sup>hp= hora-planta

<sup>2</sup>DT= duração total das visitas em min

<sup>3</sup>DM= duração média das visitas em min.

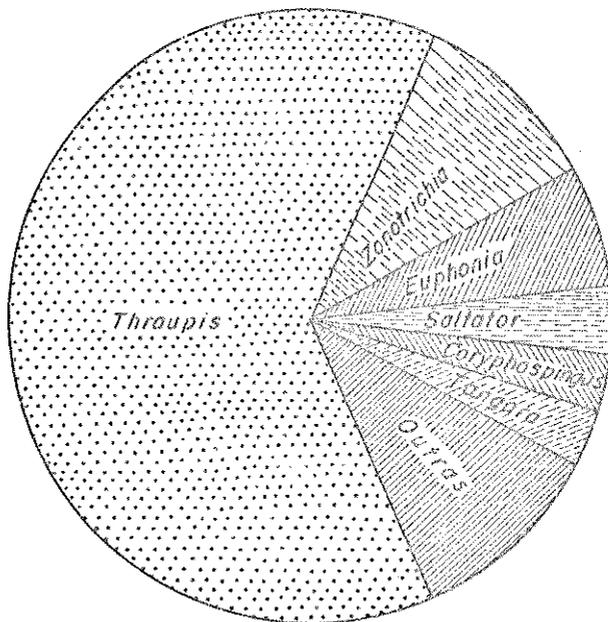
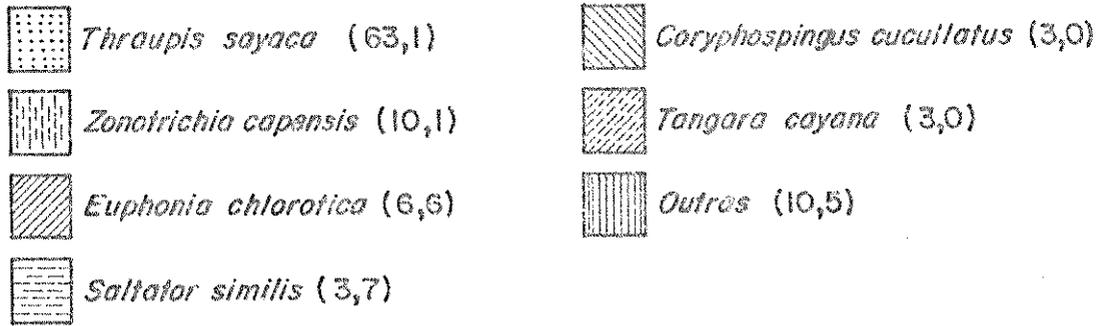


Fig. 17. Distribuição percentual das visitas de espécies de aves aos frutos de Cereus peruvianus, na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

Sobre a interação comportamental das aves em C. peruvianus, apenas em duas ocasiões foi observada a alimentação simultânea, sem agressões, de espécies diferentes na mesma planta. Numa delas estavam presentes Tangara cayana e Thraupis sayaca; na outra, Saltator similis, T. sayaca e Zonotrichia capensis. Por outro lado, foram observados nove encontros agressivos interespecíficos ao longo do estudo, que se acham esquematizados na Figura 18. Em todos os encontros, a espécie suplantada abandonou a planta. Agressão intra-específica foi verificada apenas uma vez em Thraupis sayaca.

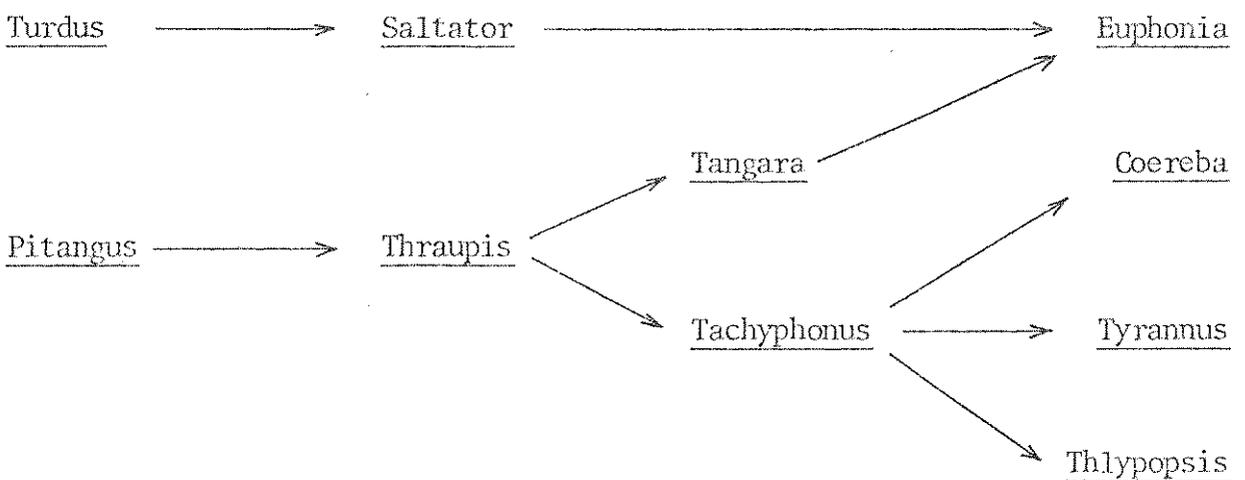


Fig. 18. Encontros agressivos entre algumas das espécies de aves que visitaram os frutos de C. peruvianus na Serra do Japi (obs: as setas partem da espécie agressora para a espécie agredida).

Foram coletadas 40 sementes nas dejeções de pássaros, espalhadas sobre as folhas de um pequeno trecho de vegetação arbustiva, localizado na área com vários cactos com frutos maduros. Todas aquelas sementes, juntamente com as coletadas nas fezes de Myiodynastes maculatus e Zonotrichia capensis, germinaram entre 15 e 30 dias, em condições de luz e temperatura ambientes (julho de 1981).

## 4,7,2. Insetos

Os insetos, principalmente nimenópteros, dípteros, lepidópteros e coleópteros, foram observados alimentando-se de líquido açucarado na superfície da polpa, porém não retiravam ou danificavam as sementes. A quantidade de polpa consumida desta maneira por insetos é muito pequena. A única exceção foi observada em duas espécies de coleópteros, Gymnetis pantherina e Gymnetis sp (Scarabaeidae, Cetoniinae), ambas encontradas alimentando-se de dois frutos, já quase sem polpa, de uma mesma planta. Havia, aproximadamente, 20 indivíduos em cada fruto. Como os besouros são relativamente grandes (2,5 cm de comprimento e 1,5 cm de largura), provavelmente comeram a maior parte da polpa. Os restos da polpa estavam semi-liquefeitos (semelhante à saliva) e continham ainda algumas sementes, que escorriam pelas bordas da parede do fruto e caíam no solo ou sobre as folhas da vegetação subjacente.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Biologia floral

Define-se por esfingofilia a polinização de flores por mariposas da família Sphingidae (Faegri & van der Pijl, 1971). As flores de diversas espécies esfingófilas possuem, de modo geral, um conjunto comum de características morfológicas e fisiológicas que permite a sua adaptação à polinização por aqueles insetos. A esse conjunto de atributos florais comuns dá-se o nome de síndrome da esfingofilia (Faegri & van der Pijl, 1971). Na região neotropical, a esfingofilia tem sido observada em representantes de várias famílias (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975; Baker, 1976; Cruden et al., 1976; Linhart & Mendenhall, 1977). Para a família Cactaceae, Porsch (1939) descreve e compara a ocorrência daquela síndrome entre vários gêneros. Entretanto, cita apenas um único caso de polinização, observado em uma espécie de Cereus cultivada num jardim botânico chileno (mencionado em detalhes adiante). Em contraste com a extensa documentação da síndrome de esfingofilia que ocorre em várias espécies de cactáceas, são escassas as observações na natureza sobre a polinização por esfingídeos em plantas dessa família (Grant & Grant, 1979c).

A flor de Cereus peruvianus apresenta características que se enquadram, em maior ou menor grau, no padrão geral das flores esfingófilas. A cauliflora e a ausência de folhas, caráter generalizado em Cactaceae, são responsáveis pela franca exposição das flores na planta, facilitando o acesso dos visitantes. Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975) observaram que as flores de outras espécies esfingófilas também se apresentam bem expostas, seja por se situarem na parte superior da copa, seja devido à perda de folhas da planta durante a floração. O mesmo atributo verifica-se em diversas espécies polinizadas por morcegos (Baker, 1961; Sazima & Sazima, 1975).

O tubo do hipanto em C. peruvianus é longo e estreito, sendo que o seu comprimento (15 cm) aproxima-se bastante do comprimento das probóscides dos esfingídeos estudados. Isto favorece a retirada de néctar pelos visitantes, mesmo na região mais funda do tubo. Porsch (1939) encontrou dimensões semelhantes no hipanto de 13 outras espécies esfingófilas de Cereus. O notável paralelismo existente entre o comprimento da probóscide de alguns esfingídeos e do tubo floral de diversas espécies esfingófilas reflete uma situação coevolutiva, em que a planta procura adequar o oferecimento do néctar ao contato das estruturas reprodutoras com o corpo do visitante.

O perianto de C. peruvianus não forma uma plataforma de pouso para o esfingídeo, condição aliás desnecessária para um visitante com vôo adejado. Nas ocasiões em que o esfingídeo pousa na flor, o pouso é feito sobre o conjunto de estames e estigma projetados para a frente. A utilização dos elementos sexuais da flor como local para pouso pelos esfingídeos parece ser freqüente nas interações destes insetos com as flores esfingófilas (Baker, 1961).

Cálice ou corola tubulosos, pétalas com bordos lobados e reflexos, bem como ausência de plataforma de pouso especializada, são algumas das características atribuídas às flores cujos polinizadores têm vôo adejado, tais como mariposas e beija-flores (Grant, 1953; van der Pijl, 1961; Baker, 1961; Percival, 1965; Faegri & van der Pijl, 1971).

Os estames e o estigma ocupam uma posição proeminente na entrada do tubo da flor de C. peruvianus, o que aumenta a possibilidade de contato desses órgãos com o corpo do esfingídeo, durante as visitas. A disposição dos estames e a versatilidade das anteras favorecem a distribuição de pólen pelo corpo do esfingídeo, principalmente na cabeça, na probóscide e na superfície ventral do tórax, abdômen e asas. Nas visitas de penetração, o esfingídeo recebe pólen inclusive dos estames basais, devido à sua penetração parcial no tubo.

O aspecto pulverulento (de consistência semelhante à de talco) do pólen deve-se provavelmente ao fato de a exina ser lisa, impedindo que os grãos de pólen se aglutinem em grumos maiores, quando em contato com uma superfície qualquer (Faegri & van der Pijl, 1971). Segundo Kurtz (1948), várias espécies de Cereus possuem a exina do grão de pólen finamente reticulada, o que poderia dificultar a aglutinação dos grãos. Aquele caráter favorece também a retirada de pólen das anteras, cujas tecas, ao abrirem, liberam pólen em abundância, diante de estímulos mecânicos como, por exemplo, um leve toque com o dedo. Por um lado, esta situação é vantajosa para a planta, pois estaria transferindo grandes quantidades de pólen para o esfingídeo numa única visita. Entretanto, ventos com velocidade moderada a forte são suficientes para exaurir todo o pólen das anteras em apenas uma hora.

Por estar situado num nível anterior ao das anteras, o estigma normalmente não entra em contato com os órgãos masculinos da flor. Esta condição de hercogamia poderia atuar como um mecanismo que previne a autogamia (Faegri & van der Pijl, 1971). No entanto, a ação do vento na flor, fazendo-a balançar, provavelmente lança pólen sobre o estigma, diminuindo ou anulando o efeito desta separação espacial. Talvez, a principal vantagem da hercogamia para a planta seja dispor o estigma em evidência, como a primeira estrutura sexual da flor a entrar em contato com o visitante, favorecendo a alopoligamia. Esta mesma situação também foi observada em espécies quiropterófilas de Lafoensia (Sazima & Sazima, 1975; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975).

Além de estar situado estrategicamente em relação ao visitante, o estigma de C. peruvianus é formado por várias expansões digitiformes, o que contribui para aumentar a superfície receptora de pólen.

Quanto ao padrão morfológico geral das flores esfingófilas, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975) distinguiram dois tipos básicos dentre as 15 espécies por eles estudadas. O tipo "pincel", caracterizado por ausência de corola tubular, câmara nectarífera curta, estames longos, estigma na

mesma altura das anteras ou mais além (Lafoensia, Couepia, Bauhinia), e o tipo hipocrateriforme, com corola tubular, câmara nectarífera longa, órgãos sexuais na entrada do tubo e pétalas reflexas (Tocoyena, Hilia). Para aqueles autores, podem existir espécies que combinam as características desses dois tipos básicos (Crinum). Por apresentar hipanto tubular, elementos do perianto dispostos ortogonalmente e reflexos em relação ao hipanto, e órgãos sexuais proeminentes, a flor de C. peruvianus enquadra-se apropriadamente no tipo de flor esfingófila hipocrateriforme.

O odor exalado pelos elementos petalóides da flor de C. peruvianus é de intensidade moderada, confirmando as observações de Porsch (1939), que coloca esta espécie na categoria das flores esfingófilas com "odores fracos, suaves e delicados". Quanto à qualidade, algumas pessoas classificaram o odor como levemente desagradável, semelhante ao cheiro de verdura fresca. Porsch (1939) compara-o com o cheiro de maçã. Embora subjetivos, estes critérios para a definição da qualidade e intensidade dos odores florais têm sido utilizados na maioria dos trabalhos sobre polinização.

Segundo vários autores, flores tipicamente esfingófilas possuem odores fortes, agradáveis e perfumados ao olfato humano (Grant, 1953; Baker, 1961; van der Pijl, 1961; Percival, 1965; Baker & Hurd, 1968; Faegri & van der Pijl, 1971). No entanto, vários exemplos que fogem a esta regra indicam a necessidade de revisão desse conceito amplamente aceito (Baker, 1973). Porsch (1939) menciona que as flores de cactáceas esfingófilas nem sempre são perfumadas, possuindo odores que variam de agradáveis a desagradáveis. Em algumas espécies dessa família, pode ocorrer variação temporal na emissão do odor, sendo este agradável por ocasião do início da ântese, passando a desagradável no meio da noite e, finalmente, a muito desagradável pela manhã. Este parece não ser o caso nas flores de C. peruvianus, cuja qualidade do odor permanece praticamente inalterada até 24 horas após a ântese, apenas diminuindo em intensidade.

Porsch (1939) também sugere que cactáceas com flores de odor ligeiramente desagradável, um atributo bastante comum às flores quiropterófilas, podem atrair tanto mariposas como morcegos. Confirmando esta hipótese, McGregor et al. (1962) observaram visitas de morcegos e algumas mariposas não identificadas às flores de Carnegiea gigantea (Cactaceae), que possuíam odor desagradável. Entretanto, considerando as características morfológicas dessas flores, as mariposas atuariam apenas como polinizadores eventuais, sendo os morcegos mais eficientes, como comprova o trabalho citado. Casos de polinização mista por morcegos e esfingídeos também ocorrem em algumas espécies de Lafoensia, Bauhinia (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975) e Passiflora (Sazima e Sazima, 1978).

Considerando em conjunto os atributos da flor Cereus peruvianus, a possibilidade de polinização por morcegos parece ser bastante remota. Mesmo que o odor exalado pela flor seja, em parte, compatível com o descrito para as síndromes de esfingofilia e quiropterofilia, outros caracteres morfológicos, como a estrutura da câmara nectarífera, inabilitariam a flor deste cacto à visita de morcegos. É possível que várias flores tipicamente quiropterófilas atraiam também esfingídeos, quando se considera a estrutura coletora de néctar (proboscide x língua) daqueles animais. Por onde penetra a língua de um morcego, mais facilmente penetra a proboscide de um esfingídeo. O inverso, no entanto, não ocorre, pois flores tipicamente esfingófilas podem ser proporcionalmente pequenas e apresentar câmaras nectaríferas estreitas o suficiente para impedir a visita bem sucedida de morcegos nectarívoros.

O que pode ser generalizado para todas as flores esfingófilas até o presente momento é a importância do odor na atração e orientação, à distância, dos esfingídeos (Faegri & van der Pijl, 1971; Brantjes, 1973, 1978), apesar das variações qualitativas e quantitativas desses odores para o olfato humano.

