

Universidade Estadual de Campinas

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. B.

**FENOLOGIA, POLINIZAÇÃO E REPRODUÇÃO DE DUAS
ESPÉCIES DE *CROTON* (EUPHORBIACEAE) EM MATA
SEMIDECÍDUA**

LUCIANA COUTINHO PASSOS

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato a,
Luciana Coutinho
Passos 12
e aprovada pela Comissão Julgadora. 05
95

Marlies Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia,
UNICAMP, como parte dos requisitos para obtenção
do título de mestre em Ciências Biológicas, área de
Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. MARLIES SAZIMA

Campinas - SP

1995

P268f

25669/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL - UNICAMP

Passos, Luciana Coutinho

P268f Fenologia, polinizacao e reproducao de duas especies de
Croton (Euphorbiaceae) em mata semidecdua / Luciana Coutinho
Passos. - - Campinas, SP : [s.n.], 1995.

Orientador: Marlies Sazima.

Dissertacao (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

1. Polinizacao. 2. Plantas - Reproducao. 3. Morfologia
vegetal. 4. Fenologia vegetal. 5. Ecologia vegetal. 6. Croton.
I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Titulo.

A amiga Silvana Buzato

AGRADECIMENTOS

A Marlies Sazima, pela orientação e pelo apoio. Muito mais que isso, pela amizade e por saber formar pessoas tão distintas;

Ao Prof. Arício Xavier linhares, pela participação na pré-banca, identificação dos insetos, pelo apoio e incentivo, nas diversas etapas deste trabalho. Por estar sempre disposto a ensinar e orientar;

Ao Prof. George J. Shepherd e Prof. Patrícia Morellato, pela participação na pré-banca e pelas valiosas sugestões apresentadas;

Ao Prof. Ivan Sazima, por compartilhar sua experiência científica com quem está começando. Por ser tão especial;

Aos professores do departamento de Botânica, por contribuírem para minha formação;

Aos funcionários do Departamento de Botânica, em especial a Iara, pelo auxílio nas diferentes fases deste trabalho;

A Esmê, por cobrir os desenhos a nanquim;

Ao Dr. Marcelo Camargo, da Seção de Climatologia do IAC, pelos dados climáticos;

A secretaria do Instituto de Biologia, pelo empréstimo do andaime;

A Fundação José Pedro de Oliveira, por permitir o acesso ao local de estudo;

Ao Prof. Woodruff Benson, pelos alfinetes entomológicos;

Ao pessoal do Museu de História Natural, em especial a Éllen, pelo valioso auxílio;

A Tetê, por se tornar uma irmã tão querida;

Ao Rudi, por estar sempre do meu lado;

Ao Luciano, por ter um sorriso tão lindo, prá alegrar a vida da gente;

Ao Edison e família, por serem os vizinhos mais queridos do mundo;

Ao Marco Aurélio, Mauro, Isa(ac), Rudi, Maristela, Sussu e Marquinhos, por terem compartilhado comigo momentos tão especiais no Carmo;

Aos amigos do curso de Linhares: Luzinha, Monique, Andrezinho, Edison, Tetê, Neguinho, Roberta, Malva, Inara, Ludi, Pati, Bruce, e todos aqueles que desafinavam no “Linhares Girl’s Chorus”;

Aos amigos da Botânica e Ecologia: Ari, Rosângela, Ana Odete, Rodolfo, Elcida, Renato, Ingrid, Ângela, Andrea (s), João Renato, Nique, Flavinha, Andy & Pira, Sílvia, Bel, Malva, Caio, Fernando, Mary & Camilinha, Zé Sabino, Paulo Inácio, A. Aleixo;

A Kátia e Ari, pelo empréstimo da teleobjetiva e amizade;

Ao Valdivino, Vera (Tchuri), Gayan e Luciano por me ajudarem no trabalho de campo;

A minha família de coração: Paradinha, Sílvia, Ílio & Cristi, Rena & Jason, pelas cervejas e músicas de sempre;

Ao Buque, Ludi, Gisa e Luciano, por serem tão importantes na minha vida;

A querida Vila São João, em especial a Lilibeth, Sussubeth, Gururu, Zé, Gibs, Pedrão, Pri & Pedrinho, Luizão, Gus, Jú, Clecinho & Leninha, Rê, Túlio e Carminha, por tanta pizza, pão de queijo e felicidade;

A Miu, por me acompanhar nas madrugadas de trabalho;

Ao meu pai, por me estimular a estudar biologia, e por ser uma referência na minha vida;

À minha mãe, Flaver, e Rô, por tudo que vivemos juntos;

Ao Fabio e a Bela Vitta, por tudo que vamos viver

ÍNDICE

I. RESUMO	1
II. ABSTRACT	2
1. INTRODUÇÃO	3
2. MATERIAL E MÉTODOS	6
3. RESULTADOS	15
3.1 Descrição das plantas	15
3.2 Fenologia	20
3.3 Biologia floral	30
3.4 Visitantes às flores	32
3.4.1 Grupos de insetos e padrão de atividades	32
3.4.2 Comportamento de visita	46
3.5 Teste para anemofilia	52
3.6 Sistema de reprodução	54
4. DISCUSSÃO	57
4.1 As plantas	57
<i>Fenologia</i>	57
<i>Biologia floral</i>	60
4.2 Polinização	64
<i>Visitantes às flores</i>	64
<i>Teste para anemofilia</i>	68
4.3 Sistema de reprodução	71
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	74
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76

RESUMO

A fenologia, a polinização e o sistema de reprodução de *C. floribundus* e *C. priscus* (Euphorbiaceae) foram estudados em uma floresta semidecídua em Campinas, São Paulo. As espécies são árvores pioneiras, monóicas, com flores unissexuais e inconspícuas dispostas em inflorescências bissexuais racemosas. As espécies florescem na estação úmida, de outubro a dezembro. As inflorescências de ambas as espécies apresentam protoginia marcada, a sequência de floração é sincronizada, havendo pequena, ou nenhuma sobreposição entre as flores pistiladas e estaminadas de um indivíduo. Há um pico de produção de flores pistiladas no meio do período de floração de ambas as espécies de *Croton*. As flores pistiladas têm antese lenta, permanecendo receptivas por dois a três dias em *C. floribundus* e três a cinco dias em *C. priscus*. Nestas espécies, as flores estaminadas são mais numerosas, são odoríferas, duram um dia, e abrem ca. 07:00 h em *C. floribundus* e ca. 17:30 em *C. priscus*. O pólen é pulverulento, com viabilidade de ca. 90% e 96%, em *C. floribundus* e *C. priscus*, respectivamente. Flores de ambos os sexos produzem néctar, cujo volume é de ca. 21µl e 5µl para flores pistiladas, e ca. 17µl e 3µl para flores estaminadas de *C. floribundus* e *C. priscus*, respectivamente. A concentração de açúcares no néctar é de 38% e 22% para flores pistiladas e 11% e 27% para flores estaminadas de *C. floribundus* e *C. priscus*, respectivamente. Embora ambas as espécies sejam visitadas por diversos grupos de insetos, moscas da família Syrphidae são os polinizadores principais, especialmente *Ornidia obesa* e representantes de *Palpada*. Além disso, o vento age como vetor de pólen. A dicogamia é marcada, reduzindo a autogamia nestas espécies de *Croton*, que são autocompatíveis. Ambas as espécies apresentam partenocarpia, produzindo frutos com sementes inviáveis. Sugerimos que as espécies são polinizadas por moscas e correntes de ar, e que o padrão de floração promove xenogamia nessas espécies de *Croton*.

ABSTRACT

The phenology, pollination and mating systems of *Croton floribundus* and *C. priscus* (Euphorbiaceae) were studied in a semideciduous forest in Campinas, São Paulo, from 1993 to 1994. The species are pioneer monoecious trees, that bear bisexual racemose inflorescences, with unisexual and inconspicuous flowers. These species blossom in the wet season, from October to December. Both species present protogyny within an inflorescence. Furthermore, the flowering sequence is synchronized so there is little or no overlap between pistillate and staminate flowers of an individual plant. There was a peak of pistillate flower production in the middle of the flowering period of both species of *Croton*. However, staminate flowers were more numerous. Staminate flowers of both species are scented, last one day, and open ca.07:00 h in *C. floribundus* and ca.17:30 h in *C. priscus*. The pollen is powdery and its viability is ca.90% and 96%, respectively. Anthesis of pistillate flowers of *C. floribundus* and *C. priscus* is slow, and the flowers are receptive for 2 - 3 and 3 - 5 days, respectively. Flowers of both sexes produce nectar; the volume values were ca. 21 μ l and 5 μ l for pistillate flowers, and ca. 17 μ l and 3 μ l for staminate flowers of *C. floribundus* and *C. priscus*, respectively. The mean sugar concentrations were 38% and 22% for pistillate flowers, and 11% and 27% for staminate flowers of *C. floribundus* and *C. priscus*, respectively. Although both *Croton* species are visited by various insects, Syrphid flies are the main pollen vectors, particularly *Ornidia obesa* and species of *Palpada*. The wind also mediates pollen transfer. Dichogamy is very accentuated and seems to reduce autogamy in these *Croton* species, which are selfcompatible. Both species also presented parthenocarpy, producing fruits with inviable seeds. We suggest that these *Croton* species may benefit from both fly and wind-pollination, and that flowering patterns may promote outcrossing in these species.

1- INTRODUÇÃO

Os sistemas de polinização das plantas são considerados determinantes para a estrutura genética das populações, sendo fatores críticos para a conservação e o manejo de recursos genéticos florestais (Bawa 1990).

A maioria das florestas tropicais pluviais apresenta todos os tipos de sistemas de polinização encontrados nas angiospermas (Bawa 1990), sendo a polinização pelo vento (anemofilia) considerada como um fenômeno pouco frequente nessas formações vegetais (Whitehead 1983, Regal 1982, Bawa 1990). Em numerosas espécies de plantas ocorre um sistema de polinização misto, incluindo correntes de vento e insetos como vetores de pólen obrigatórios, sendo este sistema denominado de "ambifilia" por Stellemann (1984). Bullock (1994) sugere que a anemofilia, assim como a "ambifilia", tem papel mais importante na biologia reprodutiva de espécies arbóreas tropicais que atualmente suposto. Segundo Bullock (1994), a ocorrência dessas síndromes em florestas tropicais está subestimada, pois a polinização por correntes de vento é dificilmente detectada através da morfologia floral, uma vez que as flores anemófilas não apresentam características distintivas. De modo geral, a polinização pelo vento é considerada ineficiente e dispendiosa (Faegri & van der Pijl 1979). Entretanto, a diversidade taxonômica das plantas anemófilas se contrapõe à idéia de que este sistema de polinização é pouco eficiente (Honig *et al.* 1992).

Há pelo menos 555 espécies de flores regularmente visitadas ou polinizadas por moscas (Kearns & Ynouye 1994). Apesar disso, há pouca informação sobre a ecologia da polinização por dípteros (Bawa 1990). As moscas são consideradas vetores ineficientes e inconstantes (Faegri & van der Pijl 1979), embora relativamente pouca pesquisa tenha sido conduzida para determinar sua eficiência como polinizadores (Kearns & Ynouye 1994).

A família Euphorbiaceae está representada por aproximadamente 300 gêneros e 7500 espécies distribuídas em todo o mundo, principalmente nas regiões tropicais e subtropicais (Cronquist 1981); no Brasil ocorrem cerca de 72 gêneros e 1100 espécies (Barroso 1984). As flores da maioria dos representantes de Euphorbiaceae não são muito especializadas para um único tipo de vetor de pólen (Webster 1994). A morfologia floral nesta família apresenta grande diversidade, em parte como consequência da evolução independente de flores estaminadas e pistiladas, em parte como resultado da adaptação a uma variedade de vetores de pólen, como vento, abelhas, moscas, borboletas, aves e mamíferos (Webster 1994). A síndrome de anemofilia foi registrada para representantes de *Mercurialis* (Lisci *et al.* 1994), *Acalypha*, *Macaranga* (Webster 1994), *Cicca* (Subba Reddi & Reddi 1984), *Emblica* (Subba Reddi & Janaki Bai 1979) e *Ricinus* (Alex 1957 *apud* Webster 1994). A ocorrência de "ambifilia" foi relatada para *Phyllanthus* (Reddi & Subba Reddi 1985) e *Mallotus* (Lock & Hall 1982). Melitofilia ocorre em *Tragia* (Webster 1994) e *Jatropha* (Ormond *et al.* 1984), sendo a polinização por abelhas Euglossinae conhecida para espécies de *Dalechampia* (Ambruster & Webster 1979, 1981, 1982, Sazima *et al.* 1985, Ambruster *et al.* 1989, Sigrist & Martins 1990), e por vespas em *Euphorbia* (Moldenke 1976). Polinização por moscas ocorre em *Hevea* (Warmke 1951, 1952) e *Sapium* (Hauman-Merk 1912 *apud* Webster 1994), por lepidópteros em *Cnidoscolus* (Perkins *et al.* 1975), e por diversos pequenos insetos em *Chamaesyce* (Ehrenfeld 1976), *Euphorbia* (Ehrenfeld 1976), *Jatropha* (Simpson 1977) e *Adelia* (Bawa *et al.* 1985). A polinização por mamíferos foi descrita para representantes de *Mabea* (Steiner 1981, 1983, Vieira 1991, Vieira *et al.* 1991) e *Hura* (Steiner 1982 *apud* Webster 1994).

Croton é um gênero grande e diverso, com pelo menos 800 espécies, tropicais e sub-tropicais (Webster 1993). Estudos sobre a biologia da polinização

em *Croton* são escassos, havendo registros de anemofilia em *C. suberosus* (Dominguez & Bullock 1989, Dominguez *et al.* 1989), polinização por moscas Syrphidae em *C. hirtus* (Ramirez & Brito 1992), por vespas (Moldenke 1976) e por diversos pequenos insetos em *C. draco* (Steiner 1983) e *C. schideanus* (Bawa *et al.* 1985). *Croton bonplandianus* é considerada uma espécie entomófila (Jose & Inamdar 1989 *apud* Webster 1994), enquanto Reddi & Subba Reddi (1985) relatam a ocorrência de "ambifilia" nesta espécie. Bullock (1994) sugere que a anemofilia seja comum entre representantes de *Croton*.

Croton floribundus Spreng. e *C. priscus* Croizat.(= *C. salutaris* Casar.) são consideradas espécies polinizadas por diversos pequenos insetos (Morellato 1991). Entretanto, o forrageamento de diversos pequenos insetos é frequentemente indiscriminado e não está necessariamente relacionado à polinização (Bullock 1994). Renner & Feil (1993), Bawa (1994) e Pombal & Morellato (no prelo) enfatizam a necessidade de estudos detalhados sobre espécies aparentemente polinizadas por diversos pequenos insetos, a fim de definir os seus polinizadores efetivos.

Este estudo apresenta os padrões de fenologia, a biologia floral, os mecanismos de polinização e reprodução de *C. floribundus* e *C. priscus*, com a finalidade de estabelecer o papel dos diferentes insetos e do vento em relação a estas espécies de *Croton*. Além disso, tem por objetivo fornecer informações sobre a biologia reprodutiva de espécies monóicas de árvores tropicais, imprescindíveis ao manejo e conservação dos recursos genéticos florestais.

2- MATERIAL E MÉTODOS

2.1- Local de estudo

O estudo sobre a fenologia, polinização e sistema de reprodução de *Croton floribundus* e *C. priscus* foi realizado na mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo (c. 22°49'45" S e 47°06'33" W, 600 m de altitude), durante o ano de 1993 e parte do ano de 1994. O clima da região é sazonal, caracterizado por uma estação seca, de maio a agosto, uma estação úmida, de novembro a fevereiro e duas estações transicionais (março-abril e setembro-outubro), caracterizadas por variações na precipitação e temperatura (Morellato & Leitão-Filho no prelo). A pluviosidade média anual é de cerca de 1.366 mm e a temperatura média anual cerca de 20,4°C (Galetti 1993) (fig. 1A). Os dados climáticos referentes ao período do estudo estão na figura 1B. A reserva é um fragmento florestal de 250 ha (fig. 2), cuja vegetação dominante é denominada de floresta subtropical úmida (Holdridge 1967) ou floresta semidecídua (Leitão-Filho e Morellato 1994), onde são reconhecidos três subtipos de vegetação florestal: floresta semidecídua, floresta úmida ou "brejos" e vegetação secundária e de beira de mata (Morellato 1991). A composição florística da mata é típica de matas semidecíduas do planalto paulista e as famílias mais comuns no local são Mimosaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Meliaceae e Euphorbiaceae (Morellato 1991). A fragmentação da floresta ocorreu nos anos 50 e a área remanescente está cercada por plantações de milho e soja, e mais recentemente por habitações humanas (Galetti 1993).

Croton floribundus e *C. priscus* são espécies arbóreas pioneiras (Gonçalves *et al.* 1992), sendo muito frequentes nas bordas da mata e menos comuns no interior da floresta (Morellato 1991). A coleta de dados foi realizada em árvores da borda da mata, devido a maior frequência dos indivíduos e facilidade de acesso.

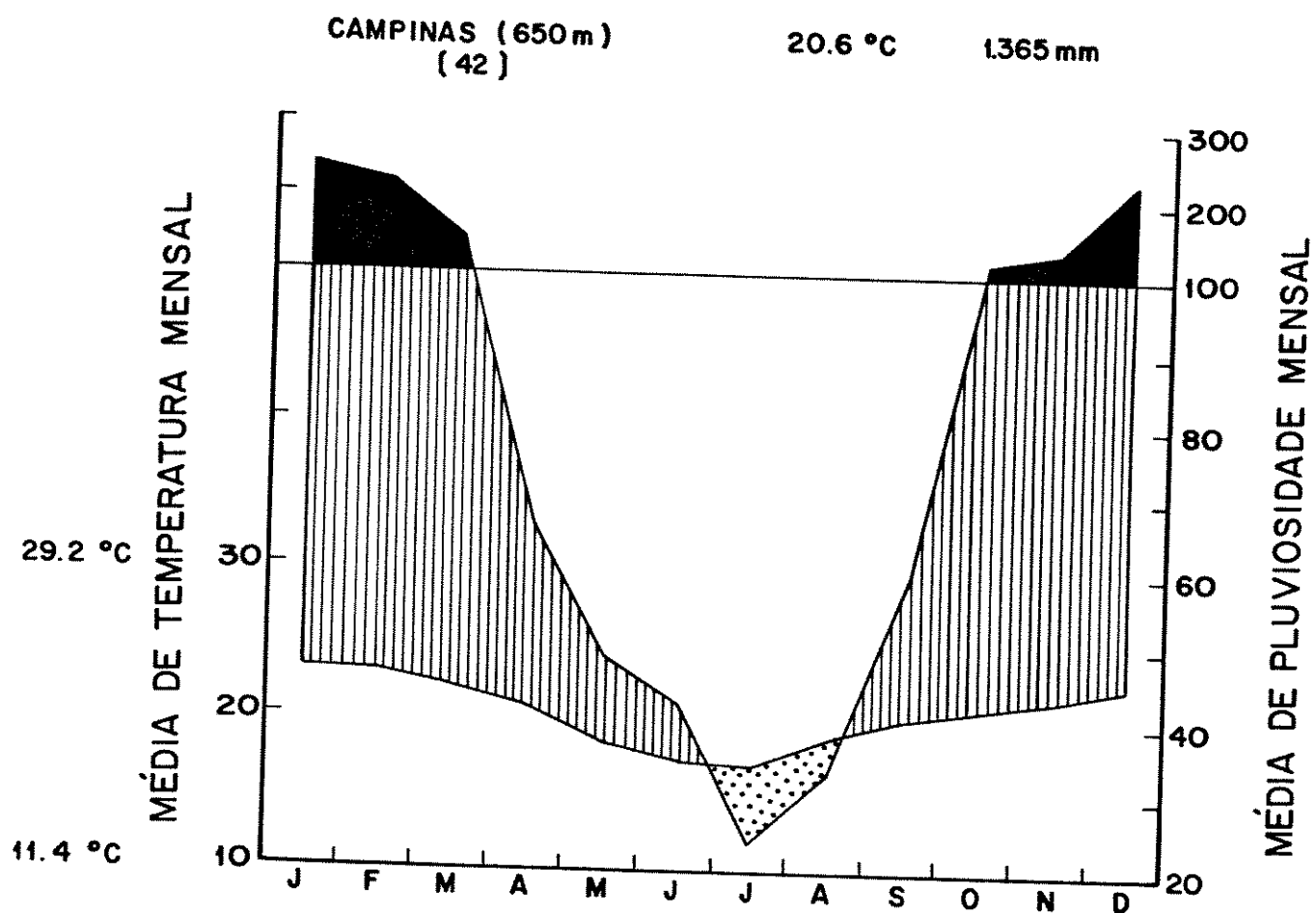


Figura 1A) Diagrama climático, segundo Walter & Lieth (Santos 1963) do município de Campinas, São Paulo, para um período de 42 anos, de acordo com os dados obtidos na estação metereológica do Instituto Agrônômico de Campinas.

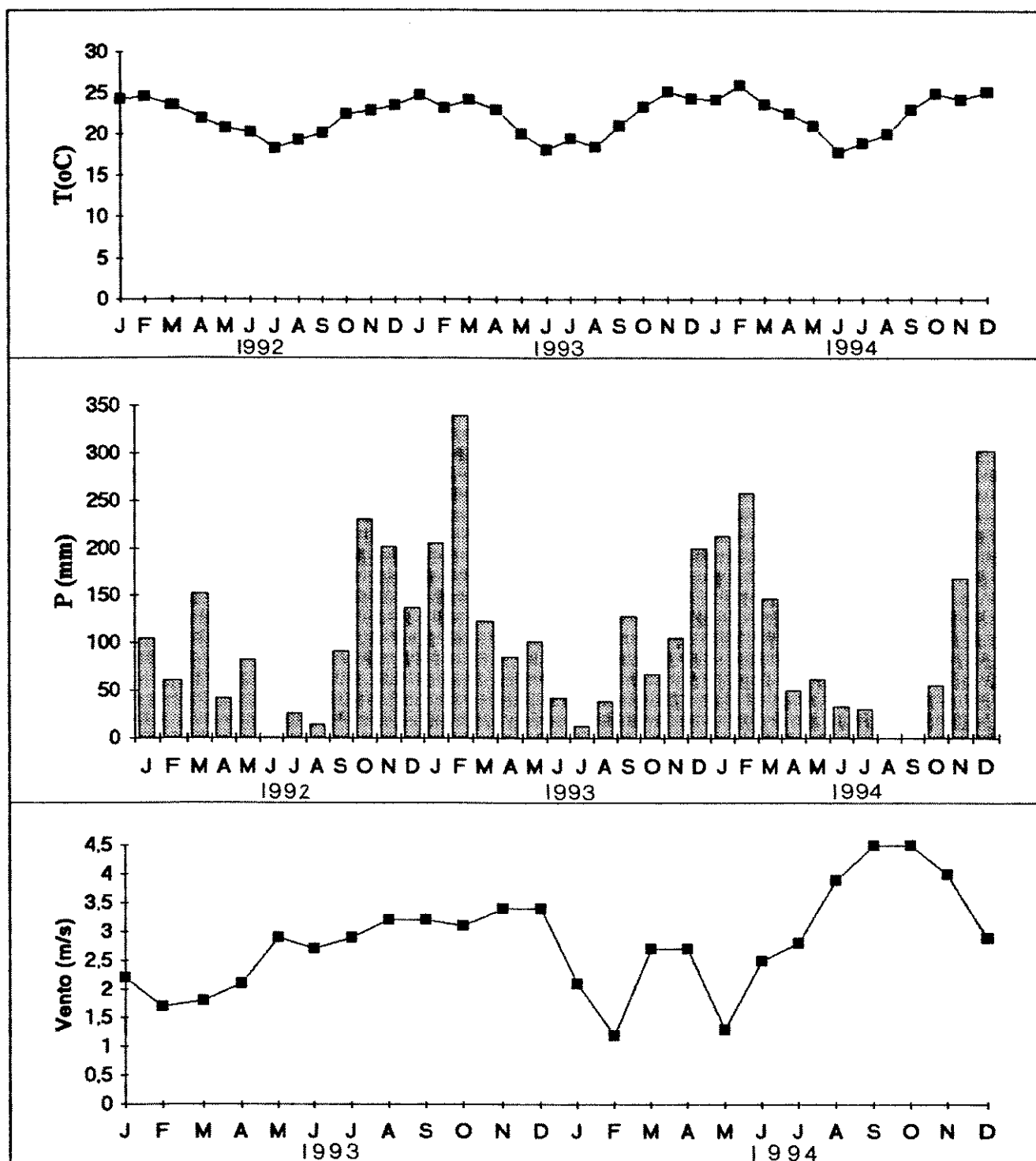


Figura 1B: Dados climáticos para Campinas, SP. Fonte: Seção de Climatologia , IAC.

