


ROSANE GARCIA COLLEVATTI

UFV	BIBLIOTECA	BBT	OSPA	RG000551326
	CLASSIFICACAO	T 595.7990451 / C698c		
TITULO				
Comportamento de forrageamento de visitant				
				
103082 BBT				

COMPORTEAMENTO DE FORRAGEAMENTO DE VISITANTES FLORAIS EM  
*Triumfetta semitriloba* Jacq. (TILIACEAE)  
EM VIÇOSA, MINAS GERAIS

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das Exigências do Curso de Entomologia, para Obtenção do Título de "Magister Scientiae".

T  
595.7990451  
C698c  
1995  
ex. 1

BIBLIOTECA CENTRAL  
- UFV -

103.082

21.08.95

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
DEZEMBRO - 1995

DOAÇÃO

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV

T

C698c  
1995 Collevatti, Rosane Garcia, 1968-  
Comportamento de forrageamento de visitantes flo-  
rais em *Triumfetta semitriloba* Jacq. (Tiliaceae)  
em Viçosa, Minas Gerais / Rosane Garcia Collevatti.  
- Viçosa : UFV, 1995.  
137p. : il.

Orientador: Lúcio Antonio de Oliveira Campos.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de  
Viçosa.

1. Abelhas - Comportamento de forrageamento. 2.  
*Triumfetta semitriloba* - Polinização. 3. Abelhas -  
Polinização. 4. Plantas invasoras - Polinização. I.  
Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD. 18.ed. 595.7990451

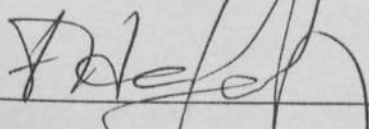
CDD. 19.ed. 595.7990451

ROSANE GARCIA COLLEVATTI

COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO DE VISITANTES FLORAIS EM  
*Triumfetta semitriloba* Jacq. (TILIACEAE)  
EM VIÇOSA, MINAS GERAIS

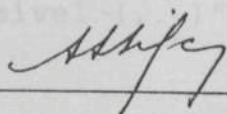
Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das Exigências do Curso de Entomologia, para Obtenção do Título de "Magister Scientiae".

APROVADA: 13 de abril de 1995.



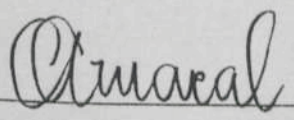
---

Prof. Frederico S. Lopes  
(Conselheiro)



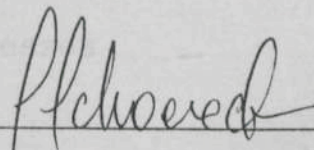
---

Prof. Alexandre F. da Silva  
(Conselheiro)



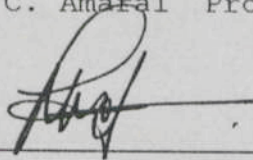
---

Prof<sup>a</sup>. Maria Eugênia C. Amaral



---

Prof. José Henrique Schoereder



---

Prof. Lúcio Antônio de Oliveira Campos

Orientador

"...a cor das flores não é  
a mesma ao sol (...)  
e quando uma nuvem passa  
ou quando entra a noite (...)  
E as flores são cor da sombra  
mas quem olha bem vê que são  
as mesmas flores (...)  
Que difícil ser próprio e não ver  
se não o visível (...)"

Fernando Pessoa

## AGRADECIMENTOS

A minha mãe, Cidinha,

pelo apoio incondicional.

Ao meu marido, José Roberto

e ao nosso filho, Guilherme,

pela compreensão e alegria de viver.

Aos professores Frederico Santos Lopes, Alexandre Francisco da Silva e Maria Eugênia Carvalho de Amaral, pela grande amizade e pelas valiosíssimas sugestões. Agradecimentos especiais à Prof. Nilene Faria Vieira, pela grande ajuda na metodologia relacionada ao sistema reprodutivo da planta e ao Prof. Carlos Frankl, pelas sugestões e críticas construtivas na elaboração do projeto e da tese. Agradecimentos especiais também ao Prof. José Maria F. de Camargo, pela identificação das abelhas, ao Prof. Paulo B. Tóia, pela identificação dos

Entomologists, aos pesquisadores do Laboratório de Sistemática Entomológica do USDA (United States Department of Agriculture), pela identificação dos seguintes grupos: J.N. Kingsolver, Bruchidae (Coleoptera); A.L. Norrbom, Diptera; A.S. Menke, Vespidae e Chrysididae (Hymenoptera); D.R. Smith, Formicidae (Hymenoptera); R.E. White, Chrysomelidae (Coleoptera).

#### AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Ricardo Ribeiro, que, juntamente com o Prof. Lúcio, apresentou-me a *Triumfetta semitriloba*. A funcionária do Setor de Ecologia, Maria do Carmo Vieira, pela ajuda nas coletas e pela grande amizade e pelo

Ao Prof. Lúcio Antônio de Oliveira Campos, orientador e, principalmente, amigo, pela oportunidade de desenvolver este trabalho. Ao Prof. José Henrique Schoereder, pela oportunidade de estagiar no Setor de Ecologia durante o curso de graduação, pela amizade e pelas sugestões no texto final da tese.

Aos professores Frederico Santos Lopes, Alexandre Francisco da Silva e Maria Eugênia Carvalho do Amaral, pela grande amizade e pelas valiosíssimas sugestões. Agradecimentos especiais à Prof<sup>a</sup> Milene Faria Vieira, pela grande ajuda na metodologia relacionada ao sistema reprodutivo da planta e ao Prof. Carlos Frankl Sperber, pelas sugestões e críticas construtivas na elaboração do projeto e da tese. Agradecimentos especiais, também, ao Prof. João Maria F. de Camargo, pela identificação das abelhas, ao Prof. Paulo S. Fiúza, pela identificação dos

Hemiptera, aos pesquisadores do Laboratório de Sistemática Entomológica do USDA (United States Department of Agriculture), pela identificação dos seguintes grupos: J.M. Kingsolver, Bruchidae (Coleoptera); A.L. Norrbom, Diptera; A.S. Menke, Vespidae e Chrysididae (Hymenoptera); D.R. Smith, Formicidae (Hymenoptera); R.E. White, Chrysomelidae (Coleoptera).

Ao Prof. Ricardo Cure Hakim que, juntamente com o Prof. Lúcio, apresentou-me à *Triumfetta semitriloba*. À funcionária do Setor de Ecologia, Maria do Carmo Vieira, pela ajuda nas coletas e pela grande amizade e pelo companheirismo. À secretária da pós-graduação em Entomologia, Maria Paula Aparecida da Costa, pela ajuda nas burocracias do dia-a-dia do estudante de pós-graduação. À professora Silvana Marchesani, pela enorme paciência em corrigir este texto. Aos numerosos amigos e colegas de laboratório, pela força positiva e pela participação direta ou indireta.

Finalmente, gostaria de agradecer à Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realizar o curso de graduação e de Pós-graduação e à CAPES, pelo apoio financeiro.

## BIOGRAFIA

Rosane Garcia Collevatti, filha de Sebastião Collevatti e Aparecida Nazareth Oliveira Fonseca, nasceu em São José dos Campos, São Paulo, em 02 de dezembro de 1968.

Iniciou o curso de graduação em Engenharia Florestal, na Universidade Federal de Viçosa, em março de 1987 e graduou-se em dezembro de 1992. Foi estagiária do Setor de Ecologia do Departamento de Biologia Geral durante todo o curso de graduação.

Em março de 1993, iniciou o curso de Mestrado em Entomologia na UFV e defendeu tese em abril de 1995.

1. INTRODUÇÃO	22
1.1. Biologia Floral de <i>Triumfetta</i>	
1.1.1. <i>Triumfetta</i>	22
1.2. Os Visitantes Florais	29
1.3. Comportamento de Forrageamento dos	
Principais Polinizadores	45

3.3.1. Comportamento de Forrageamento de  
*Augocloralla michaelis* ..... 46

3.3.2. Comportamento de Forrageamento de  
*Augocloropsis cupreola* ..... 50

3.3.3. Comportamento de Forrageamento de  
*Pseudocentron paulistana* ..... 53

3.3.4. Comportamento de Forrageamento de  
*Molissodes* ..... 66

3.3.5. Comportamento de Forrageamento de  
*Corstinula trimaculata* ..... 73

3.3.6. Comportamento de Forrageamento de  
*Plebeia droryana* ..... 80

CONTEÚDO

Página

EXTRATO ..... ix

1. INTRODUÇÃO ..... 1

2. MATERIAL E MÉTODOS ..... 12

    2.1. Descrição das Áreas de Coleta ..... 12

    2.2. Biologia Floral de *Triumfetta*  
        *semitriloba* ..... 14

    2.3. Os Visitantes Florais ..... 15

    2.4. Comportamento de Forrageamento dos  
        Principais Polinizadores ..... 18

3. RESULTADOS ..... 22

    3.1. Biologia Floral de *Triumfetta*  
        *semitriloba* ..... 22

    3.2. Os Visitantes Florais ..... 29

    3.3. Comportamento de Forrageamento dos  
        Principais Polinizadores ..... 46

3.3.1. Comportamento de Forrageamento de <i>Augoclorella michaelis</i> .....	46
3.3.2. Comportamento de Forrageamento de <i>Augocloropsis cupreola</i> .....	50
3.3.3. Comportamento de Forrageamento de <i>Pseudocentron paulistana</i> .....	58
3.3.4. Comportamento de Forrageamento de <i>Melissodes sexcincta</i> .....	66
3.3.5. Comportamento de Forrageamento de <i>Ceratinula trimaculata</i> .....	75
3.3.6. Comportamento de Forrageamento de <i>Plebeia droryana</i> .....	81
3.3.7. Comportamento de Forrageamento de <i>Plebeia cf. nicriceps</i> .....	85
3.3.8. Padrão Geral do Comportamento de Forrageamento dos Principais Polinizadores .....	89
4. DISCUSSÃO .....	94
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	121
BIBLIOGRAFIA .....	124

Entre os visitantes florais, destacaram-se as abelhas (Hymenoptera: Apoidea), representadas por 31 espécies, algumas delas polinizadoras efetivas de *Triumfetta semitriloba*. Da ordem Hymenoptera, foram encontradas, ainda, três espécies de formigas (Formicidae), uma Chalcididae, uma Chrysididae e cinco Vespidae. Foram encontradas, também, as seguintes ordens: Coleoptera, com uma espécie da família Bruchidae e sete Chrysomelidae; Diptera, com uma espécie da família Otitidae e três Tephritidae; Hemiptera, com uma espécie da família Miridae, um Naididae, um Pentatomidae, dois Phyllorhynchidae, um Scutelleridae e um Tingidae; Lepidoptera, com duas espécies

#### EXTRATO

COLLEVATTI, Rosane Garcia, M.S., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 1995. **Comportamento de Forrageamento de Visitantes Florais em *Triumfetta semitriloba* Jacq. (Tiliaceae) em Viçosa, Minas Gerais.** Orientador: Professor Lúcio Antônio de Oliveira Campos. Professores Conselheiros: Frederico Santos Lopes e Alexandre Francisco da Silva.

Este trabalho foi desenvolvido com o objetivo de estudar o comportamento de forrageamento dos principais polinizadores de *Triumfetta semitriloba*, quanto aos fatores que influenciam na freqüência de visita aos ramos floridos, padrão temporal de utilização de pólen e néctar, padrão de movimentação em relação à direção e distância interplantas e regras de decisão de partida das plantas. Para tanto, foram identificadas as espécies de visitantes florais e estudado o padrão temporal de visita às flores e de abertura das flores. Foram utilizadas três manchas de

Entre os visitantes florais, destacaram-se as abelhas (Hymenoptera: Apoidea), representadas por 31 espécies, algumas delas polinizadoras efetivas de *Triumfetta semitriloba*. Da ordem Hymenoptera, foram encontradas, ainda, três espécies de formigas (Formicidae), uma Chalcididae, uma Chrysididae e cinco Vespidae. Foram encontradas, também, as seguintes ordens: Coleoptera, com uma espécie da família Bruchidae e sete Chrysomelidae; Diptera, com uma espécie da família Otitidae e três Tephritidae; Hemiptera, com uma espécie da família Miridae, um Neididae, um Pentatomidae, dois Phyrhocoridae, um Scuteleridae e um Tingidae; Lepidoptera, com duas espécies da família Hesperidae e um Papilionidae.

Como principais polinizadoras, adotando os critérios de comportamento de visitação às flores, número de indivíduos registrados, frequência de visita às flores e perfeita identificação no campo, foram consideradas sete espécies de abelhas: *Augoclorella michaelis* e *Augocloropsis cupreola* (Halictidae); *Ceratinula trimaculata* e *Melissodes sexcincta* (Anthophoridae); *Pseudocentron paulistana* (Megachilidae); *Plebeia droryana* e *Plebeia cf. nicriceps* (Apidae).

Na utilização de pólen e néctar não houve segregação temporal mensal e diária. A frequência de visita aos ramos floridos foi influenciada pelo horário, número de flores abertas e número de visitas anteriores ao mesmo ramo, mas não pelo local e mês de floração. Somente *Augocloropsis cupreola* e *Melissodes sexcincta* apresentaram

padrão de direção de vôo não aleatório, com predominância da manutenção da direcionalidade ( $0^\circ$ ), mas com alta frequência de movimentos laterais a  $45^\circ$  e  $-45^\circ$ . As outras cinco espécies voaram aleatoriamente. Todas as espécies apresentaram movimentação predominantemente intraplanta e, nos vôos interplanta, maior frequência de vôos para os "vizinhos mais próximos". Todas as espécies apresentaram uma regra de decisão de partida probabilística, relacionada principalmente ao tempo gasto na última e penúltima flores visitadas na planta, onde a probabilidade de partida de uma planta diminui com o aumento do tempo gasto nessas flores.

## 1. INTRODUÇÃO

Os insetos estão associados às estruturas reprodutivas das plantas desde o surgimento das Angiospermae (SWAIN, 1978; CREPET, 1979; SCOTT e TAYLOR, 1983). Entretanto, essa interação tornou-se muito mais estreita com o surgimento das Angiospermae no Cretáceo (CREPET, 1979; BURGER, 1981), que são, na sua grande maioria, totalmente dependentes dos insetos para que haja o encontro dos gametas masculino e feminino.

Vários fatores são apontados como tendo sido fatores-chave para a evolução e dominância atual das Angiospermae, como ciclo reprodutivo e crescimento rápidos, estratégias reprodutivas mais flexíveis, diversas formas de proteção e dispersão de sementes, diferentes formas de vida, dupla fecundação com formação de um endosperma triplóide, diferentes sistemas de organização cromossômica (STEBBINS, 1970, 1971, 1981; DOYLE, 1978; CREPET, 1979).

Plantas com essas características inovadoras parecem ter sido selecionadas em um ambiente onde predominavam herbívoros que se alimentavam próximo ao solo, destruindo plântulas e plantas jovens, conhecidos como os dinossauros-de-bico-comprido, que viveram no final do Jurássico e abriram caminho para as Angiospermae (BAKKER, 1986).

Atualmente, existe um senso comum de que a polinização por insetos não foi uma chave inovadora das Angiospermae. Há fortes evidências de que o transporte de gametas por insetos já existia em plantas como as Bennettitales e Gnetales, antes do aparecimento das Angiospermae (SWAIN, 1978; SCOTT e TAYLOR, 1983; GOTTSBERGER, 1988; PELLMYR, 1992). No entanto, o advento das abelhas (Hymenoptera: Apoidea), borboletas (Lepidoptera) e das moscas sirfídeas (Diptera: Syrphidae), além de pássaros nectarívoros, no fim do Cretáceo e começo do Cenozóico, teve importância fundamental na posterior irradiação adaptativa das Angiospermae, após a evolução e estabelecimento das famílias atuais (STEBBINS, 1970, 1971, 1981; MIDGLEY e BOND, 1991; ERIKSSON e BREMER, 1992; PELLMYR, 1992).

A interação mutualística entre plantas e insetos polinizadores emerge de um conflito de interesses, e nem sempre apresenta resultado positivo simétrico (BRONSTEIN, 1994). Por um lado, a produção de substâncias e estruturas atrativas é bastante cara para a planta. Espera-se que haja uma seleção em direção a uma minimização destes custos, levando a uma alocação ótima para estruturas e substâncias

atrativas, de forma a atrair os polinizadores e otimizar a polinização (DOUST e DOUST, 1988; SAKAI, 1993). Por outro lado, os insetos sofrem pressão para minimizar os custos quando estão forrageando, com tendência a voar distâncias mínimas entre fontes de recurso. Conseqüentemente, desenvolvem estratégias de comportamento de forrageamento que maximizam o seu valor adaptativo (HEINRICH, 1975; PYKE, 1984; ZIMMERMAN, 1988).

Dessa forma, por meio do comportamento de forrageamento, os insetos polinizadores podem modelar a evolução das plantas. A forma como os polinizadores forrageiam determina o padrão de fluxo gênico via pólen, tendo um efeito profundo na estrutura reprodutiva e na organização da variação genética intra e interpopulacional (LEVIN et al., 1971; LEVIN, 1978). Contudo, o comportamento dos polinizadores é influenciado pela estrutura espacial da planta e pelo padrão de disponibilidade de recurso (HANDEL, 1983; SCHMITT, 1983a, 1983b).