A cor esbranquiçada dos elementos petalóides concorda com o padrão geral descrito para a síndrome de esfingofilia (van der Pijl, 1961 ; Percival, 1965; Faegri & van der Pijl, 1971). Baker (1961) menciona visitas de esfingídeos a flores amareladas e rosadas, concluindo que flores brancas não são essenciais à atração desses insetos. Brantjes & Leemans (1976) observaram que Silene otites (Caryophyllaceae) possui flores sem atrativos visuais (pétalas e sépalas reduzidas e esverdeadas), sendo assim mesmo visitadas por várias espécies de mariposas noturnas.

Em seus experimentos com esfingídeos de cativeiro, Brantjes (1978) demonstrou que o odor é o estímulo que desencadeia o comportamento alimentar desses insetos, sendo a coloração um estímulo secundário e inespecífico, que atuaria numa etapa posterior na seqüência do comportamento alimentar dos esfingídeos, como, por exemplo, na orientação visual para a inserção da probóscide no hipanto.

A produção de néctar em C. peruvianus é relativamente contínua ao longo da noite. Apesar de ter sido verificado experimentalmente em apenas duas flores, que uma nova produção de néctar ocorre após a depleção do volume inicialmente produzido, é provável que este mecanismo fisiológico seja típico para todas as flores da população estudada dessa espécie. A maior parte do néctar é produzida durante a fase receptiva da flor, notadamente nas cinco primeiras horas após a ântese. Algumas medidas de volume de néctar foram obtidas 15 horas após o início da ântese, apenas para maior garantia de que todo o néctar produzido fosse coletado.

Este padrão da flor de C. peruvianus concorda com a afirmação de Heinrich & Raven (1972) de que flores esfingófilas restringem sua produção de néctar às primeiras horas da noite, a fim de garantir a utilização deste recurso pelos legítimos polinizadores. Opler et al. (1975), trabalhando com espécies de Cordia (Boraginaceae), observaram que C. alliadora e C. gerascanthus, ambas espécies de polinização provavelmente mista (ornitofilia e

esfingofilia) produzem néctar durante um período de 10 e 14 horas, respectivamente. No caso de C. gerascanthus, a periodicidade na produção de néctar é bimodal, coincidindo com os distintos picos de atividade dos seus polinizadores potenciais.

Diversos autores mencionam que as flores esfingófilas produzem néctar em abundância (van der Pijl, 1961; Baker & Hurd, 1968; Faegri & van der Pijl, 1971; Heinrich & Raven, 1972; Baker & Baker, 1975), porém nenhum deles indica quais os volumes mais frequentemente encontrados naquelas flores. Sazima & Sazima (1975) observaram que a produção de néctar em Lafoensia pacari (Lythraceae) está em torno de 1 ml. Apesar de aqueles autores registrarem apenas visitas de morcegos a L. pacari na Serra do Cipó, MG, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975) observaram somente visitas de esfingídeos àquela espécie, em outra localidade. Para uma flor quiropterófila, aquela quantidade é considerada pequena, quando comparada à produção de outras espécies, de 5 a 20 ml por flor (Vogel, 1969). Em Carnegiea gigantea, uma cactácea polinizada principalmente por aves e morcegos, mas que também recebe visitas esporádicas de esfingídeos, o volume de néctar produzido por flor é de, aproximadamente, 5 ml (McGregor et al., 1962).

Portanto, o volume médio de néctar produzido por flor de C. peruvianus (123,6 µl) é muito pequeno quando comparado aos poucos dados existentes na literatura sobre as flores esfingófilas. Outra característica peculiar à flor desse mandacaru, é que o néctar aparentemente não se acumula no fundo do hipanto, ficando uniformemente distribuído sobre a sua superfície na forma de pequenas gotas.

A concentração média de açúcares no néctar das flores de C. peruvianus (27,7% por flor) aproxima-se dos valores obtidos para as flores esfingófilas em geral. Reunindo dados de vários autores, Pyke & Waser (1981) encontraram um valor médio de 22,1% nas flores de 36 espécies esfingófilas. A amplitude de variação na concentração do néctar de 11 daquelas espécies foi de 17 a 40% (Baker, 1978).

O ligeiro aumento na concentração do néctar, em algumas flores de C. peruvianus, ocorreu, provavelmente, como resultado do método empregado. Para fazer-se a primeira extração do néctar, as flores foram seccionadas longitudinalmente, permanecendo assim com a câmara nectarífera exposta até a segunda extração. A solução de néctar ficaria então mais concentrada devido à evaporação.

A influência de alguns fatores ambientais na produção e concentração de néctar foi discutida por Percival (1965) e Faegri & van der Pijl (1971) em relação à estrutura da flor. Flores com câmaras nectaríferas rasas expõem o néctar mais facilmente à ação da umidade do ar, temperatura, chuva ou correntes de ar, o que poderia afetar a concentração do néctar e alterar o comportamento alimentar dos polinizadores. Pelo contrário, flores com câmaras nectaríferas tubulosas e estreitas, como em C. peruvianus, protegem o néctar das variações ambientais. Em condições naturais, é muito provável que a produção e a concentração do néctar nas flores de C. peruvianus não sofram modificações decorrentes da ação daqueles fatores.

A ântese crepuscular ou noturna é um dos principais requisitos para que uma flor seja polinizada por esfingídeos (Grant, 1953; van der Pijl, 1961; Baker, 1961; Percival, 1965; Baker & Hurd, 1968; Faegri & van der Pijl, 1971). Nos indivíduos de Cereus peruvianus estudados, tanto na área I como na II, a ântese não foi sincronizada. A maioria dos indivíduos abriu suas flores entre 18:00 e 18:30 h, ao passo que nos demais a ântese teve início por volta de 19:00, 20:00 e até 20:30 h. Nas flores da mesma planta também é comum o assincronismo da ântese.

Padrões semelhantes foram observados em outras cactáceas de ântese crepuscular e noturna (Alcorn et al., 1962; McGregor et al., 1962) sugerindo ser este um evento comum na família. De modo geral, o horário da ântese de uma planta é determinado pela interação dos fatores endógenos e ambientais, sendo grande a diversidade de padrões encontrada (Percival, 1965).

Uma evidência em favor da regulação endógena da ântese em C. peruvianus seria a permanência do horário mais freqüente de ântese (18:00 a 18:30 h) nas plantas que florescem em dezembro e janeiro, quando o fotoperíodo é mais longo. Como naquela época o sol ainda não se pôs na ocasião em que as flores abrem, isto indicaria não ser o comprimento do dia, por exemplo, o fator determinante da ântese nessa espécie. Este fato traz desvantagens para a planta naquela época do ano, pois o pólen permanece exposto às abelhas por um maior período de tempo, o que reduz consideravelmente a quantidade de pólen por flor que está disponível aos esfingídeos.

Analisando-se a seqüência de eventos que ocorrem durante a ântese, conclui-se que C. peruvianus é espécie dicógama (as anteras e o estigma amadurecem em horários diferentes). A deiscência das anteras ocorre anteriormente à fase de receptividade do estigma (protandria), ainda no interior do botão. A fase receptiva do estigma deve iniciar-se durante o movimento descendente do estilete, que coloca o estigma no centro da flor. Nesta fase da ântese, o umedecimento da superfície estigmática e a separação das expansões digitiformes facilitariam a aderência dos grãos de pólen. Isto não significa, entretanto, que o pólen não consiga estabelecer-se no estigma antes daquela fase. Os testes de polinização indicam que houve fecundação nas flores que receberam pólen na fase pré-receptiva do estigma. Mesmo sem estar úmido, o estigma pode reter o pólen graças à superfície papilosa das expansões digitiformes.

O mesmo tipo de protandria foi observado em Cereus jamacaru, outra espécie esfingófila próxima de C. peruvianus, que ocorre no nordeste brasileiro (Porsch, 1939). Kerner (1897, apud Alcorn et al., 1959) relata que as anteras de algumas espécies de Cereus, Echinopsis e Mammillaria já estão cobertas de pólen quando a flor abre, mas que os lobos do estigma ainda estão fechados. Posteriormente, os lobos começam a afastar-se, facilitando o contato daquela estrutura com os insetos polinizadores. Finalmente, o estilete se

retraí e o estigma entra em contato com algumas anteras. Em Carnegiea gigantea, espécie ornitófila e quiropterófila, também ocorrem modificações na posição relativa do estigma ao longo da ântese (Alcorn et al., 1959). Esses dados sugerem portanto, que a dicogamia é um fenômeno comum a várias cactáceas. Em C. peruvianus, a dicogamia estaria relacionada com a prevenção da autogamia e com o comportamento alimentar dos esfingídeos, conforme se discutirá adiante.

A flor de C. peruvianus permanece aberta, no máximo, por 24 horas. Infelizmente, nenhum teste de polinização foi feito pela manhã, a fim de determinar o horário em que cessa a receptividade do estigma. Provavelmente, o fim da receptividade coincide com o início do murchamento dos elementos do perianto, por volta das 06:00 h. Como a flor recebe visitas de abelhas e outros insetos a partir daquele horário, é possível que a polinização ainda ocorra, mesmo que com menor eficiência.

Polinização matinal por abelhas foi observada em Lemaireocereus thurberi no Arizona, espécie cujas flores abrem-se no crepúsculo e se fecham completamente por volta de 10:00 h na manhã seguinte. Durante a noite as flores são visitadas por morcegos, que são os polinizadores mais eficientes (Alcorn et al., 1959). As flores de Carnegiea gigantea são visitadas durante o dia por pássaros e abelhas e à noite por morcegos, permanecendo receptivas por 24 horas em geral ou, ocasionalmente, por até dois ou três dias consecutivos. Esta extensão anormal do tempo de vida da flor está associada à diminuição da temperatura no ambiente (McGregor et al., 1962). Estes exemplos em Cactaceae indicam que o período de receptividade da flor superpõe-se, a grosso modo, com o período de atividade dos seus polinizadores potenciais. A fase de senescência da flor de C. peruvianus não fecundada culmina com a abscisão do hipanto, que ocorre três ou quatro dias após a ântese. A mesma fase foi de quatro a seis dias para Lemaireocereus thurberi (Alcorn et al., 1959) e Carnegiea gigantea (McGregor et al., 1962).

## 5.2. Sistema de reprodução

Cereus peruvianus é uma espécie de reprodução predominantemente xenogâmica, ou seja, a fecundação é mais viável quando uma flor recebe pólen da flor de uma outra planta. No entanto, foram obtidos três frutos no experimento de auto-polinização, sendo que dois possuíam dimensões aparentemente normais (não foi possível contar as sementes, pois os frutos foram arrancados e perdidos antes de a maturação completar-se), ao passo que o terceiro possuía tamanho muito reduzido e, aproximadamente, 15 vezes menos sementes do que a média dos demais frutos. Uma possível explicação para a existência desses frutos seria a contaminação, durante a auto-polinização, por pólen proveniente de outra planta .

Por outro lado, Bawa (1974) observou que alguns indivíduos de espécies arbóreas tropicais auto-incompatíveis produziram frutos normais em experimentos de auto-polinização. Segundo aquele autor, a existência de auto-compatibilidade numa determinada espécie aumentaria a probabilidade de ocorrer polinização bem sucedida, principalmente diante da eventual falta ou imprevisibilidade de polinizadores. Desse modo, para um dado número de flores, as espécies auto-compatíveis produziram um maior número de frutos do que as espécies auto-incompatíveis.

A hipótese de Bawa (1974) parece concordar com os dados obtidos sobre a produção de frutos sob condições naturais em Cereus peruvianus. Em cactos com oito ou mais flores, a razão entre o número de frutos e o número de flores variou de 22% a 51%, valor relativamente alto quando comparado ao de outras espécies tropicais auto-incompatíveis (Bawa, 1974; Sazima & Sazima, 1978), o que sugere a existência de um certo grau de auto-compatibilidade nessa cactácea.

A ocorrência de autogamia em Cactaceae foi relatada por Porsch (1939), incluindo várias espécies de Cereus. Entretanto, em trabalhos mais

recentes, Alcorn et al. (1962) e McGregor et al. (1962) constataram a ausência de autogamia nos experimentos de auto-polinização com Lemaireocereus thurberi e Carnegiea gigantea, respectivamente, sendo que esta última espécie apresentou um baixo grau de geitonogamia. Em C. peruvianus, porém, não foi constatada a geitonogamia.

Apesar das possibilidades favoráveis à ocorrência de autogamia em Cereus peruvianus, aqui discutidas, algumas características da flor dessa cactácea são típicas de espécies xenogâmicas, como a ocorrência de protandria, auto-incompatibilidade acentuada, utilização de um polinizador relativamente especializado e maior número de grãos de pólen em relação ao número de óvulos. De acordo com Cruden (1976), quanto maior a razão entre o número de grãos de pólen e o número de óvulos (P/O), maior é a probabilidade de ocorrer polinização cruzada numa dada espécie. O sistema reprodutivo de C. peruvianus merece, contudo, estudos mais detalhados.

Com relação à produção de frutos numa dada planta, Cruden (1976) afirma que o número de frutos produzidos é, de modo geral, uma função do número de flores visitadas pelos polinizadores. Cruden et al. (1976) demonstraram que a produção de frutos em várias espécies esfingófilas era negativamente correlacionada com a altitude, pois baixas temperaturas inibem a atividade dos esfingídeos. O vento é outro fator responsável pela alteração da atividade alimentar dos esfingídeos. De modo geral, esses insetos interrompem as visitas às flores quando a velocidade do vento atinge valores crescentes, dentro de uma faixa de tolerância específica para cada espécie (Brantjes, 1981).

Durante o período de floração de C. peruvianus na Serra do Japi, noites frias com vento forte eram relativamente frequentes, o que poderia limitar a atividade dos esfingídeos, diminuindo assim o número de flores visitadas por esses polinizadores e, conseqüentemente, a produção de frutos nos indivíduos da população estudada.

### 5.3. Estratégias de floração

Estudos fenológicos recentes sobre plantas tropicais demonstram que a floração de diversas espécies está relacionada, temporal e espacialmente, ao ciclo de vida e preferências alimentares dos seus agentes polinizadores (Frankie & Baker, 1974; Frankie et al., 1974; Gentry, 1974; Frankie, 1975; Stiles, 1978; Perry & Starrett, 1980). Relações semelhantes devem ser, portanto, encontradas entre C. peruvianus e as espécies de esfingídeos da Serra do Japi.

Segundo K.S. Brown Jr. (comunicação pessoal) na região de Campinas, que é relativamente próxima à de Jundiá, existem pelo menos três épocas de máxima atividade dos esfingídeos: as maiores em outubro e janeiro e a menor em abril. Verifica-se, portanto, uma sobreposição do período de floração de C. peruvianus com a emergência de maior quantidade de esfingídeos. Uma vez que os adultos daqueles insetos podem viver vários meses (Janzen, 1981), C. peruvianus não seria a única fonte de alimento utilizada pelos esfingídeos na região. Infelizmente, não foi possível fazer um levantamento de outras espécies esfingófilas, bem como obter dados mais precisos sobre o comportamento das populações de esfingídeos na área de estudo. Em ambientes de floresta tropical úmida, não só a diversidade de espécies de esfingídeos é maior, como a atividade dos adultos se estende praticamente pelo ano todo (Young, 1972; Laroca & Mielke, 1975).

A duração e o tipo de floração são outros parâmetros importantes na interação planta-polinizador. De modo geral, uma planta adulta de C. peruvianus produz flores por três meses consecutivos, ao passo que indivíduos pouco desenvolvidos o fazem por dois meses. O número de flores abertas por noite em cada planta foi bastante variável durante a floração, sendo uma função da idade e altura da planta. Nas plantas menores, devido à pequena produção de botões, poucas flores abriam de cada vez; nas maiores, até 72 flores

foram registradas numa única noite. Apesar dessa variação individual, foi observado que, de modo geral, cada planta abria apenas uma pequena fração do total de botões produzidos. Isto se deve ao fato de a produção de botões ser contínua, não estando concentrada em alguns dias apenas. Assim, o potencial reprodutivo da planta, considerado em termos de energia alocada para a reprodução, é distribuído de maneira mais ou menos regular ao longo do período de floração. Eventualmente, durante as épocas de maior intensidade de floração, a quantidade média de flores que abre por noite é maior que a verificada no início e no fim dessa fase.