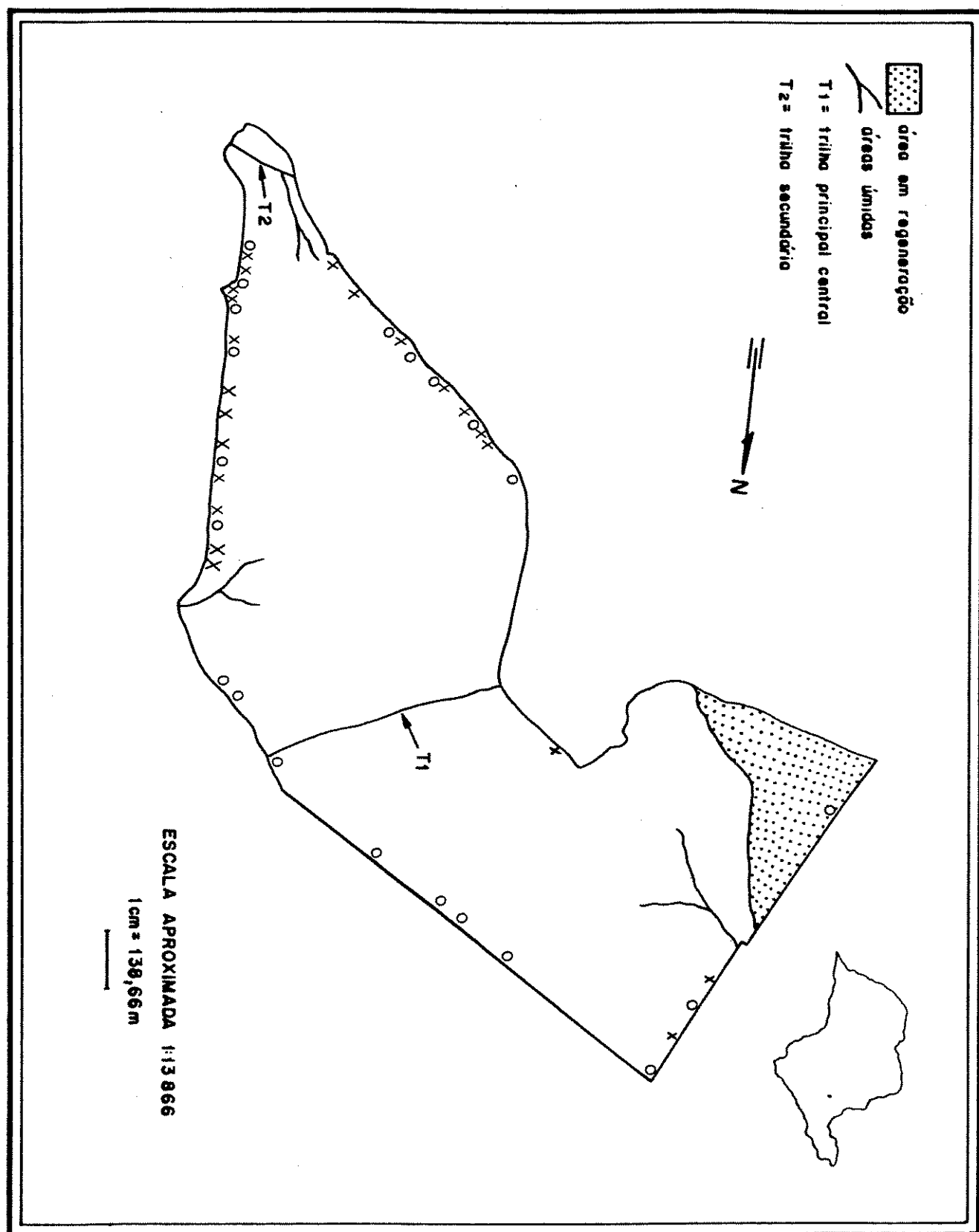


Figura 2) Mapa da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo.

Note a localização dos indivíduos estudados, o: Croton floribundus; x: C. priscus.

2.2- Fenologia

A fenologia foi estudada nos seguintes níveis: flores (pistiladas e estaminadas), inflorescências, indivíduos e população. Para o estudo a nível de flores e inflorescências foram marcadas cinco inflorescências (em quatro indivíduos) e acompanhadas diariamente desde a fase de botão até o início de frutificação, e semanalmente até o aparecimento das linhas de deiscência dos frutos. Para o estudo a nível de indivíduo e população, foram coletadas ao acaso, a cada semana, cinco inflorescências por indivíduo, em 21 indivíduos marcados. Nessas inflorescências foram registradas as quantidades de botões, de flores pistiladas e estaminadas, e de frutos.

Para cada nível, foram anotados os seguintes aspectos:

- Flores: horário de abertura, duração e período de disponibilidade de néctar, do pólen (para flores estaminadas) e receptividade do estigma (para flores pistiladas);
- Inflorescência: período de desenvolvimento da inflorescência, sequência de abertura das flores pistiladas e estaminadas, e duração das fases feminina e masculina na inflorescência;
- Indivíduo: distribuição das fases feminina e masculina em um mesmo indivíduo;
- População: dinâmica de floração e distribuição de frequência das flores pistiladas e estaminadas ao longo do período de floração.

2.3- Biologia floral

A morfologia floral, a localização e o tipo de recurso oferecido por flores pistiladas e estaminadas foram examinados em laboratório. A cor das flores foi determinada de acordo com Komerup & Wanscher (1963). Dados sobre a concentração e volume do néctar foram registrados para flores pistiladas e estaminadas de cinco indivíduos. A concentração de açúcares no néctar foi medida com auxílio de um refratômetro manual. O volume de néctar acumulado foi

medido com uma microseringa de 50 µl, nove e 12 h após o final da abertura, respectivamente, nas flores estaminadas de *C. floribundus* e *C. priscus*, e após 24 h nas flores pistiladas. A viabilidade do pólen foi determinada a partir de grãos corados por carmin acético (Radford *et al.* 1974). Os grãos de pólen viáveis e inviáveis de duas flores de cada indivíduo (n=5 indivíduos) foram contados (n=1000 grãos). A receptividade do estigma foi testada por dois métodos, com água oxigenada (Zeisler 1938), e através do teste alfa-naftil acetato para presença de atividade de esterase (Dafni 1992). Para se verificar a presença de osmóforos nas flores pistiladas e estaminadas, foi utilizada uma solução de vermelho neutro 1:1000 (Vogel 1993), na qual as flores foram imersas durante 20 minutos e, em seguida, lavadas em água destilada. A presença de odor nas flores pistiladas e estaminadas foi verificada no campo.

2.4- Visitantes

O padrão de visitas (horário e frequência) dos insetos às flores foi obtido através de coletas realizadas durante 15 minutos a cada hora, entre 0600 e 1800h. Essas coletas foram realizadas durante três dias em árvores selecionadas na fase feminina e três dias para árvores selecionadas na fase masculina, totalizando seis dias de coleta por espécie. Os insetos visitantes foram coletados quando pousados nas inflorescências, sendo utilizado sugador entomológico para moscas e abelhas e sacos plásticos para os demais insetos. Devido à grande quantidade de *Apis mellifera* nas inflorescências, estas abelhas não foram coletadas para se determinar seu padrão de visitas. O comportamento dos visitantes às flores e o tipo de recurso utilizado foram registrados por meio de observações visuais diretas, complementadas com fotografias. Os insetos foram congelados em freezer e examinados em laboratório para verificar a localização do pólen. Posteriormente,

foram fixados a seco, identificados e depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

2.5- Teste para anemofilia

Para se verificar a atuação do vento como polinizador, foram marcadas quatro flores em inflorescências intactas, que foram ensacadas com sacos de filó para impedir o contato dos visitantes com as flores femininas.

2.6- Sistema de reprodução

O estudo sobre o sistema de reprodução foi feito por diversos experimentos:

- Polinização cruzada (xenogamia): pólen de flores de indivíduo diferente foi manualmente transferido para o estigma de flores femininas previamente ensacadas e marcadas;
- Autopolinização (geitonogamia): pólen de flores estaminadas de um indivíduo foi manualmente transferido para o estigma de flores pistiladas previamente ensacadas e marcadas do mesmo indivíduo;
- Agamospernia: flores femininas foram marcadas e ensacadas, sem tratamento posterior;
- Controle: flores pistiladas foram marcadas, permanecendo expostas, sendo possível o contato com visitantes, bem como a polinização pelo vento;

Nesses experimentos foi padronizado o uso de quatro flores pistiladas por inflorescência. As inflorescências foram ensacadas na fase de botão, e as flores masculinas não foram retiradas, pois não há sobreposição das fases feminina e masculina a nível de inflorescência. O pólen utilizado nas polinizações cruzadas (xenogâmicas) foi proveniente de flores cujas árvores distavam no mínimo 500 m

da planta **feminina** (receptora de pólen). A viabilidade do pólen das plantas utilizadas **como** doadoras de pólen foi determinada utilizando-se carmin acético (n=100 grãos por indivíduo).

Todas as inflorescências tratadas foram ensacadas com saco de entretela para **impedir** o contato de visitantes com as flores, bem como a eventual polinização **pelo** vento. Durante o período de floração de 1994, as inflorescências utilizadas **no** teste para anemofilia, bem como as dos experimentos sobre o sistema de reprodução, foram cobertas após o período de antese das flores femininas tratadas, **para** se evitar predação pré-dispersão das sementes. O desenvolvimento dos frutos **foi** acompanhado semanal ou quinzenalmente, sendo contados e coletados **após** dois meses. As sementes foram examinadas em laboratório, sendo consideradas **viáveis** aquelas com endosperma e embrião.

O material testemunho de *Croton floribundus* e *C. priscus* foi depositado no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC 68877, 68882, 69049 e UEC 69041, 69045, 69038); coletor: L. C. Passos.

2.7- Análise dos dados

A relação entre o número de visitantes e a umidade relativa do ar e a temperatura **foi** analisada através do teste de correlação de Pearson (Zar 1984).

A fim de se verificar se o conjunto de moscas visitantes às flores estava mais relacionado à espécie de *Croton* em si, ou ao sexo floral (tipo de recurso oferecido), **foi** realizada a análise de agrupamento das 12 amostras de dípteros (três amostras de dípteros em flores pistiladas e três em flores estaminadas, de ambas as espécies). Foram utilizadas apenas as 19 espécies mais abundantes de moscas, com pelo menos 3 indivíduos coletados no total das amostras. Os dados foram dispostos numa matriz de 12 linhas e 19 colunas. A similaridade foi

calculada no plano quantitativo, utilizando-se o índice de Morisita modificado por Horn (1966) e no plano qualitativo (presença / ausência de espécies) através do índice de Jaccard (Clifford & Stephenson 1975). A estratégia de agrupamento foi a das médias ponderadas, UPGMA (Clifford & Stephenson 1975).

3. RESULTADOS

3.1- Descrição das plantas

Croton floribundus e *C. priscus* são espécies arbóreas, monóicas. *Croton floribundus* mede entre três e 13 m (fig. 3), e *C. priscus* entre cinco e 16 m de altura. Estas espécies são pioneiras, ocorrendo agregadas nas bordas da mata (Morellato 1991).

As inflorescências de ambas as espécies são racemos, expostos fora da folhagem, pendentes em *C. floribundus* (figs. 3 e 4 A e B) e eretos em *C. priscus* (figs. 5 A e B). Há três tipos principais de inflorescências nas plantas de cada espécie de *Croton* (fig. 6). Em *C. floribundus* pode ocorrer: **tipo 1**- inflorescência terminal com flores pistiladas na base, e flores estaminadas no restante da inflorescência (fig. 4 A e B); **tipo 2**- inflorescência terminal com flores estaminadas, duas inflorescências subterminais com flores pistiladas na base e flores estaminadas no restante da inflorescência; **tipo 3**- inflorescência terminal com uma flor pistilada na base e flores estaminadas no restante das inflorescências (fig. 6 A). Em *C. priscus* pode ocorrer: **tipo 1**- inflorescência terminal com címulas ao longo de seu eixo, estas címulas são compostas por uma flor pistilada e várias flores estaminadas (fig. 5 A); **tipo 2**- inflorescência terminal com címulas de flores estaminadas, duas inflorescências subterminais com címulas ao longo de seu eixo, estas címulas são compostas por uma flor pistilada e várias flores estaminadas (fig. 5 B); **tipo 3**-inflorescência terminal com uma flor pistilada na base e címulas de flores estaminadas ao longo de seu eixo (fig. 6 B).

As inflorescências dos tipos 1 e 3 podem apresentar uma ou duas inflorescências subterminais em *C. floribundus* e de uma a quatro em *C. priscus*. As inflorescências do tipo 2, podem ocorrer com uma ou sem inflorescência subterminal.



Figura 3) Indivíduo de Croton floribundus em borda de mata, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. As inflorescências são pendentes e expostas para fora da folhagem (seta).

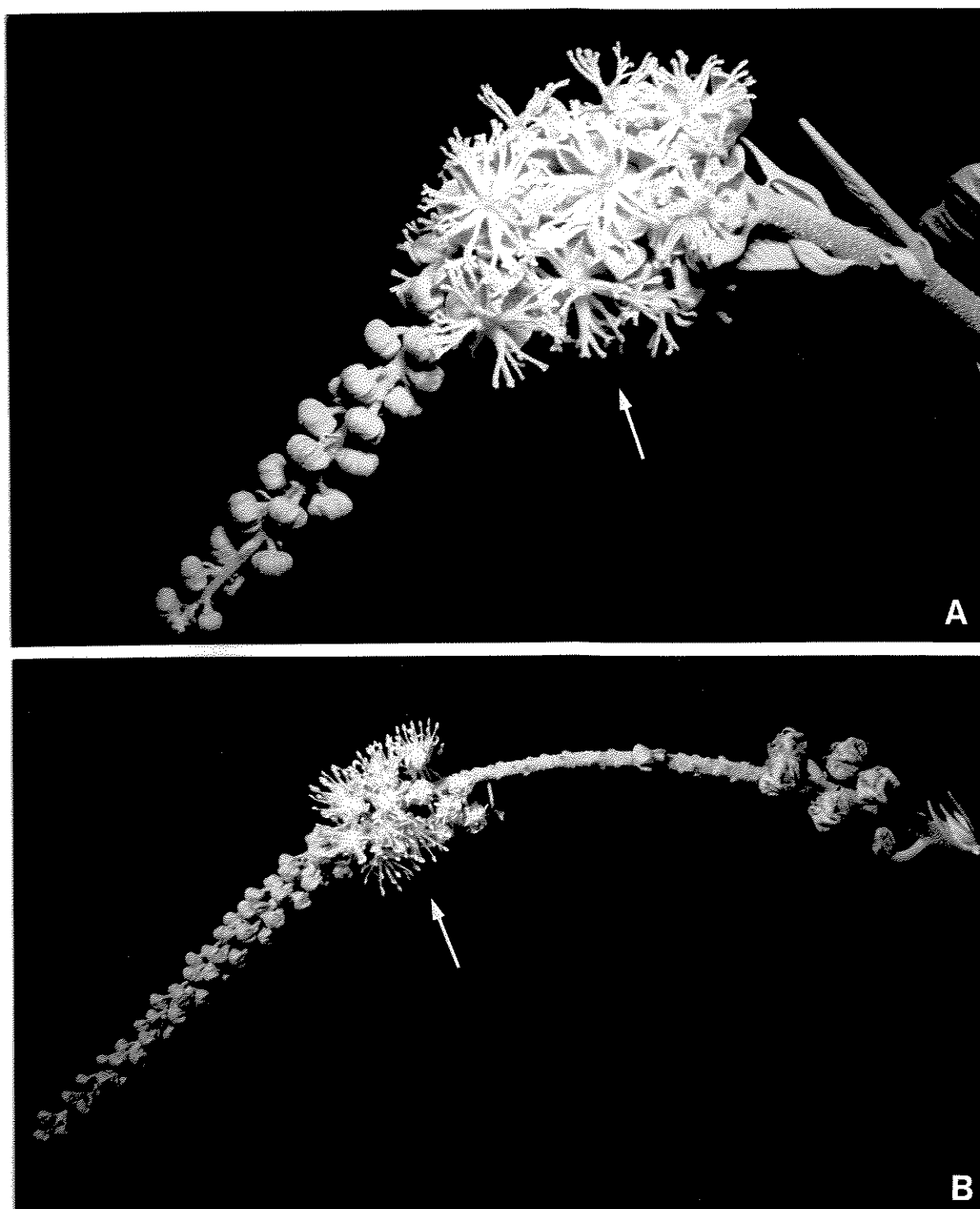


Figura 4) Inflorescências de Croton floribundus. Inflorescências tipo 1 fase feminina (A) as flores pistiladas estão na base da inflorescência (seta) e as estaminadas estão em fase de botão; fase masculina (B) várias flores estaminadas (seta) em antese, na base da inflorescência há algumas flores pistiladas murchas.



Figura 5) Inflorescências de Croton priscus. Inflorescências tipo 1 (A), fase feminina: há cimas com flores pistiladas e botões estaminados (seta). Inflorescência tipo 2 (B), fase masculina: note flores estaminadas na inflorescência terminal e duas inflorescências subterminais (seta).

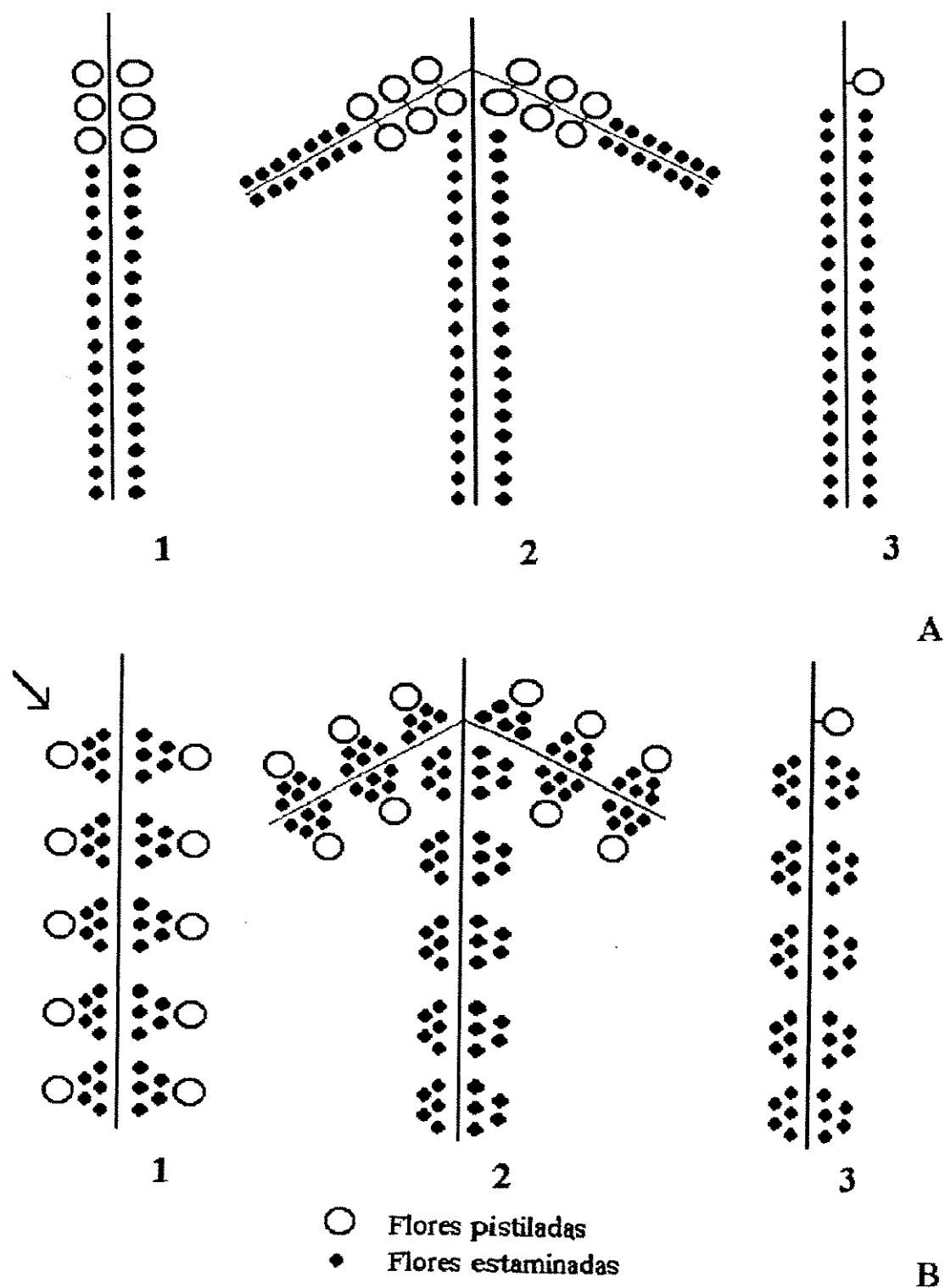


Figura 6) Principais tipos de inflorescências de *Croton floribundus* (A) e *C. priscus* (B). As inflorescências de *C. floribundus* são pendentes, e de *C. priscus*, eretas. Note cúmulas de flores estaminadas e pistilada em *C. priscus* (seta).