Os primeiros estudos do comportamento de polinizadores eram principalmente de observação direta. Baseados no entendimento da biologia da polinização, esses estudos incluíam observações como a descrição da manipulação das flores pelos polinizadores para terem acesso ao néctar (FÆGRI e van der PIJL, 1971; PROCTOR e YEO, 1979).

Esse tipo de estudo de comportamento, embora tenha contribuído sobremaneira para o conhecimento da história natural dos polinizadores, era bastante limitado, pois não

discutia o comportamento dentro de um contexto ecológico e evolutivo. Além disso, não havia a preocupação em conhecer os fatores que modelam o comportamento dos insetos polinizadores e a sua influência nas populações de plantas.

O comportamento de forrageamento dos insetos é delineado por fatores intrínsecos e extrínsecos ao organismo. Esses fatores afetam na "tomada de decisão" no forrageamento. Os fatores intrínsecos incluem a forma como as informações sensoriais podem ser recebidas e processadas antes e durante o forrageamento. A tomada de decisão, portanto, é baseada nas informações, na memória, aprendizagem e nos comportamentos estereotipados. Esses comportamentos estereotipados fazem parte das "regras de decisão" (rules of thumb), que são formas de resolver problemas integrando vários itens de informações sobre as condições locais, sem passar pela aprendizagem (KREBS, 1978; MORSE, 1980; SHETTLEWORTH, 1984; STEPHENS e KREBS, 1986; WADDINGTON, 1983). Os fatores extrínsecos dizem respeito aos aspectos do ambiente aos quais o polinizador responde, como a forma das flores, suas cores, densidade e distribuição espacial, a velocidade do vento, temperatura, o fotoperíodo, a distribuição temporal e espacial do recurso.

De maneira geral, os trabalhos sobre o comportamento dos insetos polinizadores amadureceu paralelamente ao desenvolvimento da etologia. A teoria do forrageamento ótimo deu subsídios para a análise do comportamento de forrageamento das abelhas polinizadoras,

principalmente as do gênero *Apis* e *Bombus* (PLOWRIGHT e LAVERTY, 1984; PYKE, 1984).

A otimização é um processo de minimização de custos ou de maximização de benefícios. Os modelos gerados por esse processo são aplicáveis a todos os padrões de comportamento, como o de acasalamento, defesa de território e de forrageamento (KREBS e McCLEERY, 1984; LENDREN, 1986). Uma das características mais importantes desses modelos é que eles não têm como objetivo testar a hipótese de otimização. Na realidade, esses modelos assumem, *a priori*, que a seleção natural favorece os indivíduos que adotam estratégias de vida que maximizam a contribuição de seus genes para as gerações futuras. Uma vez que o sucesso reprodutivo e a sobrevivência dependem do comportamento, a seleção tende a modelar indivíduos eficientes - que se alimentem de forma eficiente, que copulem eficientemente, que sejam pais eficientes, que escapem de predadores de forma eficiente. Assim, assumem que os indivíduos possuem características que possibilitam a maximização de seus benefícios, e que o comportamento do animal possui um valor adaptativo - ou seja, que contribui para a sobrevivência do indivíduo e de sua descendência (PYKE, 1984; LENDREN, 1986; STEPHENS e KREBS, 1986).

O modelo clássico de forrageamento ótimo foi desenvolvido por MacArthur e Pianka, em 1966 (MacARTHUR e PIANKA, 1966; MacARTHUR, 1972), que distinguiram a seleção de agregados de alimento (ou manchas de recurso) e a seleção de itens de alimento ou recurso disponível nas

manchas. A procura por manchas adequadas e por itens de recurso dentro das manchas são consideradas mutuamente exclusivas. Os pressupostos desses modelos de seleção de alimento e manchas são: (1) o valor adaptativo aumenta linearmente em relação à taxa esperada de entrada de energia; (2) o custo de manipulação e procura são iguais; (3) a dieta é constante, cada tipo de alimento tem um valor energético médio associado e um custo médio de manipulação, os quais são conhecidos pelo animal; (4) o tempo para reconhecimento do tipo de alimento é desprezível e a distinção entre os tipos é perfeita; (5) não há influência de experiências passadas na taxa de encontro e tempo de manipulação; (6) as taxas de encontro dos diferentes tipos de alimento são constantes e independentes entre si e dos eventos passados; (7) os itens de alimento são encontrados seqüencialmente e não simultaneamente; (8) se o item for capturado, ele é totalmente consumido; (9) não há restrição no volume total ou na taxa de entrada de alimento (MacARTHUR e PIANKA, 1966; MacARTHUR, 1972; KREBS e McCLEERY, 1984; PYKE, 1984; STEPHENS e KREBS, 1986).

Segundo esse modelo, o forrageamento pode ser pensado como um processo de renovação onde o evento que sempre recomeça é a procura por alimento e onde o ganho esperado e o tempo gasto entre os eventos são independentes de experiências passadas. A dieta ótima depende somente dos valores médios dos ganhos com os itens alimentares, do tempo de captura e de manipulação por cada item de alimento

e das taxas de encontro, sendo considerado um modelo de maximização da taxa média de entrada de energia.

A partir do acúmulo de estudos sobre comportamento de forrageamento, foram sendo introduzidas modificações ao modelo clássico. Essas modificações estão relacionadas principalmente às premissas do modelo.

Uma das modificações mais importante foi o conceito da depressão do recurso na mancha, na medida em que a mancha está sendo explorada. Isso implica, para o animal, em uma curva de ganho cumulativo, com uma taxa de aquisição de alimento decrescente. O Teorema do Valor Marginal foi elaborado por CHARNOV (1976), a partir da teoria econômica, para resolver a questão da depressão de recurso. A questão central, nesse caso, é o tempo que o forrageador deve permanecer em uma mancha. De acordo com essa teoria, um animal deve permanecer em uma mancha até que a taxa de entrada de alimento caia a um determinado nível, cujo valor é igual à média do ambiente como um todo. Ou seja, o tempo ótimo de permanência em uma mancha é aquele que maximiza a taxa líquida de entrada de energia, que equivale à quantidade média de aquisição de alimento por mancha, dividida pelo tempo gasto na mancha mais o tempo gasto viajando entre manchas (KREBS, 1978; KREBS e McCLEERY, 1984; LENDREM, 1986; STEPHENS e KREBS, 1986).

Várias outras modificações foram sendo introduzidas, como preferência parcial, restrições nutricionais, a variabilidade da quantidade de recurso no ambiente, o grau de saciedade e o "valor" relativo do

recurso, encontros não aleatórios e simultâneos, alocação de tempo para outras atividades e "perda de oportunidade" (PYKE, 1984; STEPHENS e KREBS, 1986; KREBS e KACELNIK, 1991).

Nos estudos de comportamento de forrageamento de abelhas, as previsões dos modelos de forrageamento ótimo têm sido utilizadas para explicar as estratégias de forrageamento observadas. Nesse caso, considera-se o conteúdo de uma flor como item de recurso e cada aglomerado de flores, como uma planta ou inflorescência, como uma mancha de recurso (PYKE, 1984). São feitas as seguintes considerações, cujo resumo pode ser encontrado em PYKE (1984): (1) o valor adaptativo é uma função linear da taxa líquida de ganho de energia; (2) a probabilidade de que a próxima flor a ser visitada pelo animal seja uma flor que já tenha sido visitada anteriormente, dentro de uma mancha de flores, aumenta com o aumento do número de flores já visitadas dentro da mesma mancha e com a diminuição do número de flores disponíveis; (3) o volume de néctar obtido pelo animal na flor atual está correlacionado positivamente com o volume de néctar da próxima flor que o animal deverá visitar, caso continue na mesma mancha de flores; (4) após consumir o néctar de uma flor, o animal deve decidir se visitará uma flor da mesma mancha ou se mudará para outra; (5) o animal deixa a mancha se a quantidade de néctar obtido na última, ou se a quantidade média de néctar obtido nas últimas "n" flores, for menor que um valor limiar, que depende do número de flores já visitadas e da quantidade de

flores disponíveis na mancha. Se o animal estiver forrageando conforme as previsões dos modelos de otimização, a probabilidade de que ele visite uma outra flor dentro da mesma mancha será proporcionalmente maior ao valor esperado da taxa de ganho de néctar na próxima flor. Conseqüentemente, o valor limiar ótimo deverá aumentar com o aumento do número de flores visitadas na mancha ou com a diminuição do número de flores disponíveis; (6) o tempo e custo energético necessários para que o animal se mova entre flores e entre manchas, ou remova o néctar das flores são constantes; (7) o animal obtém muito pouco ou nenhum néctar de uma flor já visitada anteriormente; (8) o animal tem conhecimento perfeito destas relações energéticas, dos parâmetros e da taxa de ganho energético do habitat.

Esses estudos procuram relacionar as características do recurso utilizado, como a distribuição espacial e temporal, densidade e qualidade, com aspectos do comportamento como a direção de vôo, distância percorrida entre plantas, regras de partida e outros, e as conseqüências desse comportamento para o fluxo gênico e estrutura reprodutiva e genética das plantas utilizadas (e.g. HODGES, 1981, 1985a, 1985b; CIBULA e ZIMMERMAN, 1984; GALEN e PLOWRIGHT, 1985; ZIMMERMAN, 1982a, 1982b; HARDER, 1983; KADMON *et al.*, 1991; KADMON e SHMIDA, 1992).

No Brasil, praticamente nada se sabe a respeito do comportamento de forrageamento das abelhas nativas, principalmente das abelhas solitárias e de espécies que visitam plantas invasoras. A maioria dos trabalhos sobre

polinizadores são a respeito de biologia e ecologia floral e de composição da comunidade de polinizadores (e.g. PEREIRA e GOTTSBERGER, 1980; SOARES, 1991; VIEIRA, 1991; VIEIRA et al., 1992; CURE et al. 1993).

Dessa forma, o objetivo desse trabalho foi estudar o comportamento de forrageamento dos principais polinizadores de *Triumfetta semitriloba* Jacq. (Tiliaceae), no município de Viçosa, Minas Gerais, abordando os seguintes aspectos, sobre o recurso e sobre os polinizadores:

1. padrão temporal, mensal e diário, de floração;
2. identificação dos visitantes florais;
3. padrão temporal, mensal e diário, de visita às flores;
4. determinação dos principais polinizadores;
5. fidelidade floral dos principais polinizadores;
6. fatores que influenciam na frequência de visita a ramos floridos - mancha, mês de floração, horário, número de flores abertas e número de visitas anteriores;
7. padrão individual, temporal diário e mensal na alocação de tempo com atividades do comportamento de forrageamento ("procura por recurso", "coleta de pólen" e "coleta de néctar");
8. padrão de movimentação intra e interplanta, quanto à direção e distância de vôo;
9. análise das "regras de partida", abordando o "tempo de residência", "tempo de desistência" e "regra probabilística", na qual foram utilizados como fatores que

influenciam na probabilidade de partida o tempo gasto na última flor visitada, tempo gasto na penúltima flor visitada, a interação entre o tempo na última e penúltima flores visitadas, atividade realizada na última flor, o tempo total gasto na planta e o número total de flores visitadas.

*Triumfetta semitriloba*, conhecida popularmente por carrapichão, é uma invasora de pastagens que ocorre no Brasil e regiões adjacentes, como Colômbia e Venezuela. O gênero ocorre em toda a América tropical e a família tem como centro de dispersão o Brasil e a África (BARROSO, 1978).

O trabalho foi dividido em 3 partes. A primeira parte tratou da biologia floral de *Triumfetta semitriloba*, onde foi estudado o padrão temporal de floração, além dos aspectos gerais da flor, relevantes para o estudo de comportamento. A segunda parte tratou da identificação dos visitantes florais, do estudo do padrão temporal de visita das abelhas e da discriminação dos principais polinizadores. Finalmente, na terceira parte foi estudado o comportamento de forrageamento dos principais polinizadores.

da Mata Mineira, de matas-de-secas, com pastagens estabelecidas em áreas de antigas plantações de café e numerosos fragmentos de matas secundárias, principalmente nos topos dos morros (REZENDE e BRAGA, 1983; GONÇA, 1984; BRUGH et al., 1985).

Foram escolhidas três áreas de plantas segundo critérios de: (1) facilidade de acesso; (2) segurança para os experimentos;

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

As coletas foram realizadas em uma mata secundária de espécies de insetos que utilizam a flor de *Passiflora* *sp.* de forma que estavam localizadas no mesmo local onde a identificação de plantas com flores.

### 2.1. Descrição das Áreas de Coleta

As coletas foram realizadas no município de Viçosa, MG (20°45'S, 42°50'W), no período de floração de 1994 (março a maio).

Essa região é caracterizada, segundo a classificação de Köppen, por um clima subtropical moderado úmido (Cwa), com déficit hídrico no período de maio a setembro e um excedente nos meses de dezembro a março (GOLFARI, 1975). A precipitação média anual é de 1341 mm, com umidade relativa média do ar de 80%. A temperatura média do ar é de 19°C, sendo a média das máximas e das mínimas de 26,1°C e 14,0°C, respectivamente (CASTRO et al., 1983).

O solo predominante na região é do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico e a paisagem é típica da Zona

da Mata Mineira, de mares-de-morros, com pastagens estabelecidas em áreas de antigas plantações de café e numerosos fragmentos de matas secundárias, principalmente nos topos dos morros (RESENDE e REZENDE, 1983; CORRÊA, 1984; BARUQUI et al., 1985).

Foram escolhidas três manchas de plantas segundo os critérios de: (1) facilidade de acesso; (2) segurança para os experimentos; (3) coleta em diferentes ambientes, que poderia resultar em uma maior variabilidade de espécies de insetos que utilizam a flor de *Triumfetta semitriloba*. As áreas em que estavam localizadas as manchas foram medidas e identificadas as plantas com botões florais.

A primeira mancha (designada como mancha M1), com cerca de 200 m<sup>2</sup>, estava localizada em uma área de pasto abandonado situada em uma encosta dentro do Campus da Universidade Federal de Viçosa. Essa mancha era aproximadamente retangular e a população estudada apresentava 85 indivíduos de *Triumfetta semitriloba* em floração. Além disso, apresentava várias outras espécies invasoras, como *Cassia* sp., *Sida* spp., *Baccharis dracunculifolia* DC, *Eupatorium* sp., *Vernonia* sp. e *Lantana camara* L.

A segunda mancha (M2), com cerca de 100 m<sup>2</sup>, estava igualmente localizada em uma área de pasto abandonado situada próximo ao Aeroporto da Universidade Federal de Viçosa. A população desse local compreendia 30 indivíduos de *Triumfetta semitriloba* em floração, distribuídos ao longo da margem de um córrego. Outras espécies invasoras

também ocorriam nessa área, como *Elephantopus mollis*, *Eupatorium sp.*, *Lantana camara*, *Asclepias curassavica L.*, *Baccharis dracunculifolia*, *Vernonia sp.* e *Sida spp.*

A terceira mancha (M3) era constituída por 25 indivíduos em floração, localizados ao longo da trilha principal, que corta praticamente toda a extensão de uma área de floresta secundária pertencente à Universidade Federal de Viçosa (Centro de Estudos de Florestas Naturais). Várias outras espécies invasoras ocorriam ao longo dessa trilha, como *Baccharis dracunculifolia*, *Triumfetta bartramia* (3 indivíduos), *Sida spp.*, *Solanum spp.*, *Eupatorium sp.* e *Rubus sp.*

Os indivíduos das três populações de plantas foram marcados e numerados para posterior sorteio.

## 2.2. Biologia Floral de *Triumfetta semitriloba*

Logo após a marcação dos indivíduos das três populações, foram coletadas 20 flores em pré-antese, aleatoriamente, para medição dos constituintes florais e caracterização morfológica.

A determinação do padrão temporal de floração foi feita pelo acompanhamento da abertura das flores ao longo do dia. Em cada mês de floração (março, abril e maio) e em cada uma das áreas (M1, M2 e M3), eram sorteados cinco indivíduos da planta. Com periodicidade de 30 minutos, eram contadas todas as flores abertas em cada indivíduo, a

partir das 13:30 h, quando se iniciava a abertura das flores, até o fechamento completo de todas elas.

Foi utilizada a análise de variância (ANOVA, SOKAL e ROLF, 1981) para verificação do efeito da mancha, mês de floração e horário no número de flores abertas. A homocedasticidade (homogeneidade de variâncias) foi testada pelo método de Bartlett (ZAR, 1974), procedendo à transformação da variável, quando necessário, segundo sugestões de ZAR (1974).

Para os fatores com efeito significativo, foi utilizado o teste *a posteriori* de Tukey (ZAR, 1974), para verificação da diferença entre médias.

Em virtude da pequena produção de néctar pelas flores, não foi possível a sua coleta, impossibilitando qualquer análise sobre o padrão de secreção.

Observações foram iniciadas às 13:30 h, quando as flores

### 2.3. Os Visitantes Florais

Durante o período de floração de 1993, foram feitas observações prévias, em que foram coletados os insetos encontrados nas flores de *Triumfetta semitriloba*. Isso possibilitou, além da identificação dos visitantes florais, a montagem de uma coleção de referência, que permitiu o reconhecimento dessas espécies durante as observações de comportamento de forrageamento realizadas no período de floração de 1994.

As espécies de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) foram identificadas pelo Prof. João Maria F. de Camargo. As

outras espécies da ordem Hymenoptera foram identificadas por A.S. Menke (Vespidae e Chrysididae) e D.R. Smith (Formicidae), pesquisadores do Laboratório de Sistemática Entomológica do USDA (United States Department of Agriculture). Os insetos da ordem Coleoptera foram identificados por J.M. Kingsolver (Bruchidae) e R.E. White (Chrysomelidae) e as espécies de Diptera por A.L. Norrbom, também do USDA. As espécies da ordem Hemiptera e Lepidoptera foram identificadas pelo Prof. Paulo S. Fiúza.