O padrão fenológico de C. peruvianus assemelha-se, em linhas gerais, ao descrito por Gentry (1974) para algumas espécies tropicais de Bignoniaceae, convenientemente denominado de estado estável ("steady state"). Segundo aquele autor, plantas com floração do tipo estado estável produzem poucas flores por dia, durante um certo período de tempo, geralmente um mês ou mais, e dependem de polinizadores especializados, com um comportamento alimentar caracterizado por visitas diárias a uma série de plantas, segundo uma seqüência bem definida. Este padrão comportamental, conhecido como linha-de-captura ("trap-line"), promoveria a polinização cruzada entre as plantas visitadas, pois sendo os recursos alimentares limitados em cada planta, os polinizadores seriam forçados a se deslocar para outro indivíduo, efetuando assim o transporte intra-específico de pólen (Janzen, 1971b; Baker, 1973). Diversas espécies de abelhas (Janzen, 1971b), alguns grupos de borboletas (Gilbert, 1975), esfingídeos (Janzen, 1971b; Baker, 1973; Linhart & Mendenhall, 1977), beija-flores (Stiles, 1975; Sazima, 1977) e morcegos (Heithaus et al., 1974; Sazima & Sazima, 1975, 1978; Sazima et al., 1982), apresentam o padrão etológico da linha-de-captura.

Embora não possa ser considerada estritamente como uma espécie do tipo estado estável, C. peruvianus possui alguns dos principais atributos que caracterizam as plantas pertencentes àquela categoria, como pode ser visto

na Tabela XII. Essa tabela foi elaborada com base nos critérios que Janzen (1971b) e Baker (1973) estabeleceram sobre a caracterização das plantas visitadas por polinizadores não-especializados (oportunistas) e especializados (linha-de-captura).

Tabela XII. Algumas características das plantas que selecionam visitantes oportunistas e visitantes com comportamento do tipo linha-de-captura.

Características das plantas	Seleção de oportunistas	Seleção de linha-de-captura
Período de floração	curto (2 ou 3 semanas)	longo (1 mês ou mais)
Quantidade diária de flores	grande (50 ou mais)	pequena (<10)
Quantidade de alimento oferecido (pólen e/ou néctar)	abundante	escassa
Grau de exposição do alimento	alimento bem acessível	alimento pouco acessível
Densidade populacional	variável	geralmente baixa

Quanto à extensão do período de floração, *C. peruvianus* é basicamente uma espécie do tipo estado estável, pois a floração pode estender-se até três meses. Conforme demonstrado anteriormente, a quantidade de flores

produzidas por noite em C. peruvianus é muito variável. O alimento (néctar) oferecido aos polinizadores mais eficientes (esfingídeos) é produzido em quantidades muito pequenas em cada flor. Como aqueles insetos possuem uma alta taxa metabólica (Heinrich, 1971, 1975; Heinrich & Raven, 1972), muitas flores devem ser visitadas para satisfazer suas necessidades energéticas. O número de flores visitadas de uma planta é máximo quando a quantidade de néctar é mínima (Cruden, 1976). Portanto, plantas que produzissem apenas poucas flores por noite, "forçariam" os esfingídeos a se deslocarem para outros indivíduos, encorajando visitas pelo sistema de linha-de-captura e favorecendo a polinização cruzada na população (Cruden, 1976). Por outro lado, as plantas adultas de C. peruvianus na fase mais intensa de floração (produzindo 50 ou mais flores por noite, durante uma ou duas semanas) saciariam mais facilmente os esfingídeos, além de favorecerem a geitonogamia pelo grande número de flores (Arroyo, 1976). Embora a densidade populacional de C. peruvianus não tenha sido determinada, foi observado que os indivíduos são numerosos e distribuem-se ora agrupados, ora dispersos pela área de estudo.

Com relação à orientação da maioria das flores para o quadrante NW, é provável que esse fenômeno seja determinado pela interação dos mecanismos fisiológicos da absorção de luz e distribuição dos valores de temperatura e pressão osmótica ao redor dos ramos da planta (Walter, 1971; Ehleringer et al., 1980). Entre outras consequências adaptativas desse fato, estaria a relativa proteção das flores contra o vento, que na Serra do Japi geralmente sopra do quadrante SE, ou seja, a direção oposta à que a maioria das flores abre. Conforme discutido anteriormente, a ação do vento acelera a retirada de pólen das anteras.

## 5.4. Visitantes da flor

### 5.4.1. Esfingídeos

A família Sphingidae possui aproximadamente 1000 espécies, distribuídas mundialmente, porém a maior diversidade de gêneros e espécies é encontrada nas regiões tropicais (Hodges, 1971), onde atuam como importantes polinizadores (Young, 1972). Provavelmente, o único trabalho detalhado sobre a polinização de plantas brasileiras por esfingídeos seja o de Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975). Esfingídeos e beija-flores desempenham funções ecologicamente semelhantes ao nível de comunidade, embora explorem recursos adaptados às características peculiares de cada grupo (Janzen, 1971b; Young, 1972). Os beija-flores são ativos apenas durante o dia, incluindo os períodos de fraca luminosidade que ocorrem imediatamente antes do nascer do sol e no crepúsculo. Já os esfingídeos possuem maior amplitude no seu período de atividade. Algumas espécies podem ser exclusivamente diurnas, crepusculares ou noturnas, porém a maioria é crepuscular e noturna (Hodges, 1971). Conseqüentemente, algumas espécies de esfingídeos podem competir com os beija-flores pela mesma fonte de alimento (Baker, 1961).

Na Serra do Japi, as visitas dos esfingídeos às flores de C. peruvianus foram mais frequentes entre 20:00 e 23:00 h, diminuindo gradativamente após este horário. Esses dados concordam com as observações de Young (1972) sobre a atividade de esfingídeos, realizadas em floresta pluvial tropical na Costa Rica. O mesmo autor registra que a maioria dos estudos sobre abundância de insetos, feitos com armadilha luminosa em habitats temperados e tropicais, indicam um único máximo de abundância ao longo da noite. Lingren et al. (1977) observaram que, em cativeiro, alguns esfingídeos alternavam atividade alimentar e copulatória com períodos de repouso ao longo da noite.

No presente estudo não foi possível obter dados precisos sobre a influência dos fatores ambientais na atividade dos esfingídeos, entretanto serão feitas algumas considerações, levando em conta outros trabalhos.

O vento é tido como prejudicial à atividade dos esfingídeos, quando a sua velocidade ultrapassa o grau 3 da escala de força de Beaufort (Harling, 1968; Laroca & Mielke, 1975; Brantjes, 1981). Por aquela escala, um vento com força 3 (aproximadamente 5 m/s a 10 m de altura) é descrito como "brisa suave", capaz de movimentar folhas e pequenos galhos de árvore (Forsdyke, 1975). Ventos fortes também prejudicariam o comportamento alimentar dos esfingídeos, aumentando a perda de água por evaporação. Como esses insetos necessitam manter uma temperatura corporal elevada durante o vôo (Heinrich, 1971), sob condições de baixa umidade relativa do ar e ventos fortes a perda de água seria maior, reduzindo a temperatura corporal e alterando o balanço energético (Brantjes, 1981).

Extremos de temperatura também prejudicam a atividade dos esfingídeos. Laroca & Mielke (1975), utilizando técnica de captura com armadilha luminosa na Serra do Mar, capturaram maior número de espécimes em noites onde a temperatura esteve entre 17 e 21°C.

Com relação ao efeito da lua, das estrelas e da umidade do ar, Laroca & Mielke (1975) observaram que a frequência de esfingídeos às armadilhas luminosas aumentou no sentido "céu estrelado → céu encoberto → nevoeiro → chuvisco". Lehman (1971) também registrou o efeito positivo do chuvisco na atividade de esfingídeos e noctuídeos. Noites mais escuras e mais úmidas seriam, portanto, mais favoráveis à atividade dos esfingídeos. Harling (1968) concluiu que a presença de um dossel de nuvens não teria influência por si só na atividade de esfingídeos, mas seria responsável pela elevação da temperatura e pela maior ou menor intensidade do luar.

Morfologicamente, os esfingídeos estão bem adaptados à condição de C. peruvianus. O comprimento da probóscide das duas espécies estudadas,

Agrius cingulatus e Manduca rustica, é quase o mesmo do tubo floral, permitindo aos esfingídeos coletar néctar em toda a extensão da câmara nectarífera, ao mesmo tempo que tocam no estigma e nas anteras da flor. A densa pilosidade do corpo proporciona uma boa superfície para a aderência dos grãos de pólen. A procura e a descoberta do alimento dá-se provavelmente por anemotaxia, que pode ser induzida por odores florais (Brantjes, 1978). Esse mecanismo de orientação em relação ao vento seria o mesmo utilizado pelos machos de algumas mariposas em resposta à percepção de feromônios liberados pelas fêmeas (Kennedy & Marsh, 1974). À medida que se aproximam da fonte de alimento, os esfingídeos podem orientar-se em direção ao odor de maior concentração, demonstrando habilidade para distinguir entre diferentes concentrações de odores (Brantjes, 1978). A visão seria utilizada numa etapa posterior, ou seja, na abordagem direta da flor. Uma vez chegando a uma planta com flores, atraído basicamente pelo odor, o esfingídeo deslocar-se-ia de uma flor para outra com o auxílio conjunto dos sentidos visuais e olfativos (Brantjes, 1973). Isso explicaria por que um esfingídeo visitou a flor artificial de C. peruvianus, numa das noites. Apesar da ausência de odor do modelo, as tiras de cartolina branca simulavam o aspecto geral dos elementos petalóides.

A interação comportamental entre os esfingídeos e as flores de C. peruvianus assemelha-se, de modo geral, ao padrão observado nas flores de diversas outras espécies esfingófilas (Brantjes, 1973; Brantjes & Bos, 1980). A uns 10 ou 20 cm da flor, a probóscide do esfingídeo já se encontra distendida. A aproximação é sempre frontal à flor, um pouco acima ou abaixo do plano horizontal. Diante da flor o esfingídeo realiza curtos vôos para a frente e para trás, enquanto a porção anterior da probóscide se move sobre a entrada do tubo. Brantjes & Bos (1980) interpretam este tipo de "dança" como uma fase de preparo para a inserção da probóscide, fase esta coordenada por estímulos visuais.

No caso de C. peruvianus, o actinomorfismo da flor poderia auxiliar aquela operação. A introdução da probóscide no tubo floral seria regulada também por estímulos táteis. Durante uma visita de adejo, apenas o néctar secretado na porção superior do tubo é que estaria acessível ao esfingídeo, pois, devido à distância que o inseto mantém em relação à flor, a probóscide não alcança o fundo do tubo. A visita de pouso, em que o esfingídeo pousa sobre os estames e o estigma, permite ao esfingídeo aprofundar ainda mais a probóscide no hipanto, aumentando o contato com os órgãos reprodutivos da flor. Nas visitas de penetração, em que ocorre a penetração parcial do esfingídeo no hipanto, o inseto pode vasculhar inclusive o fundo da câmara nectarífera com a probóscide. A ocorrência desse último comportamento depende do diâmetro da flor visitada e parece ser comum a várias espécies de esfingídeos (Baker, 1961). As visitas de penetração em Cereus peruvianus estão provavelmente relacionadas com a depleção do néctar secretado na porção superior do hipanto, o que forçaria o esfingídeo a penetrar ainda mais no tubo floral.

O contato do corpo do esfingídeo com as anteras e o estigma da flor depende do tipo de visita realizada e da posição do estigma em relação ao centro do perianto. A quantidade de pólen que adere ao corpo do esfingídeo é proporcionalmente crescente nas visitas de adejo, de pouso e de penetração. Se a flor é visitada nas primeiras horas da ântese, a possibilidade de contato do estigma com o corpo do esfingídeo é pequena, pois aquela estrutura está rebatida para a periferia superior do perianto. O esfingídeo receberia, então, apenas pólen nas suas primeiras visitas. À medida que vai ocupando o centro da flor, o estigma torna-se mais exposto ao contato com o esfingídeo. Assim, numa primeira etapa da noite (18:00 às 22:00 h) ocorreria a transferência de pólen das anteras para o corpo do esfingídeo e, numa segunda etapa (a partir das 22:00 h) seria efetuada a deposição desse pólen no estigma das flores. Desse modo, a protandria estaria reduzindo a auto

polinização e promovendo a polinização cruzada entre as plantas da população de cactos estudada. Mecanismos semelhantes foram estudados por Brantjes & Bos (1980) em outras plantas esfingófilas.

De acordo com Janzen (1971b), Baker (1973) e Linhart & Mendenhall (1977), o comportamento alimentar de esfingídeos tropicais é do tipo linha-de-captura, ou seja, durante o período de atividade alimentar, indivíduos isolados deslocam-se através de grandes distâncias, visitando uma série ou rota definida de plantas. É provável que essa mesma estratégia alimentar seja adotada por Agrius cingulatus e Manduca rustica em relação a C. peruvianus. Esse sistema de visitas favoreceria a polinização cruzada entre os mandacarus na Serra do Japi.

A pequena quantidade de néctar, produzida por flor de C. peruvianus, condicionaria o número mínimo de flores visitadas por um esfingídeo durante um período de alimentação. Segundo Heinrich (1975), um esfingídeo com peso em torno de 3 g, por exemplo, consome aproximadamente 11 cal por minuto de voo, o que equivale energeticamente a 15  $\mu$ l de solução açucarada com 20% de concentração. O gasto energético desses insetos é maior durante o voo adejado, quando se torna necessário visitar um maior número de flores por unidade de tempo, situação que, no caso de C. peruvianus, favoreceria a polinização cruzada. Dessa forma, os aspectos energéticos da polinização influenciam não só o padrão comportamental do polinizador, como também o próprio sistema de reprodução de uma dada planta (Heinrich & Raven, 1972; Levin, 1978).

Em relação aos outros visitantes da flor de C. peruvianus descritos a seguir, Agrius cingulatus e Manduca rustica são considerados os polinizadores mais eficientes. Os dados sobre o horário de visitas dessas espécies sugerem uma atividade mais prolongada para M. rustica, o que, entretanto, não pode ser comprovado com observações mais acuradas. O reconhecimento dos esfingídeos no campo, sem captura e sem iluminação direta, foi bastante

difícil no início do trabalho, mas os dados obtidos posteriormente, baseados principalmente na observação do comportamento e fotografias, indicam que aquelas duas espécies são as únicas que visitam regularmente as flores de C. peruvianus na Serra do Japi.

Quanto à polinização de outras cactáceas por esfingídeos, talvez o único registro bem documentado seja a observação de Söhrens (1924, apud Porsch, 1939), sobre as visitas de Manduca sexta às flores de um indivíduo de Cereus jamacaru, cultivado num jardim botânico chileno. Essa espécie de Cereus é semelhante a C. peruvianus, tanto nos atributos florais como no hábito, ocorrendo no nordeste brasileiro (Britton & Rose, 1963). Portanto, C. peruvianus e, provavelmente, C. jamacaru, seriam espécies adaptadas a uma única classe de polinizadores.

Baker (1961) considera algumas desvantagens para certas espécies vegetais, decorrentes da dependência completa de mariposas como polinizadores. Em algumas regiões, as noites de verão podem ser relativamente frias, inibindo a atividade de esfingídeos e, conseqüentemente, diminuindo o número de flores visitadas. As espécies esfingófilas desenvolveriam, então, mecanismos fisiológicos, de modo a compensar os riscos envolvidos na dependência exclusiva desses polinizadores, como, por exemplo, a duração prolongada do período de floração, a produção de grande quantidade de flores, a produção de numerosas sementes por fruto e um certo grau de auto-compatibilidade, no caso das espécies predominantemente auto-incompatíveis. Os três primeiros mecanismos são, certamente, encontrados em C. peruvianus, ao passo que o último depende ainda de melhores verificações. Como o vento é, provavelmente, o fator ambiental mais adverso à atividade dos esfingídeos na Serra do Japi, sugiro a anemofilia em C. peruvianus como um possível mecanismo que tenderia a reduzir o efeito da falta de polinizadores em dias com vento forte. A grande quantidade de pólen nas flores e a facilidade com que é retirado das anteras pelo vento poderiam favorecer a polinização cruzada, pelo menos entre indivíduos próximos.

#### 5.4.2. Coleópteros

A flor de C. peruvianus representa um recurso importante para diversas espécies de coleópteros, uma vez que praticamente todas as flores observadas neste estudo continham, pelo menos, alguns besouros. Assim como os esfingídeos, o besouro Cyclocephala melanocephala (Scarabaeidae) tem hábitos crepusculares e noturnos, chegando às flores depois que estas já iniciaram a ântese.