As flores pistiladas de ambas as espécies são pediceladas, apresentam cálice de cor verde, 5-lobado, corola ausente ou inconspícua, ovário de cor verde e lepidoto, estilete branco multipartido em *C. floribundus* e 5-6 partido em *C. priscus*. Em ambas as espécies, a área estigmática receptiva localiza-se na porção superior dos lobos do estilete (fig. 7 A e B, esquerda e fig. 8 A e B). As flores pistiladas apresentam glândulas nectaríferas, opostas às sépalas, esbranquiçadas em *C. floribundus* e alaranjadas em *C. priscus* (fig. 8 A e B). O ovário é súpero, tricarpetal, trilocular, com lóculos uniovulados e com placentação axilar. As flores estaminadas de ambas as espécies são pediceladas, diclamídeas, com cálice de cor verde e corola branca. Apresentam de 13-16 estames, com filetes brancos e anteras basifixas com deiscência longitudinal (fig. 7 A e B, direita e fig 9 A e B), sendo esbranquiçadas em *C. floribundus* e amareladas em *C. priscus*. As flores estaminadas apresentam glândulas nectaríferas, opostas às sépalas, brancas em *C. floribundus* e alaranjadas em *C. priscus* (fig. 9 B).

Os frutos de ambas as espécies são do tipo cápsula, 3-coca, sendo muricados em *C. floribundus* e com superfície lisa em *C. priscus*. Os frutos contêm três sementes com elaiossomos e apresentam coloração castanha quando maduros.

3.2- Fenologia

A) Flores e inflorescências:

A sequência de abertura das flores pistiladas e estaminadas, e a duração das fases feminina e masculina de um dado indivíduo estão relacionadas aos tipos de inflorescência neste indivíduo. Em ambas as espécies as inflorescências terminais se desenvolvem antes das subterminais.

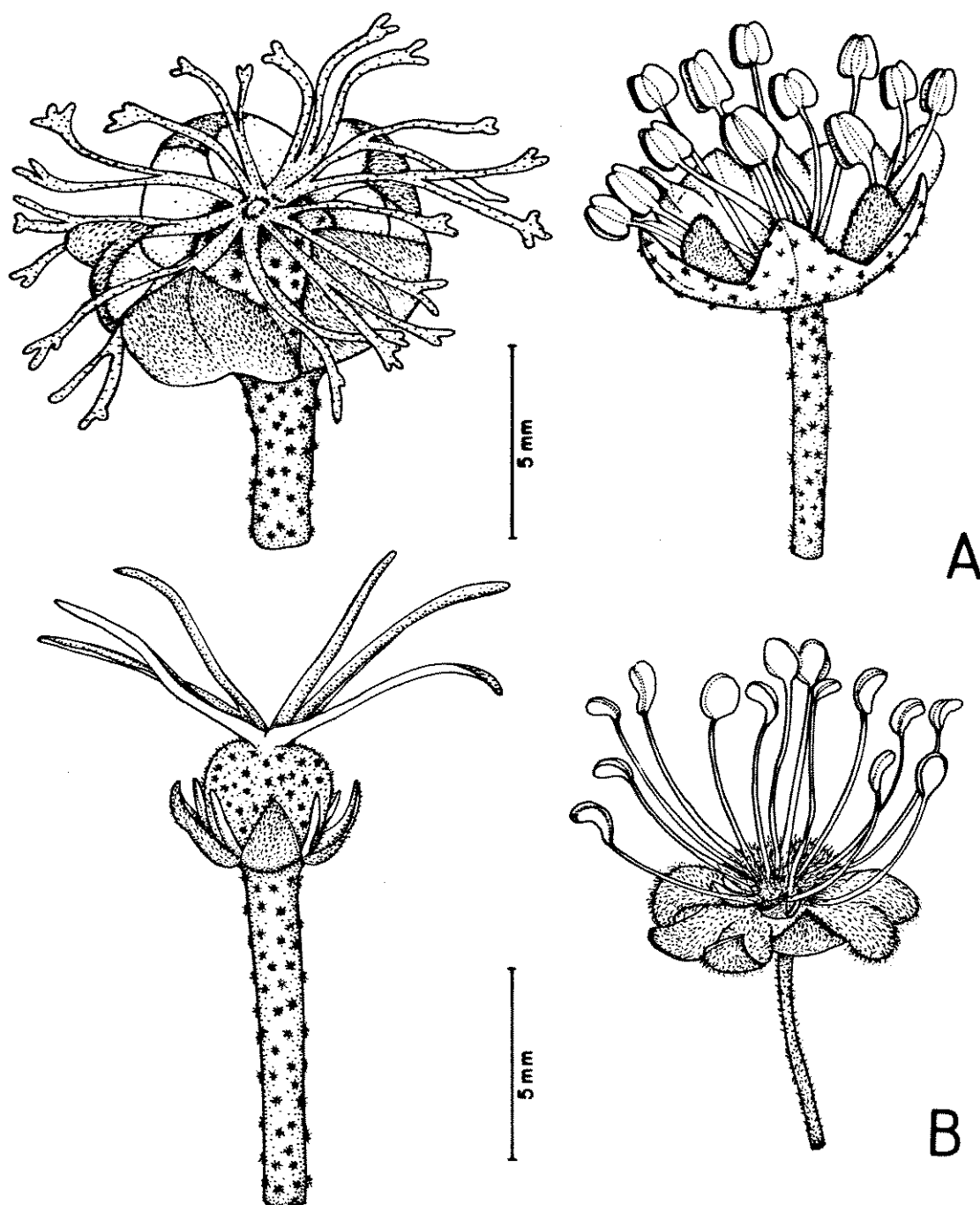


Figura 7) Flores pistiladas (esquerda) e estaminadas (direita) de *Croton floribundus* (A) e *C. priscus* (B). A superfície estigmática receptiva das flores pistiladas de ambas as espécies de *Croton* é ampla e ocorre na porção superior dos lobos estigmáticos (pontilhado). Note o nectário na flor estaminada de *C. priscus* (seta).

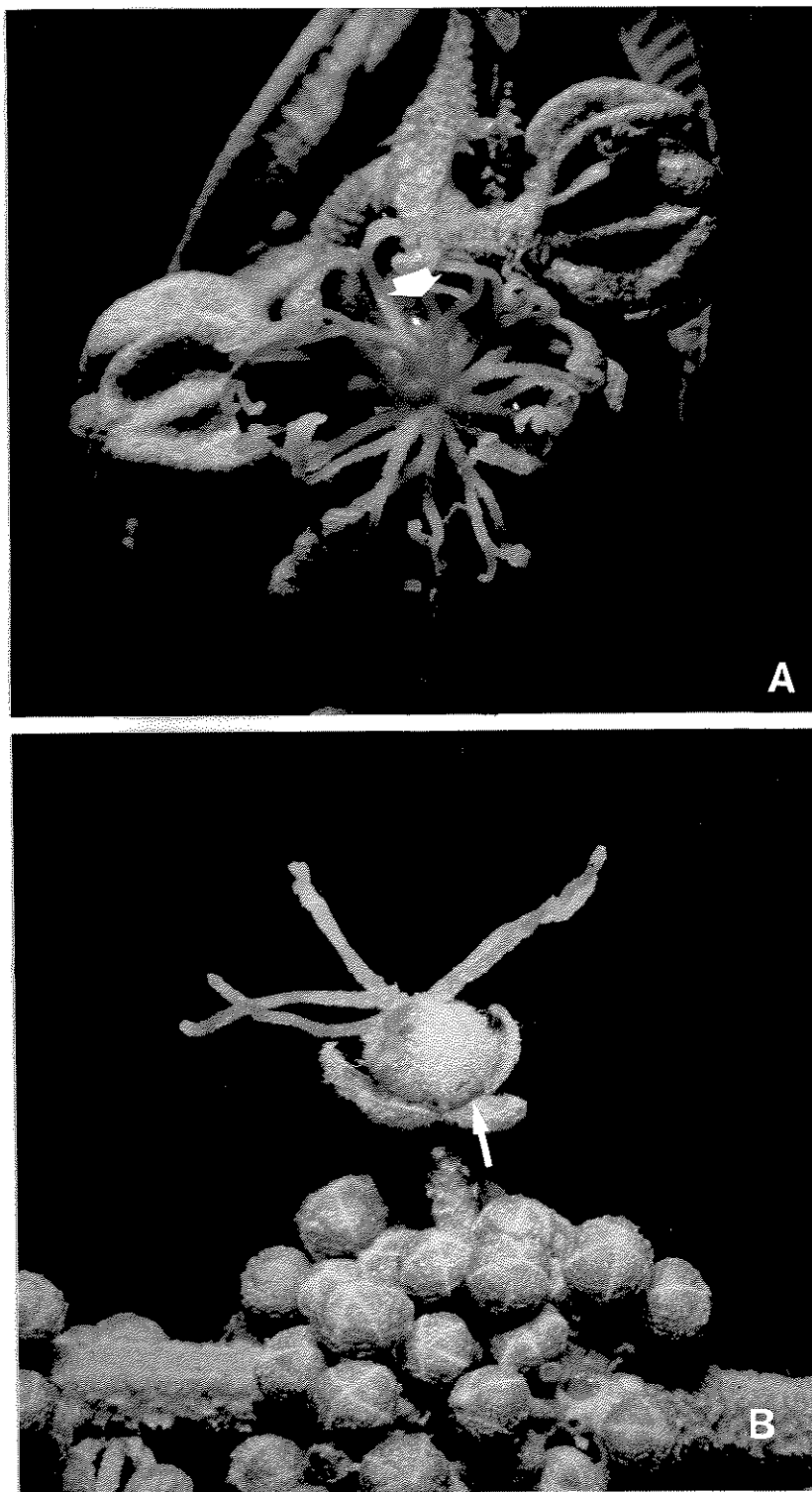


Figura 8) Flores pistiladas de Croton floribundus (A) e C. priscus (B). Note a superfície ampla e subdividida dos estigmas em ambas as flores. Note o néctar na flor de C. floribundus (seta) e as glândulas de néctar em C. priscus (seta).

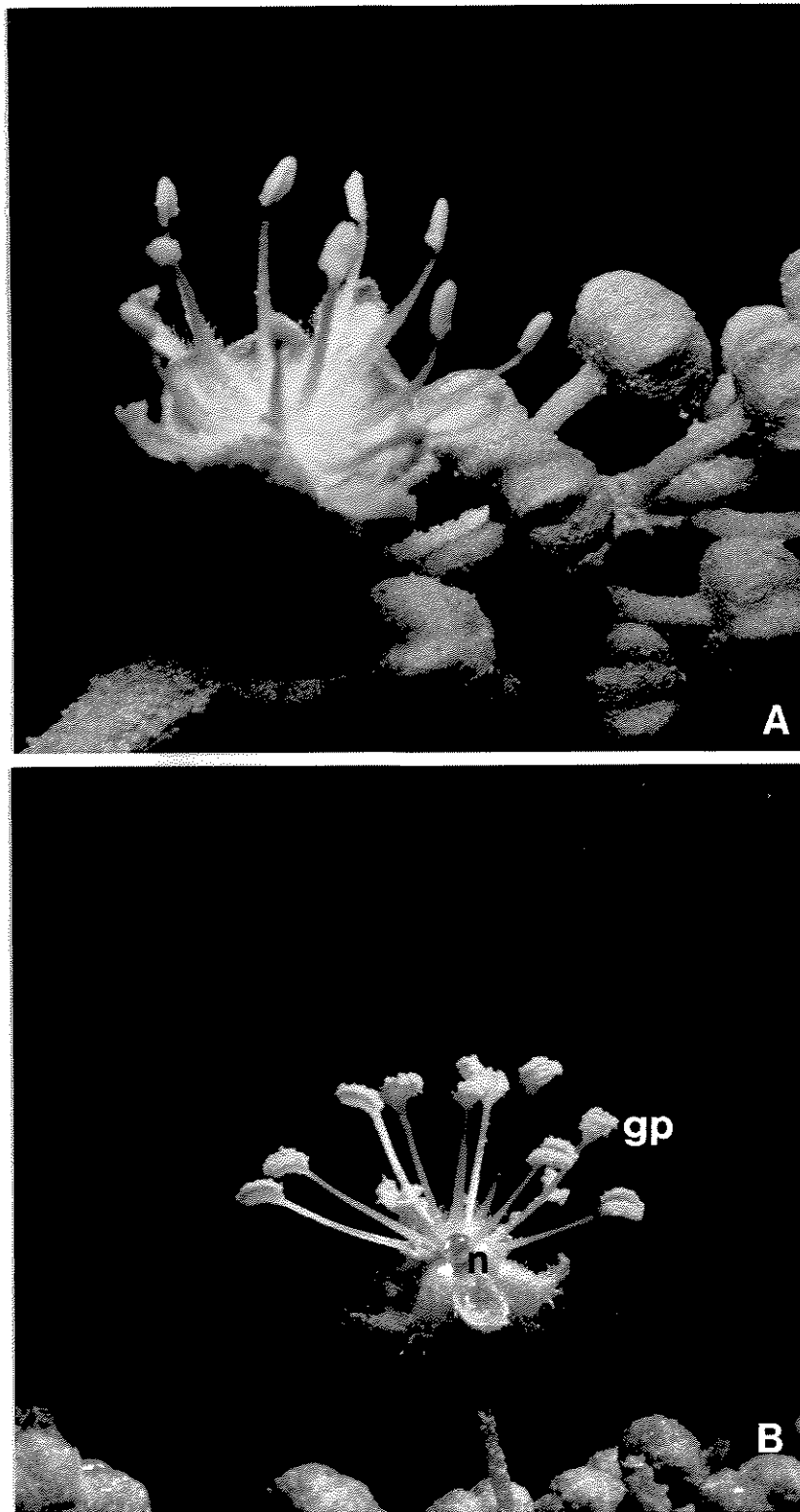


Figura 9) Flores estaminadas de Croton floribundus (A) e C. priscus (B). As anteras são expostas em ambas as flores. Note os grãos de pólen (gp) e a gotícula de néctar (n) na flor de C. priscus.

• *Croton floribundus*:

A sequência de abertura das flores ocorre da base da inflorescência para o ápice. Deste modo, nas inflorescências do tipo 1 (fig. 6 A), as flores pistiladas, reunidas na base da inflorescência, abrem antes das flores estaminadas. Cada flor pistilada dura de dois a três dias, e a fase feminina da inflorescência cerca de cinco dias. Após esse período, há um intervalo de aproximadamente três dias sem flores nesta inflorescência. Inicia-se então a fase masculina, com a abertura de várias flores estaminadas por dia. As flores estaminadas duram um dia, e a fase masculina da inflorescência cerca de oito dias. A sequência de abertura nas inflorescências do tipo 2 (fig. 6 A) é também base - ápice, iniciando com a abertura das flores estaminadas da inflorescência terminal, durando a fase masculina de oito a 11 dias. Após intervalo de quatro a seis dias, tem início a abertura das flores pistiladas das inflorescências subterminais. A fase feminina dura de três a quatro dias, e após um intervalo de dois a quatro dias sem flores, tem início a fase masculina das inflorescências subterminais, com duração de cerca de dois a três dias. As inflorescências do tipo 3 (fig. 6 A) apresentam sequência de abertura semelhante às do tipo 1. As inflorescências dos tipos 1 e 2 são as mais frequentes, enquanto as inflorescências tipo 3 são raras.

De modo geral, as flores femininas murchas permanecem na inflorescência e, após aproximadamente duas semanas, verifica-se aumento no tamanho de seu ovário. Algumas flores caem ao longo do período de frutificação, que é de aproximadamente dois meses.

• *Croton priscus*:

Nas inflorescências desta espécie, tanto as flores pistiladas como as estaminadas abrem nas címulas, ao longo de toda inflorescência, sem uma sequência determinada. Nas inflorescências do tipo 1 (fig. 6 B), as flores pistiladas

abrem antes das estaminadas. Cada flor pistilada dura de três a cinco dias, e a fase feminina da inflorescência, aproximadamente 11 dias. Depois, há um período sem flores que dura cerca de quatro dias, iniciando-se então a abertura das flores estaminadas. As flores estaminadas duram um dia, e a fase masculina da inflorescência, aproximadamente 18 dias. Nas inflorescências do tipo 2 (fig. 6 B) a antese das flores estaminadas ocorre nas diferentes cúmulas ao longo da inflorescência terminal, com abertura de diversas flores estaminadas por dia. A fase masculina dura de 13 a 17 dias. Após intervalo de dois a cinco dias tem início a abertura das flores pistiladas das cúmulas das inflorescências subterminais. Neste tipo de inflorescência a fase feminina dura de três a nove dias, e após um intervalo de três a sete dias, tem início a fase masculina, com duração de quatro a oito dias. As inflorescências do tipo 3 (fig. 6 A) apresentam sequência de abertura semelhante às do tipo 1. As inflorescências dos tipos 1 e 2 são as mais frequentes, enquanto as inflorescências tipo 3 são raras.

De modo geral, as flores femininas murchas permanecem na inflorescência, e após aproximadamente duas semanas verifica-se aumento no tamanho do ovário em algumas dessas flores. As flores com pequeno desenvolvimento do ovário caem ao longo do período de frutificação, que é de aproximadamente dois meses.

De modo geral, num dado momento, um indivíduo apresenta um único tipo de inflorescência, tanto em *Croton floribundus*, quanto em *C. priscus*.

B) Indivíduos:

A fenologia a nível de indivíduo está representada para dois indivíduos de *C. floribundus* e *C. priscus* (fig. 10). Em ambas as espécies a sequência de floração a nível de indivíduo é sincronizada. Assim, a sobreposição entre as flores pistiladas e

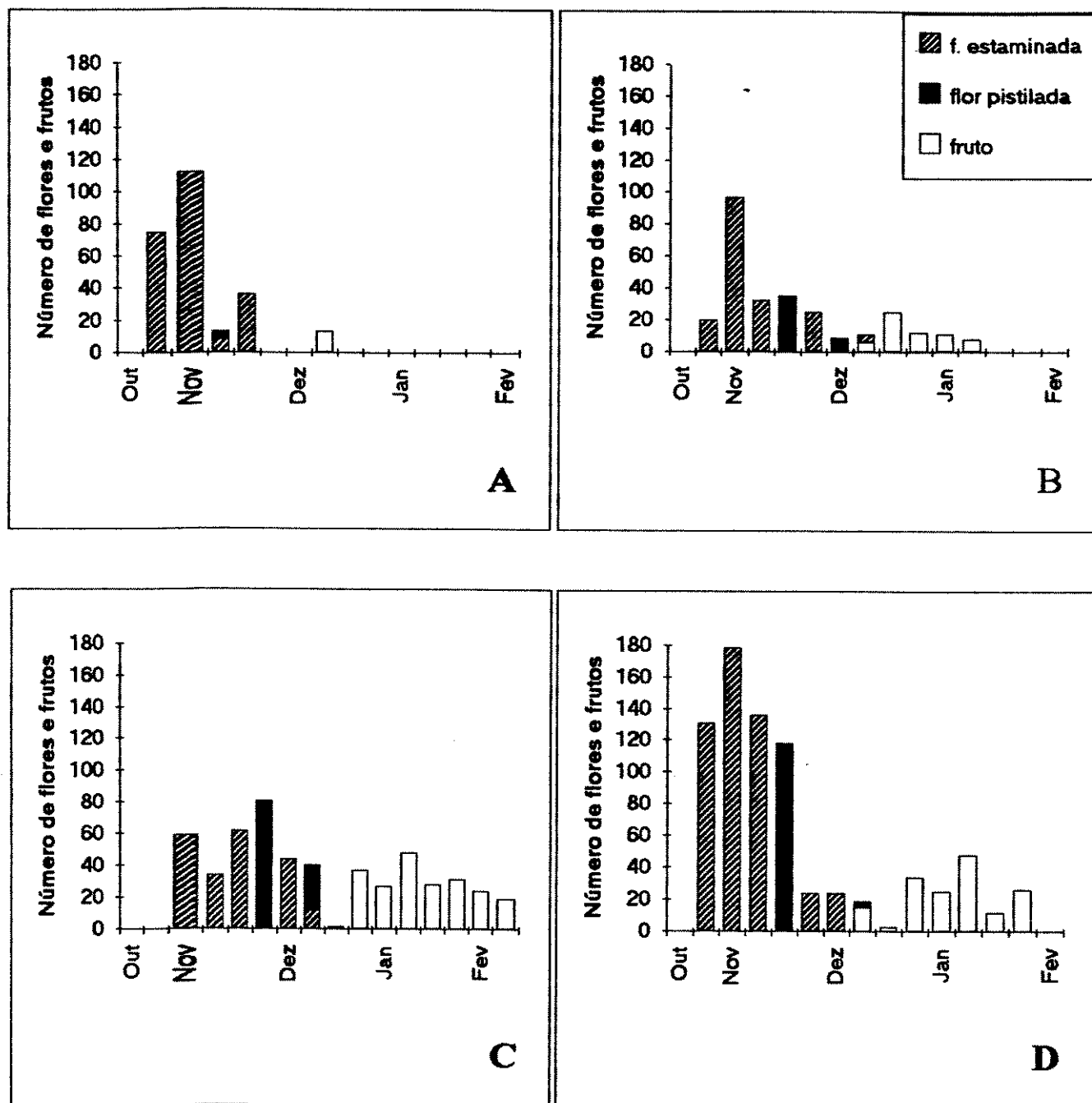


Fig. 10) Fenologia de dois indivíduos de *Croton floribundus* (A e B) e dois de *C. priscus* (C e D), na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. A sobreposição de flores pistiladas e estaminadas em cada indivíduo é pequena (A e C) ou inexistente (B e D).

estaminadas é pequena ou inexistente num mesmo indivíduo (fig. 10). Cinco indivíduos de *C. floribundus* (num total de 17 indivíduos que floresceram), e cinco em *C. priscus* (num total de 13 indivíduos que floresceram) apresentaram sobreposição de flores pistiladas e estaminadas, sendo a sobreposição de fases curta em ambas as espécies. Na maior parte do tempo, os indivíduos de ambas as espécies atuam como masculinos, uma vez que há mais flores estaminadas que pistiladas (fig. 10 A, B, C, D). Flores pistiladas são mais numerosas em *C. priscus* que em *C. floribundus*.

C) Populações:

Foram estudados 21 indivíduos de cada espécie. *Croton floribundus* e *C. priscus* apresentaram floradas curtas, durante a estação úmida, no local de estudo. Em ambas as espécies há um pico de produção de flores pistiladas no meio do período de floração, porém, as flores estaminadas são mais numerosas (fig. 11 A e B). O período de frutificação ocorre de dezembro a janeiro em *C. floribundus* e janeiro a fevereiro em *C. priscus* (fig. 11 A e B).

A variação na razão sexual ($PS = \text{número de flores pistiladas} / \text{número de flores estaminadas}$) ao longo do período de floração de cada espécie está representada na figura 12 A e B. Em *C. floribundus* a maioria dos indivíduos apresentou valores de $PS=0$ (somente flores estaminadas), havendo alguns indivíduos com sobreposição de fases masculina e feminina ($1.0 < PS < 3.0$). No entanto, a categoria dos indivíduos somente com flores pistiladas também esteve bem representada nessa espécie ($PS=E$, sendo $E = n^{\circ} \text{ flores pistiladas} / 0$). *Croton priscus* apresentou padrão semelhante, embora houvesse um número relativamente maior de indivíduos apenas com flores pistiladas ($PS=E$) nessa espécie.