Para a caracterização do padrão temporal de visitas às flores, foram sorteados cinco indivíduos da planta em cada mês de floração e em cada mancha. Em cada um desses indivíduos foi sorteado um ramo, no qual foram feitas as observações de visitas das abelhas, em intervalos de 30 minutos, permanecendo 5 minutos em cada ramo. As observações foram iniciadas às 13:30 h, quando as flores começavam a abrir e terminavam quando todas as flores estavam fechadas ou quando não havia mais atividade de abelhas na área.

Utilizando as observações das visitas aos ramos floridos pelos insetos, foi possível obter a frequência de visitas aos ramos floridos em cada horário da antese (número total de visitas no horário/número total de ramos observados, que foi constante e igual a cinco) e a distribuição das frequências de visitas ao longo do horário de antese e nos meses de floração, para cada espécie.

A diferença na distribuição de visitas, ao longo do horário de antese, entre as manchas e os meses de floração

foi testada pelo método de Kolmogorov-Smirnov (teste para duas amostras; SIEGEL, 1975). A uniformidade da distribuição de frequência de visitas ao longo do horário de antese também foi testada pelo método de Kolmogorov-Smirnov (teste para uma amostra; ZAR, 1974).

A identificação dos principais polinizadores foi feita a partir da observação do comportamento dos visitantes florais na utilização do recurso, da análise de frequência de visitas dos polinizadores e do número de indivíduos registrados, de acordo com os seguintes procedimentos: (1) discriminação dos polinizadores, pilhadores (espécies que coletam pólen e néctar sem que haja polinização) e herbívoros (comedores de constituintes florais); (2) somente para as espécies polinizadoras foram comparados os dados de número de indivíduos registrados e frequência de visitas. Foram eliminados os polinizadores eventuais, que são as espécies menos abundantes e que visitam as flores esporadicamente. Finalmente, foi utilizado o critério de perfeita identificação no campo.

Para verificar se os principais polinizadores utilizavam outras espécies de planta, durante o período de floração de *Triumfetta semitriloba*, foram coletados alguns indivíduos de cada espécie para a triagem da carga de pólen e determinação da porcentagem de pólen de *Triumfetta semitriloba* na carga de pólen carregada. Estes indivíduos foram coletados nas observações de comportamento de forrageamento ou quando eram observados nas áreas de coleta, em outras ocasiões. A contagem dos grãos de pólen

foi realizada com o auxílio de uma lâmina de Sedwick, sob microscópio estereoscópico. Essas coletas foram feitas durante as observações de comportamento de forrageamento dos indivíduos de cada espécie.

#### 2.4. Comportamento de Forrageamento dos Principais Polinizadores

Antes dos períodos de observações de visitas às flores de cada ramo sorteado (metodologia descrita no item anterior), foi contado o número de flores abertas no ramo. As variáveis obtidas nessas observações (mancha, mês de floração, horário de visita, número de flores abertas no momento da visita, e número de visitas anteriores ao mesmo ramo), foram analisadas para a verificação da influência das mesmas na visita às flores, para as espécies polinizadoras mais importantes.

O efeito da mancha ( $m$ ) e do mês de floração ( $mf$ ) na visita aos ramos ( $vr$ ), para as espécies que ocorreram em mais de uma área e mês de floração, foi analisado pelo modelo log-linear (SOKAL e ROLF; 1981), segundo o modelo:

$$vr + m + mf + vr * m + vr * mf + m * mf + vr * m * mf$$

Analogamente, foi analisado o efeito do horário de visita ( $hv$ ), número de flores abertas no momento da visita ( $nfa$ ) e número de visitas anteriores ao mesmo ramo ( $nva$ ) na visita aos ramos ( $vr$ ), pelo modelo:

$vr + hv + nfa + nva + vr * hv + vr * nfa + vr * nva + hv * nfa + hv * nva + nfa$   
 $* nva + vr * hv * nfa + vr * hv * nva + vr * nfa * nva + hv * nfa * nva + vr * hv * nfa * nva$

Foram feitas observações de comportamento de forrageamento dos principais polinizadores, ao longo de todos os meses de floração. O método de amostragem foi do tipo "focal" (MARTIN e BATESON, 1986), onde indivíduos de cada espécie foram acompanhados até que saíssem do campo de visão, ou por 3 minutos. Durante o acompanhamento desses indivíduos, foram registradas, com o auxílio de um gravador, todas as atividades realizadas e outras observações pertinentes, como: espécie(s) de planta(s) visitada(s) (além de *Triumfetta semitriloba*); atividade(s) realizada(s) e tempo gasto em cada atividade; próxima atividade após saída de cada flor visitada (visita a outra flor no mesmo ramo, visita a outra flor na mesma planta, partida para outra planta); ângulo de partida da flor em relação à chegada; distância da próxima planta visitada (quando ocorria saída para uma outra planta).

As atividades das abelhas foram classificadas e caracterizadas em: "procura", que correspondeu à movimentação intra e interplanta, sem que houvesse contato da abelha com a flor; "coleta de pólen", movimentação da abelha na flor onde houvesse a coleta de pólen; "coleta de néctar", projeção da língua na região dos nectários ou posicionamento da cabeça (no caso de abelhas pequenas)

nessa região; "outras", que correspondeu às atividades como limpeza do corpo e pouso sobre a vegetação.

Foi analisada a variação interindividual e o efeito do horário e do mês de floração no tempo gasto com cada atividade, pela análise de variância (ANOVA; SOKAL e ROLF, 1981). Quando o efeito das variáveis horário e mês de floração eram significativos, foi utilizado o teste *a posteriori* de Tukey (ZAR, 1974).

Para caracterização do padrão de movimentação dos polinizadores, foi obtida a distribuição de frequência dos ângulos de partida das flores, em relação à chegada, para cada espécie. A distribuição foi analisada pelo teste de Kolmogorov-Smirnov para uma amostra (ZAR, 1974), e comparados os meses de floração pelo teste de Kolmogorov-Smirnov para duas amostras (SIEGEL, 1975). Foi analisada, ainda, a relação entre o ângulo de partida da flor e a decisão de partida ou permanência na planta, utilizando uma Tabela de Contingência, com teste de Qui-quadrado para dependência entre linhas e colunas (ZAR, 1974). Foi obtida a distribuição de frequência das distâncias percorridas interplantas, para cada espécie, que foi analisada pelo teste de Kolmogorov-Smirnov para uma amostra (ZAR, 1974).

Para analisar a influência do número de flores visitadas na planta, tempo gasto na última flor visitada em uma planta, atividade realizada nessa última flor, tempo gasto na penúltima flor visitada e tempo total gasto na planta na decisão de partida da planta, foi obtida a probabilidade da abelha sair e permanecer em uma

determinada planta, para cada combinação de eventos, utilizando Tabelas de Contingência (ZAR, 1974).

Foram separados dois grupos de eventos: (1) número de flores visitadas na planta (*nfv*), tempo gasto na última flor visitada na planta (*tuf*) e atividade realizada nessa última flor (*auf*), em relação à partida ou permanência na planta (*pt*); (2) tempo gasto na última flor visitada (*tuf*), tempo gasto na penúltima flor visitada (*tpf*) e tempo total gasto na planta (*ttp*), em relação à partida ou permanência na planta (*pt*). Posteriormente, foi utilizado o modelo log-linear (SOKAL e ROLF, 1981), para cada grupo de evento.

O primeiro modelo utilizado foi:

$$pt + nfv + tuf + auf + pt * nfv + pt * tuf + pt * auf + nfv * tuf + nfv * auf + tuf * auf + pt * nfv * tuf + pt * nfv * auf + pt * tuf * auf + nfv * tuf * auf + pt * nfv * tuf * auf$$

O segundo modelo utilizado foi:

$$pt + tuf + tpf + ttp + pt * tuf + pt * tpf + pt * ttp + tuf * tpf + tuf * ttp + tpf * ttp + pt * tuf * tpf + pt * tuf * ttp + pt * tpf * ttp + tuf * tpf * ttp$$

Na mancha M3, iniciada em nota, além do fechamento completo das flores ter ocorrido mais cedo, em torno de 13:00 h (Figura 2); o processo de abertura também se iniciava mais cedo, entre 13:00 e 13:30 h (Figura 3).

O número de flores abertas também variou com a mancha, o mês de floração e o horário (Quadro 1). Porém, não houve diferenças entre as plantas na mancha M2 apresentaram maior número médio de flores abertas, nas 33 manchas M1 e M3 não diferiram (Quadro 2, Figura 2).

### 3. RESULTADOS

Como o efeito do mês de floração no número de flores abertas foi diferente entre as manchas (Quadro 1), estas foram analisadas separadamente (Quadro 3). Em M1, não houve efeito de mês de floração, apenas de horário. Já em

#### 3.1. Biologia Floral de *Triumfetta semitriloba*

A Figura 1 mostra o aspecto geral da flor de *Triumfetta semitriloba*. A simetria é actinomorfa e as sépalas, pétalas e estames são livres. As flores, embora pequenas, são bastante conspícuas, em virtude da coloração amarela das peças florais, com exceção das sépalas e ovário, que são verdes. O ovário é trilocular com dois óvulos por lóculo e o estigma é trifido. Embora haja a presença de cinco nectários na base do ovário, a quantidade de néctar secretado é muito pequena, impossibilitando sua coleta.

As primeiras flores abriam às 13:30 h e as últimas entre 16:00 e 16:30 h, quando as primeiras flores que se abriram começavam a se fechar. O fechamento completo de todas as flores ocorreu em horários diferentes, de acordo com a mancha e com o mês de floração (Figuras 2, 3, 4 e 5).

Na mancha M3, localizada em mata, além do fechamento completo das flores ter ocorrido mais cedo, em torno de 18:00 h (Figura 2), o processo de abertura também se iniciava mais cedo, entre 13:00 e 13:30 h (Figura 5).

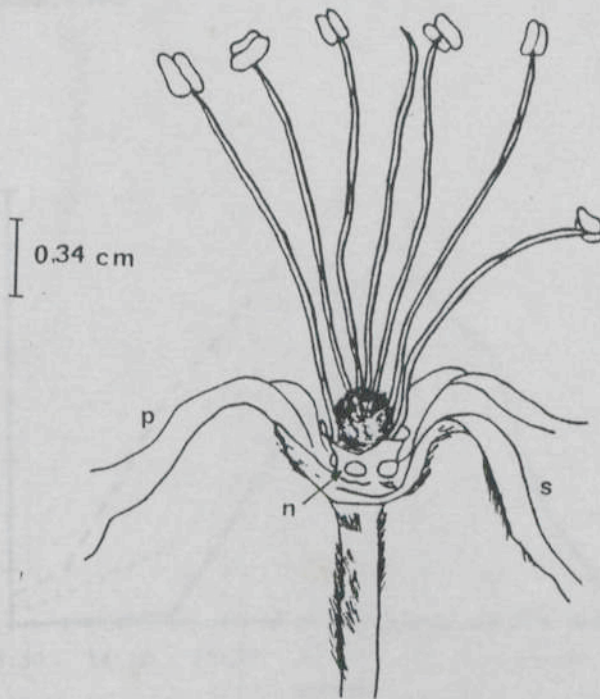
O número de flores abertas também variou com a mancha, o mês de floração e o horário (Quadro 1). Reunindo todos os meses de floração, as plantas na mancha M2 apresentaram maior número médio de flores abertas, mas as manchas M1 e M3 não diferiram (Quadro 2, Figura 2).

Como o efeito do mês de floração no número de flores abertas foi diferente entre as manchas (Quadro 1), estas foram analisadas separadamente (Quadro 3). Em M1, não houve efeito de mês de floração, somente de horário. Já em M2 e M3, houve efeito de mês de floração e de horário de observação, sendo que todos os meses foram diferentes entre si (Quadro 4). Em M2, as plantas apresentaram maior número médio de flores abertas no mês de abril (período intermediário da floração), e em M3, o maior número médio de flores abertas ocorreu no início da floração, no mês de março. Além disso, a variância do número de flores abertas por planta foi bastante alta, cujo valor foi quase sempre maior, ou muito próximo, do valor da média, para todas as manchas (Quadro 4).

Figura 1. Aspecto Geral e Corte Longitudinal de Flor de *Trifolium repens* L. (a) Aspecto Geral; (b) Corte Longitudinal. (c) Corte Longitudinal da Parte dos Estames; (d) Corte Longitudinal da Parte do Ovírio (e).



(a)



(b)

FIGURA 1. Aspecto Geral e Corte Longitudinal da Flor de *Triumfetta semitriloba*. (a) Aspecto Geral; (b) Corte Longitudinal, Onde Foram Retirados Parte dos Estames, Pétalas (p) e Sépalas (s), Mostrando Detalhe dos Nectários na Base do Ovário (n).

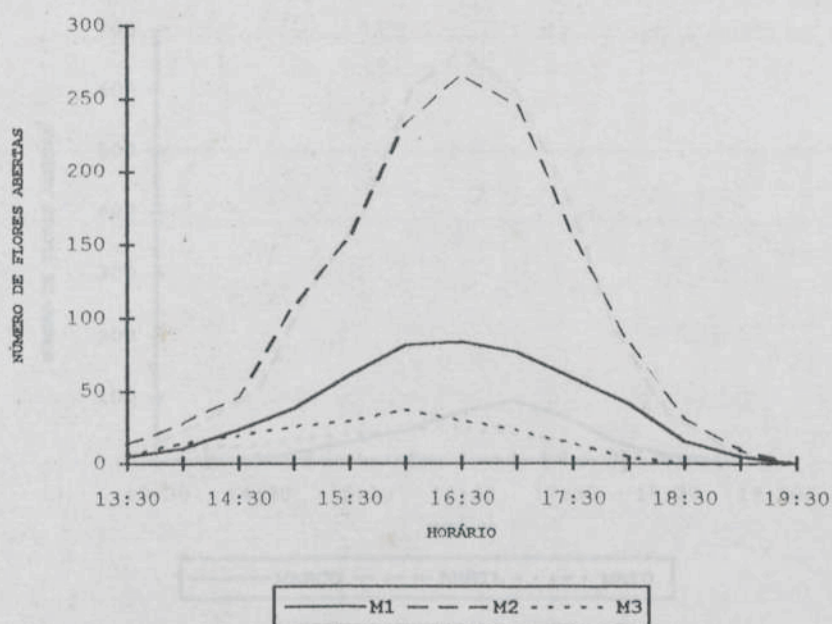


FIGURA 2. Variação do Número Total de Flores Abertas de *T. semitriloba* ao Longo do Horário de Antese, em Cada Mancha, Reunindo os Meses de Floração, em Viçosa, MG.

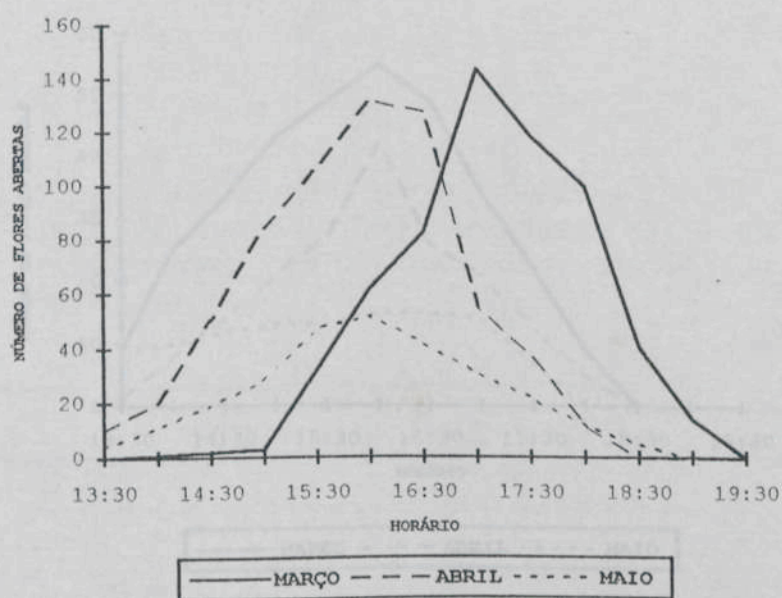


FIGURA 3. Variação do Número Total de Flores Abertas de *T. semitriloba* ao Longo do Horário de Antese, da Mancha M1, em Cada Mês de Floração, em Viçosa, MG.