Morfologicamente, os escarabeídeos são inadequados à polinização desse cacto, pois a escassez de pêlos corporais dificulta a aderência de pólen nos besouros. Além disso, quando chegam na flor, os besouros raramente pousam no estigma. Aparentemente os escarabeídeos não se deslocam de uma flor para outra, portanto, mesmo quando tocam o estigma da flor, não estão depositando pólen recolhido em outra planta, eliminando assim a possibilidade de polinização cruzada. O contato desses besouros com o pólen da flor é constante, pois caminham livremente entre os filetes e as anteras. Possivelmente alimentam-se de pólen, filetes e partes do tecido do hipanto. Muitos desses besouros foram observados em cópula na flor. A presença dos escarabeídeos nas flores, contudo, não interfere na visita dos esfingídeos. Algumas flores que foram ensacadas com escarabeídeos no seu interior não produziram fruto, provavelmente devido aos mecanismos de auto-incompatibilidade da planta, ou ao fato de os besouros não tocarem no estigma.

Segundo D'Araújo e Silva et al. (1968), Cyclocephala melanocephala é espécie polífaga. Gallo et al. (1978) acrescentam que os adultos ocorrem principalmente de novembro a março, atacam folhas novas e flores de maracu já durante a noite e aí permanecem escondidos durante o dia. Este comportamento também foi observado em relação à Cereus peruvianus, pois flores com até dois dias após a ântese ainda continham besouros no seu interior. Além dos escarabeídeos, foram encontrados também besouros das famílias Oede

meridae e Nitidulidae nas flores de C. peruvianus. Algumas espécies das famílias possuem hábitos alimentares semelhantes aos de C. melanocephala (Costa Lima, 1955).

Schrottky (1908, apud Porsch, 1939) registra a presença de besouros nas flores de C. peruvianus. Várias espécies de coleópteros também foram registradas como visitantes regulares de flores de Opuntia spp. na América do Norte, inclusive algumas espécies das famílias Scarabaeidae e Nitidulidae mas, apesar de numerosos naquelas flores, os besouros atuavam apenas como polinizadores ocasionais, pois raramente mantinham contato com o estigma (Grant & Hurd, 1979; Grant et al., 1979).

Uma relação mais estreita existe entre alguns nitidulídeos e várias espécies de cactáceas. Esses coleópteros, além de se alimentarem das flores, depositam aí os seus ovos. As larvas alimentam-se das partes florais e completam seu desenvolvimento em cerca de uma semana, quando o hipanto já se desprende do ovário, caindo ao chão. A pupa ocorre no solo e os adultos emergem dentro de duas semanas, procurando, então, novas flores. Quando termina a floração, os nitidulídeos podem entrar em estado de dormência, tornando-se ativos apenas na próxima floração (Grant & Connell, 1979). É possível que relações semelhantes existam entre C. peruvianus e as diversas espécies de coleópteros que visitam suas flores. De acordo com Grant et al. (1979) os hábitos alimentares dos coleópteros nas flores de cactáceas não chegam a prejudicar a fertilidade da planta, pois, além do ovário ser sempre ínfero nessa família, a abscisão do hipanto poucos dias após a ântese impede que os besouros alcencem os óvulos.

#### 5.4.3. Abelhas

Dentre os insetos antófilos, as abelhas do gênero Apis constituem um dos grupos mais importantes de polinizadores (Grant, 1953; Percival, 1965;

Faegri & van der Pijl, 1971). Possuem atividade diurna e são capazes de coletar grandes quantidades de alimento diariamente, para o abastecimento da colônia. Durante a visita às flores, o pólen adere com facilidade aos pêlos do corpo, além de ficar armazenado na corbícula ("cesta de pólen"), uma estrutura especializada para esse fim, que se localiza no último par de patas desses insetos. Para chegar à fonte de alimento, as abelhas orientam-se inicialmente pela visão e, à curta distância, pelo olfato e visão conjuntamente (Grant, 1953). As flores tipicamente melitófilas (polinizadas por abelhas) possuem ântese diurna, perfumes suaves e são, na maioria, amarelas, alaranjadas, azuis e lilases, podendo haver combinações entre essas cores (Percival, 1965; Faegri & van der Pijl, 1971).

As flores de C. peruvianus não partilham atributos com a síndrome de melitofilia. Entretanto, devido ao fato de a ântese ocorrer quando ainda há luz (principalmente em dezembro), as flores dessa cactácea possibilitam a visita oportunista daqueles insetos, que são atraídos pela grande quantidade de pólen disponível. Baker (1961) observa que, entre as plantas polinizadas por aves, morcegos e mariposas, muitas produzem pólen em abundância. Se o pólen dessas plantas estiver disponível no crepúsculo ou ao nascer do sol, será imediatamente coletado por abelhas, cuja atividade é intensa nesses períodos. Como exemplo, Baker (1961) cita o caso de várias espécies de Cereus, cujas flores brancas, adaptadas à quiropterofilia, são intensamente visitadas por abelhas no crepúsculo e ao nascer do sol.

O comportamento de Apis mellifera em C. peruvianus demonstra que esses insetos não são polinizadores adequados a esse tipo de flor, pois durante a coleta de pólen, tocam ocasionalmente no estigma. Os deslocamentos entre as flores são frequentes, mas restringem-se geralmente às flores da mesma planta.

McGregor et al. (1959) observaram a tendência de A. mellifera visitar repetidamente a mesma flor ou várias flores do mesmo ramo de Carnegiea

gigantea, sem contribuir para a polinização cruzada dessa espécie. Se a densidade das abelhas em relação ao número de flores por planta for baixa, uma única flor seria suficiente para fornecer o pólen necessário a uma ou poucas abelhas. Ao contrário, sob alta densidade de abelhas, um maior número de flores deve ser visitado por uma única abelha, o que favoreceria a polinização cruzada, se as visitas se estendenssem a outras plantas (McGregor et al., 1959). No caso de C. peruvianus, A. mellifera foi observada com mais frequência nas plantas com grande número de flores, provavelmente diminuindo a competição entre os indivíduos que coletam pólen na mesma planta.

Segundo a conceituação de Inouye (1980), aquele comportamento de A. mellifera em C. peruvianus pode ser definido como furto de pólen ("pollen thieving"), reduzindo a possibilidade de polinização pelos visitantes mais especializados (esfingídeos), uma vez que as abelhas podem retirar quase todo o pólen da flor ainda no início da ântese. Este efeito prejudicial seria mais intenso em dezembro, quando a atividade das abelhas estende-se até por volta de 19:00 h. Nenhuma flor visitada exclusivamente por abelhas produziu fruto, o que indica a ineficiência desses insetos como polinizadores de C. peruvianus. Por outro lado, Apis mellifera, assim como diversas espécies de abelhas, aparece como um dos polinizadores regulares de espécies melitófilas de Cactaceae (Grant & Grant, 1979a, b, c; Grant et al., 1979; Grant & Hurd, 1979).

Trigona spinipes ao contrário de Apis mellifera, causa séria injúria na flor durante a coleta de pólen, fazendo um orifício nos segmentos do perianto dos botões prestes a abrirem e comendo os estames e, às vezes, o estigma. Isto não impede que a ântese da flor seja normal, mas a destruição do estigma anula qualquer possibilidade de polinização. Esse comportamento é definido por Inouye (1980) como roubo de pólen ("pollen robbing") e difere do furto de pólen ("pollen thieving") pelo fato de danificar os tecidos florais. A perfuração de flores para obtenção de néctar ou pólen, parece

ser uma característica comum às espécies de Trigona (Barrows, 1976; Inouye, 1981; Kerr et al., 1981).

A interação das mamangavas com as flores de C. peruvianus não foi estudada com detalhes. Pelas observações realizadas, as mamangavas poderiam atuar como polinizadores eventuais nas seguintes condições: 1) deveriam visitar flores de plantas diferentes; 2) uma quantidade suficiente de pólen deveria permanecer na flor à disposição desses visitantes; 3) a receptividade do estigma deveria prolongar-se até às primeiras horas da manhã; 4) o pouso desses insetos sobre o estigma deveria ocorrer mais frequentemente.

#### 5.4.4. Outros animais

As formigas do gênero Camponotus são predadoras de outros insetos (W.W. Benson, comunicação pessoal) e raramente foram observadas nas flores de C. peruvianus. A falta de pilosidade no corpo e o padrão dos seus deslocamentos na flor determinam a ineficiência destas formigas na polinização do mandacaru.

As pererecas encontradas sobre as flores de C. peruvianus na Estação Ecológica do Taim, provavelmente procuravam um sítio de vocalização (A. J. Cardoso, comunicação pessoal). Nenhum contato foi feito por aqueles anfíbios com as estruturas reprodutivas da flor.

#### 5.5. Biologia da frutificação

A dispersão de diásporos é um evento importante no ciclo de vida das angiospermas, pois é através desse processo que uma planta consegue estabelecer sua progênie e ocupar um novo local (Janzen, 1969; McKey, 1975; Regal, 1977; van der Pijl, 1982). Como na polinização, a dispersão depende de um agente biótico ou abiótico, que transporta o diásporo da planta - mãe

para outro local favorável. Do ponto de vista ecológico, a dispersão é um fenômeno mais complexo do que a polinização, pois enquanto esta se completa com a deposição de pólen viável no estigma de uma determinada flor, a primeira depende de uma interação mais ampla entre a planta, o agente dispersor e o ambiente que regulará o estabelecimento e o desenvolvimento do novo indivíduo. A polinização por meios bióticos é bastante precisa, no sentido de que o pólen quase sempre atinge um substrato favorável (o estigma). Esta precisão já não ocorre na dispersão, pois o local onde o diásporo será depositado depende das características comportamentais do agente dispersor (McKey, 1975).

Existem três etapas distintas que devem ser consideradas no estudo da dispersão por agentes bióticos: 1) a atração dos agentes dispersores; 2) a retirada, o transporte e a deposição do diásporo num local favorável; 3) o estabelecimento e o crescimento do diásporo nesse local. A primeira etapa trata dos diversos meios utilizados pelas plantas para atrair os seus dispersores. Como na polinização, alguns critérios, principalmente morfológicos, contribuem para a classificação das síndromes de dispersão (van der Pijl, 1982). As diversas classes de dispersão são caracterizadas, de modo geral, pelo aspectos estruturais das unidades de dispersão, em relação à morfologia e comportamento dos agentes dispersores envolvidos (Ridley, 1930; van der Pijl, 1982). A dispersão realizada por meio de pássaros é definida como ornitocoria. As plantas ornitocóricas apresentam, em linhas gerais, as seguintes características:

1. frutos com uma parte comestível, geralmente nutritiva;
2. frutos e/ou sementes com cores atraentes;
3. frutos geralmente inodoros;
4. sementes com tegumento resistente para impedir sua digestão;
5. frutos de fácil acesso na planta.

A segunda etapa trata da maneira como a semente é retirada da planta-mãe e transportada até o novo local. Dependendo do tipo de fruto considerado, a semente pode ser ingerida isoladamente (sementes grandes e geralmente ariladas) ou juntamente com partes ou a totalidade do fruto (sementes pequenas). Uma vez ingeridas, as sementes podem ser regurgitadas ou passar através do tubo digestivo das aves. Em ambas as situações é necessário que a semente não seja destruída pela ação das enzimas digestivas da ave, sendo eliminadas íntegras e viáveis durante a regurgitação ou defecação. Portanto, durante o transporte da planta-mãe para outro local, as sementes permanecem no interior do agente dispersor (endozoocoria) e o tempo necessário para a sua liberação depende, em parte, do metabolismo de cada espécie de ave (Krefting & Roe, 1949). O comportamento alimentar e os deslocamentos da ave irão determinar se o local onde a semente será depositada é favorável ou não para a sua sobrevivência (Howe & Primack, 1975; Howe, 1977).

A terceira etapa consiste na germinação da semente sob condições adequadas de solo, temperatura, luz, umidade e no desenvolvimento de estratégias de crescimento, que capacitem a plântula a competir eficientemente com os seus vizinhos pelos recursos disponíveis no ambiente (Harper, 1977; Harper et al., 1970; Stebbins, 1971). No presente estudo, entretanto, esta etapa foi analisada superficialmente.

A adaptação dos frutos e sementes para a ingestão e dispersão por aves é um dos mais notáveis mecanismos desenvolvidos pelas Angiospermas (Stebbins, 1971). São muitos os estudos referentes à frugivoria em aves tropicais, porém, o nível de abordagem difere muito entre os diversos estudos. Podem ser distinguidos, por exemplo, os seguintes enfoques: diversidade de espécies de aves em determinadas plantas (Eisenmann, 1961; Land, 1963; Willis, 1966; Leck, 1969, 1972b; Haverschmidt, 1971; Kantak, 1979), partilha de recursos e comportamento alimentar (Terborgh & Diamond, 1970; Snow & Snow, 1971; Leck, 1972a; Silva, 1980; Skutch, 1980; Kantak, 1981), demanda

energética de aves frugívoras (Foster, 1977), viabilidade e germinação de sementes dispersas por aves (Olson & Blum, 1968), o papel das aves na sucessão secundária (Pérez, 1976), coevolução ave-planta (Snow, 1965, 1971, 1981b; Morton, 1973; McKey, 1975) e dispersão propriamente dita (Howe & Primack, 1975; McDiarmid et al., 1977; Howe, 1977, 1981; Howe & De Steven, 1979; Howe & Kerckhove, 1979, 1980; Cruz, 1981). Neste último grupo situam-se os trabalhos que analisam o processo de dispersão como um todo, englobando tanto o aspecto descritivo como o quantitativo. Trabalhos dessa natureza ainda são relativamente escassos. No Brasil, talvez os únicos estudos que considerem a dispersão de plantas lenhosas por aves, a nível de comunidade sejam os de Macedo (1977) e Macedo & Prance (1978).

Com relação à dispersão de cactáceas por aves, nenhum trabalho existe até o momento, sendo que as poucas informações a respeito limitam-se a registros sucintos de aves alimentando-se do fruto de algumas espécies, como em Peniocereus greggii (Cutak, 1945), Rhipsalis sp (Snow & Snow, 1971), Carnegiea gigantea (Ridley, 1930; van der Pijl, 1982), Cereus sp (Orians et al., 1977) e C. peruvianus (Voss & Sander, 1981).

Em Cereus peruvianus, os atributos mais evidentes da síndrome de ornitocoria são a coloração e a acessibilidade do fruto. A cor é, basicamente, o mais eficiente meio de atração utilizado pelas espécies ornitocóricas (Snow, 1971), pois a visão nas aves é geralmente bem desenvolvida, ao contrário do olfato, que é afuncional em um grande número de espécies (Van Tyne & Berger, 1976). Os frutos de muitas espécies ornitocóricas (incluindo C. peruvianus) não possuem odor, embora a presença de odor não seja um impedimento à visita das aves (van der Pijl, 1982). De acordo com Ridley (1930), Snow (1971) e van der Pijl (1982), as cores mais comumente encontradas nos frutos ornitocóricos são o vermelho, preto, laranja, amarelo, azul escuro e marrom-avermelhado, geralmente combinadas de modo contrastante, em tonalidades vivas e brilhantes. Macedo & Prance (1978) registram que vermelho e

amarelo são as cores mais encontradas nos frutos das espécies ornitocóricas das "campinas" amazônicas. A predominância da cor vermelha, tanto nas flores como nos frutos de diversas espécies ornitófilas e ornitocóricas, provavelmente está associada com a maior sensibilidade de alguns grupos de aves à região de ondas longas do espectro de luz visível (Stiles, 1976).

O pericarpo dos frutos de C. peruvianus possui cores variadas e as aves, aparentemente, não demonstraram preferência destacada por nenhuma dessas cores, visitando com a mesma frequência frutos amarelos, alaranjados, vermelhos e até mesmo alguns frutos verdes no início da época de maturação. Em algumas outras espécies de cactáceas, não só o pericarpo é a parte colorida atrativa, mas a polpa apresenta-se também bastante conspícua, como em Carnegiea gigantea (van der Pijl, 1982) e Cereus squamosus (observação pessoal), ambas de cor vermelha-viva.