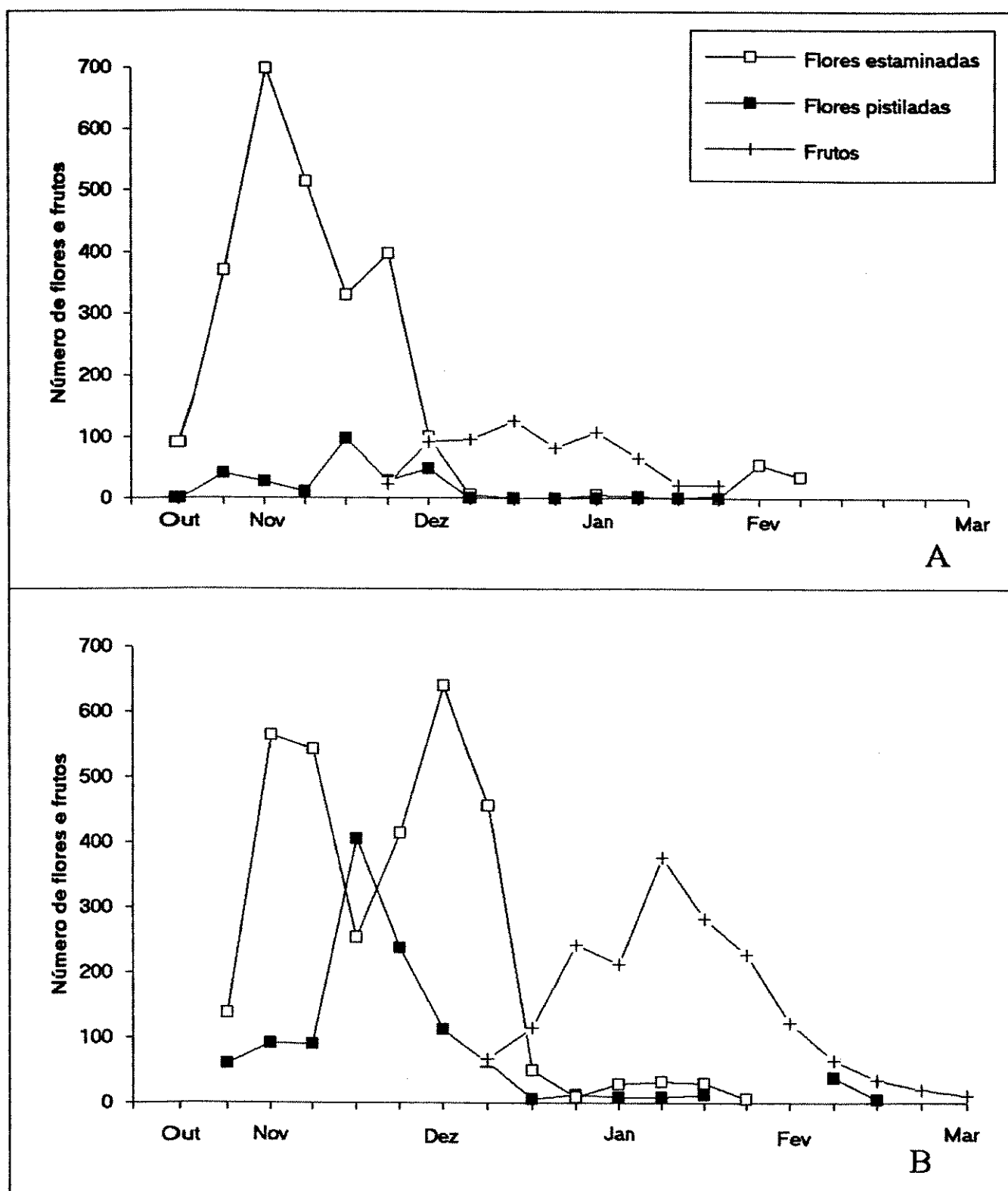


Fig. 11) Fenologia das populações de *Croton floribundus* (A) e *C. priscus* (B), na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. O pico das flores pistiladas ocorre no meio do período de floração nas duas espécies de *Croton*.

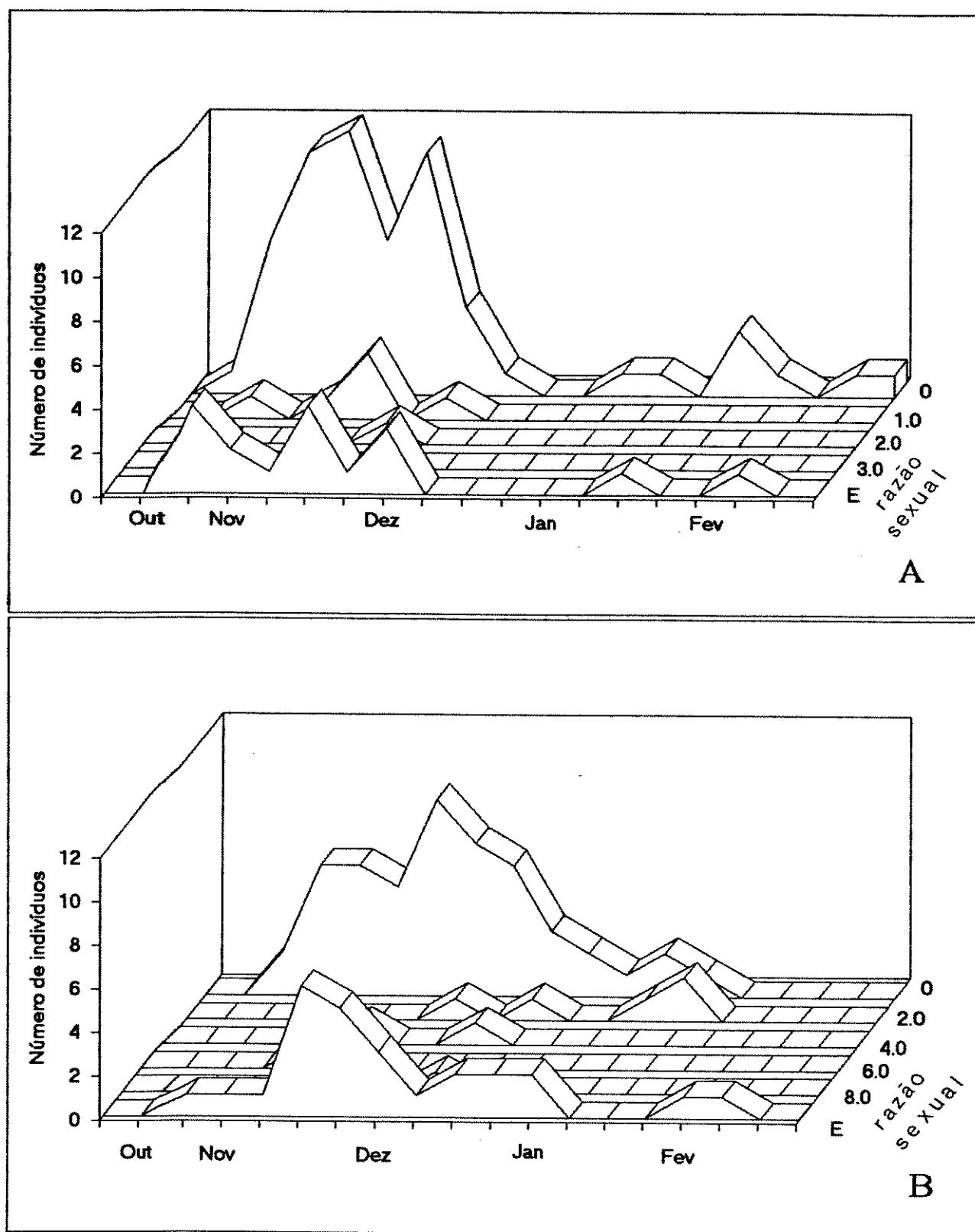


Fig.12) Padrões fenológicos para as populações de *Croton floribundus* (A) e *C. priscus* (B), na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Em ambas as populações há uma tendência à função masculina, mais acentuada em *C. floribundus*.

3.3- Biologia floral

A abertura das flores pistiladas de ambas as espécies de *Croton* inicia-se com o lento afastamento das sépalas. Após tal afastamento, ocorre o alongamento dos lobos estigmáticos e exposição da área receptiva. A abertura da flor é lenta, podendo demorar de um a três dias em ambas as espécies, e não ocorre simultaneamente em todas as flores de uma inflorescência. Como o processo de abertura das flores pistiladas é bastante lento, não é possível definir um horário de abertura nestas flores. A área estigmática está receptiva desde o momento de distensão dos lobos até o final da duração da flor, quando as extremidades dos lobos se tornam ressecadas e com coloração marrom. As flores pistiladas de *C. floribundus* duram de dois a três dias, e as de *C. priscus*, de três a cinco dias. De modo geral, a produção de néctar nas flores pistiladas de ambas as espécies inicia-se na fase de exposição dos lobos estigmáticos e continua ao longo do período de duração das flores, acumulando-se o néctar entre as sépalas e o ovário (fig. 8 A).

A antese das flores estaminadas em *C. floribundus* inicia-se por volta de 0630 h, e dura cerca de 90 minutos. No início da antese ocorre o afastamento das sépalas e pétalas, a seguir os filetes distendem-se lentamente, até que a flor adquire o aspecto de pincel (fig. 9 A). Por volta das 0830 h ocorre a deiscência das anteras e inicia-se a produção de néctar, que se acumula na base da flor. Estas flores duram cerca de nove horas, murchando por volta das 1700 h.

Nos botões estaminados de *C. priscus*, o afastamento das sépalas e pétalas e o lento alongamento dos filetes se inicia por volta de 1500 h. Após cerca de duas horas, as flores adquirem o aspecto de pincel (fig. 9 B). A deiscência das anteras e o início da produção de néctar só ocorrem por volta das 1730 h. Na manhã seguinte, por volta de 0600 h, as flores apresentam pólen e néctar disponíveis (fig.

9 B), permanecendo abertas ao longo do dia. As flores estaminadas de *C. priscus* não apresentam sinais de murcha, sendo que no final do dia, caem quando tocadas.

Os dados de volume e concentração de néctar nas flores pistiladas e estaminadas de *C. floribundus* e *C. priscus* constam da tabela 1. As flores pistiladas e estaminadas de ambas as espécies exalam odor adocicado. Variações nas condições climáticas podem modificar a duração desses eventos em ambas as espécies.

O pólen de ambas as espécies de *Croton* é amarelo-claro, pouco ornamentado e pulverulento. A viabilidade dos grãos de pólen foi de 90% para *C. floribundus* e 96% para *C. priscus*.

Tabela 1 - Volume de néctar acumulado e concentração de açúcares no néctar de flores pistiladas e estaminadas de *C. floribundus* e *C. priscus*, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP (média $\pm$ desvio padrão).

		volume (μ l)	conc. (%)
<i>C. floribundus</i>	flores pistiladas	21 $\pm$ 9 (n=19)	38 $\pm$ 14 (n=20)
	flores estaminadas	17 $\pm$ 6 (n=17)	11 $\pm$ 10 (n=20)
<i>C. priscus</i>	flores pistiladas	5 $\pm$ 3 (n=20)	22 $\pm$ 4 (n=20)
	flores estaminadas	3 $\pm$ 2 (n=20)	27 $\pm$ 18 (n=20)

3.4 - Visitantes às flores

3.4.1 - Grupos de insetos e padrão de atividades

As flores pistiladas e estaminadas de *Croton floribundus* e *C. priscus* foram visitadas por insetos de cinco ordens: Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera e Lepidoptera. As flores de *C. floribundus* foram visitadas por 105 espécies de insetos, e as de *C. priscus*, por 97 espécies (tab. 2). A tabela 3 contém as cinco espécies mais frequentes de Diptera e das outras ordens, em flores pistiladas e estaminadas de *Croton*, bem como a respectiva quantidade de indivíduos coletados. Duas espécies de Syrphidae, *Ornidia obesa* e *Palpada geniculata* foram bastante frequentes em flores pistiladas e estaminadas de ambas as espécies de *Croton* (tab. 3). Dentre os visitantes, há insetos frequentes em flores de um sexo, que não visitaram regularmente as flores do outro sexo, (eg. *Chrysomya putoria*, Cantharidae sp. 3, Hymenoptera sp. 2) (tab. 3). Apesar da grande quantidade de indivíduos, estas espécies não foram visitantes regulares das flores de *Croton*, tendo sido coletadas eventualmente em alguns dias, ou em árvores isoladas.

A análise do padrão diário de atividade dos insetos nas flores pistiladas de *C. floribundus* demonstrou que a maioria dos visitantes foi composta por moscas, havendo poucos visitantes das outras ordens (fig. 13 A). Nas flores estaminadas de *C. floribundus*, o número de visitantes de Hymenoptera e Coleoptera foi maior que o de Diptera (fig. 13 B) e proporcionalmente maior que em flores pistiladas (fig. 13 A). Considerando apenas as moscas, o número de visitantes da família Syrphidae às flores pistiladas foi bem menor que o total de visitantes de Diptera (fig. 14 A). Neste caso, o valor total de visitantes de Diptera está superestimado em relação a Syrphidae, devido a grande quantidade de indivíduos de *Chrysomya putoria* (243) coletados em um indivíduo de *C. floribundus*, na fase feminina (tab. 3).

Tabela 2. Relação das espécies de insetos visitantes às flores pistiladas e estaminadas de *Croton floribundus* e *C. priscus*, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Ordem/Família	Espécie	<i>C. floribundus</i>		<i>C. priscus</i>	
		flores pistiladas	flores estaminadas	flores pistiladas	flores estaminadas
Diptera/					
Bibionidae	sp. 1	+		+	+
	sp. 2			+	
	sp. 3			+	
Calliphoridae	<i>Chrysomya megacephala</i>	+		+	
	<i>C. putoria</i>	+	+	+	+
	<i>Phaenicia eximia</i>	+	+	+	+
Dolichopodidae	sp. 1				+
Lauxaniidae	sp. 1				+
	sp. 2			+	
	sp. 3		+		+
Muscidae	<i>Morellia humeralis</i>	+	+		+
	<i>Musca domestica</i>	+	+		+
	<i>Neivamyia</i> sp.				+
	<i>Ophyra</i> sp.				+
	<i>Pseudoptilolepsis nigripoda</i>	+			
	<i>Stomoxys calcitrans</i>				+
	sp. 1				+
	sp. 2				+
	sp. 3				+
Richardiidae	sp. 1				+
Sarcophagidae	<i>Helicobia</i> sp.			+	+
	<i>Lipopticoxema crispula</i>				+
	<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>				+
	<i>Oxysarcodexia thornax</i>				+
	<i>Oxysarcodexia</i> sp.			+	
	<i>Pattonella intermutans</i>			+	
	<i>Ravinia belforti</i>	+			
Stratiomyidae	<i>Hoplitimyia</i> sp. 1		+		
	<i>Stratiomys</i> sp. 1		+		
	sp. 1	+			
Syrphidae	<i>Copestylum</i> sp. 1	+	+		+
	<i>Copestylum</i> sp. 2			+	+
	<i>Copestylum</i> sp. 3		+		
	<i>Ornidia obesa</i>	+	+	+	+
	<i>Palpada distinguenda</i>	+			
	<i>P. furcata</i>	+	+	+	+
	<i>P. geniculata</i>	+	+	+	+
	<i>P. pygolampa</i>	+	+	+	
	<i>P. vinetorum</i>	+			+
	<i>Palpada</i> sp. 1 (grupo A)	+	+	+	+

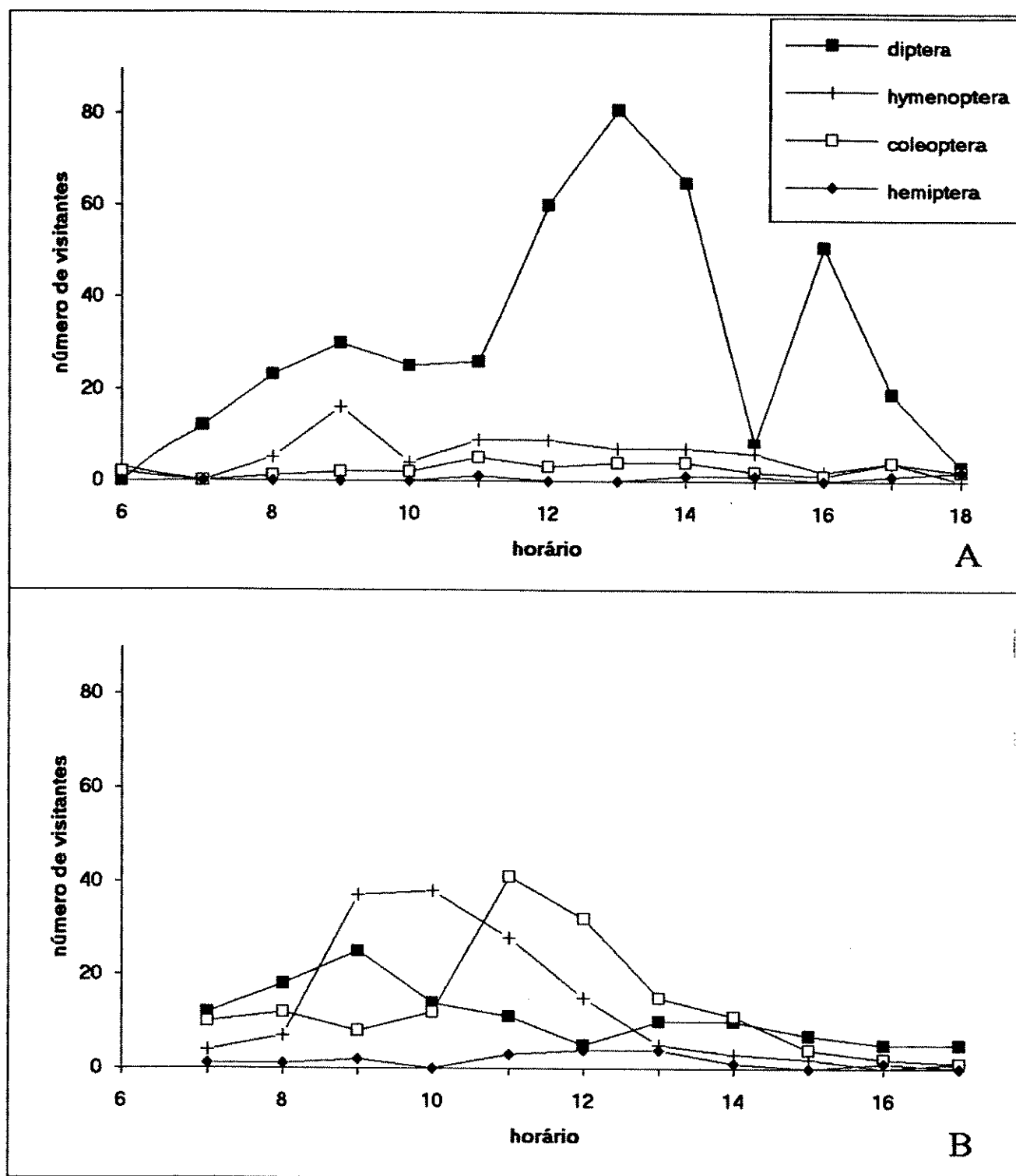
Ordem/Família	Espécie	<u>C. floribundus</u>		<u>C. priscus</u>	
		flores pistiladas	flores estaminadas	flores pistiladas	flores estaminadas
Diptera/ Syrphidae	<i>Palpada</i> sp. 2			+	+
	<i>Palpada</i> sp. 3			+	
	<i>Toxomerus</i> sp.			+	
	sp. 1			+	
	sp. 2		+		+
	sp. 3			+	+
	sp. 4	+			
	sp. 5			+	
	sp. 6	+			
	<i>Chrysops</i> sp.			+	
Tabanidae	subfam. Deixiinae	+			
Tachinidae	tr. Telothyriini				
	sp. 1	+			
	sp. 2		+		
	sp. 3			+	
	sp. 4			+	
	sp. 5			+	
	sp. 6			+	
	sp. 7			+	
	sp. 8				+
	sp. 9	+			
Fam. indet.	sp. 10	+			
	sp. 1	+			
Hymenoptera/ Anthophoridae	sp. 2			+	
	sp. 1	+			
	sp. 2		+		
	sp. 3	+			
Apidae	<i>Partamona</i> sp.	+	+		
	<i>Trigona</i> sp.		+		
	sp. 1		+		
	sp. 2	+	+	+	+
	sp. 3	+	+		
	sp. 4	+			
	sp. 5		+		
	sp. 6		+	+	
	sp. 7	+			
	sp. 8		+		
	sp. 9		+		
Halictidae	sp. 10		+		
	sp. 11			+	
	sp. 1	+	+		
	sp. 2	+	+	+	+
	sp. 3	+	+		

Ordem/Familia	Espécie	<u>C. floribundus</u>		<u>C. priscus</u>	
		flores pistiladas	flores estaminadas	flores pistiladas	flores estaminadas
Halictidae	sp. 4	+	+		+
Hymenoptera/ Halictidae	sp. 5		+		
	sp. 6	+			
Megachilidae	sp. 1	+			
	sp. 2		+		
Chalcidoidea	<i>Chalcidoidea</i> sp.	+			
Pompilidae	sp. 1				+
	sp. 2	+			
Sphecidae	sp. 1	+			
	sp. 2				+
	sp. 3				+
Vespidae	<i>Brachygastra lecheguana</i>		+		
	<i>Mischocittarus drewseni</i>				+
	<i>Polistes</i> sp. 1	+			
	<i>Polybia jurinei</i>		+		
	<i>Polybia paulista</i>	+			
	<i>Protonectarina sylveirae</i>	+	+		+
	sp. 1			+	
	sp. 2				+
	sp. 3	+			+
	sp. 4			+	
	sp. 5			+	
	sp. 6				+
	sp. 7				+
	sp. 8				+
	sp. 9			+	
	sp. 10	+			
	sp. 11			+	
Formicidae	<i>Camponotus crassus</i>		+		
	<i>Camponotus</i> sp. 1	+		+	
	<i>Camponotus</i> sp. 2	+			+
	<i>Camponotus</i> sp. 3	+			
	<i>Camponotus</i> sp. 4			+	
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. (gr. <i>gracilis</i>)				+
	<i>Zacryptocerus pusillus</i>			+	
Fam. indet.	sp. 1	+		+	
	sp. 2			+	+
	sp. 3	+			+
	sp. 4	+			
Coleoptera/ Brentidae	sp. 1		+		
Cantharidae	sp. 1	+			+
	sp. 2		+		+
	sp. 3		+	+	

Ordem/Família	Espécie	<u>C. floribundus</u>		<u>C. priscus</u>	
		flores pistiladas	flores estaminadas	flores pistiladas	flores estaminadas
Coleoptera/ Cerambycidae	sp. 1	+	+		
	sp. 2		+	+	+
	sp. 3	+			
	sp. 4	+			
	sp. 5	+			
	sp. 6	+			
Chrysomelidae	sp. 1	+			
	sp. 2		+		
Curculionidae	sp. 1		+		
	sp. 2		+		
Elateridae	sp. 1	+		+	
	sp. 2	+			
	sp. 3			+	
	sp. 4			+	
Lampyridae	sp. 1	+			
Scarabaeidae	sp. 1	+	+	+	+
	sp. 2	+	+		
	sp. 3	+			
	sp. 4	+			
Tenebrionidae	sp. 1	+			
Fam. indet.	sp. 1			+	
	sp. 2	+			
	sp. 3		+		
	sp. 4	+			
	sp. 5				+
Hemiptera/ Coreidae	sp. 1		+		+
	sp. 2				+
Lygaeidae	sp. 1			+	
Pentatomidae	sp. 1				+
	sp. 2	+	+	+	+
Pyrrhocoridae	sp. 1		+		
Reduviidae	sp. 1		+		
	sp. 2		+		
Rhopalidae	sp. 1			+	
Scutelleridae	sp. 1		+	+	+
	sp. 2		+	+	
Lepidoptera/ Geometridae	sp. 1	+			
Lycaenidae	<i>Caria colubris</i>		+		
	<i>Strymon yojoa</i>				+
	<i>Actinote canutia</i>	+			+

Tabela 3) Visitantes mais frequentes e número de indivíduos coletados nas flores pistiladas e estaminadas de Croton floribundus e C. priscus na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas SP.