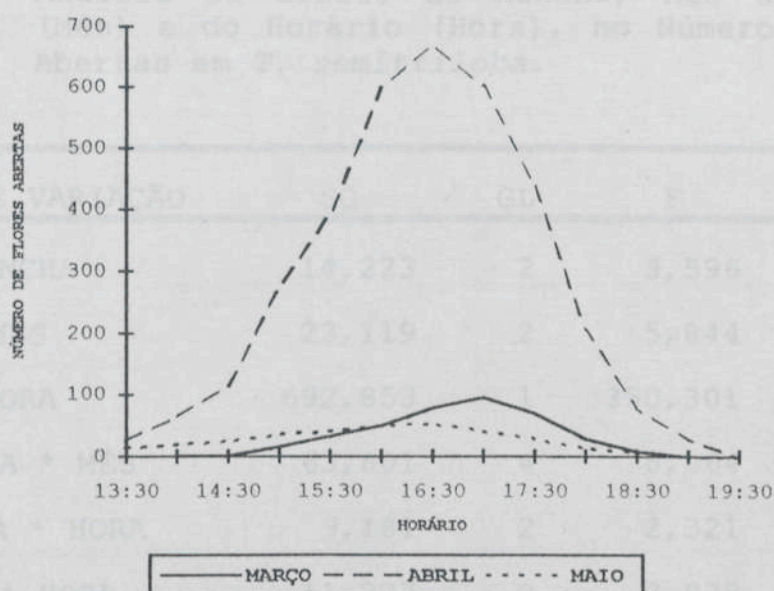


FIGURA 4. Variação do Número Total de Flores Abertas de *T. semitriloba* ao Longo do Horário de Antese, na Mancha M2, em Cada Mês de Floração, em Viçosa, MG.

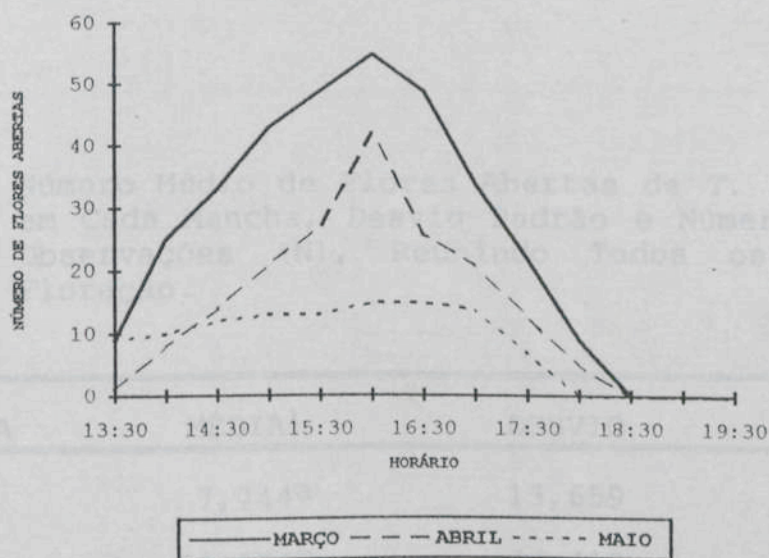


FIGURA 5. Variação do Número Total de Flores Abertas de *T. semitriloba* ao Longo do Horário de Antese, na Mancha M3, em Cada Mês de Floração, em Viçosa, MG.

QUADRO 1. Análise do Efeito de Mancha, Mês de Floração (Mês) e do Horário (Hora), no Número de Flores Abertas em *T. semitriloba*.

FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MANCHA	14,223	2	3,596	0,028
MÊS	23,119	2	5,844	0,003
HORA	692,853	1	350,301	< 0,001
MANCHA * MÊS	63,801	4	8,064	< 0,001
MANCHA * HORA	9,181	2	2,321	0,099
MÊS * HORA	11,227	2	2,838	0,059
MANCHA * MÊS *	20,497	4	2,591	0,036
HORA	6,960	2	6,742	< 0,001
ERRO	1123,435	568	205,025	< 0,001

QUADRO 2. Número Médio de Flores Abertas de *T. semitriloba* em Cada Mancha, Desvio Padrão e Número Total de Observações (N), Reunindo Todos os Meses de Floração.

MANCHA	MÉDIA <sup>1</sup>	DESVIO	N
M1	7,744 <sup>a</sup>	13,659	195
M2	21,574 <sup>b</sup>	44,412	195
M3	3,149 <sup>a</sup>	4,879	195

1. As médias seguidas de pelo menos uma mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey, para  $p > 0,05$ .

QUADRO 3. Análise do Efeito do Mês de Floração (Mês) e do Horário (Hora) no Número de Flores Abertas de *T. semitriloba*, em Cada Mancha.

MANCHA - M1				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	0,181	2	0,418	0,659
HORA	42,266	1	195,021	< 0,001
ERRO	41,611	192		

MANCHA - M2				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	6,960	2	26,742	< 0,001
HORA	26,681	1	205,024	< 0,001
ERRO	24,986	192		

MANCHA - M3				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	3,029	2	13,479	< 0,001
HORA	68,068	1	605,844	< 0,001
ERRO	21,572	192		

QUADRO 4. Número Médio de Flores Abertas de *T. semitriloba* por Mês e Desvio Padrão, Para Cada Mancha.

MÊS	MANCHA - M1		MANCHA - M2		MANCHA - M3		N <sup>2</sup>
	MÉDIA <sup>1</sup>	DESVIO	MÉDIA <sup>1</sup>	DESVIO	MÉDIA <sup>1</sup>	DESVIO	
MARÇO	9,262 <sup>a</sup>	14,574	5,892 <sup>b</sup>	14,533	5,046 <sup>e</sup>	5,100	65
ABRIL	9,769 <sup>a</sup>	17,609	53,769 <sup>c</sup>	64,553	2,738 <sup>f</sup>	6,140	65
MAIO	4,200 <sup>a</sup>	4,874	5,062 <sup>d</sup>	4,603	1,662 <sup>g</sup>	1,544	65

1. As médias seguidas de pelo menos uma mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey,  $p > 0,05$ .
2. O número total de observações em cada mês (N) foi igual em todas as manchas.

### 3.2. Os Visitantes Florais

O Quadro 5 traz a relação das espécies de insetos, as manchas em que foram encontrados e o número de indivíduos observados. Além dessas espécies de insetos, foram observadas algumas visitas (cinco) por beija-flor (Tiranidae).

QUADRO 5. Visitantes Florais de *T. semitriloba*, Manchas em que Foram Observados, Recurso Coletado (REC - H, Herbívoro Floral; N, Néctar; P, Pólen.) E Número Total de Indivíduos Registrados (N), em Viçosa, MG.

ESPÉCIE	MANCHA	REC	N <sup>1</sup>
<b>HYMENOPTERA APOIDEA</b>			
<b>ANTHOPHORIDAE</b>			
<i>Ceratinula</i> sp.1	M3	P - N	ind.
<i>Ceratinula</i> sp.2	M3	P - N	ind.
<i>Ceratinula trimaculata</i> (Moure, não publicado)	M3	P - N	35
<i>Melissodes sexcincta</i> (Lepeletier, 1841)	M1 E M2	P - N	77
<i>Paratetrapedia (Lophopedia)</i> sp.	M1	N	1
<i>Paratetrapedia (Paratetrapedia)</i> sp.	M3	N	1
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta</i> (Moure & Camargo, 1988)	M2	N	4
<b>APIDAE</b>			
<i>Apis mellifera</i>	M1 E M2	N - P	31
<i>Plebeia droryana</i> (Friese, 1900)	M2	P	20
<i>Plebeia cf. nicriceps</i> (Friese, 1901)	M3	P	35
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)	M1	N	1
<b>COLLETIDAE</b>			
<i>Ptiloglossa cf. pretiosa</i> (Friese, 1898)	M2	N	3
<i>Ptiloglossa</i> sp.	M1	N	3
<b>HALICTIDAE</b>			
<i>Augoclorella michaelis</i> (Vachal, 1911)	M3	N - P	28
<i>Augocloropsis aurifluens</i> (Vachal, 1903)	M2	P	1
<i>Augocloropsis cf. argentina</i> (Friese, 1908)	M1	N	1
<i>Augocloropsis cf. cleopatra</i> (Schrottky, 1902)	M2	N	1
<i>Augocloropsis cupreola</i> (Ckll, 1900)	M1 E M2	P - N	40
<i>Augocloropsis electra</i> (Smith, 1853)	M2	N	1
<i>Augocloropsis esox</i> (Vachal, 1911)	M1	N	1
<i>Augocloropsis foxiana</i> (Ckll., 1900)	M1	N	1
<i>Augocloropsis</i> sp.	M2	N	1
<i>Dialictus (Chloralictus)</i> sp.	M1 E M2	N - P	25
<b>MEGACHILIDAE</b>			
<i>Cressomiella (Austromegachile) sussurans</i> (Haliday, 1836)	M2	P - N	ind.
<i>Cressomiella (Austromegachile) aff. sussurans</i>	M1 E M2	P - N	ind.
<i>Cressomiella (Austromegachile) sp.</i>	M1	P - N	ind.
<i>Cressomiella (Ptilosaurus) bertonii</i> (Schrottky, 1908)	M1	N	1
<i>Hypanthidium rubiventris</i> (Moure)	M1	P - N	6
<i>Megachile (Dactylomegachile) tuberculifera</i> (Schrottky, 1913)	M1	N	1
<i>Pseudocentron (Leptorachis) cf. aetheria</i> (Mitchell, 1930)	M1	P	1
<i>Pseudocentron (Leptorachis) paulistana</i> (Schrottky, 1902)	M1 E M2	P - N	56

Continua...

## QUADRO 5, Cont.

ESPÉCIE	MANCHA	REC	N <sup>1</sup>
<b>HYMENOPTERA - OUTROS</b>			
<b>FORMICIDAE</b>			
<i>Crematogaster</i> sp.	M1	N	15
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (F.)	M1	N	ind.
<i>Zacryptocerus pusillus</i> (Klug)	M1 E M2	N	ind.
<b>Chalcididae</b>			
<i>Chalcididae</i> sp1	M2	N	1
<b>Chrysididae</b>			
<i>Hedychrum</i> sp.	M1	N	1
<b>Vespidae</b>			
<i>Mischocyttarus</i> sp.	M2	N	13
<i>Polybia ignobilis</i> (Haliday)	M1	N	6
<i>Polybia scutellaris</i> (White)	M1	N	4
<i>Polybia</i> sp.	M1	N	2
<i>Proctonectarina sylveirae</i> (Saussure)	M2	N	7
<b>COLEOPTERA</b>			
<b>Bruchidae</b>			
<i>Acanthocelides</i> sp.	M1 E M2	N - H	ind.
<b>Chrysomelidae</b>			
<i>Diabrotica speciosa</i> (Germar)	M1	N - H	2
<i>Lexiphanes</i> sp1.	M1	N - H	1
<i>Lexiphanes</i> sp2.	M1	N - H	1
<i>Nodonata</i> sp.	M2	N - H	1
<i>Pseudodiabrotica</i> sp1	M3	P - H	ind.
<i>Pseudodiabrotica</i> sp2	M3	P - H	ind.
<i>Sphaeropsis</i> sp.	M2	N - H	1
<b>DIPTERA</b>			
<b>Otitidae</b>			
<i>Euxesta</i> sp.	M1	N	4
<b>Tephritidae</b>			
<i>Dictyotrypeta</i> sp.	M2	N	9
<i>Tephritidae</i> sp1	M1 E M2	N	4
<i>Tephritidae</i> sp2	M2	N	7

Continua...

## QUADRO 5, Cont.

ESPÉCIE	MANCHA	REC	N <sup>1</sup>
<b>HEMIPTERA</b>			
<b>Miridae</b>			
<i>Horciasinus segnoreli</i>	M3	N	23
<b>Neididae</b>			
<i>Jalysus sp.</i>	M3	N	11
<b>Pentatomidae</b>			
<i>Mormidea sp.</i>	M3	N	1
<b>Phyrrhocoridae</b>			
<i>Dysdelcus sp.</i>	M3	N	17
<i>Hypselerotus fulvus</i>	M3	N	26
<b>Scuteleridae</b>			
Scuteleridae spl	M3	N	1
<b>Tingidae</b>			
Tingidae spl	M1 E M2	N	7
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>Hesperidae</b>			
<i>Urbanus sp.</i>	M1	N	1
Hesperidae spl	M2	N	3
<b>Papilionidae</b>			
<i>Papilio andrasiades</i> (Esper, 1788)	M2	N	1

1. ind. (indeterminado), indica que não foi possível determinar o número de indivíduos, devido a grande abundância desses nas flores, ou, no caso das espécies do gênero *Cressomiella* e de *Ceratinula spl* e *Ceratinula sp2*, não há como distinguir o registro de cada uma delas, uma vez que não podem ser discriminadas em campo.

Abelhas da família Halictidae foram as mais abundantes nas flores de *Triumfetta semitriloba* (N=10), seguidas pelas abelhas das famílias Megachilidae (N=8) e Anthophoridae (N=7). As famílias Apidae e Colletidae foram pouco representadas, com quatro e duas espécies, respectivamente.

O maior número de espécies de abelhas ocorreu na mancha M1 (N=17), seguida de M2 (N=14) e por último M3 (N=6). Em M1, a maioria das espécies pertenciam à família Megachilidae (N=7), seguida pela família Halictidae (N=5). As famílias Apidae e Anthophoridae foram representadas por somente duas espécies cada uma e Colletidae por uma. Já em M2, a maioria das espécies pertenciam à família Halictidae (N=6). A família Megachilidae foi representada por três espécies, Anthophoridae e Apidae por duas espécies e Colletidae por uma. Na mancha M3 não ocorreram espécies da família Megachilidae e Colletidae. O maior número de espécies foi da família Anthophoridae (N=4), e as famílias Halictidae e Apidae foram representadas por somente uma espécie cada uma.

Da família Halictidae, a espécie *Augocloropsis cupreola* (Ckll, 1900) se destacou nas manchas localizadas em pasto (M1 e M2), presente durante todo o período de floração. Essa espécie utilizava, igualmente, pólen e néctar nas flores de *Triumfetta semitriloba*. Os grãos de pólen eram retirados com as pernas anteriores e depositados na região do fêmur das pernas posteriores. Na coleta de néctar, essa abelha afastava o conjunto de estames com as

pernas anteriores, mantendo-os presos, alcançando assim a região dos nectários. Esse comportamento fazia com que o estigma tocasse a região do seu corpo impregnada de pólen.

Essa espécie tinha atividade desde a abertura das flores, às 13:30 h, até aproximadamente 18:00 h. A distribuição de frequência de visitas não diferiu entre as manchas e entre os meses de floração ( $p < 0,10$  para todos os pares). As visitas não foram distribuídas uniformemente ao longo do horário de antese, tanto para M1 e M2 juntas ( $N=270$ , máxima diferença=0,937,  $p < 0,001$ ), quanto para M1 e M2 separadas (M1:  $N=135$ , máxima diferença=0,911,  $p < 0,001$ ; M2:  $N=135$ , máxima diferença=0,963,  $p < 0,001$ ). As visitas se concentraram, principalmente, entre 14:30 e 17:30 h (Quadro 6). Houve, ainda, uma tendência a concentrar o período de atividade até às 16:00 h, no mês de maio. Embora não tenha sido observada em visita aos ramos no mês de março, na mancha M2, foram observados indivíduos forrageando normalmente na área.

*Dialictus (Chloralictus)* sp. coletou, com maior frequência, o néctar e o pólen esporadicamente. O pólen, quando presente, estava depositado no fêmur das pernas posteriores. Entretanto, o corpo dessa abelha raramente tocava o estigma, dado seu pequeno tamanho e seu comportamento de coletar néctar aproximando somente a região da cabeça na base do ovário, sem ter contato com o estigma. Essa espécie esteve presente nos dois primeiros meses de floração (março e abril) e em ambas as áreas de pasto (M1 e M2), mas as visitas foram pouco frequentes e

sua abundância baixa, tendo sido detectada visitas ao ramos floridos somente em M2.

Na mata (M3), *Augoclorella michaelis* (Vachal, 1911) foi uma das principais polinizadoras, embora só tenha ocorrido no primeiro mês de floração (março). Essa espécie foi observada coletando somente néctar, porém, vários indivíduos apresentaram pólen na região do fêmur das pernas posteriores. O comportamento de coleta de néctar era semelhante ao comportamento de *Augocloropsis cupreola*, o que a tornava uma importante polinizadora. As visitas não foram uniformes ao longo do horário de antese (N=40, máxima diferença=0,750,  $p < 0,001$ ). O período de atividade começava em torno das 14:00 h e terminava às 17:00 h (Quadro 6). Todas as outras espécies dessa família só foram observadas uma única vez.

Na família Megachilidae, destacou-se a espécie *Pseudocentron paulistana* (Schrottky, 1902), que esteve presente durante todos os meses de floração, nas manchas M1 e M2. Essa espécie utilizava o pólen com maior frequência e, eventualmente, néctar. Os grãos de pólen eram coletados com as pernas anteriores e depositados na escopa situada no abdome, em movimentos bastante rápidos. Durante esses movimentos, o estigma da flor ficava em contato com o corpo da abelha. A coleta de néctar ocorria, geralmente, intercalada às coletas de pólen, sendo raro a abelha visitar uma flor apenas para coletar néctar. Na coleta de néctar, a abelha mantinha os estames presos às pernas e alcançava a região do nectário com a língua.

A distribuição de frequência de visitas às flores por essa abelha não diferiu entre as manchas e os meses de floração ( $p > 0,10$ , para todos os pares). As visitas não se distribuíram uniformemente ao longo do horário de antese, para as duas manchas reunidas ( $N=240$ , máxima diferença=0,946,  $p < 0,001$ ) ou separadas (M1:  $N=120$ , máxima diferença=0,933,  $p < 0,001$ ; M2:  $N=90$ , máxima diferença=0,944,  $p < 0,001$ ). As visitas se concentraram entre 14:30 e 17:00 h (Quadro 6), mas no mês de maio houve uma tendência a diminuir o período de atividade. Embora as observações de visitas à ramos floridos tenham detectado uma baixa frequência de visita, principalmente na mancha M2, essa abelha foi uma das mais abundantes em ambas as áreas de pasto.