O grau de acessibilidade aos frutos numa planta é um fator importante na seleção dos tipos de aves que podem explorá-lo (Snow, 1971; Kantak, 1979). O acesso das aves aos frutos de C. peruvianus é relativamente fácil, uma vez que estes se projetam quase perpendicularmente em relação ao cladódio do cacto. Entretanto, devido à presença de espinhos ao longo dos cladódios, a ave geralmente pousa no fruto para alimentar-se. Essa condição restringe a visita alimentar às aves cujo tamanho máximo esteja em torno de 20 cm (aproximadamente o tamanho de um sabiá). Se um fruto permanece aberto por mais de dois dias, a região de inserção do fruto no cladódio começa a degenerar-se, aumentando a possibilidade de que o fruto se desprenda sob o peso de um pássaro. Em várias oportunidades foram observados pássaros ocasionando a queda acidental dos frutos de que se alimentavam. Aves de tamanho relativamente grande, como Mimus saturninus e Colaptes campestris, pousam preferencialmente no ápice dos ramos para alimentar-se dos frutos ali situados, expediente às vezes também utilizado pelas espécies de pequeno porte.

O alimento oferecido pelos frutos de C. peruvianus é a polpa adocicada, cuja concentração de açúcares está em torno de 10%. Embora a constituição química da polpa não tenha sido analisada, é provável que a sua principal contribuição ao regime alimentar das aves seja em termos de água e carboidratos. As reservas nutritivas do endosperma das sementes seriam aproveitadas apenas pelas espécies de aves granívoras. Frutos desse tipo possuem um baixo teor de lipídeos e proteínas, substâncias que ocorrem em maior quantidade no arilo que envolve as sementes de alguns frutos ornitocóricos com cápsula deiscente (McDiarmid et al., 1977; Howe & Kerckhove, 1980; Howe, 1981). Do mesmo modo, as aves cujo regime alimentar é baseado principalmente em insetos, adquirem mais proteínas e lipídeos do que se alimentassem exclusivamente de frutos, sendo esta, provavelmente, uma das razões porque existem tão poucas espécies de aves totalmente frugívoras (Morton, 1973).

Com relação à frugivoria em aves, McKey (1975) dividiu as espécies frugívoras em dois grandes grupos, cujos limites não são muito distintos: 1) aves que retiram a maior parte do suprimento de carboidratos, lipídeos e proteínas dos frutos de que se alimentam e 2) aves que se utilizam dos frutos basicamente como fonte de água e carboidratos.

O primeiro grupo foi considerado por McKey (1975) como constituído de espécies frugívoras especialistas, uma vez que estariam adaptadas a explorar frutos de alto valor nutritivo, como, por exemplo, os frutos com sementes ariladas das famílias Myristicaceae, Monimiaceae, Rutaceae, Burseraceae, Sapindaceae, Dilleniaceae, Guttiferae e Flacourtiaceae, entre outras (Skutch, 1980). As espécies de aves frugívoras especialistas seriam representadas, na região neotropical, pelas seguintes famílias: Trogonidae (surucuas), Ramphastidae (tucanos, araçaris), Cotingidae (arapongas, anambês) e Pipridae (tangarás). Normalmente são aves de porte médio, capazes de engolir sementes relativamente grandes, regurgitando-as após a separação do

arilo. O padrão de deslocamento daquelas espécies é caracterizado pela grande constância de visitas à fonte de alimento (McKey, 1975; Howe & Primack, 1975; Howe, 1977; McDiarmid et al., 1977).

O segundo grupo seria composto por espécies frugívoras oportunistas, que se alimentam primariamente de insetos e complementam a dieta de carboidratos explorando frutos suculentos. Várias espécies de Melastomataceae (Land, 1963; Snow, 1965; Willis, 1966) e Moraceae (Eisenmann, 1961; Leck, 1972b; Kantak, 1979; Silva, 1980) produzem frutos daquele tipo, atraindo, além de algumas espécies consideradas especialistas, aves de diversas famílias como Picidae (pica-paus), Tyrannidae (bem-te-vis, siriris), Turdidae (sabiás), Vireonidae (juruviaras), Icteridae (corrupiões, japus), Thraupidae (sanhaços, tiés), etc.

Essas aves são de pequeno a médio porte e apresentam uma diversidade muito grande de comportamento alimentar, aproveitando os frutos quando estes se tornam disponíveis. Segundo McKey (1975), a maioria das aves neotropicais encaixa-se nessa categoria. Os frutos suculentos procurados pelas aves oportunistas geralmente são pequenos e engolidos de uma vez, como no caso de C. peruvianus, podem ser grandes, sendo a polpa gradualmente retirada com sucessivas bicadas.

As vantagens adaptativas envolvidas na dispersão desses dois grupos distintos de plantas serão discutidas posteriormente à luz de outros dados.

Nas espécies ornitocóricas, as sementes são regurgitadas ou defecadas pelas aves em condições viáveis para a germinação (McAtee, 1947; van der Pijl, 1982). Em alguns casos, a passagem da semente pelo tubo digestivo do dispersor é essencial à sua germinação, pois a escarificação química e mecânica produzida pelo sistema digestivo da ave, suprimiria a ação de possíveis inibidores de germinação (Krefting & Roe, 1949).

Em C. peruvianus, a passagem da semente pelo tubo digestivo das

aves frugívoras não é necessária à germinação, pois as sementes retiradas de frutos maduros germinaram com relativa facilidade. Portanto, no processo de dispersão desse mandacaru, as aves contribuiriam somente para a disseminação de sementes pela área. Talvez, o trânsito da semente no sistema digestivo da ave aumente a possibilidade de germinação, pois, enquanto houve 100% de germinação para as sementes recolhidas nas fezes de pássaros, as que foram retiradas dos frutos maduros germinaram com diferentes graus de eficiência (30 a 100%). O tegumento da semente, contudo, não é suficientemente resistente para impedir a destruição da maioria das sementes pelas aves granívoras. Os experimentos de germinação demonstraram também que as sementes de *C. peruvianus* são fotoblásticas positivas, pois não houve germinação no lote mantido no escuro.

O tamanho e o número das sementes de uma planta, representam estratégias alternativas na utilização dos recursos alocados para a reprodução (Harper et al., 1970; Harper, 1977). A adoção de uma ou outra dessas estratégias pela planta afeta quantitativa e qualitativamente o seu sistema de dispersão (McKey, 1975). Sementes grandes são geralmente encontradas nos frutos dispersos por aves frugívoras especializadas e representam uma resposta evolutiva da planta à fidelidade e eficiência dos seus dispersores (McKey, 1975). Se a dispersão é um processo "previsível" no tempo e no espaço, maior quantidade de energia pode ser investida pela planta na produção de sementes grandes com endosperma abundante, garantindo a sobrevivência da plântula num ambiente altamente competitivo, e envoltório nutritivo (arilo) atraindo os seus dispersores. A utilização dessa estratégia limita o número de sementes que podem ser produzidas (Stebbins, 1971), favorecendo a qualidade em detrimento da quantidade de diásporos dispersos (McKey, 1975).

Por outro lado, os frutos suculentos dispersos por aves frugívoras oportunistas possuem, geralmente, um grande número de sementes pequenas (McKey, 1975). Esta outra estratégia reprodutiva baseia-se na "imprevisibi

lidade" em relação ao agente que engolirá a semente e ao local onde será depositada. A maior parte da energia reprodutiva seria empregada na produção de um número suficientemente grande de sementes, aumentando a possibilidade de que, pelo menos, algumas delas atinjam um local favorável. Segundo McKey (1975), este sistema implica numa redução da qualidade da dispersão.

Cereus peruvianus enquadra-se naquele último padrão, pois produz numerosas sementes pequenas em frutos suculentos, que são visitados por diversas espécies de aves oportunistas (veja discussão sobre as aves adiante). O antagonismo entre o número e o tamanho das sementes parece existir mesmo entre os indivíduos da mesma população. De modo geral, as sementes mais pesadas de C. peruvianus foram encontradas nos frutos com menor número de sementes, fato que aparentemente não tem relação com a capacidade de germinação das sementes. A amplitude de variação no tamanho das sementes foi menor do que a do número de sementes, confirmando que o tamanho das sementes é um dos caracteres de menor plasticidade no conjunto dos componentes reprodutivos de uma determinada espécie (Harper et al., 1970).

Diversas espécies de plantas estão sujeitas à predação de suas sementes, que poderá ocorrer numa fase anterior ou posterior à dispersão (Janzen, 1971a). Os predadores de sementes podem ser internos, como as larvas de coleópteros da família Bruchidae, ou externos, como as aves e mamíferos que se locomovem de um fruto para outro, destruindo total ou parcialmente as sementes (Harper et al., 1970). Entretanto, alguns mecanismos de defesa foram desenvolvidos pelas plantas, durante o processo de interação com os seus predadores. As sementes podem ser protegidas da predação pré-dispersão por barreiras mecânicas, como a existência de um envoltório espesso e resistente; ou químicas, como a acidez e a adstringência dos frutos imaturos e a síntese de compostos tóxicos para o metabolismo do predador (Janzen, 1971a; Stebbins, 1971).

Outras estratégias de defesa foram propostas por Janzen (1969),

envolvendo o tamanho e o número das sementes. Segundo aquele autor, a produção de um grande número de sementes atuaria como um mecanismo de defesa, saciando o predador sem comprometer a totalidade das sementes. Assim, algumas sementes seriam dispersas antes de serem predadas.

Sementes muito pequenas conferem uma vantagem adicional contra certos predadores, como larvas de coleópteros, pois a quantidade de alimento disponível em cada semente é insuficiente para o desenvolvimento completo do predador (Janzen, 1969). Apesar de esse último aspecto ser mais evidente em frutos secos, é provável que C. peruvianus adote a estratégia de saciação do predador para minimizar o efeito da predação de sementes. Essa estratégia é definida por Toledo (1976) como "estratégia de balanço". As espécies que a adotam não evitam a saída de energia por meio de defesas especializadas, mas mantêm um certo equilíbrio com as populações de organismos que as predam.

Supondo que o padrão de visitas da Figura 16 seja constante ao longo do período de frutificação de C. peruvianus; que toda a produção de sementes seja retirada pelas aves; e que cada espécie de ave ingira o mesmo número de sementes por unidade de tempo, deduz-se que aproximadamente 13 % das sementes produzidas são predadas pelas duas espécies granívoras. Portanto, seria vantajoso para cada planta produzir o maior número possível de sementes por fruto, assegurando assim maiores probabilidades de dispersão. Não foi possível verificar se Coryphospingus cucullatus e Zonotrichia capensis discriminam sementes de tamanhos diferentes, uma vez que a amplitude de variação foi de apenas 1 mg. Predadores de sementes que possuem esta capacidade de discriminação podem atuar como fortes agentes de seleção entre as plantas de uma dada população (Smith, 1975).

A avaliação real da predação de sementes em C. peruvianus torna-se muito difícil, pois nem todas as sementes ingeridas pelas duas espécies granívoras são destruídas, podendo aquelas aves contribuir de algum modo

para a dispersão da planta. Como não foi verificado o grau de desenvolvimento das sementes dos frutos verdes antes da maturação, não foi possível determinar se a visita das aves a esses frutos imaturos deve ser considerada um caso de dispersão precoce ou de predação de sementes.

O período de frutificação de uma determinada espécie vegetal é o resultado da interação da espécie com os fatores climáticos e bióticos da comunidade (Janzen, 1967). De acordo com Ashton (1979), nas florestas estacionais, caracterizadas por períodos secos e chuvosos bem definidos, a porcentagem de frutos suculentos cresce com o aumento da intensidade das chuvas. Essa tendência também foi observada no Bosque dos Jequitibás em Campinas, uma floresta residual de planalto caracterizada por uma estação mais chuvosa, de outubro a março, e outra mais seca, de abril a setembro (Matthes, 1980).

A frutificação de C. peruvianus na estação chuvosa é, portanto, consistente com o padrão apresentado. A ocorrência da frutificação no verão chuvoso seria vantajosa para as sementes, pois estas encontrariam um ambiente mais favorável à germinação. Sementes pequenas embebem-se mais facilmente e germinam mais depressa do que sementes grandes nas mesmas condições (Harper et al., 1970).

Com relação aos dispersores, a frutificação de C. peruvianus coincide com a época de nidificação das diversas espécies de aves, representando uma importante fonte de alimento para as aves frugívoras e insetívoras. Segundo Morton (1973), os adultos de várias espécies de aves insetívoras alimentam-se de frutos na estação reprodutiva, pois nessa época os frutos são abundantes e demandam um baixo custo energético na sua procura. O tempo economizado na alimentação com frutos seria então deslocado para a procura de insetos para os filhotes, que necessitam de uma dieta mais completa de lipídeos e proteínas. Essa situação favoreceria a dispersão de C. peruvianus por aves naquela época do ano.

Alguns aspectos da estratégia de vida de C. peruvianus são semelhantes aos observados em diversas espécies de Cecropia (Moraceae). As embaúbas são plantas típicas de vegetação secundária (Gómez-Pompa & Vasquez-Yanes, 1976), produzem frutos com sementes pequenas e numerosas, que são dispersas por uma grande diversidade de aves e mamíferos oportunistas (Eisenmann, 1961; Olson & Blum, 1968; Leck, 1972b; Silva, 1980; Sazima et al., 1981; Uieda & Vasconcellos-Neto, 1981), e suas sementes germinam rapidamente apenas na presença de luz (Válio & Joly, 1979). Essas características podem ser estendidas, de modo geral, a toda a família Cactaceae.

## 5.6. Visitantes do fruto

### 5.6.1. Aves

A atividade alimentar das aves em C. peruvianus pode ser observada com relativa facilidade, pois, na Serra do Japi, esse cacto desenvolve-se principalmente em áreas de vegetação aberta, como campos e capoeiras, onde as aves são abundantes e bem visíveis. Por outro lado, a diversidade de espécies de aves dentro da mata de encosta da Serra do Japi não é grande, devido à estrutura secundária dessa formação e à altitude em que se encontra (Willis & Oniki, 1981).

Apesar de nenhum morcego ter sido observado alimentando-se dos frutos de C. peruvianus, existe a possibilidade, embora remota, de que os pequenos orifícios distribuídos em torno dos furos observados nos frutos verdes tenham sido feitos por morcegos. No entanto, é mais provável que aqueles orifícios tenham sido produzidos pelas unhas das aves que pousaram no fruto.

Embora poucas observações tenham sido realizadas à tarde, aparentemente as aves são mais ativas nos frutos durante as primeiras horas da

manhã, Land (1963) e Leck (1969) observaram o mesmo padrão temporal de visitas em aves frugívoras tropicais, porém Kantak (1979), observando visitas de aves em cinco plantas de espécies diferentes, registra que a atividade da maioria das espécies foi maior a partir das 10:00 h. De acordo com Kantak (1979), o padrão temporal da atividade alimentar das aves frugívoras é determinado por uma combinação de fatores internos e externos às aves, como por exemplo, o ritmo metabólico de cada espécie, a proximidade da fonte de alimento em relação ao local do ninho, a disponibilidade e a qualidade dos recursos alimentares alternativos e a localização e atividade dos predadores e competidores. A estes fatores poderia ser acrescentado ainda o efeito das condições atmosféricas no comportamento alimentar das aves. Talvez essa diversidade de fatores explique por que plantas de Cereus peruvianus com aproximadamente o mesmo número de frutos foram visitadas com diferentes graus de intensidade.

Howe & De Steven (1979) observaram que, em Guarea glabra (Meliaceae), o número de visitas, a diversidade de espécies de aves que visitam a planta bem como o número de sementes removidas por fruto, aumentam linearmente com a quantidade de frutos disponíveis. Um fruto apenas se torna disponível quando as sementes estão em condições de serem dispersas, o que pode ser mais facilmente percebido em frutos secos com cápsulas deiscentes do que em frutos suculentos indeiscentes, cuja maturação é lenta (Howe & Estabrook, 1977). No caso de Cereus peruvianus, mesmo que uma planta possua muitos frutos vermelhos e se torne bem atrativa, os frutos disponíveis são apenas aqueles cuja parede já se rompeu, expondo a polpa. Mesmo assim, a relação verificada por Howe & De Steven (1979) em Guarea glabra, também foi observada naquela cactácea, pois plantas com muitos frutos abertos foram visitadas mais frequentemente por um número maior de espécies de aves do que aquelas que possuíam poucos frutos.