<u>Croton floribundus</u>				
Visitantes	flores pistiladas	(N)	flores estaminadas	(N)
Diptera	<u>Chrysomya putoria</u>	243	<u>Ornidia obesa</u>	80
	<u>Ornidia obesa</u>	84	<u>Palpada geniculata</u>	08
	<u>Palpada geniculata</u>	27	<u>Palpada</u> sp. 1 (grupoA)	06
	<u>Phaenicia eximia</u>	18	<u>P. pygolampa</u>	05
	<u>Musca domestica</u>	04	<u>Chrysomya putoria</u>	04
Outras ordens	<u>Camponotus</u> sp. 2	10	<u>Cantharidae</u> sp. 3	128
	<u>Apidae</u> sp. 3	09	<u>Apidae</u> sp. 3	109
	<u>Scarabaeidae</u> sp. 2	09	<u>Pentatomidae</u> sp. 2	09
	<u>Pentatomidae</u> sp. 2	06	<u>Scarabaeidae</u> sp. 2	08
	<u>Polybia paulista</u>	06	<u>Brachygastra lecheguana</u>	04
<u>Croton priscus</u>				
Visitantes	flores pistiladas	(N)	flores estaminadas	(N)
Diptera	<u>Ornidia obesa</u>	20	<u>Palpada furcata</u>	14
	<u>Palpada geniculata</u>	15	<u>P. geniculata</u>	12
	<u>Phaenicia eximia</u>	14	<u>Copestylum</u> sp. 1	07
	<u>Bibionidae</u> sp. 1	06	<u>Ornidia obesa</u>	07
	<u>Chrysomya putoria</u>	04	<u>Palpada</u> sp. 2	05
Outras ordens	<u>Hymenoptera</u> sp. 2	14	<u>Halictidae</u> sp. 2	08
	<u>Apidae</u> sp. 6	09	<u>Cantharidae</u> sp. 1	05
	<u>Scutelleridae</u> sp. 2	04	<u>Pentatomidae</u> sp. 2	05
	<u>Apidae</u> sp. 2	02	<u>Apidae</u> sp. 2	04
	<u>Cerambycidae</u> sp. 2	02	<u>Hymenoptera</u> sp. 2	03



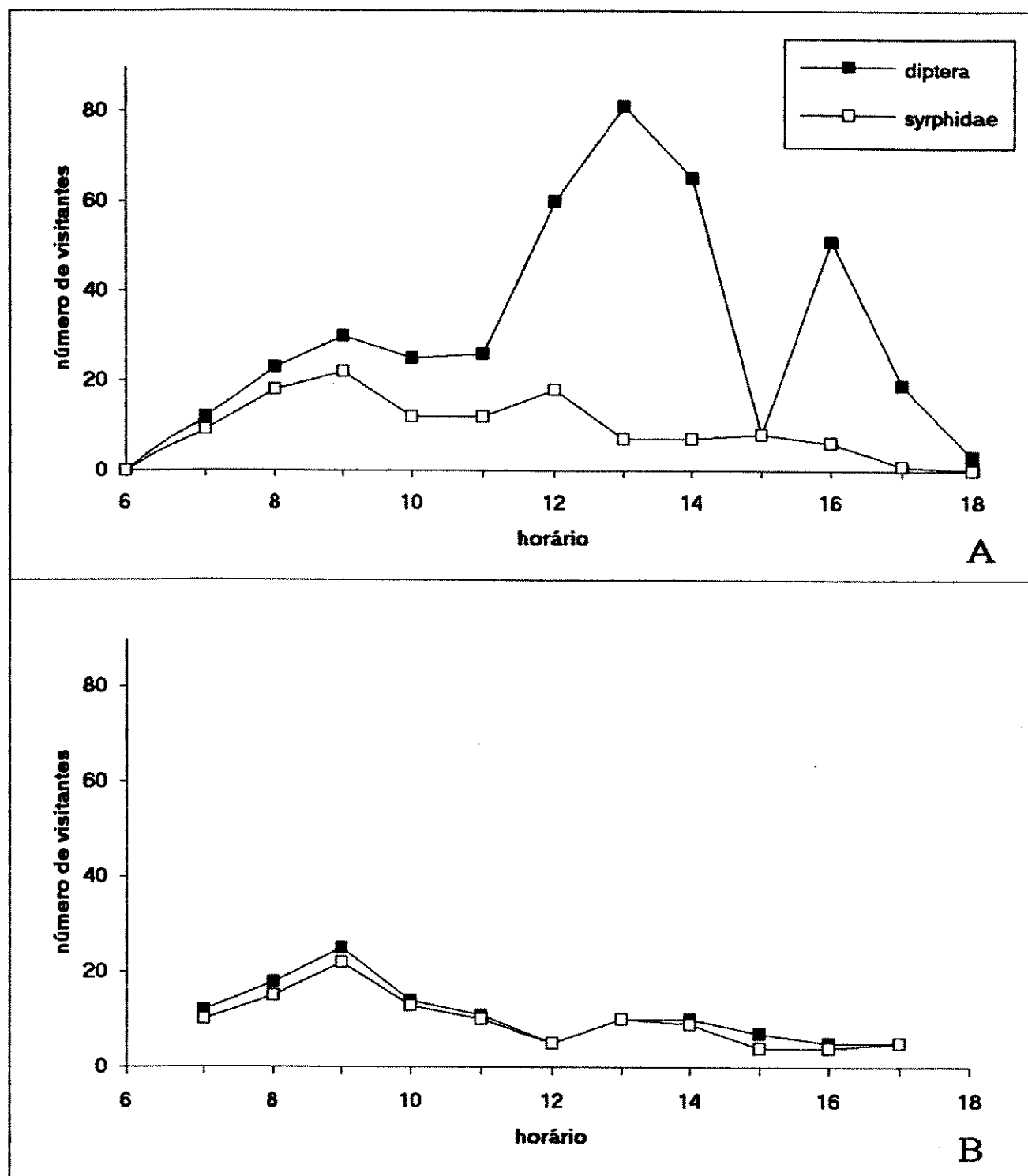


Fig. 14) Padrão diário de visitas de Diptera e representantes de Syrphidae às flores pistiladas (A) e estaminadas (B) de *Croton floribundus*, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Considerando apenas as moscas, verificamos que quase todos os visitantes das flores estaminadas desta espécie de *Croton* são Syrphidae (fig. 14 B).

A análise do padrão de atividades dos visitantes nas flores de *C. priscus* demonstrou que, em flores pistiladas, a maioria dos visitantes foi composta por moscas, havendo algumas visitas de Hymenoptera (fig. 15 A). Nas flores estaminadas de *C. priscus*, as moscas também foram os visitantes mais frequentes, sendo poucas as visitas de Hymenoptera (fig. 15 B). As visitas de Coleoptera e Hemiptera foram raras em flores de *C. priscus* de ambos os sexos (fig. 15 A e B). Considerando apenas as moscas, verificamos que a maioria das espécies visitantes às flores de *C. priscus* de ambos os sexos pertence à família Syrphidae (fig. 16 A e B).

As flores pistiladas de *C. floribundus* duram de dois a três dias, permanecendo disponíveis ao longo deste período. De modo geral, os insetos visitam as flores das 0600 às 1800 h (fig. 13 A). Os Syrphidae visitam as flores ao longo deste período, sendo mais frequentes durante a manhã (fig. 14 A). Considerando os Diptera em geral, há picos de atividade às 1300 e 1600 h (fig. 14 A), mas esses picos referem-se basicamente à atividade de *Chrysomya putoria*. As flores estaminadas de *C. floribundus* estão abertas das 0700 às 1700 h, de modo que as visitas restringem-se a este horário, sendo que Coleoptera e Hymenoptera têm pico de atividade entre 0800 e 1300 h (fig. 13 B). As moscas visitam as flores ao longo do dia, sendo mais frequentes no período da manhã (fig. 14 B).

As flores pistiladas de *C. priscus* duram de três a cinco dias, permanecendo disponíveis durante este período. De modo geral, as moscas visitam as flores das 0600 às 1800 h, sendo mais frequentes entre 0700 e 1300 h (figs. 16 A). Nas flores estaminadas, que duram um dia, houve um pico de visitas destes insetos entre 1600 e 1800 h (figs. 16 B), que corresponde ao horário de abertura das flores estaminadas.

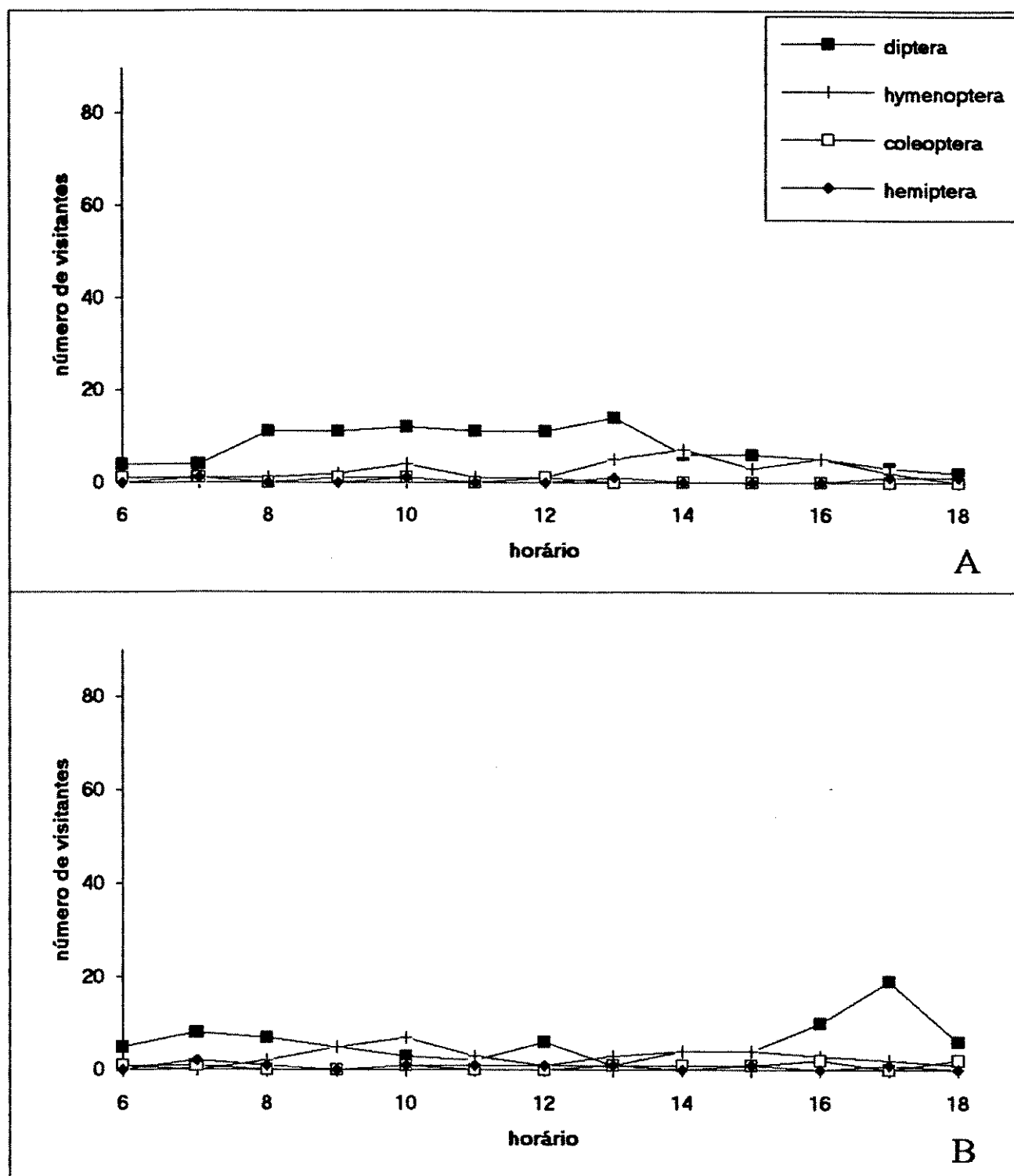


Fig. 15) Padrão diário de visitas de insetos às flores pistiladas (A) e estaminadas (B) de *Croton priscus*, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

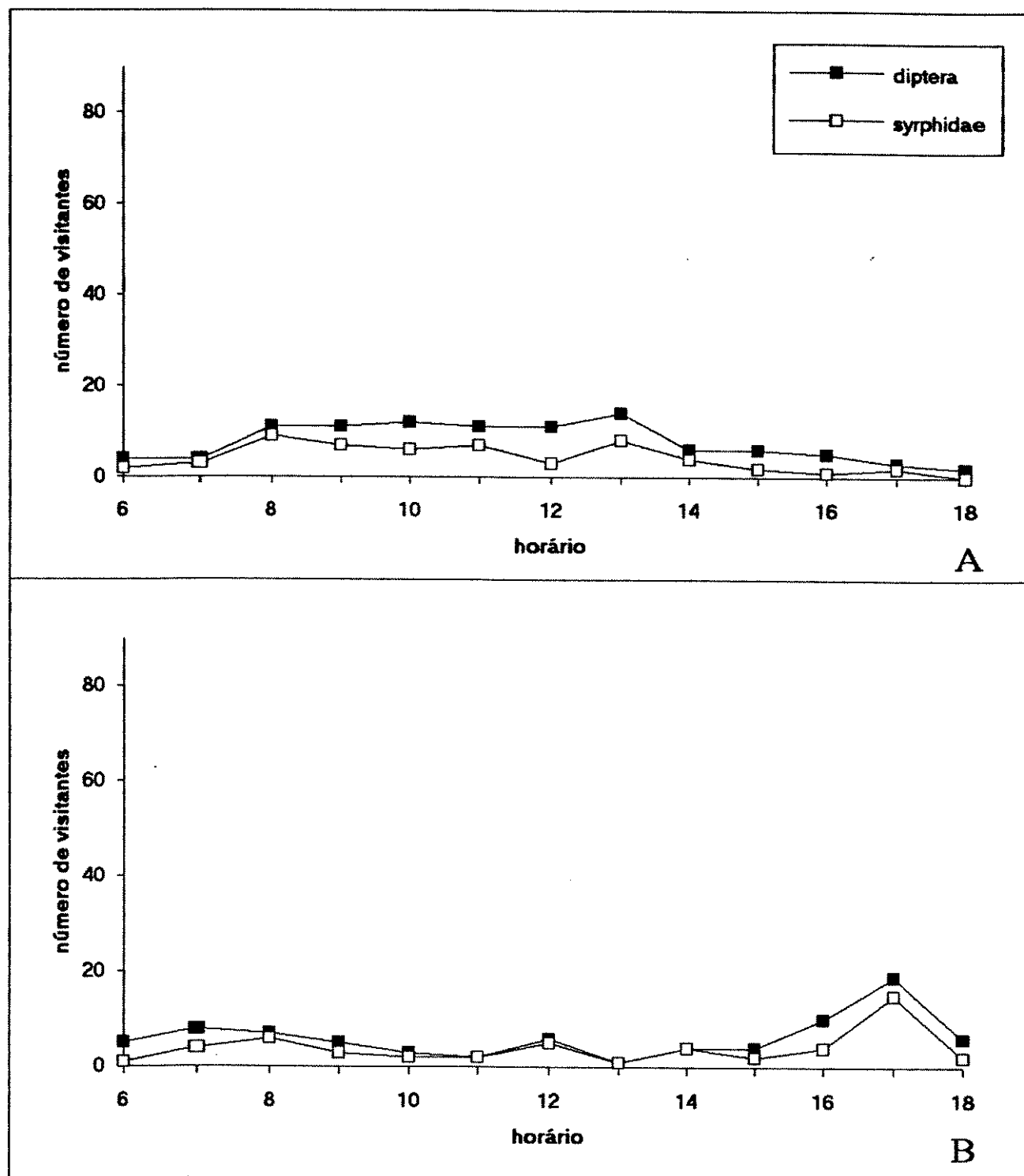


Fig. 16) Padrão diário de visitas de Diptera e representantes de Syrphidae às flores pistiladas (A) e estaminadas (B) de *Croton priscus*, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Houve correlação negativa da temperatura do ar ($r = -0,6966$; $n = 29$; $P < 0,0001$), e positiva da umidade do ar ($r = 0,6515$; $n = 29$; $P < 0,0001$), com o número de moscas visitantes às flores estaminadas de *C. floribundus*. Em *C. priscus*, a correlação da umidade do ar com o número de visitantes foi positiva ($r = 0,2519$; $n = 39$; $P < 0,1$) para flores estaminadas e negativa ($r = -0,2819$; $n = 38$; $P < 0,1$) para flores pistiladas.

A análise de agrupamento (no plano quantitativo) dos conjuntos de Diptera visitantes às flores indicou a formação de quatro grupos: A, B, C e D (fig. 17). Este resultado indica a existência de diferenças entre os conjuntos de moscas visitantes das duas espécies de *Croton* estudadas, pois todas as amostras realizadas em *C. floribundus* estão no grupo A, exceto a número 1, que está isolada no grupo D; o grupo B é constituído por amostras de quatro indivíduos de *C. priscus*, sendo que as outras duas amostras realizadas nesta espécie estão respectivamente nos grupos A e C. Além disso, parece que o conjunto de moscas visitantes das amostras 1 e 11 é distinto das demais e entre si, constituindo os grupos isolados, C e D (fig. 17).

Diferentemente do resultado no plano quantitativo, a análise de agrupamento no plano qualitativo demonstra que não há formação de grupos de Diptera relacionados às duas espécies de *Croton*, nem ao sexo floral (fig. 18). As diferenças nos resultados das duas análises indicam que ambas as espécies de *Croton* são visitadas pelo mesmo conjunto de moscas, sendo a formação de grupos distintos na análise quantitativa determinada pela frequência de visitas de Diptera, que é muito maior em *C. floribundus* do que em *C. priscus* (veja fig. 14 A e B e fig. 16 A e B).

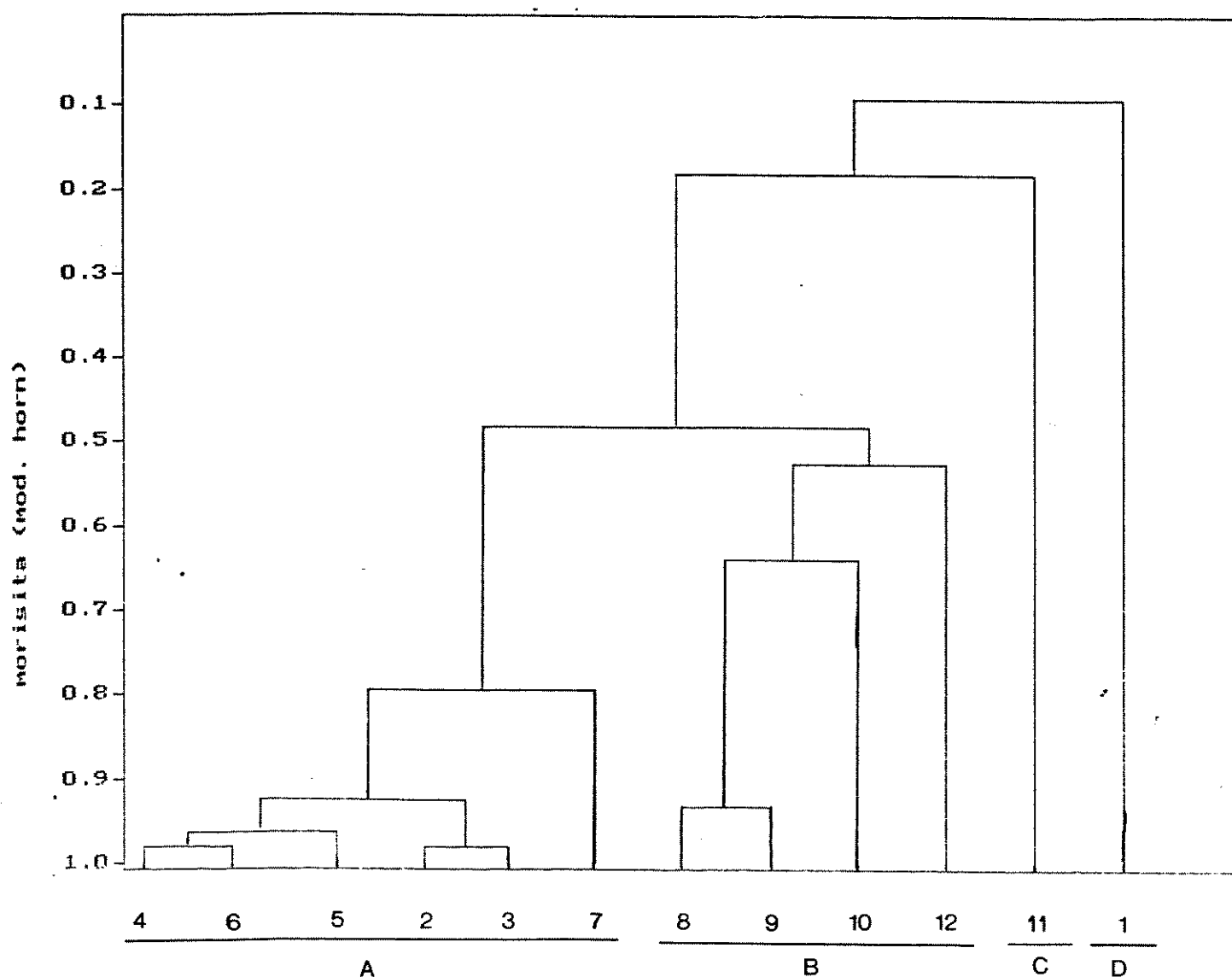


Figura 17) Dendrograma derivado da análise de agrupamento, no plano quantitativo, das amostras de moscas visitantes às flores pistiladas e estaminadas das duas espécies de Croton. Os números representam os indivíduos onde foram coletadas as amostras: C. floribundus, fase feminina (1 - 3), fase masculina (4 - 6); C. priscus, fase feminina (7 - 9), fase masculina (10 - 12).