As espécies do gênero *Cressomiella* foram confundidas durante as observações. Em M1, ocorreram as espécies *Cressomiella aff. sussurans* e *Cressomiella sp.*, e em M2, ocorreram as espécies *Cressomiella sussurans* (Haliday, 1836) e *Cressomiella aff. sussurans*, o que impossibilitou a análise de cada espécie separadamente. Contudo, foram observadas durante todo o período de coleta e, juntas, apresentaram frequência de visita semelhante à *P. paulistana* (Quadro 6). O comportamento de coleta de pólen e néctar, dessas três espécies, foi semelhante ao de *Pseudocentron paulistana*.

*Anthoph. Hypanthidium rubiventris* (Moure) foi observada somente em um dia, no primeiro mês de floração (março), em que os indivíduos se concentram em três indivíduos de

*Triumfetta semitriloba*, coletando pólen entre 13:30 e 15:30 h. *Cressomiella bertonii*, *Megachile tuberculifera* e *Pseudocentron cf. aetheria* só foram observadas uma vez. Não foi encontrada nenhuma espécie dessa família na área de mata.

*Melissodes sexcincta* (Lepeletier, 1841), da família Anthophoridae, foi a abelha mais freqüente e abundante nas flores de *Triumfetta semitriloba*, tanto em M1, quanto M2. Utilizou o pólen com maior freqüência e, secundariamente, néctar. O comportamento de coleta de néctar e pólen era bastante semelhante ao de *Pseudocentron paulistana*. Entretanto, o pólen era estocado na corbícula situada na tíbia das pernas posteriores.

As manchas e os meses de floração não diferiram quanto à distribuição de freqüência de visitas às flores, por *M. sexcincta* ( $p < 0,10$  para todos os pares). As visitas não foram distribuídas uniformemente ao longo do horário de antese, quando as manchas são reunidas ( $N=348$ , máxima diferença=0,914,  $p < 0,001$ ) ou quando são analisadas separadamente (M1:  $N=162$ , máxima diferença=0,889,  $p < 0,001$ ; M2:  $N=156$ , máxima diferença=0,925,  $p < 0,001$ ). As visitas se concentraram entre 14:30 e 18:00 h (Quadro 6), com tendência a concentrar as visitas até às 16:00 h no mês de maio.

Também na mancha M3, as abelhas da família Anthophoridae foram as mais freqüentes, principalmente *Ceratinula trimaculata* (Moure, não publicado). Essa espécie ocorreu em todos os meses de floração, sendo a visitante

mais freqüente nessa área, utilizando, igualmente, pólen e néctar nas flores de *Triumfetta semitriloba*. Embora fosse de tamanho corporal pequeno, como *Dialictus* sp., *Ceratinula trimaculata* coletava néctar se posicionando dentro da flor. Para a coleta de pólen, percorria as anteras coletando o pólen com as mandíbulas e passando os grãos para as pernas posteriores com o auxílio das pernas anteriores. Esse comportamento fazia com que o estigma tocasse em seu corpo impregnado com pólen.

A freqüência de visita às flores, por essa espécie, foi distribuída igualmente entre os meses de floração, ao longo do horário de antese ( $p > 0,10$ , para todos os pares). Essa distribuição não foi uniforme, havendo um pico de visita entre 14:30 e 15:00 h (Quadro 6,  $N=91$ , máxima diferença=0,901,  $p < 0,001$ ), com tendência a diminuir o período de atividade no mês de maio.

*Ceratinula* sp1 e *Ceratinula* sp2 ocorreram em abril e maio, porém, era impossível distinguir as duas espécies no campo. Juntas, apresentaram freqüência de visita e abundância comparáveis à *C. trimaculata* (Quadro 6). Ambas coletaram pólen e néctar e o comportamento de coleta foi semelhante ao de *C. trimaculata*.

*Xylocopa suspecta* (Moure & Camargo, 1988) foi observada somente três vezes, em M2, e ambas as espécies do gênero *Paratetrapedia* só foram observadas uma vez.

Na família Apidae, *Apis mellifera* foi freqüente em ambas as áreas de pasto, porém menos freqüente em M1 que em M2. Embora tenha sido observada coletando néctar com maior

freqüência, o exame da carga de pólen transportada na corbícula de 15 indivíduos mostrava que 87% dos grãos pertenciam a *Triumfetta semitriloba*. Essa espécie pode ser uma importante polinizadora à medida que ao coletar néctar, os estames são presos pelas pernas anteriores, dando acesso à região dos nectários, fazendo com que o estigma toque em seu corpo.

A distribuição de visitas por essa espécie não diferiu entre as manchas e meses de floração ( $p > 0,10$ , para todos os pares). As visitas não foram distribuídas uniformemente ao longo do horário de antese, reunindo ambas as áreas ( $N=348$ , máxima diferença=0,956,  $p < 0,001$ ), ou analisando-as separadamente (M1:  $N=162$ , máxima diferença=0,964,  $p < 0,001$ ; M2:  $N=156$ , máxima diferença=0,949,  $p < 0,001$ ). Houve uma forte tendência a visitar as flores de *Triumfetta semitriloba* entre 17:00 e 18:30 h, em M1 (Quadro 6, somente 1 visita às 14:30 h), e no período entre 15:00 e 17:00 h, em M2.

*Plebeia droryana* (Friese, 1900) ocorreu somente na mancha M2, nos meses de abril e maio, sendo bastante abundante e freqüente durante esse período. Essa espécie utilizava somente pólen, que era coletado com a mandíbula e estocado na corbícula das pernas posteriores com o auxílio das pernas anteriores. Durante a coleta, seu corpo entrava em contato com o estigma da flor. Seu comportamento de forrageamento foi diferente das outras abelhas, que eram solitárias, ou de *Apis mellifera* que, apesar de social, não forrageava em grupos. Grupos de até cinco indivíduos

fORAGEAVAM em uma mesma flor e vários desses grupos concentravam-se em algumas plantas dentro da área. Havia uma movimentação intraplanta, mas a movimentação interplanta era muito rara. *Ptiloglossa* sp.) não foram

Não houve diferença entre os meses de floração quanto à distribuição de freqüência de visitas ( $p < 0,10$ ), que não foram uniformes ao longo do horário de antese (Quadro 6,  $N=70$ , máxima diferença=0,929;  $p < 0,001$ ). Em abril, as visitas se concentraram entre 15:30 e 16:30 h, já em maio houve uma tendência a concentrar o horário de atividade mais cedo, havendo um pico no período entre 14:00 e 14:30 h.

*Plebeia* cf. *nicriceps* (Friesse, 1901) ocorreu somente na mancha M3, em todas os meses de floração, representando, juntamente com *Ceratinula trimaculata*, a espécie mais freqüente nessa área. Essa espécie também coletou somente pólen e forrageou em grupos de até seis indivíduos em uma mesma flor, com comportamento e distribuição dos grupos semelhantes à *P. droryana*. A distribuição de visitas ao longo do horário de antese não diferiu entre os meses de floração ( $p < 0,10$ ) e as visitas não foram uniformes ao longo do horário de antese ( $N=60$ , máxima diferença=0,904,  $p < 0,001$ ). O período de atividade se concentrou entre 14:00 e 16:00 h (Quadro 6), mas em maio houve uma tendência a forragear mais cedo, com pico entre 14:00 e 15:30 h.

A família Colletidae só foi representada por duas espécies, *Ptiloglossa* sp. e *Ptiloglossa* cf. *pretiosa*

(Friese, 1898), que ocorreram em M1 e M2, respectivamente. Os indivíduos observados de cada espécie foram identificados como machos coletando néctar. Os três indivíduos observados em M1 (*Ptiloglossa* sp.) não foram coletados, mas provavelmente não iriam pertencer a mesma espécie da mancha M2, uma vez que tinham atividade antes do período crepuscular, entre 16:00 e 16:30 h. Já a espécie observada em M2 (*Ptiloglossa* cf. *pretiosa*) tinha atividade no período crepuscular, após às 17:00 h.

QUADRO 6. Frequência de Visita de Abelhas aos Ramos Floridos de *T. semitriloba*, ao Longo do Horário de Antese, Somando os Meses de Floração e as Manchas (para as Espécies que Ocorreram em Mais de um Local e Mês de Floração).

ESPÉCIE	HORÁRIO DE ANTESE										
	14:00	14.30	15.00	15.30	16:00	16:30	17:00	17:30	18:00	18:30	
<i>Augocleropsis cupreola</i>	0,0	0,4	0,6	0,4	0,6	0,4	0,6	0,4	0,0	0,0	
<i>Augoclerella michaelis</i>	0,2	0,4	0,8	0,6	0,4	0,8	0,6	0,0	0,0	0,0	
<i>Pseudocentron paulistana</i>	0,4	0,4	0,2	0,6	0,6	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	
<i>Cressomiella</i> spp. <sup>1</sup>	0,0	0,4	0,0	1,2	0,4	0,8	0,2	0,2	0,0	0,2	
<i>Meiissodes sexincta</i>	0,0	0,6	1,2	0,6	1,0	1,0	0,4	0,6	0,4	0,0	
<i>Ceratinula trimaculata</i>	0,0	1,2	1,8	0,8	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
<i>Ceratinula spl e sp2</i>	0,4	0,2	1,4	1,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
<i>Apis mellifera</i>	0,0	0,2	0,2	0,2	0,4	0,6	0,6	0,6	0,2	0,2	
<i>Piebeia droryana</i>	0,4	0,4	0,0	0,6	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	
<i>Piebeia cf. nicriceps</i>	0,6	1,2	0,8	0,6	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	

1. As frequências de visitas correspondem à soma das visitas correspondem à soma das visitas das três espécies do gênero *Cressomiella*.

De acordo com o critério adotado para identificação das principais polinizadoras, as seguintes espécies de abelhas foram consideradas as mais importantes: (1) Família Halictidae: *Augocloropsis cupreola*, em M1 e M2, e *Augoclorella michaelis*, em M3; (2) Família Megachilidae: *Pseudocentron paulistana*, em M1 e M2; (3) Família Anthophoridae: *Melissodes sexcincta*, em M1 e M2, e *Ceratinula trimaculata*, em M3; (4) Família Apidae: *Plebeia droryana*, em M2, e *Plebeia cf. nicriceps*, em M3. Como foi utilizado o critério de perfeita identificação dessas espécies no campo, algumas espécies que podem ter um importante papel na polinização de *T. semitriloba* não foram consideradas. Por exemplo, as espécies do gênero *Cressomiella*, que apesar da grande frequência e abundância em M1 e M2, não podiam ser diferenciadas no campo, sendo portanto, impossível diferenciar o comportamento de cada uma delas. O mesmo ocorreu com as espécies *Ceratinula sp1* e *Ceratinula sp2* em M3.

Todas as espécies escolhidas apresentaram constância floral em relação a *T. semitriloba*, durante o período de floração de 1994 (Quadro 7). Embora *A. michaelis* tenha sido observada coletando somente néctar, 81% dos grãos de pólen presentes em seu corpo pertenciam à *T. semitriloba*.

QUADRO 7. Porcentagem de Pólen de *T. semitriloba* na Carga de Pólen Carregado Pelas Abelhas e Número de Indivíduos dos Quais Foram Analisadas a Carga de Pólen (Entre Parênteses).

ESPÉCIE	M1	M2	M3
<i>Augoclorella michaelis</i>	-	-	81% (10)
<i>Augocloropsis cupreola</i>	100% (15)	100% (10)	-
<i>Ceratinula trimaculata</i>	-	-	100% (15)
<i>Melissodes sexcincta</i>	100% (15)	100% (15)	-
<i>Plebeia cf. nicriceps</i>	-	-	100% (15)
<i>Plebeia droryana</i>	-	100% (15)	-
<i>Pseudocentron paulistana</i>	100% (10)	100% (10)	-

Além das espécies de abelhas, ocorreram várias outras espécies da ordem Hymenoptera e de outras ordens.

Ainda dentro da ordem Hymenoptera, espécies da família Vespidae também foram bastante freqüentes nas flores de *T. semitriloba*. *Mischocyttarus* sp. foi, particularmente, a mais freqüente em ambas as manchas de pasto (M1 e M2). Entretanto, a postura corporal durante a retirada do néctar, em todas as espécies dessa família, não possibilita a deposição de pólen no corpo, assim, nenhuma das espécies observadas é polinizadora.

Os parasitóides das famílias Chalcididae e Chrysididae (*Hedychrum* sp.) só foram observados coletando néctar uma única vez.

*Crematogaster* sp. (Formicidae) foi bastante comum nas flores de *T. semitriloba*. Esta formiga perfura o perianto de botões florais e coleta néctar. *Zacryptocerus*

*pusillus* (Klug) e *Pseudomyrmex gracilis* (F.) são formigas de interesse particular. Essas formigas visitam os nectários extraflorais dessa planta, localizados na borda das folhas, próximos ao pecíolo. Todavia, indivíduos de *Z. pusillus* foram observados utilizando néctar das flores. O seu comportamento de "passear" sobre as flores, pode torná-la uma vetora de pólen, embora não tenham sido encontrados indivíduos com contaminação de pólen.

Na ordem Coleoptera, *Acanthocelides* sp. (Bruchidae) foi observado, freqüentemente, coletando néctar, principalmente após às 17:00 h. As espécies da família Chrysomelidae, *Pseudodiabrotica* sp1 e *Pseudodiabrotica* sp2 foram particularmente importantes na área M3. Essas duas espécies utilizavam pólen, néctar e estruturas do perianto como as pétalas, anteras e estigma, tendo atividade durante todo o período de antese. Foram encontrados até quatro indivíduos em uma mesma flor, além disso, flores ocupadas por essas espécies eram visitadas, normalmente, por *Augoclorella michaelis*, *Plebeia* cf. *nicriceps* ou *Ceratinula trimaculata*. Foi observado que o corpo desses besouros fica impregnado por pólen, principalmente a região do fêmur das pernas posteriores. Esse fato, somado ao comportamento de andar sobre as flores, pode torná-los polinizadores de *T. semitriloba*. As outras espécies desta ordem foram pouco freqüentes.

Espécies da ordem Hemiptera foram bastante expressivas em M3. *Horciasinus segnoreli* (Miridae) foi o Hemiptera mais freqüente nas flores de *T. semitriloba*,

seguido pelos da família Phyrhocoridae, *Hypselorotus fulvus* e *Dysdelcus* sp. A espécie da família Tingidae (Tingidae sp1) foi encontrado com maior frequência nas folhas dessa planta, mas visitou, eventualmente, as flores para coleta de néctar.

As borboletas (Lepidoptera) não foram comuns em *T. semitriloba*, tendo sido observadas somente três espécies, e somente uma espécie da família Hesperidae (Hesperidae sp1) foi observada mais de uma vez, na mancha M2. Entretanto, nenhuma dessas espécies são vetoras efetivas de pólen, uma vez que não há deposição de pólen no corpo, nem contato com o estigma durante as visitas às flores.

### 3.3. Comportamento de Forrageamento dos Principais Polinizadores

#### 3.3.1. Comportamento de Forrageamento de *Augochlorella michaelis*

A visita aos ramos de *T. semitriloba* por *Augochlorella michaelis* foi influenciada pelo número de flores abertas no ramo, pelo horário, e pelo número de visitas anteriores ao mesmo ramo (Qui-quadrado=470,73, g.l.=278,  $p < 0,001$ ).

*A. michaelis* coletou principalmente néctar nas flores de *T. semitriloba* (foi observado somente 1 indivíduo coletando pólen em 6 flores). O tempo médio gasto na atividade de "procura" foi de 4,0 s ( $N=10$ ,  $\delta=1,054$ ), na

"coleta de pólen" 16,7 s (N=6,  $\delta=4,082$ ) e na "coleta de néctar" 12,2 s (N=19,  $\delta=5,843$ ). O tempo gasto na atividade de "coleta de néctar" e na "procura" não apresentou variação interindividual (Quadro 8). As observações de comportamento foram feitas somente em 3 horários (15:00, 15:30 e 16:00 h), não havendo variação no tempo gasto na atividade de "coleta de néctar" (ANOVA,  $p=0,366$ ). Os 10 eventos de atividade de "procura" foram observados às 16:00 h.

QUADRO 8. Análise do Efeito Individual no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Augoclorella michaelis*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	4,000	5	0,533	0,747
ERRO	6,000	4		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	294,193	8	1,148	0,411
ERRO	320,333	10		

*A. michaelis* apresentou direção de vôo aleatória (Figura 6;  $N=34$ , g.l.=5, máxima diferença=0,282,  $p=0,633$ ), e não houve relação entre o ângulo de partida da flor e a decisão de saída ou permanência na planta (Qui-quadrado=1,023, g.l.=4,  $p=0,906$ ).

O padrão de movimentação intraplanta foi, predominantemente, para flores mais próximas. Em nove indivíduos observados, 66,89% ( $N=23$ ,  $\delta=18,62$ ) dos movimentos foi para flores mais próximas e 17,00% ( $N=6$ ,  $\delta=13,18$ ) para flores na outra extremidade da planta. A movimentação interplantas representou 16,00% ( $N=5$ ,  $\delta=15,80$ ) dos movimentos, evento observado somente cinco vezes. Em quatro desses eventos, *A. michaelis* partiu para plantas localizadas a 2,0 m de distância e em um evento, para uma planta localizada a 1,0 m, que eram os "vizinhos mais próximos" das plantas em que estavam anteriormente.