Das espécies que se alimentam dos frutos de C. peruvianus, apenas Euphonia chlorotica pode ser considerada basicamente frugívora. As demais encaixam-se nas seguintes categorias: frugívoro-insetívoras ( Turdus rufiventris, Tangara cayana, Thraupis sayaca, Habia rubica, Tachyphonus coronatus, Thlypopsis sordida, Saltator similis); frugívoro-insetívoro-nectarívoras (Coereba flaveola, Dacnis cayana) ; onívoras (Pitangus sulphuratus , Mimus saturninus); granívoro-insetívoras (Coryphospingus cucullatus, Zonotrichia capensis) e predominantemente insetívoras (Colaptes campestris , Tyrannus melancholicus, Myiodynastes maculatus). O arranjo das espécies em cada categoria está baseado principalmente nos trabalhos de Moojen et al. (1941), Schubart et al. (1965), Willis (1977) e em observações pessoais. A rigor, é difícil estabelecer com precisão categorias funcionais dessa natureza, pois o regime alimentar das aves muitas vezes varia ao longo do ano, em função da disponibilidade de alimento e da época de reprodução. Por ser um alimento facilmente encontrado e que coincide com a época reprodutiva das aves na Serra do Japi, os frutos de C. peruvianus são procurados oportunisticamente por aves de diversas categorias alimentares.

A importância relativa daquelas espécies de aves na dispersão de C. peruvianus depende, em parte, da quantidade média de sementes que cada indivíduo remove de uma planta, por visita. Contudo, não foi possível essa quantificação, pois as sementes de mandacaru são muito pequenas e a contagem do número de bicadas que cada ave desferia no fruto era praticamente inviável, na maioria das vezes. Além disso, o tamanho do bico é bastante variável entre as espécies de aves consideradas, o que dificulta ainda mais aquela quantificação. Para fins de comparação, estabeleceu-se que a retirada de sementes seria, a grosso modo, uma função do número e duração de visitas realizadas pelos indivíduos de cada espécie de ave.

Thraupis sayaca foi a espécie que mais contribuiu para a dispersão de C. peruvianus na área de estudo. Além de perfazer mais de 60% das

visitas, essa espécie apresentou deslocamentos bastante amplos, favorecendo a disseminação de sementes por uma área relativamente grande. As espécies daquele gênero de ave são típicas de formações não-florestais (Snow & Snow, 1971), frequentando capoeiras, cerrados, campos, jardins e pomares. Ocasionalmente, T. sayaca pode penetrar na orla da mata à procura de alimento. Geralmente dois ou três indivíduos alimentaram-se simultaneamente numa mesma planta de C. peruvianus, cada ave permanecendo, em média, 1 min em cada fruto. Enquanto outras espécies abandonavam o cacto após alimentarem-se dos frutos e dirigiam-se a outro tipo de planta, T. sayaca normalmente realizava vôos diretos entre alguns cactos, alimentando-se em todos por onde passava. Entretanto, no presente estudo não foi possível verificar até que ponto aquele padrão de deslocamento determina uma distribuição direcional de sementes entre as plantas, como o observado no trabalho de Howe & Primack (1975) com Casearia nitida (Flacourtiaceae) e seus dispersores especializados.

Várias vezes foram observados sanhaços adultos alimentando indivíduos de plumagem juvenil com pedaços do fruto de C. peruvianus. Em outras ocasiões, os sanhaços abandonavam o cacto carregando um pedaço de fruto no bico, com o qual, provavelmente, alimentavam os filhotes nidícolas. Além de C. peruvianus, a mamica-de-cadela (Zanthoxylum sp, Rutaceae) foi a única outra planta em frutificação, observada na área de estudo, sendo também visitada por aquela espécie de ave. É provável que, na Serra do Japi, C. peruvianus seja uma das plantas mais importantes no regime alimentar de T. sayaca durante a sua época de frutificação.

Como espécie frugívora, os sanhaços estariam mais adaptados à dispersão de frutos suculentos com sementes pequenas que passam pelo tubo digestivo, uma vez que parecem não ter habilidade para regurgitar sementes maiores (Marcondes-Machado, 1982). Thraupis sayaca também foi observado alimentando-se de C. peruvianus no Estado do Rio Grande do Sul (Voss & Sander, 1981) e de outra espécie não identificada de Cereus no Estado da Bahia

(A. Studer, comunicação pessoal). A grande variedade de insetos que serve de alimento para os sanhaços (Moojen et al., 1941; Schubart et al., 1965), atesta o caráter oportunista dessas aves na exploração de um nicho alimentar bastante amplo.

Euphonia chlorotica foi a segunda espécie mais importante para a dispersão de C. peruvianus, segundo os dados deste trabalho. Realizou apenas 6% das visitas, mas foi a espécie de ave que apresentou a maior duração média de visitas por fruto (2 min). O hábito de alimentação em grupo é característico àquela espécie (Marcondes-Machado & Silva, 1981), sendo também observado nos indivíduos que se alimentavam em C. peruvianus. Em relação a outros gêneros da família Thraupidae, Euphonia é um dos que apresentam maior grau de frugivoria entre suas espécies. A ausência de moela nesse grupo de aves é uma adaptação característica a esse regime alimentar especializado (Wetmore, 1914). Snow & Snow (1971) observaram que 97% dos registros alimentares obtidos para Euphonia violacea (uma espécie com estrutura e hábitos alimentares semelhantes a E. chlorotica) em habitats de vegetação secundária, constituíram-se de diferentes tipos de frutos. Os amplos deslocamentos de E. chlorotica pela área de estudo confirma a importância dessa espécie na dispersão de C. peruvianus na Serra do Japi.

A seguir, aparecem Saltator similis e Tangara cayana como outras espécies de aves relativamente importantes na dispersão daquele cacto. Ambas totalizaram quase 7% das visitas, cuja duração média foi de 1,0 e 1,6 min, respectivamente. Saltator similis é uma espécie abundante, tanto na mata de encosta como nas capoeiras da Serra do Japi. Em algumas ocasiões, os trinca-ferros alimentavam-se dos frutos de mandacaru e voavam para um trecho de mata ou capoeira, contribuindo desse modo para a disseminação de sementes no interior dessas formações, que, todavia, não representam o melhor habitat para a germinação das sementes desse cacto. Entretanto, a presença de vários mandacarus no interior da mata indica uma possível participação

de Saltator similis na dispersão local daquele cato. Já Tangara cayana é espécie mais abundante nas formações abertas, deslocando-se ativamente pela área de estudo. Ambas as espécies incluem frutos e insetos na sua alimentação (Moojen et al., 1941; Schubart et al., 1965).

Com exceção de Coryphospingus cucullatus e Zonotrichia capensis, as demais espécies são visitantes ocasionais dos frutos de C. peruvianus, perfazendo juntas apenas 10,5% das visitas registradas. Entretanto, todas parecem ser legítimos dispersores de C. peruvianus, eliminando as sementes íntegras e viáveis através das fezes. Os tiranídeos, apesar de formarem uma família predominantemente insetívora, frequentemente incluem frutos no seu regime alimentar. Muitos gêneros neotropicais alimentam-se de frutos durante o ano todo, utilizando técnicas derivadas dos comportamentos estereotipados da captura de insetos (Fitzpatrick, 1980; Marcondes-Machado, 1982). Uma destas técnicas consiste em adejar diante do fruto e arrancar pedaços da polpa com o bico, conforme se observou em Tyrannus melancholicus e Pitangus sulphuratus nos frutos de mandacaru.

De todas as espécies de aves neotropicais, P. sulphuratus (bem-te-vi) talvez seja a que apresenta maior versatilidade na ocupação de diversos habitats, técnica de captura de presas e regime alimentar, sendo por esta razão considerado um generalista por excelência (Fitzpatrick, 1980). As três espécies de tiranídeos observadas em C. peruvianus também se alimentam de diversas outras espécies de frutos, ao longo da sua área de distribuição (Eisenmann, 1961; Land, 1963; Willis, 1966; Olson & Blum, 1968; Haverschmidt, 1971; Leck, 1969, 1972b, Kantak, 1979, 1981; Voss & Sander, 1980, 1981; Marcondes-Machado, 1982).

A família Coerebidae é composta por aves que possuem uma alimentação mista baseada em néctar, frutos e insetos, com predominância de um dos itens alimentares, dependendo da espécie considerada. Coereba flaveola é basicamente um nectarívoro (Carvalho, 1958; Snow & Snow, 1971), que ocupa

uma grande variedade de habitats não-florestais, inclusive pomares, jardins e parques urbanos. Snow & Snow (1971) apontam que a proporção de insetos e frutos ingeridos durante a atividade alimentar daquelas aves é de apenas 8% e 7%, respectivamente, em relação à tomada de néctar das flores. Talvez isto explique por que, apesar de abundante na área de estudo, C. flaveola foi pouco frequente em C. peruvianus.

Dacnis cayana é espécie comum em habitats de vegetação secundária e em áreas cultivadas. Seu regime alimentar consta principalmente de insetos e frutos, em igual proporção, complementado pela ingestão de néctar (Snow & Snow, 1971). As visitas desta espécie em C. peruvianus foram muito raras.

Turdus rufiventris, Habia rubica, Tachyphonus coronatus e Thlypopsis sordida são espécies que se alimentam principalmente de insetos e frutos (Moojen et al., 1941; Schubart et al., 1965). Na Serra do Japi, T. sordida é mais característica das áreas abertas, ao passo que as outras podem ser encontradas também na mata. Apesar de terem sido registradas apenas duas visitas de Mimus saturninus em C. peruvianus, durante o período regular de observação, em ocasiões isoladas aqueles pássaros foram vistos várias vezes alimentando-se dos frutos desse cacto. O papel daquelas aves na dispersão de C. peruvianus naquela região deve ser mais eficaz do que indicam os dados do presente estudo.

As análises do conteúdo estomacal de Coryphospingus cucullatus e das fezes de Zonotrichia capensis demonstram que esses pássaros destroem a maior parte das sementes ingeridas, alimentando-se do seu endosperma. Algumas sementes, entretanto, podem passar ilesas pelo tubo digestivo, vindo a germinar se depositadas num local favorável. Além da predação de sementes, outro fator que limita ainda mais a atuação daquelas aves na dispersão do mandacaru seria o seu exíguo deslocamento pela área de estudo, provavelmente devido à acentuada territorialidade daquelas aves durante a época reprodutiva (J. Vielliard, comunicação pessoal).

Interações agressivas interespecíficas em aves frugívoras foram observadas por Leck (1969, 1972a), por Terborgh & Diamond (1970), por Kantak (1981) e por Marcondes-Machado (1981), porém não está clara a maneira como essas interações afetam o processo da dispersão. No presente estudo, Thraupis sayaca apresentou uma relativa dominância sobre a maioria das espécies que se alimentavam de C. peruvianus, fato que reforça a importância daquela espécie na dispersão do mandacaru.

Além do presente estudo, a frugivoria de aves em C. peruvianus foi também assinalada por Voss & Sander (1981) no Estado do Rio Grande do Sul, que registraram as seguintes espécies: Pitangus sulphuratus, Coereba flaveola, Stephanophorus diadematus, Thraupis sayaca e Thraupis bonariensis. Aqueles autores, entretanto, não apresentam dados quantitativos sobre as visitas dessas espécies. A. Studer (comunicação pessoal) também registra a visita de aves numa espécie de Cereus no Estado da Bahia, provavelmente C. jamacaru. As espécies observadas naquela cactácea, bem como o número aproximado de visitas de cada uma, são dadas a seguir: Tyrannus melancholicus (4), Mimus saturninus (1), Icterus icterus (7 a 10), Molothrus badius (7 a 10), Thraupis sayaca (7 a 10), Nemosia pileata (7 a 10) e Paroaria dominicana (7 a 10). Estas informações adicionais confirmam que, devido ao tipo de ambiente que ocupam, Cereus peruvianus e talvez várias outras espécies de cactáceas, dependem de diversas aves oportunistas não-especializadas para a sua dispersão.

#### 5.6.2. Insetos

Apesar de diversas espécies de insetos terem sido observadas alimentando-se dos frutos de Cereus peruvianus, a grande maioria não interfere, positiva ou negativamente, na dispersão desse mandacaru. É provável que somente as duas espécies de Gymnetis (Cetoniinae) observadas atuem naquele processo, consumindo a polpa dos frutos que estaria disponível para as aves

e promovendo a queda das sementes ao chão. Por um lado, a ação daqueles insetos é prejudicial à dispersão, pois as sementes não são ingeridas e nem transportadas pelas aves. Por outro lado, as sementes que caem ao chão podem ser levadas pela água da chuva para locais favoráveis de germinação. De qualquer modo, por ser uma situação pouco frequente, o papel dos cetôníneos na dispersão de C. peruvianus é praticamente irrelevante.

## 6. CONCLUSÕES

O estudo da estrutura e da antese da flor de Cereus peruvianus, na Serra do Japi, indica que essa espécie está adaptada à polinização por mariposas da família Sphingidae, caracterizando a síndrome de esfingofilia. Os esfingídeos são agentes adequados para realizar a polinização cruzada na quela cactácea, pois, geralmente, tocam nos estames e no estigma da flor, durante a visita.

A pequena quantidade de néctar produzida por flor é um fator que estimula o inseto a visitar muitas flores durante um percurso alimentar. Este percurso é condicionado também pelo número de flores abertas por noite em cada planta. O comportamento alimentar dos esfingídeos, observados neste estudo, aproxima-se bastante do tipo linha-de-captura, em que um dado indivíduo visita uma série de plantas com poucas flores por noite, seguindo uma rota mais ou menos definida. O sistema de visitas em linha-de-captura é altamente eficaz para a polinização cruzada das plantas de Cereus peruvianus na Serra do Japi.

Cereus peruvianus é espécie predominantemente auto-incompatível, reproduzindo-se principalmente por xenogamia. A protandria e a hercogamia dos elementos sexuais da flor são mecanismos que podem atuar na prevenção da autogamia, favorecendo a existência de reprodução xenogâmica naquela espécie.

Os esfingídeos Agrius cingulatus e Manduca rustica são os agentes polinizadores mais eficientes daquela cactácea na Serra do Japi, seja no aspecto morfológico (comprimento da probóscide, pilosidade do corpo), fisiológico (alta taxa metabólica) ou comportamental (sistema de visita em linha-de-captura). Coleópteros escarabeídeos, abelhas e demais insetos não contribuem efetivamente para a polinização de C. peruvianus, pois não se deslocam regularmente entre as flores e, na maior partes das visitas, não tocam

no estigma da flor. Alguns daqueles visitantes podem exercer um efeito prejudicial na polinização do mandacaru, atuando como agentes de furto ou roubo de pólen e destruindo os tecidos dos órgãos reprodutivos da flor.

A dependência exclusiva de esfingídeos como agentes polinizadores representa uma estratégia de risco para C. peruvianus, que, em resposta, produz um grande número de flores no seu ciclo reprodutivo, com grandes quantidades de pólen e óvulos para assegurar a polinização.

Os frutos de C. peruvianus possuem estrutura, coloração e grau de acessibilidade típicos da síndrome de ornitocoria. A polpa doce e succulenta é consumida por diversas espécies de aves de comportamento alimentar oportunista, que, posteriormente, defecam as sementes em condições viáveis de germinação. Devido à frequência de suas visitas e à amplitude de seus deslocamentos, Thraupis sayaca é o mais eficiente dispersor de C. peruvianus na Serra do Japi. As demais espécies de aves possuem menor importância na dispersão do mandacaru, sendo que a contribuição de Coryphospingus cucullatus e Zonotrichia capensis nesse processo é muito reduzida, pois destroem a maioria das sementes ingeridas. O papel das aves na dispersão de C. peruvianus consiste basicamente na disseminação das sementes, uma vez que estas podem germinar mesmo sem ter atravessado o tubo digestivo das aves.

A produção de frutos com sementes pequenas e numerosas e a utilização de aves oportunistas como agentes dispersores constituem uma outra estratégia de risco para Cereus peruvianus, favorecendo a quantidade em detrimento da qualidade da dispersão.

## 7. RESUMO

O presente estudo aborda a biologia reprodutiva de Cereus peruvianus Miller (Cactaceae), com relação a sua polinização e dispersão. O trabalho de campo foi realizado na Serra do Japi, localizada no setor oeste do município de Jundiaí (23°11'S; 46°52'W), no Estado de São Paulo, entre outubro de 1979 e fevereiro de 1982. Aquela região é caracterizada por vegetação florestal secundária, com vários trechos de campos arbustivos e capoeiras.

A floração de C. peruvianus inicia-se em meados de setembro e estende-se até dezembro. As flores são tubulosas, brancas, hermafroditas, de ântese noturna e exalam um odor levemente desagradável. O néctar é produzido na superfície interna do hipanto em quantidades muito pequenas, porém a sua produção é contínua ao longo da noite. As flores começam a abrir por volta das 18:00 h, quando o pólen já está exposto nas anteras. O estigma é excêntrico e torna-se receptivo mais tarde (aproximadamente 22:00 h), à medida que se desloca para o centro da flor. A fase receptiva da flor termina por volta das 05:00 h, ficando o estigma prostrado sobre os elementos do perianto.