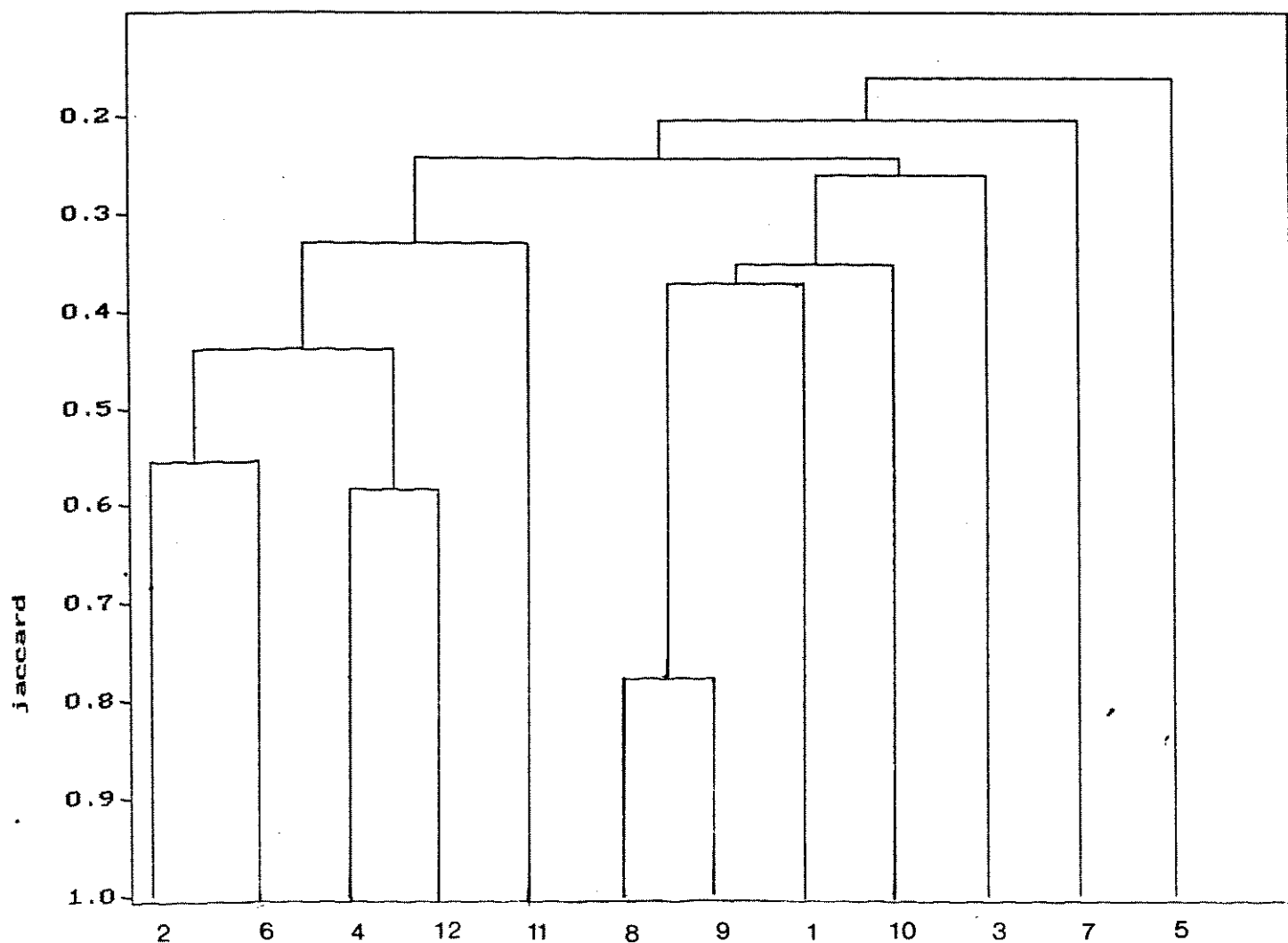


Figura 18) Dendrograma derivado da análise de agrupamento, no plano qualitativo, das amostras de moscas visitantes às flores pistiladas e estaminadas das duas espécies de Croton. Os números representam os indivíduos onde foram coletadas as amostras: C. floribundus, fase feminina (1 - 3), fase masculina (4 - 6); C. priscus, fase feminina (7 - 9), fase masculina (10 - 12).

3.4.2 - Comportamento de visita

Diptera - As moscas da família Syrphidae foram os insetos visitantes mais regularmente observados nas flores pistiladas e estaminadas dos diversos indivíduos de *C. floribundus* e *C. priscus* (tab. 3). O comportamento de visitas às flores descrito a seguir, refere-se às espécies de Syrphidae.

Em *C. floribundus*, ao visitar flores de inflorescências na fase feminina, a mosca pousa sobre uma flor, e com os dois pares posteriores de pernas, se agarra nas sépalas, a seguir introduz a língua na região entre o ovário e as sépalas, lambendo o néctar aí acumulado. Após tomar néctar em determinada flor, a mosca se desloca caminhando para outra flor. Durante estas visitas às flores e quando caminha de uma flor a outra, suas pernas e a porção ventral do seu tórax (esternitos torácicos) e abdômen tocam os estigmas. De modo geral, as moscas visitam todas as flores de uma inflorescência, podendo visitar duas vezes uma mesma flor. Entretanto, as moscas não visitam as flores que não estão receptivas e ainda não produzem néctar. Nos períodos mais quentes do dia, indivíduos de *Ornidia obesa* são frequentemente observados pousados sob as folhas, onde permanecem imóveis ou em atividade de limpeza.

O pouso e o comportamento de visita às flores de inflorescências na fase masculina é semelhante ao descrito para a fase feminina. Entretanto, nas flores estaminadas, a mosca toma néctar (fig. 19) e coleta pólen. Durante a coleta do pólen, a mosca agarra-se com os dois pares de pernas posteriores nas sépalas, com o primeiro par de pernas segura o filete e lambe o pólen da antera. Durante as visitas e quando se desloca de uma flor a outra, suas pernas e a porção ventral do seu tórax e abdômen tocam as anteras e os grãos de pólen aderem a essas regiões (figs. 19 e 20).

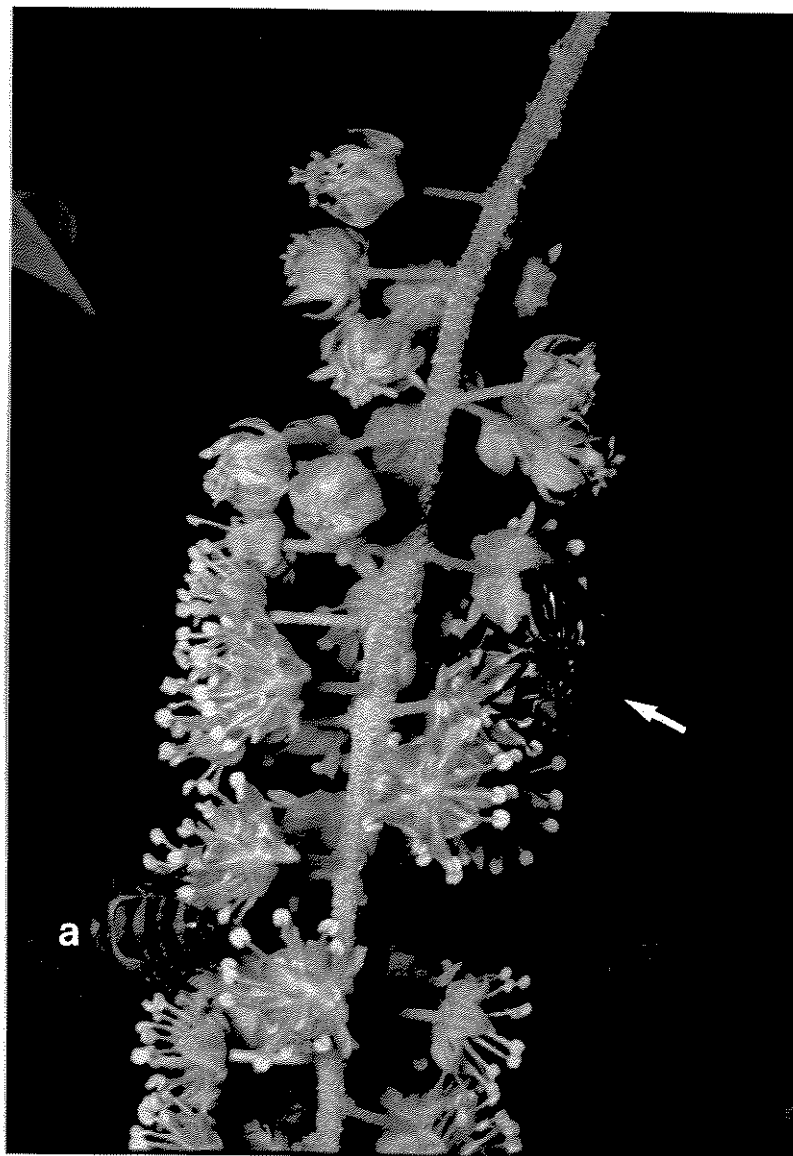


Figura 19) Ornidia obesa visita flor estaminada em inflorescência de Croton floribundus (seta). As pernas e a região ventral do tórax (esternitos torácicos) contatam as anteras enquanto a mosca toma néctar. Note Apis mellifera (a) visitando as flores e grãos de pólen aderidos às suas pernas.

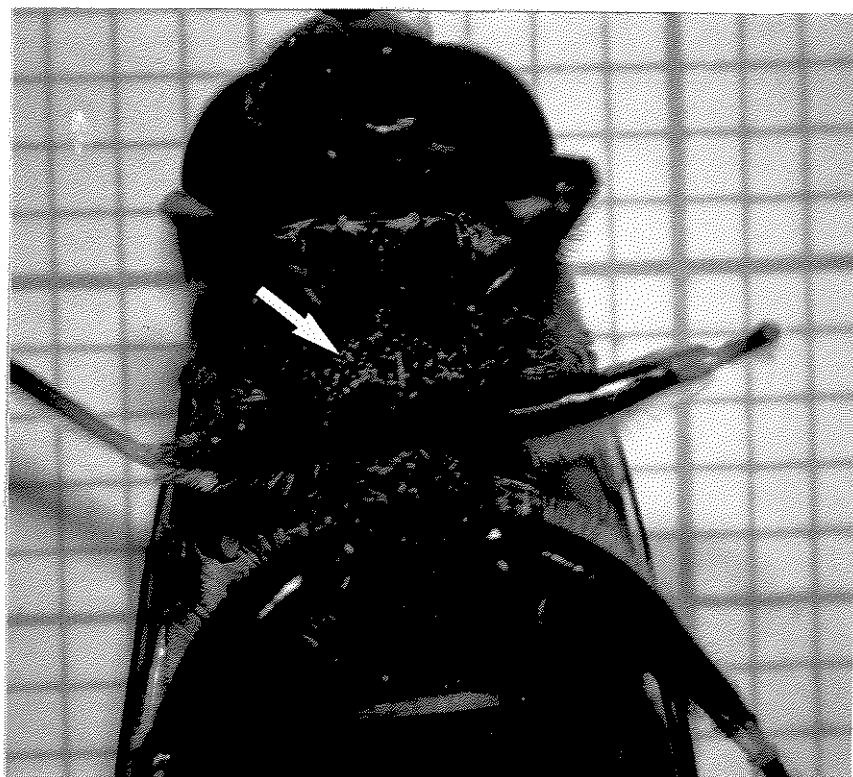


Figura 20) Em Palpada geniculata numerosos grãos de pólen aderem na região ventral do tórax (seta).

O deslocamento das moscas entre as inflorescências se dá por meio de vôos curtos. Após as visitas numa dada inflorescência, as moscas voam para outra, próxima, onde repetem o comportamento. Em indivíduos de *Croton priscus* as moscas visitam as flores pistiladas de dois modos: 1) a mosca pousa sobre o estigma, segurando-se com os dois pares de pernas posteriores nas sépalas, a seguir se curva sobre a flor, abaixando a cabeça até a porção basal do ovário, onde lambe o néctar acumulado; 2) a mosca pousa sobre os botões estaminados que cercam a flor pistilada (fig. 8 B), de modo que seu eixo maior permaneça paralelo ao pedúnculo da flor; em seguida move sua cabeça até a região basal do ovário, onde lambe o néctar. O primeiro modo de visita é mais frequente e há contato da porção ventral do tórax e abdômen da mosca com a superfície receptiva do estigma, o que não ocorre no segundo modo de visita. O comportamento de visita às flores estaminadas de *C. priscus* é semelhante ao que ocorre em flores estaminadas de *C. floribundus*, bem como o comportamento de coleta de pólen (fig. 21 A e B).

Espécies de Syrphidae, *Ornidia obesa* e *Palpada geniculata*, foram observadas visitando flores estaminadas e pistiladas consecutivamente, em árvores de *Croton floribundus* com sobreposição de fases feminina e masculina. Deste modo, essas moscas podem transferir pólen de flores estaminadas para flores pistiladas de uma mesma árvore. Estas moscas apresentaram comportamento semelhante em árvores de *C. priscus*.

O comportamento de visita exibido por representantes das outras famílias de Diptera a flores destas espécies de *Croton* é semelhante ao descrito para Syrphidae. As moscas de outras famílias não são regularmente observadas nas flores dessas espécies de *Croton*.

Hymenoptera - A diversidade de abelhas e vespas visitantes às flores destas espécies de *Croton* foi grande, mas, de modo geral, não eram visitantes



Figura 21) Palpada sp. visita flor estaminada de Croton priscus. A mosca segura os filetes com o primeiro par de pernas, e lambe o pólen das anteras (A). Note pólen nas pernas e região ventral do tórax e abdômen da mosca (B).

regulares das flores de ambos os sexos de *C. floribundus* ou *C. priscus*. Geralmente, as vespas e abelhas coletavam néctar ou pólen. Espécies de Halictidae visitavam regularmente flores de ambos os sexos, coletando néctar nas flores pistiladas e néctar ou pólen nas estaminadas. Estas abelhas apresentavam grãos de pólen de ambas as espécies de *Croton* na região ventral do corpo. Algumas vespas foram observadas introduzindo a língua em botões estaminados de *C. priscus* em estágios iniciais de antese, fase sem néctar e pólen disponíveis.

Apis mellifera foi frequentemente observada visitando flores pistiladas e estaminadas de *C. floribundus* (fig. 19), às vezes até seis indivíduos por inflorescência. Durante a visita às flores pistiladas, a abelha pousa nas flores, e introduz a língua na região entre o ovário e as sépalas, para tomar néctar. Entre uma visita e outra, a abelha se desloca sobre as flores. Durante as visitas e quando caminha de uma flor para a outra, suas pernas e a porção ventral do seu tórax e abdômen tocam os estigmas. Em visitas às flores estaminadas, a abelha pode tomar néctar ou coletar pólen. Enquanto toma néctar ou quando se desloca sobre as flores estaminadas, os grãos de pólen aderem à porção ventral de seu tórax e abdômen. A abelha visita muitas flores de várias inflorescências de determinado indivíduo, deslocando-se entre as inflorescências por meio de vôos curtos. Ao visitar as flores destas espécies de *Croton*, os indivíduos de *Apis mellifera* afugentam outros insetos visitantes, como *Ornidia obesa*, moscas de pequeno porte e borboletas. Um indivíduo de *C. floribundus* na fase masculina, numa dada ocasião, estava sendo visitado exclusivamente por estas abelhas. Em *C. priscus* as abelhas também coletaram néctar e pólen, entretanto eram pouco frequentes nesta espécie de *Croton*.

Espécies de formigas tomavam néctar nas flores de ambas as espécies de *Croton*. Entretanto, as visitas das formigas eram restritas a flores de um ramo, ou de uma árvore.

Coleoptera - Os besouros foram observados coletando pólen e néctar em flores de ambas as espécies de *Croton*. Os coleópteros eram mais comuns nas flores de *C. floribundus*, onde algumas espécies eram comumente observadas em cópula. De modo geral, as espécies de besouros apresentavam pequeno deslocamento, permanecendo numa inflorescência durante todo o dia. Estes insetos não visitavam regularmente as flores de ambos os sexos das espécies de *Croton*.

Hemiptera - Representantes desta ordem foram observados eventualmente tomando néctar em flores pistiladas e estaminadas das duas espécies de *Croton*. Estes insetos apresentam pequeno deslocamento, por vezes permanecendo numa mesma planta durante todo o dia. Em três ocasiões representantes de Reduviidae predaram indivíduos de *Apis mellifera* que visitavam as flores de *C. floribundus*.

Lepidoptera - As visitas de borboletas foram pouco frequentes nas flores de ambos os sexos de *C. floribundus* e *C. priscus*. As borboletas observadas tomavam néctar nas flores pistiladas de *C. floribundus* e estaminadas de ambas as espécies de *Croton*.

3.5 - Teste para anemofilia

Os resultados do teste para anemofilia e da frutificação em condições naturais para ambas as espécies de *Croton* constam da tabela 4. Esta tabela fornece o número de inflorescências e flores utilizadas nos testes, bem como o número e porcentagem de frutos e sementes viáveis formados. O cálculo de porcentagem de sementes viáveis foi feito mediante a suposição teórica de que havia três lóculos em cada fruto e uma semente em cada lóculo, segundo procedimento descrito por Crepaldi (1987).

Tabela 4 - Resultados do teste para anemofilia e da frutificação em condições naturais (controle), em flores de *C. floribundus* e *C. priscus*.

<i>C. floribundus</i>	Infloresc.	Flores	Frutos	Frutos	Sementes	Sementes
1993	(n)	(n)	(n)	%	viáveis (n)	viáveis %
anemofilia	6	24	21 *	87	33	52
controle	31	124	38 *	30	30	26

<i>C. floribundus</i>	Infloresc.	Flores	Frutos	Frutos	Sementes	Sementes
1994	(n)	(n)	(n)	%	viáveis (n)	viáveis %
anemofilia	12	48	24	50	18	25
controle	11	44	27	61	67	83

<i>C. priscus</i>	Infloresc.	Flores	Frutos	Frutos	Sementes	Sementes
1993	(n)	(n)	(n)	%	viáveis (n)	viáveis %
anemofilia	12	48	11 *	22	11	33
controle	35	140	38	27	70	61

<i>C. priscus</i>	Infloresc.	Flores	Frutos	Frutos	Sementes	Sementes
1994	(n)	(n)	(n)	%	viáveis (n)	viáveis %
anemofilia	5	20	5	25	7	47
controle	13	52	26	50	59	72

* Nem todas as sementes dos frutos formados foram examinadas.

Os resultados dos testes para anemofilia em *C. floribundus*, em 1993, indicam taxa de frutificação e porcentagem de sementes viáveis mais altas que as obtidas em condições naturais. No período de 1994, as taxas de frutificação e de formação de sementes viáveis por anemofilia foram mais baixas que as encontradas em condições naturais (tab. 4).

Os resultados dos testes para anemofilia em *C. priscus*, em 1993, indicam taxa de frutificação e porcentagem de sementes viáveis mais baixas que os resultados obtidos em condições naturais. Em 1994, o padrão foi semelhante, mas as diferenças entre as taxas de frutificação e porcentagens de sementes viáveis nos dois tratamentos foi mais acentuada (tab. 4).

3.6 - Sistema de reprodução

Os resultados das polinizações manuais e da frutificação em condições naturais para ambas as espécies de *Croton* constam da tabela 5. Para esclarecimentos sobre os cálculos apresentados na tabela, veja item 3.5.

Tabela 5 - Resultados dos experimentos de polinização manual, em condições naturais (controle) e agamospermia em flores de *C. floribundus* e *C. priscus*.

<i>C. floribundus</i> 1993	Infloresc. (n)	Flores (n)	Frutos (n)	Frutos %	Sementes viáveis (n)	Sementes viáveis %
polinização cruzada	13	52	38	73	47	41
autopolinização	3	10	3	30	0	0
agamospermia	22	88	50	56	12	8
controle	31	124	38 *	30	30	32

<i>C. floribundus</i> 1994	Infloresc. (n)	Flores (n)	Frutos (n)	Frutos %	Sementes viáveis (n)	Sementes viáveis %
autopolinização	7	28	16	57	40	83
agamospermia	2	8	3	37	0	0
controle	11	44	27	61	67	83

<i>C. priscus</i> 1993	Infloresc. (n)	Flores (n)	Frutos (n)	Frutos %	Sementes viáveis (n)	Sementes viáveis %
polinização cruzada	10	40	14	35	23	54
autopolinização	—	—	—	—	—	—
agamospermia	5	20	4 *	20	0	0
controle	35	140	38	27	70	61

<i>C. priscus</i> 1994	Infloresc. (n)	Flores (n)	Frutos (n)	Frutos %	Sementes viáveis (n)	Sementes viáveis %
autopolinização	3	12	5	42	14	82
agamospermia	4	16	2	12	0	0
controle	13	52	26	50	59	72

* Nem todas as sementes dos frutos formados foram examinadas.

Em *C. floribundus*, as flores submetidas a polinização cruzada apresentaram alta taxa de frutificação; os frutos formados apresentaram taxa de viabilidade de sementes alta. Em 1993, as flores submetidas a autopolinização

formaram frutos, mas suas sementes eram inviáveis. Entretanto, quando um número maior de flores foi submetido a autopolinização, houve alta taxa de frutificação, e os frutos formados apresentaram sementes com viabilidade alta. Nesta espécie houve formação de frutos por agamospermia. Entretanto, a porcentagem de sementes viáveis formadas foi bastante baixa em 1993 (8%), e não houve formação de sementes viáveis em 1994 (tab. 5).

Em *C. priscus*, as flores submetidas a polinização cruzada apresentaram taxa de frutificação relativamente baixa; os frutos formados apresentaram taxa de viabilidade de sementes alta. As flores submetidas a autopolinização apresentaram alta taxa de frutificação, e os frutos formados apresentaram sementes com viabilidade alta. Nesta espécie houve formação de frutos por agamospermia, porém não houve formação de sementes viáveis (tab. 5).

4. DISCUSSÃO

4.1 As plantas

Fenologia

Inflorescências

A protoginia a nível de inflorescência apresentada por *Croton floribundus* e *C. priscus* é característica observada em outras espécies monóicas de Euphorbiaceae (Reddi & Subba Reddi 1985, Dominguez & Bullock 1989, Vieira 1991). A fase feminina de *C. floribundus* teve duração semelhante à de *C. suberosus* (Dominguez & Bullock 1989), enquanto a fase feminina de *C. priscus* foi mais longa, provavelmente devido ao grande número de flores pistiladas nas inflorescências desta espécie. *Croton floribundus* e *C. priscus* apresentaram dicogamia marcada a nível de inflorescência, semelhante ao observado para *C. suberosus* e *C. bonplandianus* (Reddi & Subba Reddi 1985, Dominguez & Bullock 1989). Em *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) a dicogamia é pouco evidente, pois há sobreposição do período de floração de flores pistiladas e estaminadas numa mesma inflorescência (Vieira 1991).

Indivíduos

Croton floribundus e *C. priscus* apresentaram dicogamia a nível de indivíduo (veja Lloyd & Webb 1986), também denominada de dioicia temporal (veja Cruden & Hermann-Parker 1977), funcionando ora como árvores femininas, ora masculinas. Estas espécies de *Croton* apresentaram intervalo entre as fases feminina e masculina a nível de inflorescência. Porém, um período curto de sobreposição entre estas fases ocorreu em alguns indivíduos das populações. Em plantas monóicas com intervalo entre as fases feminina e masculina, o período sem flores elimina a possibilidade de sobreposição entre as fases sexuais, podendo

ainda ser fisiologicamente necessário para que ocorra a transformação de uma fase sexual para outra (Bawa 1983). Em plantas monóicas, a quantidade e a qualidade da recombinação genética são afetadas pelos padrões fenológicos a vários níveis: flores, inflorescências, indivíduos e populações (Dominguez & Bullock 1989). Em *C. floribundus* e *C. priscus*, o padrão fenológico reduz as chances de autopolinização (geitonogamia), ao contrário do observado para *C. suberosus* e *C. bonplandianus* por Reddi & Subba Reddi (1985) e Dominguez & Bullock (1989), onde a sobreposição de flores dos dois sexos é alta a nível de indivíduo, sendo alta a probabilidade de ocorrer autopolinização.