O tempo de residência médio (tempo total de permanência em uma mesma planta) foi de 40,4 s ( $\delta=19,398$ ) e o tempo de desistência médio (tempo decorrido da última coleta até a saída da planta) foi de 2,2 s ( $\delta=3,49$ ). A decisão de partida de uma planta foi influenciada pelo número de flores visitadas na planta, pela atividade realizada na última flor e pelo tempo gasto na última flor visitada (Qui-quadrado=109,81, g.l.=66,  $p=0,001$ ). Não houve relação entre a decisão de partida e o tempo gasto na penúltima flor ou na planta (Qui-quadrado=4,919, g.l.=6,  $p=0,554$ ; Qui-quadrado=21,389, g.l.=20,  $p=0,375$ ; respectivamente). Os cinco eventos de partida da planta

observados, ocorreram nos seguintes casos: (1) após a abelha ter visitado duas flores, ter procurado por 3 s na última flor visitada e coletado néctar na penúltima flor por 20 s; (2) após ter visitado três flores, ter procurado por 3 s na última flor e por 5 s na penúltima flor; (3) após ter visitado três flores, ter coletado pólen por 20 s na última flor e coletado néctar por 8 s na penúltima flor; (4) dois eventos nos quais a abelha visitou cinco flores, coletou néctar por 20 s na última flor e procurou por 10 s na penúltima flor, em um dos eventos e procurou, no outro, por 3 s.

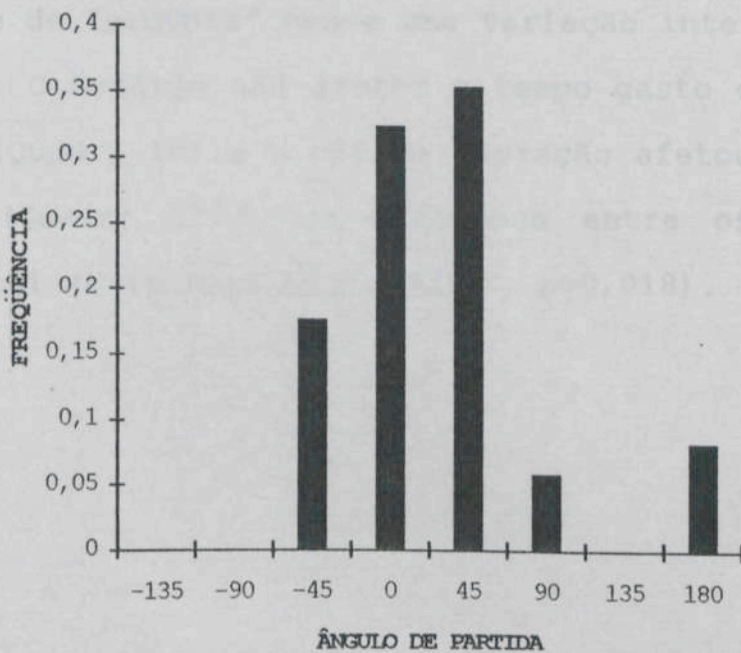


FIGURA 6. Frequência de Ângulos de Partida das Flores, em Relação à Chegada, na Movimentação de *Augoclorella michaelis*.

### 3.3.2. Comportamento de Forrageamento de *Augocloropsis cupreola*

A mancha e os meses de floração não afetaram a frequência de visita aos ramos de *Triumfetta semitriloba*, por *Augocloropsis cupreola* (Qui-quadrado=2,29, g.l.=2, p=0,318). Entretanto, houve efeito do horário, do número de flores abertas (Qui-quadrado=335,90, g.l.=176, p<0,001) e do número de visitas anteriores ao mesmo ramo (Qui-quadrado=676,63, g.l.=113, p<0,001).

O tempo médio gasto com a atividade de "procura" foi 3,1 s (N=76,  $\delta=0,645$ ), 11,0 s (N=30,  $\delta=3,353$ ) na atividade de "coleta de pólen" e 16,8 s (N=54,  $\delta=6,739$ ), a atividade de "coleta de néctar". Somente no tempo gasto com a atividade de "procura" houve uma variação interindividual (Quadro 9). O horário não afetou o tempo gasto com nenhuma atividade (Quadro 10) e o mês de floração afetou somente a "procura" (Quadro 11), com diferença entre os meses de março e abril (diferença média=0,470, p=0,018).

QUADRO 9. Análise do Efeito Individual no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Augocloropsis cupreola*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	16,748	19	3,426	<0,001
ERRO	14,410	56		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	146,500	17	0,576	0,855
ERRO	179,500	12		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	852,744	17	1,162	0,341
ERRO	1554,015	36		

QUADRO 10. Análise do Efeito do Horário (Hora) no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Augocloropsis cupreola*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	4,136	5	2,143	0,070
ERRO	27,022	70		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	53,611	5	0,945	0,470
ERRO	272,389	24		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	227,614	5	1,003	0,426
ERRO	2179,146	48		

Quanto à direção da foto, não houve diferença no comportamento de *Augocloropsis cupreola*, entre os meses de floração ( $p < 0,10$ , para 5 graus de liberd.). Houve uma tendência a manter a direcionalidade dos movimentos laterais a  $45^\circ$  e  $-45^\circ$  (figura 7). Para a máxima diferença ( $0,515$ ,  $p < 0,010$ ).

QUADRO 11. Análise do Efeito do Mês de Floração no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Augocloropsis cupreola*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	3,072	2	3,992	0,023
ERRO	28,086	73		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	3,536	2	0,148	0,863
ERRO	322,464	27		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	46,485	2	0,502	0,608
ERRO	2360,274	51		

Quanto à direção de vôo, não houve diferença no comportamento de *Augocloropsis cupreola*, entre os meses de floração ( $p < 0,10$ , para todos os pares). Houve uma tendência a manter a direcionalidade ( $0^\circ$ ), com movimentos laterais a  $45^\circ$  e  $-45^\circ$  (Figura 7;  $N=148$ , máxima diferença= $0,615$ ,  $p=0,010$ ).

Embora houvesse a predominância da manutenção da direção de chegada, essa tendência foi maior quando a abelha saía de uma planta do que na movimentação para flores dentro da mesma planta (Quadro 12; Qui-quadrado=12,356, g.l.=4,  $p=0,015$ ).

A movimentação intraplanta foi, predominantemente, para flores mais próximas: 70,60% ( $N=112$ ,  $\delta=19,20$ ) dos movimentos de 23 indivíduos observados foram para a flor mais próxima, no mesmo ramo ou no ramo mais próximo, e apenas 9,40% ( $N=13$ ,  $\delta=10,42$ ) dos movimentos foram para flores localizadas na outra extremidade da planta. Na movimentação interplanta, que representou 19,86% ( $N=24$ ,  $\delta=14,31$ ) dos movimentos destes indivíduos, houve uma maior freqüência de vôos a distâncias menores que 0,5 m (Figura 8).

O tempo médio de residência foi de 54,17 s ( $\delta=34,89$ ) e o tempo médio de desistência foi de 5,33 s ( $\delta=6,47$ ).

A decisão de saída da planta, pela abelha, dependeu do número de flores visitadas na planta, do tempo gasto na última flor visitada e da atividade realizada nessa flor (g.l.=418, Qui-quadrado=589,36,  $p<0,001$ ). A probabilidade da abelha sair da planta diminuiu com o aumento do número de flores visitadas, com o tempo gasto na última flor e com a coleta de pólen nessa última flor (Figuras 9 e 10). Contudo, o número máximo de flores visitadas em uma mesma planta foi 12.

QUADRO 12. Probabilidade de Partida e Permanência na  
 A decisão de partida da planta foi influenciada, também, pelo tempo gasto na penúltima flor (Qui-quadrado=25,555, g.l.=12,  $p=0,012$ , Figura 11), mas não pelo tempo total gasto na planta (Qui-quadrado=90,327, g.l.=77,  $p=0,142$ ). Além disso, houve uma interação significativa entre a probabilidade de partir em razão do tempo gasto na última e na penúltima flor (Qui-quadrado=279,16, g.l.=155,  $p<0,001$ ). Houve uma maior probabilidade de partida da planta quando: (1) o tempo gasto na última e penúltima flor foi baixo; (2) o tempo na penúltima flor foi alto (acima de 10 s), mas o da última flor foi baixo; (3) o tempo da última e penúltima flor foram muito altos (acima de 10 s).

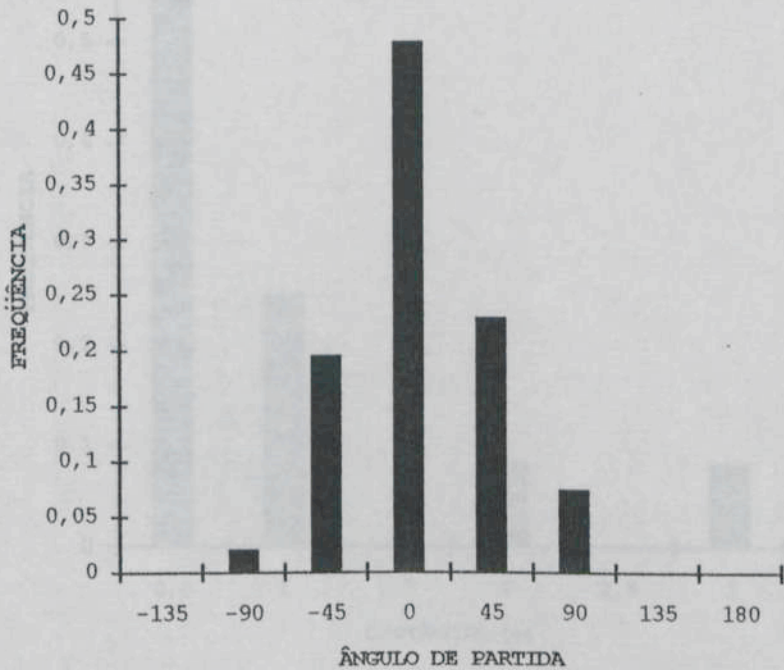


FIGURA 7. Frequência de Ângulos de Partida, em Relação à Chegada, Reunidas as Áreas e Meses de Floração, na Movimentação de *Augocloropsis cupreola*.

QUADRO 12. Probabilidade de Partida e Permanência na Planta, em Relação ao Ângulo de Partida da Flor, Para *Augocloropsis cupreola*.

ÂNGULO	PARTIDA	PERMANÊNCIA	N
-90°	4,17	1,61	3
-45°	12,50	20,97	29
0°	75,00	42,74	71
45°	0,00	27,42	34
90°	8,33	7,26	11
180°	0,00	0,00	0
TOTAL	100,00	100,00	148

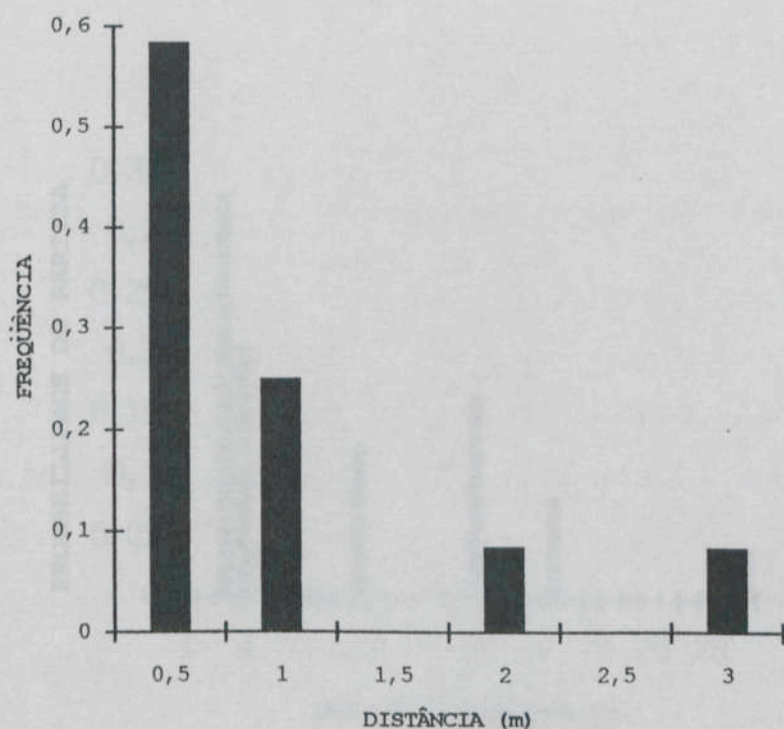


FIGURA 8. Frequência das Distâncias Percorridas Entre Plantas, Reunidas em Intervalos de Classes de 0,5 m, na Movimentação de *Augocloropsis cupreola*.

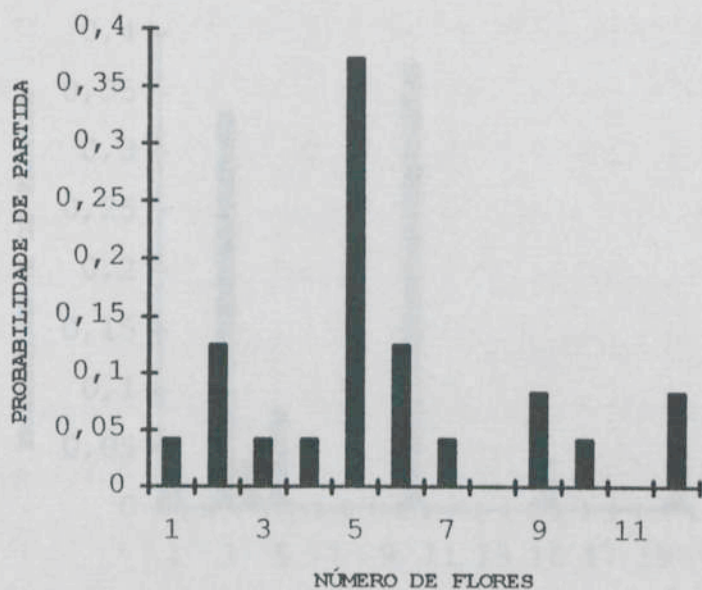


FIGURA 9. Probabilidade de Partida da Planta em Função do Número de Flores Visitadas na Planta, Para *Augocloropsis cupreola*.

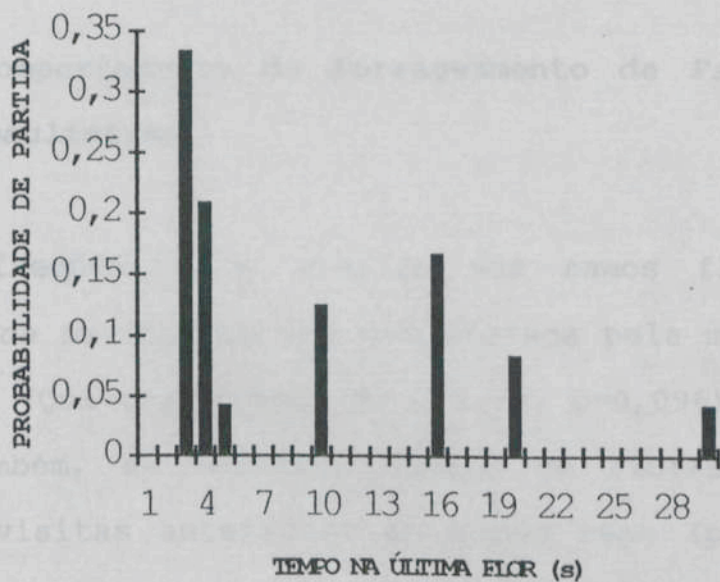


FIGURA 10. Probabilidade de Partida da Planta em Função do Tempo Gasto na Última Flor, Para *Augocloropsis cupreola*.

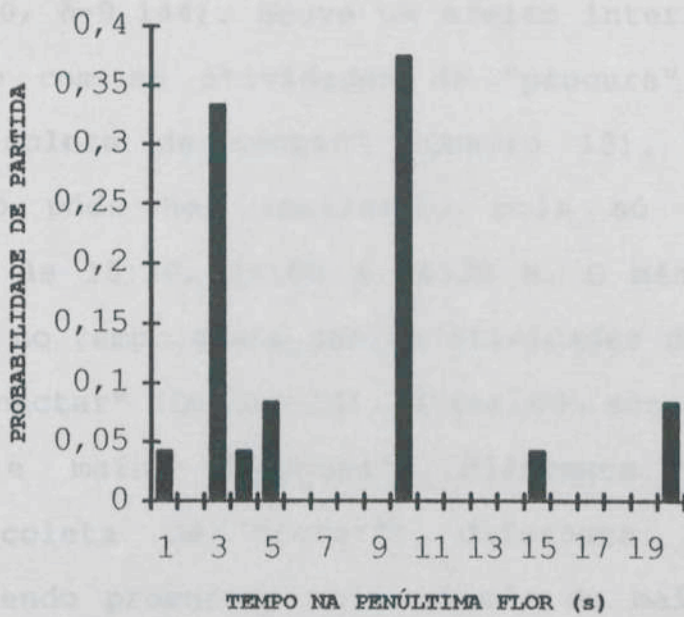


FIGURA 11. Probabilidade de Partida em Função do Tempo Gasto na Penúltima Flor, Para *Augocloropsis cupreola*.

### 3.4.3. Comportamento de Forrageamento de *Pseudocentron paulistana*

A freqüência de visitas aos ramos floridos por *Pseudocentron paulistana* não foi afetada pela mancha e mês de floração (Qui-quadrado=4,69, g.l.=2,  $p=0,096$ ). Não houve efeito, também, de horário, número de flores abertas e número de visitas anteriores ao mesmo ramo ( $p>0,10$ , para todos os pares).