Ao longo do trabalho foram realizados vários experimentos de polinização manual. Cereus peruvianus é uma espécie predominantemente auto-incompatível, pois a produção de frutos é mais abundante quando ocorre polinização cruzada xenogâmica, ou seja, quando uma flor recebe pólen da flor de uma outra planta.

A partir do crepúsculo, diversas espécies de insetos visitam as flores de C. peruvianus. Os visitantes mais adaptados à polinização dessa cactácea são Agrius cingulatus e Manduca rustica (Sphingidae), ambos de estrutura e comportamento semelhantes, cujas visitas iniciam-se por volta das 19:30 h e estendem-se até às 03:00 h. Os esfingídeos são atraídos às flores

pelo odor exalado pelos elementos petalóides do perianto e, ao alimentarem-se do néctar, efetuam o contato com o estigma e as anteras da flor.

Besouros escarabeídeos visitam as flores logo após o crepúsculo. Geralmente permanecem na flor em que pousam, alimentando-se de pólen e partes dos estames e do hipanto, porém não tocam no estigma.

As abelhas (Apis mellifera) coletam intensamente o pólen das flores em início de abertura. Sua atividade cessa apenas quando a luminosidade do ambiente é bastante reduzida. As abelhas não são importantes para a polinização desse cacto, pois, além de não tocarem no estigma da flor, são furtadoras de pólen, reduzindo a quantidade de pólen disponível para os legítimos polinizadores.

O padrão de floração de Cereus peruvianus assemelha-se ao tipo de estratégia denominada de estado estável (produção diária de poucas flores durante um período relativamente longo de tempo). Essa estratégia condiciona o comportamento alimentar dos esfingídeos, promovendo visitas pelo sistema de linha-de-captura, em que um esfingídeo visitaria diariamente uma série de plantas localizadas ao longo de uma rota definida. Esse sistema de visitas parece ser o mais eficiente na polinização cruzada de C. peruvianus por esfingídeos na Serra do Japi.

A maturação dos frutos de C. peruvianus ocorre principalmente em dezembro a janeiro, época de maior intensidade de chuvas na região. Os frutos são bagas carnosas, de coloração externa variada (amarelos, alaranjados, vermelhos), com polpa branca e adocicada contendo numerosas sementes (cerca de 2000). Ao completar-se a maturação, a parede do fruto rompe-se, expondo a polpa.

Os frutos abertos de C. peruvianus são visitados por diversas espécies de aves, que arrancam pedaços da polpa e os engolem junto com as sementes. Estas, depois de atravessarem o tubo digestivo das aves, são defecadas no ambiente em condições que podem ser viáveis para a germinação.

Das 17 espécies de aves observadas, Thraupis sayaca (Thraupidae) é a mais eficiente na dispersão daquele cacto, pois, além de apresentar a maior frequência de visitas aos frutos, essa espécie realiza amplos deslocamentos pela área de estudo. As demais espécies têm importância secundária na dispersão de C. peruvianus, sendo que duas delas (Coryphospingus cucullatus e Zonotrichia capensis) prejudicam a dispersão, pois são predadoras de sementes.

O tipo de fruto apresentado por Cereus peruvianus (suculento, com muitas sementes pequenas, composto basicamente por água e carboidratos) é tido como adaptado à dispersão por aves frugívoras oportunistas, fato que foi comprovado neste trabalho. Essa estratégia representa um investimento de baixo custo para a planta, pois favorece a dispersão de muitas sementes por unidade de tempo. Entretanto, a qualidade da dispersão é comprometida devido à utilização de agentes não-especializados. A produção de um grande número de sementes por fruto poderia também estar relacionada com mecanismos de saciação de predadores, garantindo a sobrevivência das demais sementes através da dispersão.

## 8. SUMMARY

This study concerns the reproductive biology of Cereus peruvianus Miller (Cactaceae) particularly pollination and dispersal. Field observations were carried out in the Serra do Japi, located in Jundiaí Country (23°11'S; 46°52'W), São Paulo State, from October 1979 to February 1982. That region is characterized by secondary forest with some areas of bushy grassland and second growth "capoeiras".

The flowering period of Cereus peruvianus starts at about the middle of September and extends until December. The flowers are tubular, whitish, hermaphrodite, with nocturnal anthesis, exhaling a slightly disagreeable odour. Small quantities of nectar are produced on the internal surfaces of the hypanthium during the night. The flowers start opening around 18:00 h, when pollen is already presented by the anthers. The stigma becomes receptive later (around 22:00 h), while moving downward to the center of the flower. The receptivity period of the flower ends around 05:00 h, when the stigma becomes prostrate over the perianth elements.

Several hand-pollination experiments showed that Cereus peruvianus is a predominantly self-incompatible species. The highest fruit set occurs when a flower receives pollen from other plants (xenogamic cross-pollination).

Several insect species visit the flowers of C. peruvianus after sunset. Agrius cingulatus and Manduca rustica (Sphingidae) are apparently the floral visitors best adapted to the pollination of that cactus. They are generally similar in structure and behavior, and visit the flowers between 19:30 h and 03:00 h. Hawkmoths are attracted to the flowers by odor stimuli, and touch the anthers and stigma while probing the floral tube to reach the nectar.

Scarabaeid beetles visit the flowers just after sunset. The beetles usually remain in the same flower they arrive at, where they eat pollen and

parts of the hypanthium and stamens. The scarabaeids do not touch the stigma while moving around in the flower.

Honeybees (Apis mellifera) actively harvest the pollen of the partially opened flowers. They continue visiting the flowers until the complete darkness. Apis mellifera have no value as cactus pollinators because they do not touch the stigma and they deplete the pollen available to the true ones.

The flowering pattern of C. peruvianus resembles the strategy known as "steady state" (a small production of flowers during a long time). This strategy condition the foraging behavior of the hawkmoths, promoting "trap-lining" visits on the flowers. During a "trap-line" foraging behavior, a hawkmoth would visit a set of plants along a definite route. This is probably the most effective system for the cross-pollination of Cereus peruvianus by hawkmoths in the Serra do Japi.

Fruit maturation in C. peruvianus occurs mainly in December and January, during the peak of the rainy season. The fruits are succulent berries with great variation in external coloration (yellow, orange, red) and the sweet white pulp envelops numerous (about 2,000) seeds. When fruits are ripe their wall splits open and the pulp is exposed.

Open fruits are visited by many bird species, which pick up pieces of the pulp and swallow them immediately together with seeds. After passing through the digestive tract, the seeds are released to the environment in good condition for germination.

Among 17 species of birds observed in this study, Thraupis sayaca (Thraupidae) was the most efficient disperser of this cactus. This bird showed the greatest frequency of visits to the fruits and moved widely throughout the area. Other species play a secondary role in the dispersal of C. peruvianus, including two seed-eating birds (Coryphospingus cucullatus and Zonotrichia capensis) that destroy most of the eaten seeds.

Small-seeded succulent fruits whose pulps consists mainly of water and carbohydrates, such as those of C. peruvianus, are well adapted to dispersal by opportunistic fruit-eating birds. All the species that ate the fruits of C. peruvianus belong to this category. This strategy represents a low cost investment for the plant, as it favors the dispersal of many seeds per unit of time. However, the dispersal quality is limited by the utilization of non-specialized frugivorous birds. The large production of seeds per fruit could also be related to predator satiation mechanisms, assuring the survival of the other seeds by dispersal.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS<sup>1</sup>

- AB'SÁBER, A.N., 1970 Os lajedos da Serra de São Francisco; um exemplo de aridez rochosa no Estado de São Paulo. In: Simpósio de Ecologia Inter tropical, Bahia, 1970. São Paulo, USP. p. 29-32 Resumos (Caderno de Ciências da Terra, 6).
- \_\_\_\_\_ 1979 Limitações dos informes paleoecológicos das linhas de pedra no Brasil. São José do Rio Preto, UNESP. p.1-27 (Inter-Facies, Escritos e Documentos, n.1).
- ALCORN, S.M.; MCGREGOR, S.E.; BUTLER, G.D. & KURTZ, E.B., 1959 Pollination requirements of the saguaro (Carnegiea gigantea). Cactus Succ. J., 31: 39-41
- \_\_\_\_\_ ; \_\_\_\_\_ & OLIN, G., 1961 Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats, and honeybees. Science, 133:1594-5
- \_\_\_\_\_ ; \_\_\_\_\_ & \_\_\_\_\_ 1962 Pollination requirements of the organpipe cactus. Cactus Succ. J., 34:134-8
- ANDRADE- LIMA, D. de, 1966 Vegetação. In: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. Atlas Nacional do Brasil.
- ARROYO, M.T.K. de, 1976 Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility. Taxon, 25:543-8
- ASHTON, P.S., 1979 La forêt naturelle: biologie, régénération et croissance des arbres. In: Organisation des Nations Unies. Paris. PNUE et FAO. Écosystèmes forestiers tropicaux. Paris, UNESCO. p.194-232 (Recherches sur les ressources naturelles, 14).

(1) A elaboração das referências foi feita de acordo com a norma PNB-66/77, editada pela Associação Brasileira de Normas Técnicas.

- BAKER, H.G., 1961 The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. Q. Rev. Biol., 36:64-73
- \_\_\_\_\_ 1970 Evolution in the tropics. Biotropica 2:101-11
- \_\_\_\_\_ 1973 Evolutionary relationship between flowering plants and animals in American and African tropical forests. In: MEGGERS, Betty J.; AYENSU, E.S.; DUCKWORTH, W.D., eds. Tropical forest ecosystems in Africa and South America; a comparative review. Washington, Smithsonian Institution Pr. p.145-159
- \_\_\_\_\_ 1976 "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In: BURLEY, J. & STYLES, B.T., eds. Tropical trees; variation, breeding and conservation. London, Linnean Society Pr. & Academic. p.161-168 (Linnean Society Symposium Series, 2).
- \_\_\_\_\_ 1978 Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics. In: TOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H., eds. Tropical trees as living systems. Cambridge University Pr. p.57-82
- \_\_\_\_\_ & BAKER, Irene, 1975 Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In: GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H., eds. Coevolution of animals and plants. Austin, University Texas Pr. p.100-140
- \_\_\_\_\_ & HURD, P.D., 1968 Intrafloral ecology. A. Rev. Ent., 13:385-414
- BARROSO, Graziela M., 1978 Sistemática de angiospermas do Brasil. São Paulo, Livros Técnicos e Científicos & EDUSP, v.1, 255 p.
- BARROWS, E.M., 1976 Nectar robbing and pollination of Lantana camara (Verbenaceae). Biotropica, 8:132-5
- BAWA, K.S., 1974 Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution, 28: 85-92.

- BRAGA, R., 1976 Plantas do nordeste; especialmente do Ceará. 3 ed. Fortaleza, S.C.P. (Coleção Mossoroense, 42), 540 p.
- BRANTJES, N.B.M., 1973 Sphingophilous flowers, function of their scent. In: BRANTJES, N.B.M. & LINSKENS, H.F., eds. Pollination and dispersal. Nijmegen, Publ. Dept. Botany, p.24-46
- \_\_\_\_\_ 1978 Sensory responses to flowers in night-flying moths. In: RICHARDS, A.J., ed. The pollination of flowers by insects. London, Linnean Society. p.13-19 (Linnean Society Symposium Series, 6).
- \_\_\_\_\_ 1981 Wind as a factor influencing flower-visiting by Hadena bicruris (Noctuidae) and Deilephila elpenor (Sphingidae). Ecol. Ent., 6:361-3
- \_\_\_\_\_ & BOS, J.J., 1980 Hawkmoth behaviour and flower adaptation reducing self pollination in two Liliiflorae. New Phytol., 84:139-43
- \_\_\_\_\_ & LEEMANS, J.A.A.M., 1976 Silene otites (Caryophyllaceae) pollinated by nocturnal Lepidoptera and mosquitoes. Act bot. neerl., 25:281-95.
- BRITTON, N.L. & ROSE, J.N., 1963 The Cactaceae. New York, Dover. v. 2, 241p.
- CARVALHO, C.T. de, 1958 Notas ecológicas sobre Coereba flaveola (Passeres, Coerebidae). Bolm Mus. para. "Emílio Goeldi", Ser. Zoologia, (10):1-21
- COSTA LIMA, A.M. da, 1955 Insetos do Brasil. Rio de Janeiro, Escola Nacional de Agronomia. v.9, 289 p (Série Didática, n.11).
- CRUDEN, R.W., 1976 Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. In: BURLEY, J. & STYLES, B.T., eds. Tropical trees; variation, breeding as conservation. London, Linnean Society & Academic. p.171-178 (Linnean Society Symposium Series, 2).

- \_\_\_\_\_ ; KINSMAN, S.; STOCKHOUSE II, R.E. & LINHART, Y.B., 1976 Pollination, fecundity and the distribution of moth-flowered plants. Biotropica, 8: 204-10
- CRUZ, A., 1981 Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (Dunalia arborescens) in Jamaica. Biotropica, 13 (Suppl. 2):34-44
- CUTAK, L., 1945 The night-blooming Cereus and its allies. Bull. Mo. bot. Gdn, 33:1-16
- D'ARAÚJO e SILVA, A.G.; GONÇALVES, C.R.; GALVÃO, D.M.; GONÇALVES, A.J.L; GOMES, J.; SILVA, M.N. & SIMONI, L. de, 1968 Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil; seus parasitos e predadores. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura. Pt.2, t.1, 622 p.
- DOBZHANSKY, Th., 1950 Evolution in the tropics. Am. Scient., 38:209-21
- EHLERINGER, J.; MOONEY, H.A.; GULMON, S.L. & RUNDEL, P., 1980 Orientation and its consequences for Copiapoa (Cactaceae) in the Atacama Desert. Oecologia, 46:63-7
- EISENMANN, E., 1961 Favorite foods of neotropical birds; flying termites and Cecropia catkins. Auk, 78:636-8
- FAEGRI, K. & PIJL, van der, 1971 The principles of pollination ecology. New York, Pergamon, 291 p.
- FITZPATRICK, J.L., 1980 Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. Condor, 82:43-57
- FORSDYKE, A.G., 1975 Previsão do tempo e clima. São Paulo, Melhoramentos e EDUSP, 159 p. (Série Prisma, 17).