Populações

O padrão de floração de *C. floribundus* e *C. priscus* é anual, com duração intermediária (cf. Newstrom *et al.* 1994), sendo denominado "cornucópia" por Gentry (1974) e sazonal por Frankie *et al.* (1974). A estratégia de floração anual é a mais comum entre as espécies arbóreas de florestas tropicais sazonais (Morellato 1991). As plantas com este padrão, tal como as espécies de *Croton* estudadas, florescem anualmente numa determinada estação, produzem um grande número de flores, durante quatro ou oito semanas, e atraem amplo espectro de polinizadores (Gentry 1974, Morellato 1991).

O período de floração registrado para *C. floribundus* e *C. priscus* neste estudo está de acordo com as observações de Morellato (1991) para estas espécies. A floração de *C. floribundus* e *C. priscus* na estação úmida corresponde ao período de floração de outras espécies anemófilas da Reserva Municipal de Santa Genebra (Morellato 1991). Estas espécies floresceram na época em que ocorrem as maiores velocidades médias de vento na região de Campinas (fig. 1 B), fato assinalado para outras espécies anemófilas (Subba Reddi & Janaki Bai 1981, Arruda & Sazima 1988).

Croton floribundus perde as folhas nos períodos de junho a outubro e janeiro a fevereiro, ocorrendo a rebrota entre julho e novembro. *Croton priscus* perde as folhas de junho a agosto, ocorrendo a rebrota de agosto a outubro (Morellato 1991). Assim, em ambas as espécies, a rebrota ocorre antes do período de floração. Diversas espécies anemófilas são decíduas, florescendo antes do desenvolvimento das folhas novas (Faegri & Pijl 1979, Subba Reddi & Reddi 1984, Bullock 1994). Em *Croton floribundus* e *C. priscus* a deciduidade parece não estar relacionada com a anemofilia. Porém, as inflorescências de ambas as espécies são expostas fora da folhagem, característica de plantas anemófilas (Whitehead 1983).

O padrão de variação na proporção sexual foi semelhante nas populações de *Croton floribundus* e *C. priscus*, e ambas as espécies apresentaram tendência para função masculina, fenômeno comum em espécies monóicas arbóreas (Ganeshaiah & Shaanker 1991). Entretanto, *C. priscus* possui mais indivíduos que durante um certo período apresentaram apenas flores pistiladas, possivelmente devido à longa duração da fase feminina nesta espécie. Além do período de sobreposição das flores dos dois sexos ser curto ou inexistente num dado indivíduo, a sobreposição ocorreu apenas em parte dos indivíduos das populações de *C. floribundus* e *C. priscus*, reduzindo bastante as chances de autopolinização nestas populações. Este padrão diferiu do observado por Dominguez & Bullock (1989) para *C. suberosus*, onde o número de indivíduos com sobreposição de flores de ambos os sexos é maior, sendo altas as chances de autopolinização.

Croton floribundus e *C. priscus* apresentaram assincronia no período de floração dos indivíduos nas populações, como é conhecido para espécies monóicas (Bawa 1983). Em *C. floribundus* e *C. priscus* o pico de flores pistiladas ocorreu mais tarde no período de floração, conforme Richards (1985) assinala para plantas monóicas.

É importante ressaltar que a coleta de dados fenológicos foi realizada utilizando-se cinco inflorescências por indivíduo, sendo relativos os valores apresentados neste estudo. Considerando que as espécies de *Croton* estudadas são frequentes no local de estudo, e que os indivíduos de ambas as espécies apresentam numerosas inflorescências, informações sobre a intensidade total da floração nessas populações são importantes, pois possibilitariam a avaliação da quantidade de recurso oferecido por *Croton* na comunidade da Reserva Municipal de Santa Genebra.

Biologia floral

Espécies anemófilas apresentam atributos florais característicos: flores pequenas e unissexuais; perianto reduzido; atrativos como coloração, odor e néctar ausentes; anteras e estigmas expostos; estigmas com superfície ampla e subdividida; grãos de pólen pequenos e produzidos em grande quantidade; número reduzido de óvulos (Percival 1969, Proctor & Yeo 1975, Faegri & van der Pijl 1979, Whitehead 1983). Além desses atributos florais, há outros aspectos típicos de plantas anemófilas, como: flores reunidas em inflorescências (Lewis 1986), inflorescências pêndulas ou expostas fora da folhagem (Faegri & van der Pijl 1979, Whitehead 1983) e razão flores estaminadas/ flores pistiladas alta (Lock & Hall 1982, Subba Reddi & Reddi 1984, Reddi & Subba Reddi 1985, Arruda & Sazima 1988).

Croton floribundus e *C. priscus* apresentam boa parte das características acima descritas. Entretanto, as flores pistiladas e estaminadas de ambas as espécies apresentam atrativos, pois são odoríferas e produzem néctar. Estas espécies apresentam ainda atributos associados à miofilia (polinização por moscas) como: flores regulares, simples, de coloração clara, néctar de fácil acesso e órgãos

sexuais expostos (Faegri & van der Pijl 1979). Portanto, as flores destas espécies apresentam características anemófilas e entomófilas combinadas. Esta associação de síndromes é denominada "ambifilia" e está registrada para espécies de Euphorbiaceae, como: *Croton bonplandianus*, *Phyllanthus pinnatus* (Reddi & Subba Reddi 1985) e *Mallotus oppositifolius* (Lock & Hall 1982).

Croton floribundus e *C. priscus* são espécies pioneiras, crescendo agregadas nas bordas da mata. A alta densidade populacional (distâncias relativamente curtas entre os coespecíficos) é situação característica de plantas anemófilas (Faegri & van der Pijl 1979, Whitehead 1983, Subba Reddi & Reddi 1984, Arruda & Sazima 1988, Bullock 1994), sendo a polinização pelo vento frequente nos estágios sucessionais iniciais (Whitehead 1983). Além disso, o transporte do pólen é favorecido em plantas que ocorrem nas bordas da mata, devido à livre circulação do ar (Arruda & Sazima 1988).

A abertura lenta das flores pistiladas em *C. floribundus* e *C. priscus* é um padrão comum em flores pistiladas de euforbiáceas (Subba Reddi & Reddi 1984, Reddi & Subba Reddi 1985, Vieira 1991), sendo aparentemente uma característica do grupo.

Em flores estaminadas de *Croton floribundus*, a deiscência das anteras ocorreu no início da manhã, enquanto em *C. priscus* é no final da tarde. A deiscência no período da manhã, nos horários em que a temperatura está aumentando e a umidade do ar diminuindo, é condição favorável para a polinização pelo vento (Faegri & van der Pijl 1979). A deiscência ao entardecer, no período final de abertura das flores estaminadas de *C. priscus*, não é favorável à dispersão dos grãos de pólen pelo vento, entretanto nesta ocasião há um período curto com muitas visitas de Diptera. Na manhã seguinte, as anteras de *C. priscus* ainda apresentam pólen disponível, indicando que não houve dispersão do pólen durante a noite. Portanto, no dia seguinte o pólen das flores de *C. priscus* poderá

ser disperso à semelhança de *C. floribundus*. Reddi & Subba Reddi (1984) sugerem uma associação entre o horário de deiscência das anteras e eficiência da dispersão do pólen, sendo o horário de deiscência das anteras sujeito à pressão de seleção. Em *C. floribundus* e *C. priscus* parece que o horário de deiscência das anteras não é tão determinante desta eficiência, pois, embora a deiscência ocorra em horários diferentes, a maior parte do pólen das duas espécies é disperso durante o dia, quando as condições de temperatura e umidade são mais favoráveis à dispersão pelo vento.

O volume de néctar das flores de *Croton floribundus* é maior do que em *C. priscus*, nas flores de ambos os sexos, sendo semelhante ao registrado para *C. suberosus* por Dominguez & Bullock (1989). Em *C. floribundus* e *C. priscus* o néctar é produzido em quantidades reduzidas, mas de fácil acesso, fato assinalado para outras espécies polinizadas por moscas (Sazima 1978, Pombal 1994). A concentração de néctar nas flores pistiladas de *C. floribundus* é mais alta que nas estaminadas, enquanto em *C. priscus* os valores de concentração de açúcares são semelhantes nos dois tipos florais. A grande amplitude nos valores de concentração de açúcares no néctar das flores, pistiladas e estaminadas, de ambas as espécies talvez esteja relacionada às condições climáticas. Estas flores são do tipo aberto, permanecendo o néctar exposto às condições de temperatura e umidade relativa, o que poderia explicar as variações de concentração. Segundo Pleasants (1983) e Rathcke (1992), fatores climáticos podem afetar características do néctar. Além disso, deve ser considerada a possibilidade de haver diferenças entre os indivíduos de uma população em relação à concentração de açúcares no néctar (Arruda 1990). As visitas das moscas são mais frequentes em flores de *C. floribundus*, o que pode estar associado ao maior volume de néctar nas flores desta espécie, uma vez que plantas com maior produção de néctar podem ser mais frequentemente visitadas (Rathcke 1992). Segundo Vogel (1983), moscas têm

preferência por flores com altas concentrações de açúcares. Entretanto, parece haver grande variação na concentração de açúcares das flores visitadas por moscas (Corbet *et al.* 1979, Pombal 1994).

Croton floribundus e *C. priscus* apresentam grãos de pólen pequenos, pulverulentos e produzidos em grande quantidade, semelhante a outras espécies polinizadas pelo vento (Whitehead 1983).

O odor provavelmente está associado à atração dos insetos às flores de *C. floribundus* e *C. priscus*, pois fragrâncias florais estão entre os principais meios de atração dos insetos (Williams 1983). Segundo Faegri & van der Pijl (1979), flores miiófilas não apresentam odor perceptível. Entretanto, a presença de odor é característica floral de diversas espécies visitadas por moscas (Lock & Hall 1982, Reddi & Subba Reddi 1985, Arruda 1990, Pombal 1994).

As flores estaminadas de *Croton floribundus* e *C. priscus* estão disponíveis por um dia, enquanto as flores pistiladas duram vários dias. Períodos de receptividade longos podem aumentar as chances de polinização de plantas anemófilas (Arruda & Sazima 1988). Em plantas monóicas e dióicas de modo geral, as flores pistiladas duram mais que as flores estaminadas (Primack 1985). As flores dos dois sexos têm papéis diferentes no processo reprodutivo: as flores pistiladas devem permanecer receptivas até que pólen compatível atinja o estigma, processo que pode levar vários dias, enquanto que as flores estaminadas podem ter longevidade curta, pois sua utilidade acaba quando o pólen é disperso, o que pode ocorrer em algumas horas a partir da abertura da flor (Primack 1985). Dados sobre a longevidade floral de espécies polinizadas pelo vento são escassos na literatura (Primack 1985). Porém, as limitações filogenéticas a nível de família são o fator mais importante na determinação da longevidade floral (Stratton 1989). Os dados disponíveis na literatura indicam que espécies de Euphorbiaceae, de modo geral, têm flores pistiladas com longevidade floral maior que flores estaminadas,

independentemente da síndrome de polinização das espécies (Primack 1985, Reddi & Subba Reddi 1984, Subba Reddi & Reddi 1985, Lock & Hall 1982, Vieira 1991, Ramirez & Brito 1992). Portanto, acredito que esta característica do padrão de duração das flores destas espécies de *Croton* também esteja mais relacionada a fatores filogenéticos.

Variações nos horários de antese das flores e deiscência das anteras, bem como na duração das flores de *C. floribundus* e *C. priscus* podem ocorrer, de acordo com as condições climáticas. Registros semelhantes foram feitos para outras espécies polinizadas pelo vento (Stelleman & Meeuse 1976, Reddi & Subba Reddi 1985, Lisci *et al.* 1994).

4.2 Polinização

Visitantes às flores

As flores pistiladas e estaminadas de *Croton floribundus* e *C. priscus* foram visitadas por diversas espécies de insetos. Segundo Morellato (1991), *Croton floribundus* e *C. priscus* são consideradas espécies polinizadas por diversos pequenos insetos. De acordo com Bawa *et al.* (1985), 75% das espécies arbóreas monóicas de floresta tropical úmida são polinizadas por diversos insetos de pequeno porte. Porém, o forrageamento por diversos pequenos insetos é frequentemente indiscriminado e não está necessariamente relacionado à polinização (Bullock 1994). Estudos detalhados revelariam que muitas espécies reconhecidamente polinizadas por diversos pequenos insetos, são de fato polinizadas por um grupo restrito de visitantes florais (Renner & Feil 1993, Bawa 1994, Pombal & Morellato no prelo) ou pelo vento (Bullock 1994).

Dentre todos os insetos visitantes às flores de *Croton floribundus* e *C. priscus*, somente as moscas da família Syrphidae, principalmente *Ornidia obesa* e espécies de *Palpada*, apresentaram comportamento e frequência adequados para serem consideradas polinizadores efetivos. Moscas deste grupo eram visitantes regulares de flores pistiladas e estaminadas de ambas as espécies de *Croton* e contactavam as anteras e o estigma das flores. Além disso, a aderência do pólen ao corpo das moscas, após visitas às flores estaminadas, indica que estes insetos são vetores de pólen. A localização do pólen no corpo dos Syrphidae deste estudo foi semelhante à registrada por Stelleman & Meeuse (1976) em Syrphidae visitantes às flores de *Plantago lanceolata*. A polinização por Syrphidae foi também registrada para outras euforbiáceas: *Croton hirtus* e *Mallotus oppositifolius* (Lock & Hall 1982, Ramirez & Brito 1992).

A família Syrphidae consiste quase que exclusivamente de espécies tipicamente antófilas no estágio adulto, alimentando-se principalmente de pólen e néctar (Stelleman & Meeuse 1976). Entre os Diptera, os polinizadores mais importantes, e que visitam regularmente flores ou inflorescências de plantas reconhecidamente anemófilas (Stelleman & Meeuse 1976).

O padrão de atividade dos Syrphidae em flores pistiladas e estaminadas de ambas as espécies de *Croton*, demonstra que estas moscas são mais numerosas em *C. floribundus* que em *C. priscus*. Em ambas as espécies, houve correlação marcante entre o início de antese das flores estaminadas e a atividade dos sirfídeos; aspecto semelhante foi registrado para os sirfídeos visitantes às flores de *Plantago* (Stelleman & Meeuse 1976). As visitas de Syrphidae às flores de *C. floribundus* e *C. priscus* foram mais frequentes no período da manhã. Padrão semelhante foi registrado em 28 espécies de plantas visitadas por Syrphidae na área de estudo por Arruda (1990) e em *Plantago* (Stelleman & Meeuse 1976). Devido ao seu comportamento de visita, os Syrphidae podem efetuar

autopolinização, bem como polinização cruzada em *Croton floribundus* e *C. priscus*. Entretanto, como há pouca sobreposição de flores pistiladas e estaminadas num indivíduo de *Croton floribundus* e *C. priscus*, as moscas possivelmente realizam principalmente cruzamentos entre árvores distintas. Além disso, Syrphidae voam longas distâncias (Lorence 1985), o que pode incrementar a taxa de polinização cruzada nestas espécies de *Croton*.

A frequência de visitas nas flores estaminadas de *Croton floribundus* e *C. priscus* parece estar relacionada com a umidade relativa do ar, mas isso não é homogêneo ao longo do dia. No caso das flores pistiladas, o padrão parece estar relacionado a outros fatores, como a disponibilidade dos recursos florais. Assim, a frequência de visitas nas flores de *C. floribundus* e *C. priscus* pode estar relacionada à disponibilidade de recursos florais e com as condições ambientais, concordando com outros estudos sobre Syrphidae (Gilbert 1980 *apud* Arruda 1990, Arruda 1990).

Algumas espécies de moscas coletadas nas flores de *Croton floribundus* e *C. priscus* são introduzidas: *Chrysomya putoria*, *C. megacephala* e *Musca domestica*. Alguns destes insetos foram frequentes nas flores de *Croton floribundus* e *C. priscus*, sendo *Chrysomya putoria* comum em alguns locais da mata, provavelmente devido a presença de habitações humanas nas proximidades. Esta variação na entomofauna ao longo das bordas da mata é ilustrada na figura 17. As amostras de insetos coletadas nos indivíduos 1 e 11 são distintas das demais amostras, e entre si. Estas amostras foram realizadas em locais onde a densidade de coespecíficos era baixa. Além disso, o indivíduo referente à amostra 1 estava localizado próximo a habitação humana (criação de animais domésticos), o que pode estar relacionado ao grande número de indivíduos de *Chrysomya putoria* coletados neste local. As diferenças de fauna associada registradas em alguns indivíduos de *C. floribundus* e *C. priscus* pode ser consequência da fragmentação

da floresta, uma vez que, segundo Aizen & Feisinger (1994), as diferenças nas visitas de insetos nativos entre plantas da mesma espécie é maior em fragmentos pequenos que numa floresta contínua. Como estas moscas não são visitantes regulares das flores de *Croton*, não são consideradas polinizadoras de *C. floribundus* e *C. priscus*.

A abelha introduzida *Apis mellifera* foi frequentemente observada nas flores pistiladas e estaminadas de *C. floribundus*, e eventualmente nas flores de *C. priscus*. *Apis mellifera* parece ser eficiente na polinização de *C. floribundus*. Entretanto, ao visitarem as flores desta espécie, as abelhas coletam pólen e néctar, reduzindo as possibilidades de visitas dos insetos nativos, bem como as chances dos Syrphidae atuarem como polinizadores. O amplo raio de forrageamento de *A. mellifera*, sua habilidade de recrutamento e suas grandes colônias permitem que estas abelhas selecionem certas flores e se tornem especialistas temporais (veja Roubik 1992). No Panamá, num período de 10 a 14 dias, abelhas *Apis* utilizam apenas flores de *Croton* para constituir 71% de sua dieta de pólen (Roubik 1992). Apesar destas abelhas não forragearem agressivamente, dominam guildas de abelhas e podem alterar drasticamente a ecologia da polinização de muitas espécies de plantas (Roubik 1992). De acordo com Arruda (1990), *A. mellifera* é dominante em relação a sirfídeos, podendo ser responsável por variações na frequência de visitas destes insetos numa determinada espécie de planta. Num estudo realizado em fragmentos florestais na Argentina, Aizen & Feisinger (1994) verificaram que a frequência de visitas de *A. mellifera* está negativamente correlacionada à frequência de visitas de outros insetos, e que a utilização de plantas individuais por estas abelhas sugere um tipo de evitação mútua. A fragmentação das florestas tem como consequências alguns "efeitos de borda", como a competição entre organismos nativos e invasores (Janzen 1983).

A alta frequência de *A. mellifera* nas flores de *C. floribundus*, o fato destas abelhas afugentarem as moscas, e a observação de um indivíduo desta espécie de *Croton* ser visitado exclusivamente por *A. mellifera*, sugerem a possibilidade de *C. floribundus* ser uma espécie selecionada temporalmente por *A. mellifera*, como principal fonte de sua dieta no local de estudo durante determinado período.

As abelhas Halictidae, apesar de pouco frequentes, podem ser polinizadores eventuais de *C. floribundus* e *C. priscus*.

Embora as diversas espécies de Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera e Lepidoptera não atuem na polinização de *Croton floribundus* e *C. priscus*, o papel destas plantas no ciclo biológico destes animais pode ser relevante, principalmente por fornecerem recursos e local para procriação.

Comparando o padrão de atividades de insetos nas flores pistiladas e estaminadas de *Croton floribundus* e *C. priscus*, verificamos que, como em Diptera, as visitas de Hymenoptera, Coleoptera e Hemiptera foram mais frequentes em *C. floribundus* que em *C. priscus*. As diferenças entre as entomofaunas associadas às flores de *Croton floribundus* e *C. priscus* estão possivelmente relacionadas às diferenças no volume de néctar das duas espécies, pois segundo Rathcke (1992), plantas com maior produção de néctar são visitadas mais frequentemente.

Teste para anemofilia

Os testes para anemofilia em *Croton floribundus* e *C. priscus* indicam que ambas as espécies são polinizadas pelo vento. Entretanto, as porcentagens de frutos e sementes viáveis obtidas através destes testes diferem nos dois anos de estudo, sendo em ambas as espécies a polinização pelo vento mais eficiente em 1993 do que em 1994. Assim, a diferença entre a porcentagem de frutos e

sementes viáveis formados nestes testes e em condições naturais (anemofilia + polinização por insetos) foi maior em 1994.

O regime de chuvas no ano de 1994 foi bastante atípico, e a estação seca foi prolongada em relação aos dois anos anteriores (fig. 1 B). Em consequência disto, a fenologia de *C. floribundus* e *C. priscus* foi alterada em relação aos outros anos. Assim, um menor número de árvores floresceu, e a floração dos indivíduos não foi sincronizada a nível de população, em *C. floribundus* e *C. priscus*. Apesar das plantas de ambas as espécies de *Croton* ocorrerem agregadas nas bordas da mata, neste ano, as árvores com flores estavam distantes entre si. As grandes distâncias entre os coespecíficos constituem a condição mais restritiva para a anemofilia (Regal 1982, Bullock 1994), enquanto Syrphidae percorrem longas distâncias entre coespecíficos (Lorence 1985). Sugiro que, devido as alterações na fenologia e no padrão de distribuição das plantas floridas em 1994, a taxa de polinização pelo vento tenha sido baixa, e que as moscas tenham sido as responsáveis pelo aumento da taxa de polinização nesta estação. Segundo Regal (1982), uma estratégia de polinização mista, por insetos e correntes de ar, pode permitir ao indivíduo maximizar polinização cruzada e reprodução em diferentes condições. Possivelmente, esta é a estratégia de *C. floribundus* e *C. priscus*.

Na estação de 1993, as inflorescências utilizadas para controle não foram mantidas ensacadas após o período de antese das flores. Consequentemente, suas flores foram bastante predadas por vespas da superfamília Chalcidoidea. As inflorescências utilizadas nos testes de anemofilia permaneceram ensacadas com filó, mesmo após o período de antese das flores. Na estação de 1994, todas as inflorescências foram mantidas ensacadas com sacos de papel impermeável, após o período de antese das flores. Portanto, não podemos descartar a hipótese de que as diferenças na taxa de frutificação e formação de sementes viáveis nas duas

estações esteja associada à proteção das inflorescências dos testes de anemofilia (1993), pelos saquinhos de filó.

A utilização de sacos de filó nos testes para a anemofilia apresenta algumas limitações: 1. existe a possibilidade de pequenos insetos passarem através do filó, contatando as flores receptivas; 2. o saco de filó pode modificar a aerodinâmica dos grãos de pólen no vento, interferindo na eficiência da polinização anemófila. Neste estudo, as inflorescências utilizadas nos testes para anemofilia foram acompanhadas, e em nenhum momento foram observados insetos no interior dos sacos de filó, em contato com as flores. Quanto à eficiência da polinização anemófila, os testes indicam claramente a ocorrência de polinização pelo vento nestas espécies, e fornecem uma estimativa da taxa de anemofilia, comparável entre os diferentes anos. Deste modo, mesmo considerando a possibilidade de que a taxa de polinização pelo vento esteja um pouco subestimada em *C. floribundus* e *C. priscus*, considero estes testes adequados para o estudo de anemofilia nestas espécies de *Croton*.