O tempo médio gasto com a atividade de "procura" foi 2,9 s ( $N=37$ ,  $\delta=0,433$ ), com a atividade de "coleta de pólen" foi 13,2 s ( $N=31$ ,  $\delta=5,408$ ) e com "coleta de néctar"

16,5 s (N=10,  $\delta=9,144$ ). Houve um efeito interindividual no tempo gasto com as atividades de "procura", "coleta de pólen" e "coleta de néctar" (Quadro 13). O efeito de horário não pôde ser analisado, pois só foram feitas observações às 15:30, 16:00 e 16:30 h. O mês de floração influenciou no tempo gasto com as atividades de "procura" e "coleta de néctar" (Quadro 14), diferindo somente nos meses de março e maio ("procura": diferença média=-0,462, p=0,015; "coleta de néctar": diferença média=16,905, p=0,001), tendo procurado mais no mês de maio e coletado mais néctar no mês de março.

*Pseudocentron paulistana* apresentou distribuição de ângulos de partida aleatória (Figura 12; N= 73, g.l.=5 máxima diferença=0,484, p=0,081), ou seja, não houve uma direção de vôo predominante. Além disso, houve uma diferença na distribuição de freqüência dos ângulos de partida entre os meses de floração (p<0,001, para todos os pares), embora todos eles tenham apresentado distribuição aleatória (março: N= 22, g.l.=5, máxima diferença=0,296, p=0,573; abril: N= 24, g.l.=5, máxima diferença=0,349, p=0,370; maio: N=27, g.l.=5, máxima diferença=0,463, p=0,107). Não houve relação entre a decisão de partida ou permanência na planta e o ângulo de partida da flor (Qui-quadrado=4,698, g.l.=4, p=0,320).

Na movimentação intraplanta, *P. paulistana* partia, preferencialmente, para flores mais próximas: 56,90% (N=44,  $\delta=20,41$ ) dos movimentos de 13 indivíduos foram para flores

mais próximas e 26,81% (N=15,  $\delta=20,90$ ) dos movimentos foram para flores localizadas na outra extremidade da planta.

A movimentação interplantas representou 19,77% (N=15,  $\delta=8,20$ ) dos movimentos desses indivíduos. A distância percorrida interplantas não foi aleatória (Figura 13; N=15, máxima diferença=0,913,  $p<0,001$ ): houve uma tendência a voar distâncias iguais ou mais curtas que 1,0 m.

QUADRO 13. Análise do Efeito do Indivíduo no Tempo Gasto Para Cada Atividade, Para *Pseudocentron paulistana*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	5,340	12	7,539	<0,001
ERRO	1,417	24		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	730,336	12	7,448	<0,001
ERRO	147,083	18		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	677,500	4	11,292	0,010
ERRO	75,000	5		

QUADRO 14. Análise do Efeito do Mês de Floração no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Pseudocentron paulistana*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	1,386	2	4,388	0,020
ERRO	5,371	34		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	47,543	2	0,802	0,458
ERRO	829,876	28		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	600,119	1	31,506	0,001
ERRO	152,381	8		

FIGURA 13. Frequência de distâncias percorridas entre plantas, reunidas em intervalos de classe de 0,5 m, da movimentação de *Pseudocentron paulistana*.

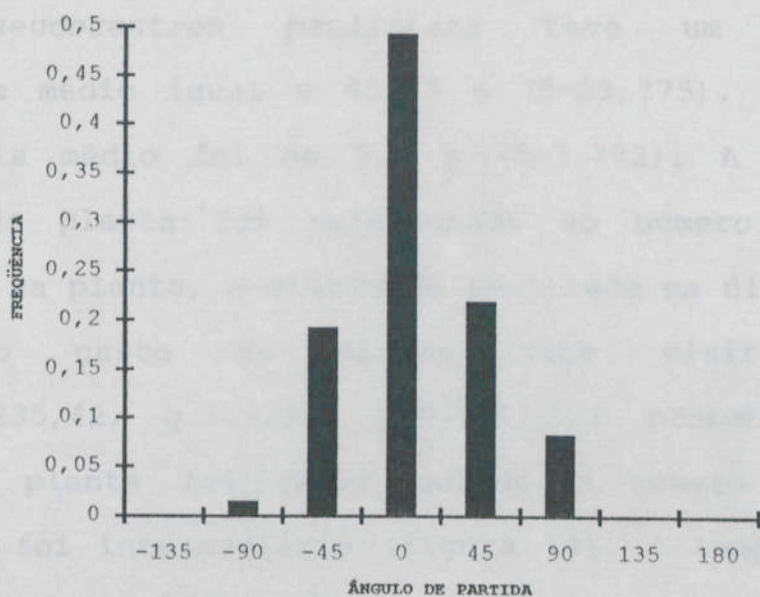


FIGURA 12. Frequência de Ângulos de Partida das Flores, em Relação à Chegada, na Movimentação de *Pseudocentron paulistana*.

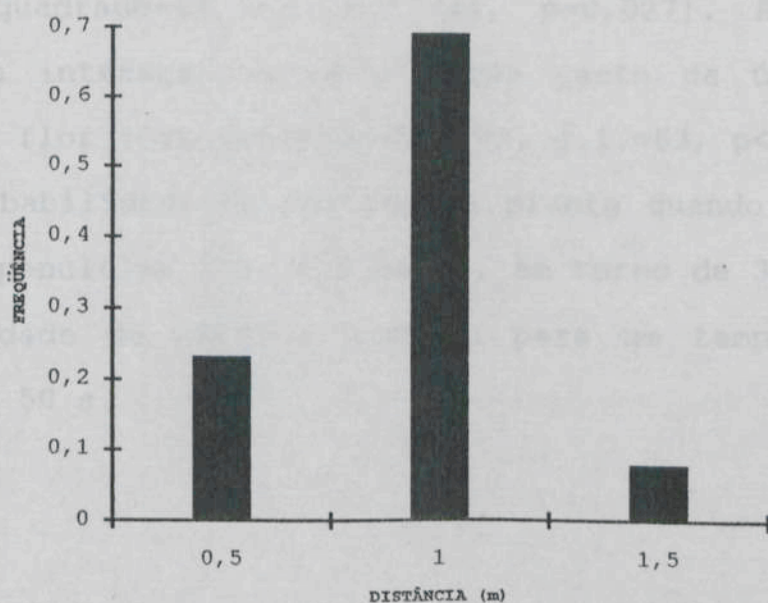


FIGURA 13. Frequência de Distâncias Percorridas Entre Plantas, Reunidas em Intervalos de Classe de 0,5 m, na Movimentação de *Pseudocentron paulistana*.

*Pseudocentron paulistana* teve um tempo de residência médio igual a 45,53 s ( $\delta=23,775$ ). O tempo de desistência médio foi de 5,8 s ( $\delta=3,783$ ). A decisão de partida da planta foi relacionada ao número de flores visitadas na planta, à atividade realizada na última flor e ao tempo gasto na última flor visitada (Qui-quadrado=235,42, g.l.=149,  $p<0,001$ ). A probabilidade de saída da planta foi maior quando o número de flores visitadas foi intermediário (Figura 14), o tempo gasto na última flor foi baixo (Figura 15) e houve atividade de procura nessa última flor. O número máximo de flores visitadas foi oito.

A decisão de partida também foi influenciada pelo tempo na penúltima flor (Figura 16, Qui-quadrado=19,378, g.l.=8,  $p=0,013$ ) e pelo tempo total gasto na planta (Figura 17, Qui-quadrado=63,729, g.l.=44,  $p=0,027$ ). Além disso, houve uma interação entre o tempo gasto na última e na penúltima flor (Qui-quadrado=116,93, g.l.=63,  $p<0,001$ ), com maior probabilidade de partida da planta quando o tempo na última e penúltima flor foi baixo, em torno de 3 s. A maior probabilidade de partida ocorreu para um tempo total na planta de 50 s.

FIGURA 15. Probabilidade de partida da planta em relação ao tempo gasto na última flor, para *Pseudocentron paulistana*.

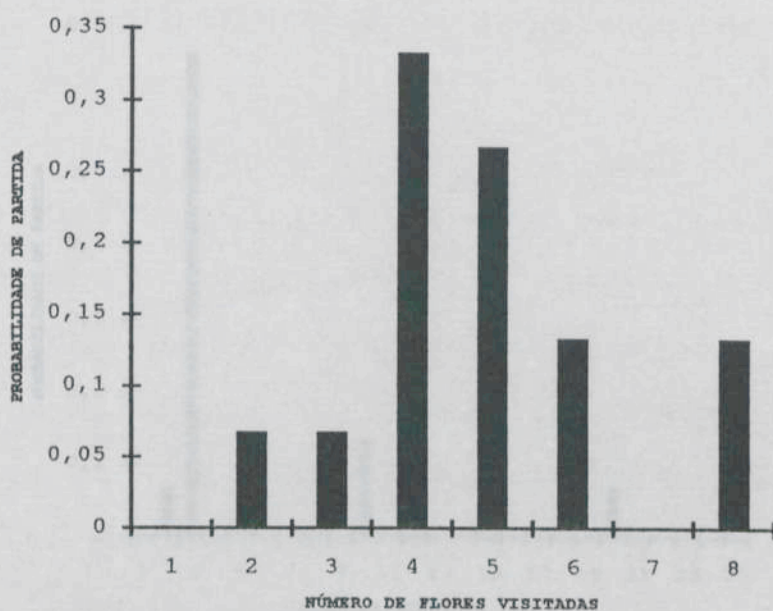


FIGURA 14. Probabilidade de Partida da Planta em Relação ao Número de Flores Visitadas na Planta, Para *Pseudocentron paulistana*.

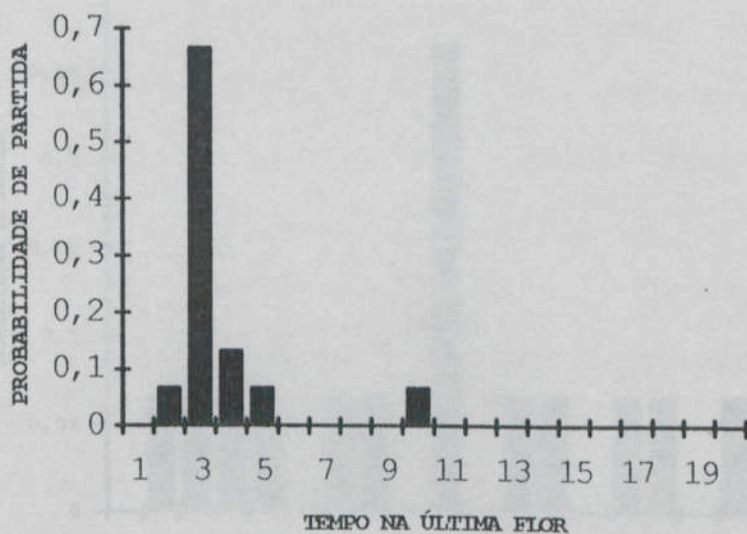


FIGURA 15. Probabilidade de Partida da Planta em Relação ao Tempo Gasto na Última Flor, Para *Pseudocentron paulistana*.

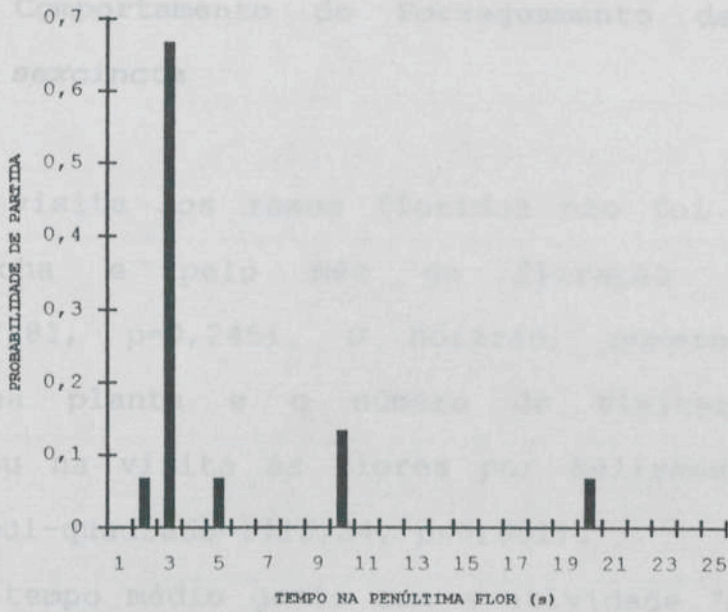


FIGURA 16. Probabilidade de Partida da Planta em Função do Tempo Gasto na Penúltima Flor, Para *Pseudocentron paulistana*.

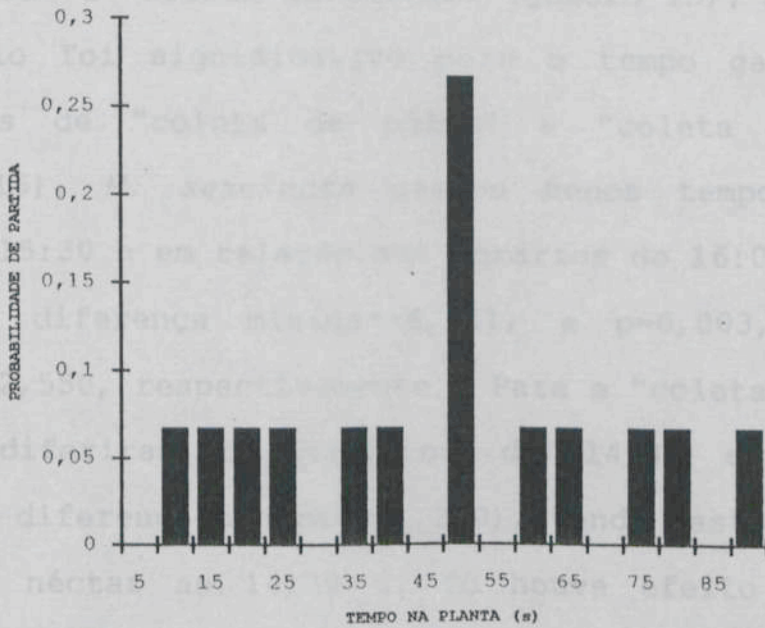


FIGURA 17. Probabilidade de Partida da Planta em Função do Tempo Total Gasto na Planta, Reunido em Intervalos de Classe de 5 s, Para *Pseudocentron paulistana*.

### 3.3.4. Comportamento de Forrageamento de *Melissodes sexcincta*

A visita aos ramos floridos não foi influenciada pela mancha e pelo mês de floração ( $gl=2$ , Qui-quadrado=2,81,  $p=0,245$ ). O horário, número de flores abertas na planta e o número de visitas anteriores influenciou na visita às flores por *Melissodes sexcincta* ( $gl=374$ , Qui-quadrado=1115,34,  $p<0,001$ ).

O tempo médio gasto com a atividade "procura" foi 3,26 s ( $N=105$ ,  $\delta=0,636$ ), 13,7 s ( $N=80$ ,  $\delta=5,892$ ) com a atividade "coleta de pólen" e 9,5 s ( $N=55$ ,  $\delta=6,336$ ) com a atividade "coleta de néctar". Houve uma variação interindividual significativa no tempo gasto nas atividades de "procura" e "coleta de néctar" (Quadro 15). Já o efeito de horário foi significativo para o tempo gasto com as atividades de "coleta de pólen" e "coleta de néctar" (Quadro 16). *M. sexcincta* gastou menos tempo coletando pólen às 15:30 h em relação aos horários de 16:00 e 16:30 h ( $p=0,043$ , diferença mínima=-6,441, e  $p=0,003$ , diferença mínima=-12,550, respectivamente). Para a "coleta de néctar" somente diferiram os horários de 14:30 com 16:30 h ( $p=0,007$ , diferença mínima=-11,350), tendo gasto mais tempo coletando néctar as 14:30 h. Só houve efeito de mês de floração no tempo gasto com a atividade de "coleta de néctar" (Quadro 17), diferindo nos meses de março e maio ( $p=0,001$ , diferença mínima=7,948), tendo gasto mais tempo coletando néctar em março.

QUADRO 15. Análise do Efeito Individual no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Melissodes sexcincta*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	16,424	29	1,657	0,042
ERRO	25,633	75		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	1286,383	33	1,231	0,254
ERRO	1456,417	46		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	1460,886	15	5,374	<0,001
ERRO	706,750	39		

QUADRO 16. Análise do Efeito do Horário (Hora) no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Melissodes sexcincta*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	3,295	5	1,683	0,146
ERRO	38,762	99		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	546,559	5	3,683	0,005
ERRO	2196,241	74		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	627,830	5	3,996	0,004
ERRO	1539,806	49		

*Melissodes sexcincta* apresenta uma tendência a manter a direcionalidade da voo, com movimentos laterais a  $45^\circ$  e  $-45^\circ$  (Figura 18;  $N=10$ ,  $df=5$ , máx. diferença=0,818,  $p<0,001$ ), não havendo alteração de comportamento nos meses de floração ( $p>0,10$ , para todos os pares). Houve uma relação entre o ângulo de partida e a probabilidade de partida e permanência na planta (Quadro 18). Qui-

QUADRO 17. Análise do Efeito do Mês de Floração no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Melissodes sexcincta*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	1,905	2	2,419	0,094
ERRO	40,153	102		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	34,892	2	0,496	0,611
ERRO	2707,908	77		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	470,220	2	7,203	0,002
ERRO	1697,416	52		

*Melissodes sexcincta* apresentou uma tendência a manter a direcionalidade do vôo, com movimentos laterais a  $45^\circ$  e  $-45^\circ$  (Figura 18;  $N=242$ ,  $gl=5$ , máxima diferença=0,818,  $p<0,001$ ), não havendo alteração de comportamento nos meses de floração ( $p>0,10$ , para todos os pares). Houve uma relação entre o ângulo de partida e a probabilidade de partida e permanência na planta (Quadro 18, Qui-

quadrado=39,750,  $gl=5$ ,  $p<0,001$ ). Quando a partida foi para uma flor na mesma planta, houve uma maior tendência a apresentar movimentos laterais a  $45^\circ$  e  $-45^\circ$ , embora houvesse, ainda, a predominância da manutenção da direção de chegada ( $0^\circ$ ). Nos movimentos de partida para uma outra planta, predominaram os movimentos a  $0^\circ$  e  $90^\circ$ .