- FOSTER, Mercedes S., 1977 Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. Ecology, 58: 73-85
- FRANKIE, G.W., 1975 Tropical forest phenology and pollinator-plant coevolution. In: GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H., eds. Coevolution of animals and plants. Austin, University Texas Pr. p.192-209
- \_\_\_\_\_ & BAKER, H.G., 1974 The importance of pollinator behavior in the reproductive biology of tropical trees. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. Méx.; Ser. Botanica, 45:1-10.
- \_\_\_\_\_ ; \_\_\_\_\_ & OPLER, P.A., 1974 Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol., 62:881-919.
- GALLO, D. et alii., 1978 Manual de Entomologia Agrícola. São Paulo, Ceres, 531 p.
- GENTRY, A.H., 1974 Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica, 6:64-8
- GILBERT, L.E., 1975 Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: \_\_\_\_\_ & RAVEN, P.H., ed. Coevolution of animals and plants. Austin, University Texas Pr. p.210-240
- GÓMEZ-POMPA, A. & VÁSQUEZ-YANES, C., 1976 Estudios sobre sucesion secundaria en los trópicos calido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. In: \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; RODRIGUES, S.A. & CERVERA, A.B., eds. Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas em Veracruz, México, México. Continental p.579-593

- GRANT, V., 1953 Pollination. In: The Enciclopedia Americana, international edition. New York, Americana. v.22, p.320-323b
- \_\_\_\_\_ & CONNELL, W.A., 1979 The association between Carpophilus beetles and cactus flowers. Pl. Syst. Evol., 133:99-102
- \_\_\_\_\_ & GRANT, Karen A., 1979a Pollination of Echinocereus fasciculatus and Ferocactus wislizenii. Pl. Syst. Evol., 132:85-90
- \_\_\_\_\_ & \_\_\_\_\_ 1979b Pollination of Opuntia basilaris and O. littoralis. Pl. Syst. Evol., 132:321-5
- \_\_\_\_\_ & \_\_\_\_\_ 1979c The pollination spectrum in the Southwestern American cactus flora. Pl. Syst. Evol., 133:29-37
- \_\_\_\_\_ ; \_\_\_\_\_ & HURD, P.D., 1979 Pollination of Opuntia lindheimeri and related species. Pl. Syst. Evol., 132:313-20
- GRANT, V. & HURD, P.D., 1979 Pollination of the Southwestern opuntias. Pl. Syst. Evol., 133:15-28
- GREENHALL, A.M., 1957 Food preferences of Trinidad fruit bats. J. Mammal., 38:409-10
- HARLING, J., 1968 Meteorological factors affecting the activity of night flying macro-Lepidoptera. Entomologist, 101:83-93
- HARPER, J.L., 1977 Population biology of plants. London, Academic. 892p.
- \_\_\_\_\_ ; LOVELL, P.H. & MOORE, K.G., 1970 The shapes and sizes of seeds. A.Rev. Ecol. Syst., 1:327-56
- HAVERSCHMIDT, F., 1971 Large number of birds exploiting a fruit tree in Surinam. Wilson Bull., 83:104-5

- HEINRICH, B., 1971 Temperature regulation of sphinx moth, Manduca sexta.  
J. exp. Biol., 54:141-53
- \_\_\_\_\_ 1975 Energetics of pollination. A. Rev. Ecol. Syst., 6:139-70
- \_\_\_\_\_ & RAVEN, P.H., 1972 Energetics and pollination ecology. Science,  
176:597-602
- HEITHAUS, E.R., 1974 The role of plant-pollinator interactions in determining  
community structure. Ann. Mo. bot. Gdn., 61:675-91
- \_\_\_\_\_ ; OPLER, P.A. & BAKER, H.G., 1974 Bat activity and pollination of  
Bauhinia pauletia: plant-pollinator coevolution. Ecology, 55:412-9
- HODGES, R.W., 1971 The moths of America north of Mexico. London, E.W.  
Classey. fasc. 21, 158 p.
- HOWE, H.F., 1977 Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest  
tree. Ecology, 58:539-50
- \_\_\_\_\_ 1981 Dispersal of a neotropical nutmeg (Virola sebifera) by birds.  
Auk, 98:88-98
- \_\_\_\_\_ & DE STEVEN, D., 1979 Fruit production, migrant bird visitation,  
and seed dispersal of Guarea glabra in Panama. Oecologia, 39:185-96
- \_\_\_\_\_ & ESTABROOK, G., 1977 On intraspecific competition for avian  
dispersers in tropical trees. Am. Nat., 111:817-32
- \_\_\_\_\_ & KERCKHOVE, G.A.V., 1979 Fecundity and seed dispersal of a tropical  
tree. Ecology, 60:180-9
- \_\_\_\_\_ & \_\_\_\_\_ 1980 Nutmeg dispersal by tropical birds. Science, 210:  
925-6

- \_\_\_\_\_ & PRIMACK, R.B., 1975 Differential seed dispersal by birds of the tree Casearia nitida (Flacourtiaceae). Biotropica, 7:278-83
- INGLEZ de SOUSA, J.S. et alii, 1970 A agricultura em Jundiaí; 1615-1970. Campinas, Massaioli, 80 p.
- INOUE, D.W., 1980 The terminology of floral larceny. Ecology, 61:1251-3
- \_\_\_\_\_ 1981 The ecology of nectar robbing. In: BENTLEY, B.L. & ELIAS, T. S., eds. The biology of nectaries. New York, Columbia University Pr. (no prelo).
- JANZEN, D.H., 1967 Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution, 21: 620-37
- \_\_\_\_\_ 1969 Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution, 23:1-27
- \_\_\_\_\_ 1971a Seed predation by animals. A.Rev. Ecol. Syst., 2:465-92
- \_\_\_\_\_ 1971b Euglossinae bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science, 171:203-5
- \_\_\_\_\_ 1981 Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. Biotropica, 13:271-82
- KANTAK, G.E., 1979 Observations on some fruit-eating birds in Mexico. Auk, 96:183-6
- \_\_\_\_\_ 1981 Temporal feeding patterns of some tropical frugivores. Condor, 83:185-7
- KENNEDY, J.S. & MARSH, D., 1974 Pheromone-regulated anemotaxis in flying moths. Science, 184:999-1001

- KERR, W.E.; BLUM, M. & FALES, H.M., 1981 Communication of food source between workers of Trigona (Trigona) spinipes. Revta. bras. Biol., 41: 619-23
- KLOPFER, P.H., 1959 Environmental determinants of faunal diversity. Am.Nat., 93:337-42
- KREFTING, L.W. & ROE, E.I., 1949 The role of some birds and mammals in seed germination. Ecol. Monogr., 19 :271-86
- KURTZ, Jr., E.B., 1948 Pollen grain characters of certain Cactaceae. Bull. Torrey bot. Club, 75:516-22
- LAND, H.C., 1963 A tropical feeding tree. Wilson Bull., 75:199-200
- LAROCA, S. & MIELKE, O.H.H., 1975 Ensaio sobre ecologia de comunidade em Sphingidae na Serra do Mar, Paraná, Brasil (Lepidoptera). Revta. bras. Biol., 35:1-19
- LECK, C.F., 1969 Observations of birds exploiting a Central American fruit tree. Wilson Bull., 81:264-9
- \_\_\_\_\_ 1972a Seasonal changes in feeding pressures of fruit-and-nectar-eating birds in Panama. Condor, 74:54-60
- \_\_\_\_\_ 1972b Observations of birds at Cecropia trees in Puerto Rico. Wilson Bull., 84:498-500
- LEHMAN, R.D., 1971 Some Sphingidae of Honduras. J. Lepid. Soc., 25:150-2
- LEVIN, D.A., 1978 Pollinator behaviour and the breeding structure of plant populations. In: RICHARDS, A.J., ed. The pollination of flowers by insects. London, Linnean Society & Academic, p.133-150 (Linnean Society Symposium Series, 6).

- LINGREN, P.D.; GREENE, G.L.; DAVIS, D.R.; BAUMHOVER, A.H. & HENNEBERRY, T.S., 1977 Nocturnal behavior of four lepidopteran pests that attack tobacco and other crops. Ann. entom. Soc. Am., 70:161-7
- LINHART, Y.S. & MENDENHALL, J.A., 1977 Pollen dispersal by hawkmoths in a Lindenia rivalis Benth. population in Belize. Biotropica, 9:143
- MacArthur, R.H., 1972 Geographical ecology; patterns in the distribution of species. New York, Harper & Row, 269 p.
- MACEDO, Miramy, 1977 Dispersão de plantas lenhosas de uma campina amazônica. Acta Amazônica, 7 (Supl. 1):1-69
- \_\_\_\_\_ & PRANCE, G.T., 1978 Notes on the vegetation of Amazonia II. The dispersal of plants in amazonian white sand campinas: the campinas as functional islands. Brittonia, 30:203-15
- MARCONDES-MACHADO, L.O., 1982 Ornitocoria em Citharexylum mirianthum Cham. (Verbenaceae), em área de exploração agropecuária. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 2. Jaboticabal, 1982. p.2, Resumos.
- \_\_\_\_\_ & SILVA, V.C., 1981 Interações entre duas espécies de Euphonia sp (Passeriformes, Thraupidae) relacionadas a Phoradendron sp (Loranthaceae). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 8. Brasília, D.F., 1982. p.170, Resumos.
- MATTHES, L.A.F., Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás, Campinas, SP. Campinas, 1980. Tese (mestrado) Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.
- McATEE, W.L., 1947 Distribution of seeds by birds. Am. Midl. Nat., 38:214-23

- McDiarmid, R.W.; RICKLEFS, R.E. & FOSTER, Mercedes S., 1977 Dispersal of Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae) by birds. Biotropica, 9:9-25
- MCGREGOR, S.E.; ALCORN, S.M.; KURTZ, Jr., E.B. & BUTLER, Jr., G.D., 1959 Bee visitors to saguaro flowers. J. econ. Ent., 52:1002-4
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_ & OLIN, G., 1962 Pollination and pollination agents of the saguaro. Ecology, 43:259-67
- McKEY, D., 1975 The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H., eds. Coevolution of animals and plants. Austin, University Texas Pr., p.159-191
- MOOJEN, J.; CARVALHO, J.C. de & LOPES, H. de S., 1941 Observações sobre o conteúdo gástrico das aves brasileiras. Mems. Inst. Oswaldo Cruz, 36:405-44
- MOREIRA, A.A.N. & CAMELIER, C., 1977 Relevô. In: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. Geografia do Brasil; região sudeste. Rio de Janeiro, Centro de Serviços Gráficos. v.3, p.1-50
- MORTON, E.S., 1973 On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. Am. Nat., 107:8-22
- NIMER, E., 1977 Clima. In: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. Geografia do Brasil; região sudeste. Rio de Janeiro, Centro de Serviços Gráficos. v.3, p.51-89
- OLSON, S.L. & BLUM, K.E., 1968 Avian dispersal of plants in Panama. Ecology, 49:565-6
- OPLER, P.A.; BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W., 1975 Reproductive biology of some Costa Rican Cordia species (Boraginaceae). Biotropica, 7:234-7

- ORIAN, G.H.; ERCKMANN, L. & SCHULTZ, J.C., 1977 Nesting and other habits of the bolivian blackbird (Oreopsar bolivianus). Condor, 79: 250-6
- PERCIVAL, Mary, 1965 Floral biology. Oxford, Pergamon. 243 p
- PÉREZ, L.T., 1976 Diseminacion de semillas por aves en "Los Tuxtlas", Ver. In: GÓMEZ-POMPA, A.; VÁSQUEZ-YANES, C.; RODRIGUES, S.A. & CERVERA, A.B., eds. Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, México. México, Continental. p. 447-470
- PERRY, D.R. & STARRETT, A., 1980 The pollination ecology and blooming strategy of a neotropical emergent tree, Dipteryx panamensis. Biotropica, 12:307-13
- PIANKA, E.R., 1966 Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Am. Nat., 100:33-46
- PIJL, L. van der, 1961 Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. Evolution, 15:44-59
- \_\_\_\_\_ 1969 Evolutionary action of tropical animals on the reproduction of plants. Biol. J. Linn. Soc., 1:85-96
- \_\_\_\_\_ 1982 Principles of dispersal in higher plants. 3. ed. Berlin, Springer-Verlag, 215 p.
- PORSCH, O., 1939 Cactaceae. In: \_\_\_\_\_ Das bestäubungsleben der kakteenblüte II. Druck, J. Neumann. p.81-142 (Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft E.V.).
- PROCTOR, M.C.F., 1978 Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context. In: RICHARDS, A.J., ed. The pollination of flowers by insects. London, Academic, p.105-115 (Linnean Society Symposium Series,6)

- \_\_\_\_\_ & YEO, P., 1972 The pollination of flowers. New York, Taplinger, 418 p.
- PYKE, G.H. & WASER, N.M., 1981 The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. Biotropica, 13:260-70
- REGAL, P.J., 1977 Ecology and evolution of flowering plant dominance. Science, 196:622-9
- RIDLEY, H.N., 1930 The dispersal of plants throughout the world. Ashford, L. Reeve, 744p.
- RIZZINI, C.T., 1978 Latim para biologistas. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 203 p.
- ROBINSON, M.H., 1978 Is tropical biology real? Trop. Ecol., 19:30-50
- SAZIMA, Marlies, 1977 Hummingbird pollination of Barbacenia flava (Velloziaceae) in the Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. Flora, 166:239-47
- \_\_\_\_\_ & SAZIMA, I., 1975 Quiropterofilia em Lafoensia pacari St. Hil. (Lythraceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais. Ciênc. Cult., S.Paulo, 27: 405-16
- \_\_\_\_\_ & \_\_\_\_\_ 1978 Bat pollination of the passion flower, Passiflora mucronata, in Southeastern Brazil. Biotropica, 10:100-9
- \_\_\_\_\_ ; FABIÁN, Marta E. & SAZIMA, I., 1982 Polinização de Luehea speciosa (Tiliaceae) por Glossophaga soricina (Chiroptera, Phyllostomidae). Revta. bras. Biol., 42:505-13
- SAZIMA, I.; SAZIMA, Marlies & SEMIR, J., 1981 Dispersão de Cecropia glazioui (Moraceae) por aves e mamíferos. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 1. Campinas, 1981. p.8. Resumos.

- SCHAUENSEE, R.M. de, 1970 A guide to the birds of South America. Pennsylvania, Livingston, 470p.
- SCHUBART, O.; AGUIRRE, A.C. & SICK, H., 1965 Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. Archos Zool., 12:95-249
- SERVIÇO NACIONAL de PESQUISAS AGRONÔMICAS, 1960 Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado de São Paulo: contribuição à carta de solos do Brasil. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura, 634 p. (Boletim do Serviço Nacional de Pesquisas Agronômicas, n. 12).
- SILBERBAUER- GOTTSCHEG, Ilse & GOTTSCHEG, G. 1975 Über sphingophile Angiospermen Brasiliens. Pl. Syst. Evol., 123:157-84
- SILVA, W.R., 1980 Notas sobre o comportamento alimentar de três espécies de traupídeos (Passeriformes; Thraupidae) em Cecropia concolor na região de Manaus. Acta Amazonica, 10:427-9
- SKUTCH, A.F., 1980 Arils as food of tropical american birds. Condor, 82: 31-42
- SMITH, C.C., 1975 The coevolution of plants and seed predators. In: GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H., eds. Coevolution of animals and plants. Austin, University Texas Pr., p.53-77
- SNOW, Barbara K. & SNOW, D.W., 1971 The feeding ecology of tanagers and honey creepers in Trinidad. Auk, 38:291-322
- SNOW, D.W., 1965 A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. Oikos, 15:274-81
- \_\_\_\_\_ 1971 Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis, 113:194-202
- \_\_\_\_\_ 1981a Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey Biotropica, 13:1-14

- \_\_\_\_\_ 1981b Coevolution of birds and plants. In: FOREY, P.L., ed. The evolving biosphere. London, British Museum (Natural History) & Cambridge University Pr., p.169-178
- STEBBINS, G.L., 1971 Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seeds and seedlings. A. Rev. Ecol. Syst., 2:237-60
- STILES, F.G., 1975 Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican Heliconia. Ecology, 56:285-301
- \_\_\_\_\_ 1976 Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. Condor, 78:10-26
- \_\_\_\_\_ 1978 Temporal organization of flowering among the hummingbird food-plants of a tropical wet forest. Biotropica, 10:194-210
- TERBORGH, J. & DIAMOND, J.M., 1970 Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds. Wilson Bull., 82:29-52
- TOLEDO, V.M., 1976 Las estrategias adaptativas de las plantas de selvas tropicales: una revision. In: GÓMEZ-POMPA, A.; VÁSQUEZ-YANES, C.; RODRIGUES, S.A. & CERVERA, A.B., eds. Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, México. México, Continental, p.566-578
- UIEDA, Virgínia S. & VASCONCELLOS-NETO, J., 1981 Dispersão de Cecropia concolor (Moraceae) por morcegos, na região de Manaus. In: Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo, 1. Campinas, 1981. p.15 Resumos.
- VÁLIO, I.F.M. & JOLY, C.A., 1979 Light sensitivity of the seeds on the distribution of Cecropia glazioui Snethlage (Moraceae) . Z. Pflanzenphysiol., 91:371-6
- VAN TYNE, J. & BERGER, A.J., 1976 Fundamentals of ornithology. New York, John Wiley, 808 p.

- VOGEL, St., 1969 Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen II, III. Flora, 158:185-222, 289-323
- VOSS, W.A. & SANDER, M., 1980 Frutos de árvores nativas na alimentação das aves. Trigo & Soja, (51):26-30
- \_\_\_\_\_ & \_\_\_\_\_ 1981 Frutos e sementes vários na alimentação das aves livres. Trigo & Soja, (58):28-31
- WALTER, H., 1971 Ecology of tropical and subtropical vegetation. New York, Van Nostrand Reinhold, 539 p.
- WETMORE, A., 1914 The development of the stomach in the Euphonias. Auk, 31: 458-61
- WILLIS, E.O., 1966 Competitive exclusion and birds at fruiting trees in western Colombia. Auk, 83:479-80
- \_\_\_\_\_ 1977 Lista preliminar das aves da parte noroeste e áreas vizinhas da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. Revta bras. Biol., 37:585-601
- \_\_\_\_\_ & ONIKI, Yoshika, 1981 Levantamento preliminar de aves em treze áreas do Estado de São Paulo. Revta bras. Biol., 41:121-35
- WILLIS, J.C., 1973 A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, Cambridge University Pr., 1245 p.
- YOUNG, A.M., 1972 Notes on a community ecology of adult sphinx moths in a Costa Rican lowland tropical forest. Carib. J. Sci., 12:151-63