Croton floribundus e *C. priscus* são aqui consideradas espécies "ambífilas", beneficiando-se da polinização por moscas Syrphidae e correntes de ar (Passos & Sazima 1994). "Ambifilia" foi também registrada em outras espécies de Euphorbiaceae, como *Croton bonplandianus*, *Phyllanthus pinnatus* (Reddi & Subba Reddi 1984) e *Mallotus oppositifolius* (Lock & Hall 1982).

Ambas as espécies de *Croton* são visitadas pelo mesmo conjunto de moscas, sendo as visitas mais frequentes nas flores de *C. floribundus* que nas de *C. priscus*. Plantas simpátricas que partilham os mesmos polinizadores e florescem ao mesmo tempo podem reduzir sua aptidão, se o seu sucesso reprodutivo for limitado pela polinização e formação de frutos (Levin & Anderson 1970, Waser

1983). *Croton floribundus* e *C. priscus* são espécies sincronopátricas que ocorrem nas bordas da mata. Ambas as espécies apresentam morfologia semelhante e partilham as mesmas espécies de moscas para o transporte de pólen. Apesar dos fatores acima descritos, sugiro que *C. floribundus* e *C. priscus* não têm sua aptidão reduzida por limitação de polinizadores, uma vez que estas espécies se beneficiam também de correntes de ar no transporte de pólen. A possibilidade de bloqueio do estigma por polinização interespecífica (por vento ou moscas) entre *C. floribundus* e *C. priscus* parece improvável, quando consideramos a grande superfície estigmática das flores destas espécies, bem como o número reduzido de óvulos.

4.3 Sistema de Reprodução

Os resultados dos experimentos sobre o sistema reprodutivo demonstraram que *Croton floribundus* e *C. priscus* são espécies geneticamente autocompatíveis. A dicogamia, bastante acentuada, reduz a ocorrência de autopolinização (geitonogamia) a uma taxa pequena nestas espécies.

Dicogamia e monoícia são consideradas mecanismos para promover a polinização cruzada (Webb & Kelly 1993, Ramirez & Seres 1994) e, desde Darwin, a origem destes fenômenos tem sido atribuída à seleção para redução da autofertilização (Bertin 1993). De acordo com Bertin (1993), a evitação da autofertilização foi pressão de seleção predominante para a evolução da monoícia e dicogamia somente em algumas espécies.

A autocompatibilidade parece ter ampla distribuição em Euphorbiaceae (Crepaldi 1987), embora haja registros de autoincompatibilidade nesta família (Godley 1955, Thomson & Barrett 1981, Vieira 1991). No gênero *Croton*, a autocompatibilidade foi registrada em *C. bonplandianus* e *C. suberosus*, sendo que

ambas as espécies maximizam a reprodução por autopolinização (Reddi & Subba Reddi 1984, Dominguez & Bullock 1989), enquanto em *Croton floribundus* e *C. priscus* a autopolinização é rara.

A ocorrência de autocompatibilidade é mais frequente em plantas dos estágios sucessionais iniciais, sendo a ocorrência de "dioícia temporal" em plantas monóicas predominante entre as plantas lenhosas dos estágios sucessionais posteriores (Opler *et al.* 1980). Este parece ser o caso de *Croton floribundus* e *C. priscus*, espécies arbóreas colonizadoras que podem atingir altos níveis de polinização cruzada sem apresentarem barreiras rígidas contra autofertilização.

Croton floribundus e *C. priscus* formaram frutos por agamospermia. Entretanto, as sementes destes frutos são inviáveis, não apresentando endosperma ou embrião. Somente na floração de 1993 houve formação de algumas sementes viáveis em *C. floribundus*, mas apesar dos cuidados tomados durante o trabalho de campo, não podemos descartar a hipótese de contaminação. Os resultados sugerem a ocorrência de partenocarpia em ambas as espécies de *Croton*. Partenocarpia é uma categoria da apomixia (Gustafsson 1946), na qual há produção de frutos sem sementes, ou com sementes vazias (Winkler 1908 *apud* Gustafson 1942). Partenocarpia foi anteriormente registrada em Euphorbiaceae em *Manihot* (Crepaldi 1987). Crepaldi (1987) propõe que a partenocarpia em *Manihot* poderia estar associada ao cultivo. Porém, a ocorrência deste fenômeno em espécies não cultivadas, como por exemplo nas espécies de *Croton* deste estudo sugere a existência de outros fatores.

Croton é um gênero grande e diverso, com pelo menos 800 espécies, tropicais e sub-tropicais (Webster 1993). Os estudos sobre a biologia da polinização neste gênero são bastante escassos. Há registros de anemofilia, entomofilia e "ambifilia" em algumas espécies de *Croton* (Moldenke 1976, Steiner 1983, Bawa *et al.* 1985, Reddi & Subba Reddi 1985, Dominguez & Bullock 1989,

Dominguez *et al.* 1989, Ramirez & Brito 1992). Dominguez & Bullock (1989) registraram a ocorrência de anemofilia em *C. suberosus*, apesar da presença de néctar nas flores desta espécie. Estes autores ressaltam que a presença de néctar não é indício suficiente de polinização biótica, e apenas estudos detalhados sobre a função do néctar podem determinar o tipo de polinização de uma espécie. Porém, de acordo com Webster (1994), o néctar é forte indício de polinização biótica, sendo os argumentos em favor da anemofilia em *Croton* pouco convincentes. Segundo Webster (1994), *C. suberosus* representaria um passo preliminar em direção à anemofilia, sendo necessários estudos experimentais adicionais. *Croton priscus*, assim como *C. suberosus*, pertence à seção *Cyclostigma*, enquanto *C. floribundus* pertence à seção *Argyroglossum* (Webster 1993). Será que *C. priscus*, representa um passo preliminar em direção à anemofilia, da mesma forma que *C. suberosus*? E *Croton floribundus*, deve ser também considerada como uma transição de entomofilia para anemofilia, ou como uma anemófila no processo de reversão para entomofilia? *Croton floribundus* e *C. priscus* são provavelmente melhor qualificadas como espécies que se beneficiam de polinização por insetos e correntes de ar.

Acredito que generalizações sobre os tipos de polinização através de síndromes florais em espécies de *Croton* são ainda inadequadas, uma vez que são necessários estudos mais detalhados e num maior número de espécies deste gênero. Estes estudos podem trazer informações mais completas sobre a distribuição da anemofilia, entomofilia, e "ambifilia" neste gênero, bem como sugerir tendências evolutivas neste grupo de plantas.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Croton floribundus e *C. priscus* são espécies arbóreas, sincronopátricas, monóicas, "ambífilas", sendo polinizadas por moscas e correntes de ar. São semelhantes entre si quanto aos padrões de fenologia, a morfologia floral e a biologia floral, exceto quanto ao volume de néctar produzido e horário de deiscência das anteras. As inflorescências de ambas as espécies estão expostas para fora da folhagem, sendo pendentes em *C. floribundus* e eretas em *C. priscus*. A morfologia das inflorescências difere, pois em *C. priscus* as flores estão dispostas em címulas bissexuais, e em *C. floribundus* as flores pistiladas estão na porção basal e as estaminadas na porção distal da inflorescência. Ambas as espécies são pioneiras, sendo o padrão de distribuição dos indivíduos agregado.

Croton floribundus e *C. priscus* apresentam dicogamia a nível de indivíduo, funcionando ora como árvores femininas, ora masculinas, sendo a sobreposição das fases sexuais pequena ou inexistente numa dada árvore. O padrão fenológico destas espécies reduz as chances de autopolinização (geitonogamia), promovendo xenogamia. A floração de *C. floribundus* e *C. priscus* ocorre na estação úmida, fato assinalado para outras espécies anemófilas no local de estudo.

Dentre todas as espécies visitantes às flores de *C. floribundus* e *C. priscus*, somente as moscas da família Syrphidae, principalmente *Ornidia obesa* e espécies de *Palpada*, apresentam comportamento e frequência adequados para serem consideradas polinizadores efetivos. As espécies de *Croton* apresentam grande parte das moscas polinizadoras em comum. Porém, as visitas de Diptera são mais frequentes em flores de *C. floribundus*.

Croton floribundus e *C. priscus* são espécies sincronopátricas que ocorrem nas bordas da mata, apresentam morfologia semelhante e partilham as mesmas espécies de moscas para o transporte de pólen. Entretanto, sugiro que *C.*

floribundus e *C. priscus* não têm sua aptidão reduzida por limitação de polinizadores, uma vez que estas espécies se beneficiam também de correntes de ar no transporte de pólen. A possibilidade de bloqueio do estigma por polinização interespecífica (por vento ou moscas) entre *C. floribundus* e *C. priscus* parece improvável, quando consideramos a grande superfície estigmática das flores destas espécies, bem como o número reduzido de óvulos.

Croton floribundus e *C. priscus* são espécies geneticamente autocompatíveis. A dicogamia, embora bastante acentuada, permite a ocorrência de pequena taxa de autopolinização (geitonogamia) nestas espécies. Além disso, ambas as espécies apresentam partenocarpia, produzindo frutos com sementes inviáveis.

Com relação ao papel desempenhado pelas duas espécies de *Croton* na comunidade da Reserva Municipal de Santa Genebra, suponho que seja relevante, pois diversos insetos, 105 espécies em *C. floribundus* e 97 em *C. priscus*, visitam suas flores e utilizam os recursos florais como alimento ou utilizam as flores como local para procriação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIZEN, M. A. & FEISINGER, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in argentine "chaco serrano". **Ecol. Applic.** 4(2): 378-392.
- AMBRUSTER, W. S.; KEELER, S.; MATSUKI, M. & CLAUSEN, T. P. 1989. Pollination of *Dalechampia magnoliifolia* (Euphorbiaceae) by male Euglossine bees. **Am. J. Bot.** 76: 1279-1285.
- AMBRUSTER, W. S. & WEBSTER, G.L. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by euglossine bees. **Biotropica** 11: 278-283.
- AMBRUSTER, W. S. & WEBSTER, G. L. 1981. Sistemas de polinização de duas espécies simpátricas de *Dalechampia* (Euphorbiaceae) no Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica** 11: 13-17.
- AMBRUSTER, W. S. & WEBSTER, G. L. 1982. Divergent pollination systems in sympatric species of South American *Dalechampia* (Euphorbiaceae). **The American Midland Naturalist** 108(2): 325-337.
- ARRUDA, V. L. V. 1990. **Utilização de recursos florais de beira de mata por sirfídeos (Diptera: Syrphidae)**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia (Ecologia), UNICAMP. 488 pp.
- ARRUDA, V. L. V. & SAZIMA, M. 1988. Polinização e reprodução de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. Ulmaceae, uma espécie anemófila. **Revta. Bras. Bot.** 11: 113-122.
- BARROSO, G. M. 1984. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Imprensa Univers. da UFV, Viçosa, MG, Vol. 2.
- BAWA, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In **Handbook of experimental pollination biology** (Jones, C. E. & R. J. Little eds.). Scientific and Academic Editions. New York, Toronto, London, Melbourne.
- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 21: 399-422.

- BAWA, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. **Am. J. Bot.** **81**(4): 456-460.
- BAWA, K. S., S. H. BULLOCK, D. R. PERRY, R. E. COVILLE & M. H. GRAYUM. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **Am. J. Bot.** **72**: 346-356.
- BERTIN, R. I. 1993. Incidence of monoecy and dichogamy in relation to self-fertilization in angiosperms. **Am. J. Bot.** **80**(5): 557-560.
- BULLOCK, S. H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. **Biotropica** **26**(2): 172-179.
- CLIFFORD, H. T. & STEPHENSON, W. 1975. **An introduction to numerical classification**. Academic Press. London.
- CORBET, S. A., UNWIN, D. M., PRYS-JONES, O. E. 1979. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. **Ecological Entomology** **4**: 9-22.
- CREPALDI, I. C. 1987. **Biologia da reprodução em *Manihot* Mill.** Tese de Mestrado, Instituto de Biologia (Biologia Vegetal), UNICAMP. 162 pp.
- CRONQUIST, A. 1981. **An integrated system of classification of flowering plants**. Columbia University Press, New York..
- CRUDEN, R. W & HERMANN-PARKER, S. M. 1977. Temporal dioecism: an alternative to dioecism? **Evolution** **31**: 863-866.
- DAFNI, A. 1992. **Pollination Ecology - a practical approach**. The practical approach series (D. Rickwood & B. D. Hames eds.). IRL Press, Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo.
- DOMINGUEZ, C. A. & BULLOCK, S. H. 1989. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. **Rev. Biol. Trop.** **37**(1): 1-10.
- DOMINGUEZ, C. A.; DIRZO, R. & BULLOCK, S. H. 1989. On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). **Oikos** **56**: 109-114.
- EHRENFELD, J. 1976. Reproductive biology of three species of *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* (Euphorbiaceae). **Am. J. Bot.** **63**: 406-413.

- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 3ed., Pergamon Press, London.
- FRANKIE, G. W., BAKER, G. & OPLER, P. A. 1974. Phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **J. Ecol.** **62**: 881-919.
- GALETTI, M. 1993. Diet of the scaly-headed (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. **Biotropica** **25**(4): 419-425.
- GANESHAIAH, K. N. & UMA SHAANKER, R. 1991. Floral sex ratios in monoecious species. Why are trees more male-biased than herbs. **Curr. Sci.** **60**:319-321.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** **6**: 64-68.
- GONÇALVES, J. L.; FREIXÊDAS, V. M.; KAGEYAMA, P.Y.; GONÇALVES, J. C. & DIAS, J. H. P. 1992. Produção de biomassa e sistema radicular de espécies de diferentes estágios sucessionais. **Anais 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas**: 363-367.
- GODLEY, E. J. 1955. Monoecy and incompatibility. **Nature** **176**:1176-1177.
- GUSTAFSON, F. G. 1942. Parthenocarphy: natural and artificial. **Bot. Rev.** **8**:599-654.
- GUSTAFSSON, A. H. 1946. The plant species in relation to polyploidy and apomixis. **Hereditas** **32**: 444-448.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. **Life Zone Ecology**. San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center.
- HONIG, M. A.; LINDER, H. P. & BOND, W. J. 1992. Efficacy of wind pollination: pollen load size and natural microgametophyte populations in wind-pollinated *Staberoha banksii* (Restionaceae). **Am. J. Bot.** **79**(4): 443-448.
- HORN, H. S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. **Am. Nat.** **100** (914): 419-424.

- JANZEN, D. H. 1983. No park is an island: increase and interference from outside as park decreases. *Oikos* **41**: 402-410.
- KEARNS, C. A. & YNOUYE, D. W. 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *Am. J. Bot.* **81**(9):1091-1095.
- KORNERUP, A. & WANSHER, J. H. 1963. *Taschenlexicon der Farben*. Sadolin & Homblad A/S, Copenhagen, 1963.
- LEITÃO-FILHO, H. F. & MORELLATO, L. P. 1994. Semideciduous forests of southeastern Brazil, Serra do Japi. In: **Centers of plant diversity: a guide and strategy for their conservation**. Heywood, V. H. (coordinator). IUCN/WWF. Washington.
- LEVIN, D. A. & ANDERSON, W. W. 1970. Competition for pollination between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* **104**: 455-467.
- LEWIS, W. H. 1986. Airborne pollen of the Neotropics: potencial roles in pollination and pollinosis. *Grana* **25**: 75-83.
- LISCI, M.; TANDA, C. & PACINI, E. 1994. Pollination ecophysiology of *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae), an anemophilous species flowering all year round. *Ann. Bot.* **74**: 125-135.
- LLOYD, D. G. & WEBB, C. J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. *N. Z. J. Bot.*, **24**: 135-162.
- LOCK, J. M. & HALL, J. B. 1982. Floral biology of *Mallotus oppositifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* **14**(2): 153-155.
- LORENCE, D. H. 1985. A monograph of the Monimiaceae (Laurales) in the Malagasy region (southwest Indian Ocean). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **72**: 1-165.
- MOLDENKE, A. R. 1976. California pollination ecology and vegetation types. *Phytologia* **34**: 305-361.
- MORELLATO, L. P. 1991. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia (Biologia Vegetal), UNICAMP. 176 pp.

- MORELLATO, L. P. & LEITÃO-FILHO, H. F. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* (no prelo).
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W. & BAKER, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- OPLER, P. A., BAKER, G. H. & FRANKIE, G. W. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica* 12(2): 40-46.
- ORMOND, W. T.; PINHEIRO, N. C. B. & CASTELLS, A. R. C. 1984. Contribuição ao estudo de reprodução e biologia floral de *Jatropha gossypifolia* L. (Euphorbiaceae). *Rev. Bras. Biol.* 44: 159-67.
- PASSOS, L. & SAZIMA, M. 1994. Phenology, pollination and mating systems of *Croton floribundus* Spreng. and *Croton priscus* Croizat (Euphorbiaceae) in a forest, Brazil. VI Congresso Latinoamericano de Botânica, Resumos p.818.
- PERCIVAL, M. 1969. *Floral biology*. Pergamon Press, Oxford.
- PERKINS, G.; ESTES, J. R. & THORP, R. W. 1975. Pollination of *Cnidoscolus texanus* (Euphorbiaceae) in south-central Oklahoma. *Southw. Nat.* 20: 391-396.
- PLEASANTS, J. M. 1983. Structure of plant and pollinator communities. In *Handbook of experimental pollination biology* (C. E. Jones & R. J. Little eds.). Scientific and Academic Editions.
- POMBAL, E. C. P. 1994. *Biologia floral de duas espécies dicogâmicas, Metrodorea nigra e M. stipularis (Rutaceae), em mata semidecídua no sudeste do Brasil*. Tese de Mestrado, Instituto de Biociências (Biologia Vegetal), UNESP. 74 pp.
- POMBAL, E. C. P. & MORELLATO, L. P. C. Polinização por moscas em *Dendropanax cuneatum* (Araliaceae) em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* (no prelo).
- PRIMACK, R. B. 1985. Longevity of individual flowers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 15-37.

- PROCTOR, M. & YEO, P. 1975. **The pollination of flowers**. Collins, London.
- RADFORD, A. E.; DICKINSON, W. C.; MASSEY, J. R. & BELL, C. R. 1974. **Vascular plant systematics**. Harper & Tow Publ., New York.
- RAMIREZ, N. & BRITO, Y. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plains. **Bot. J. Linn. Soc.** **110**: 277-302.
- RAMIREZ, N. & SERES, A. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. **Pl. Syst. Evol.** **190**: 129-142.
- RATHCKE, B. J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. (M. D. Hunter, T. Ohgushi & P. Price eds.). Academic Press.
- REDDI, E. U. B. & SUBBA REDDI, C. 1985. Wind and insect pollination in a monoecious and a dioecious species of Euphorbiaceae. **Proc. Indian natn. Sci. Acad.** **B51**: 468-482.
- REGAL, P. J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **13**: 497-524.
- RENNER, S. S. & FEIL, J. P. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. **Am. J. Bot.** **80**(9): 1100-1107.
- RICHARDS, A. J. 1985. **Plant breeding systems**. George Allen & Unwin, Ltd., London.
- ROUBIK, D. W. 1992. Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees? In **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. (M. D. Hunter, T. Ohgushi & P. Price eds.). Academic Press.
- SANTOS, R. S. B. 1963. Klimatodiagramm - Weltatlas de H. Walter e H. Lieth. **Rev. Bras. Geogr.**, **25**: 119-129.
- SAZIMA, M. 1978. Polinização por moscas em *Bulbophyllum warmingianum* Cogn. (Orchidaceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. **Revta. Bras. Biol.** **1**: 133-138.

- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & CARVALHO-OKANO, R. M. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulaceae* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). **Revta. Bras. Biol.** 45: 85-93.
- SIGRIST, M. R. & MARTINS, E. 1990. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Dalechampia pentaphylla* Lam. (Euphorbiaceae) em mata mesófila do sudeste brasileiro. **Anais 8º Congr. SBSP**: 1-6.
- SIMPSON, B. B. 1977. Breeding system of dominant perennial plants of two disjunct warm desert ecosystems. **Oecologia** 27: 203-226.
- STEINER, K. E. 1981. Nectarivory and potential pollination by a Neotropical marsupial. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 68: 505-513.
- STEINER, K. E. 1983. Pollination of *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae) in Panama. **Syst. Bot.** 8: 105-117.
- STELLEMAN, P. 1984. Reflections of the transition from wind pollination to ambophily. **Acta Bot. Neerl.** 33:497-508.
-
- _____ & MEEUSE, A. D. J. 1976. Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. I. The possible role of syrphid flies as pollinators of *Plantago*. **Tijdschrift voor Entomologie** 119: 15-31.
- STEPHENSON, A. G. & BERTIN, R. I. 1983. Male competition, female choice and sexual selection in plants. In **Pollination Biology** (ed. L. Real). Academic Press, Orlando, Florida.
- STRATTON, D. A. 1989. Longevity of individual flowers in a Costa Rican Cloud Forest: ecological correlates and phylogenetic constraints. **Biotropica** 21(4): 308-318.
- SUBBA REDDI, C. & JANAKI BAI, A. 1979. A study on the pollination in *Emblica officinalis* Gaertn. **New Botanist** 6: 155-160.
-
- _____ 1981. Floral biology of *Mimusops elengi* Linn. **J. Bombay Nat. Hist. Soc.** 77: 471-475.
- SUBBA REDDI, C. & REDDI, E. U. B. 1984. Wind-pollination in two tropical tree species of Euphorbiaceae. **Proc. Indian natn. Sci. Acad.** B50: 66-80.

- THOMSON, J. D. & BARRET, S. C. H. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *Am. Nat.* **118**: 443-449.
- VIEIRA, M. F. 1991. **Ecologia da polinização de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae) na região de Viçosa, Minas Gerais.** Tese de mestrado em Biologia (Biologia Vegetal), Universidade estadual de Campinas. 82 pp.
- VIEIRA, M. F., CARVALHO-OKANO, R. M. & SAZIMA, M. 1991. The common opossum, *Didelphis marsupialis*, as a pollinator of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *Ciência e cultura* **43**(5):390-392.
- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophylic pollination. In: **Physiology of plant ecology III.** (Lange, O. L.; Nobel, P. S.; Osmond, C. B. & Ziegler, H. eds.). Springer Verlag, Berlin, p. 560-624.
- WARMKE, H. E. 1951. Studies on pollination of *Hevea brasiliensis* in Puerto Rico. *Science* **113**: 646-648.
- WARMKE, H. E. 1952. Studies on natural pollination of *Hevea brasiliensis* in Brazil. *Science* **116**: 474-475.
- WASER, N. M. 1983. Competition for pollinator and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In: **Handbook of experimental pollination biology** (C. E. Jones & R. J. Little eds.). Scientific and Academic Editions, New York. p. 277-293.
- WEBB, C. J. & KELLY, D. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *TREE* **8**: 442-447.
- WEBSTER, G. L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* **42**: 793-823.
- WEBSTER, G. L. 1994. Classification of the Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **81**(1): 3-32.
- WHITEHEAD, D. R. 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. In **Pollination Biology.** (L. Real ed.), Academic Press, Orlando.

- WILLIAMS, N. H. 1983. Floral fragrances as cues in animal behavior. In **Handbook of experimental pollination biology** (C. E. Jones & R. J. Little eds.). Scientific and Academic Editions.
- ZAR, J. H. 1984. **Biostatistical analysis**. (2^o ed.) Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 1984.
- ZEISLER, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. **Beih. bot. zbl.** 58: 308-318.