A movimentação foi, predominantemente, intraplanta: 65,46% ( $N=171$ ,  $\delta=23,90$ ) dos movimentos foram para flores mais próximas em 44 indivíduos observados; 9,60% ( $N=19$ ,  $\delta=14,86$ ) foram para flores localizadas na outra extremidade da planta.

A movimentação interplanta representou 24,88% ( $N=56$ ,  $\delta=15,75$ ) dos movimentos dos indivíduos observados. As distâncias percorridas nesses movimentos não foram aleatórias ( $N=56$ ,  $g.l.=9$ , máxima diferença=0,974,  $p<0,001$ ). Predominaram vôos a curtas distâncias (Figura 19), que corresponderam à movimentação para os "vizinhos mais próximos".

ÂNGULO	FREQUÊNCIA	PERCENTAGEM	N
$-90^\circ$	7	2,79	7
$-45^\circ$	42	15,46	42
$0^\circ$	94	34,00	94
$45^\circ$	54	19,78	54
$90^\circ$	29	10,73	29
$135^\circ$	18	6,63	18
TOTAL	242	100,00	242

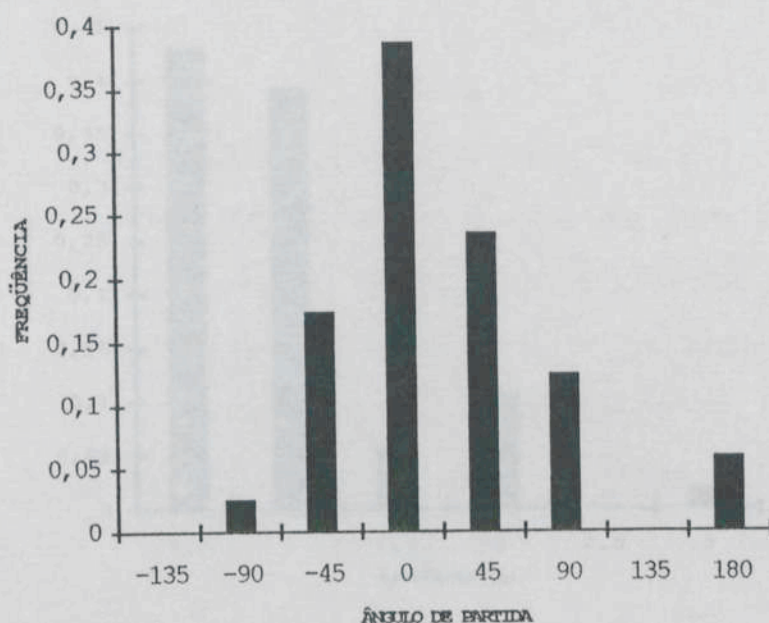


FIGURA 18. Frequência de Ângulos de Partida das Flores, em Relação à Chegada, na Movimentação de *Melissodes sexcincta*.

QUADRO 18. Probabilidade de Partida e Permanência na Planta em Relação aos Ângulos de Partida da Flor, Para *Melissodes sexcincta*.

ÂNGULO	PARTIDA	PERMANÊNCIA	N
-90°	3,51	2,70	7
-45°	10,53	19,46	42
0°	35,09	40,00	94
45°	7,02	28,11	56
90°	28,07	7,03	29
180°	15,79	2,70	14
TOTAL	100,00	100,00	242

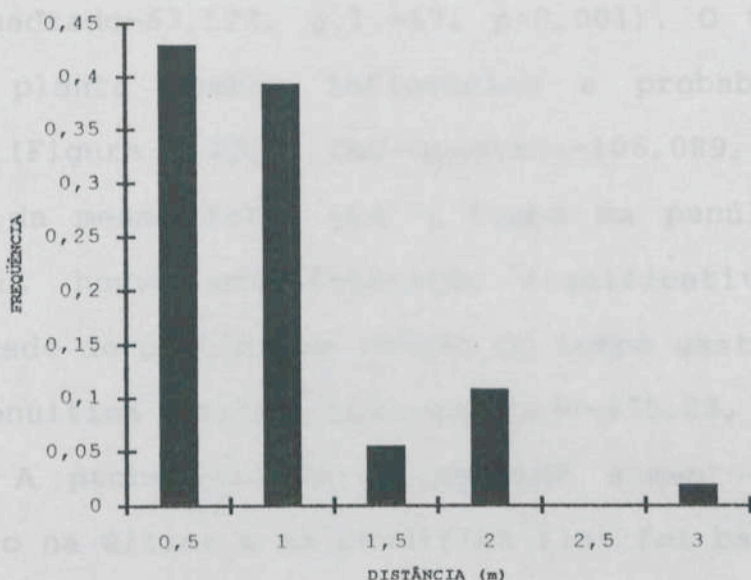


FIGURA 19. Freqüência de Distâncias Percorridas Entre Plantas, Reunidas em Intervalos de Classe de 0,5 m, na Movimentação de *Melissodes sexcincta*.

O tempo de residência médio foi de 28,95 s ( $\bar{x}=28,95$ ) e o tempo de desistência igual a 4,37 s ( $\bar{x}=4,22$ ). A decisão de partida de uma planta dependeu do número de flores visitadas na planta e do tempo gasto na última flor, mas não da atividade realizada na última flor (Qui-quadrado=1566,24, gl=1181,  $p<0,001$ ). A probabilidade de *M. sexcincta* deixar uma planta diminui com o aumento do número de flores visitadas (Figura 20) e com o aumento do tempo da abelha na última flor (Figura 21). Entretanto, o número máximo de flores visitadas foi 14.

A decisão de partida também foi influenciada pelo tempo gasto na penúltima flor. Quanto menor este tempo, maior foi a probabilidade da abelha sair da planta (Figura

22, Qui-quadrado=63,523, g.l.=17,  $p < 0,001$ ). O tempo total gasto na planta também influenciou a probabilidade de partida (Figura 23, Qui-quadrado=106,089, g.l.=80,  $p=0,027$ ), da mesma forma que o tempo na penúltima flor. Além disso, houve uma interação significativa entre a probabilidade de partida em função do tempo gasto na última e na penúltima flor (Qui-quadrado=475,28, g.l.=285,  $p < 0,001$ ). A probabilidade de partida aumentou quando o tempo gasto na última e na penúltima flor foi baixo.

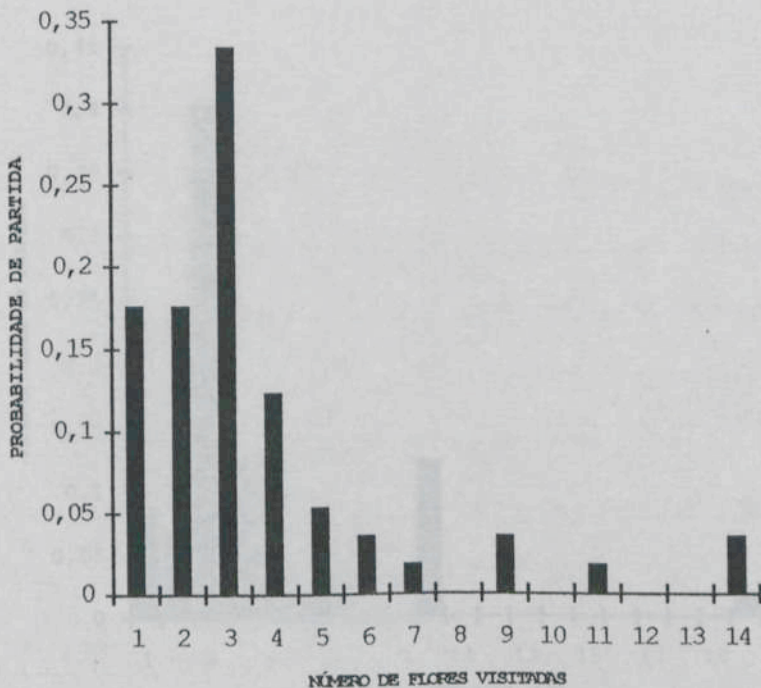


FIGURA 20. Probabilidade de Partida de Uma Planta em Relação ao Número de Flores Visitadas na Planta, Para *Melissodes sexcincta*.

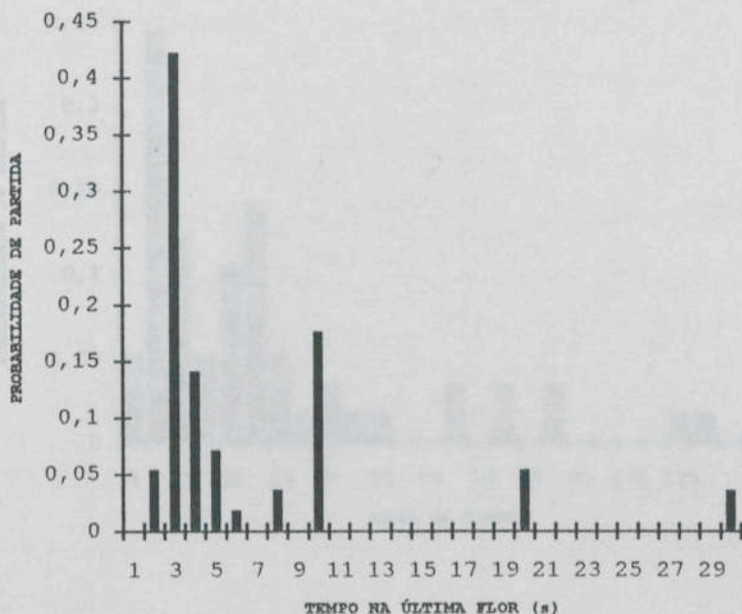


FIGURA 21. Probabilidade de Partida da Planta em Relação ao Tempo Gasto na Última Flor Visitada, Para *Melissodes sexcincta*.

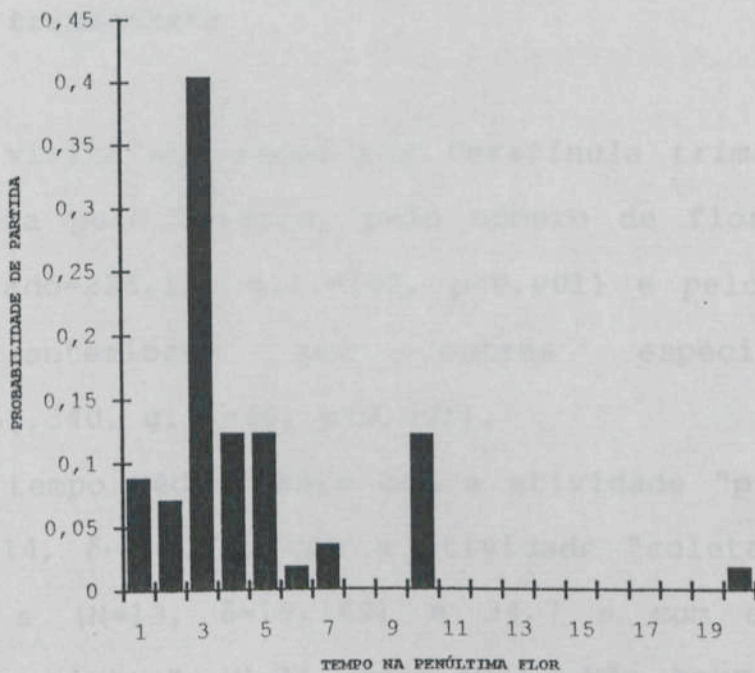


FIGURA 22. Probabilidade de Partida da Planta em Relação ao Tempo Gasto na Penúltima Flor, Para *Melissodes sexcincta*.

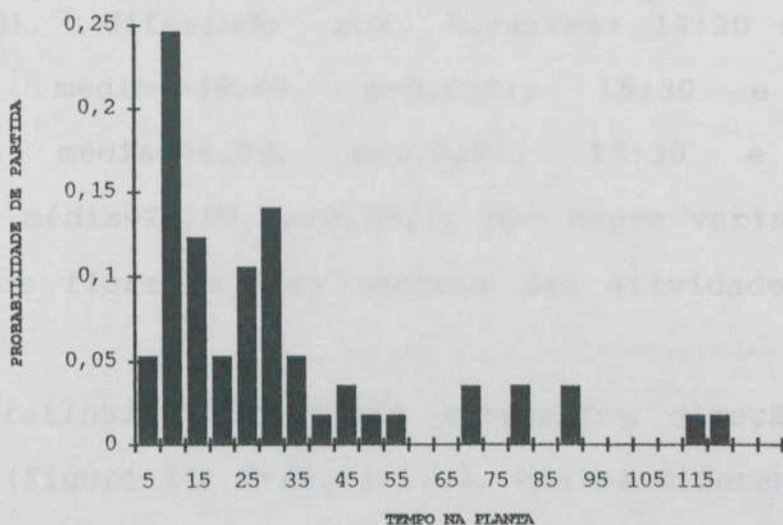


FIGURA 23. Probabilidade de Partida da Planta em Função do Tempo Gasto na Planta, Reunido em Intervalos de Classe de 5 s, Para *Melissodes sexcincta*.

### 3.3.5. Comportamento de Forrageamento de *Ceratinula trimaculata*

A visita aos ramos por *Ceratinula trimaculata* foi influenciada pelo horário, pelo número de flores abertas (Qui-quadrado=226,19, g.l.=102,  $p < 0,001$ ) e pelo número de visitas anteriores por outras espécies (Qui-quadrado=53,340, g.l.=10,  $p < 0,001$ ).

O tempo médio gasto com a atividade "procura" foi 5,0 s ( $N=14$ ,  $\delta=0,917$ ), com a atividade "coleta de pólen" foi 30,0 s ( $N=13$ ,  $\delta=19,149$ ) e 34,7 s com a atividade "coleta de néctar" ( $N=27$ ,  $\delta=26,504$ ). Não houve diferença interindividual no tempo gasto nas atividades de "procura", "coleta de pólen" e "coleta de néctar" (Quadro 19). O horário só influenciou a atividade de "coleta de pólen"

(Quadro 20), diferindo nos horários: 14:30 e 15:30 h (diferença média=-48,00,  $p=0,015$ ), 15:30 e 16:00 h (diferença média=48,00,  $p=0,015$ ), 15:30 e 17:00 h (diferença média=24,00,  $p=0,032$ ). Não houve variação entre os meses de floração para nenhuma das atividades (Quadro 21).

*Ceratinula trimaculata* apresentou direção de vôo aleatória (Figura 24;  $N=44$ , g.l.=5, máxima diferença=0,417,  $p=0,185$ ), não havendo diferença desse comportamento entre os meses de floração ( $p>0,10$ , para todos os pares). Foram observados somente quatro eventos de partida da planta, e em todos eles o ângulo de partida da flor, em relação à chegada, foi de  $90^\circ$ .

A movimentação foi, predominantemente, intraplanta e para flores mais próximas: 72,54% ( $N=33$ ,  $\delta=27,11$ ) dos movimentos em 13 indivíduos observados foram para as flores mais próximas. Os quatro movimentos para outras plantas, que representaram 9,21% ( $N=4$ ,  $\delta=14,73$ ) dos movimentos dos indivíduos observados, foram para vizinhos mais próximos, a uma distância de 2,0 m, refletindo a distribuição das plantas nessa área.

QUADRO 20. Análise do Efeito do Ambiente (Hora) no Tempo Gasto nas Atividades, Para *Ceratinula trimaculata*

QUADRO 19. Análise do Efeito Individual no Tempo Gasto nas Atividades, Para *Ceratinula trimaculata*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	4,929	7	0,704	0,674
ERRO	6,000	6		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	3700,000	9	1,762	0,350
ERRO	700,000	3		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	9730,000	11	1,555	0,210
ERRO	8533,333	15		

QUADRO 20. Análise do Efeito do Horário (Hora) no Tempo Gasto nas Atividades, Para *Ceratinula trimaculata*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
HORA	0,071	2	0,036	0,965
ERRO	10,857	11		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
HORA	3600,000	4	9,000	0,005
ERRO	800,000	8		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
HORA	1394,511	4	0,455	0,768
ERRO	16869,119	22		

QUADRO 21. Análise do Efeito do Mês de Floração no Tempo Gasto nas Atividades, Para *Ceratinula trimaculata*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	0,019	1	0,021	0,886
ERRO	10,909	12		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	30,952	1	0,078	0,785
ERRO	4362,048	11		

ATIVIDADE - COLETA DE NÉCTAR				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	32,998	1	0,045	0,833
ERRO	18230,632	25		

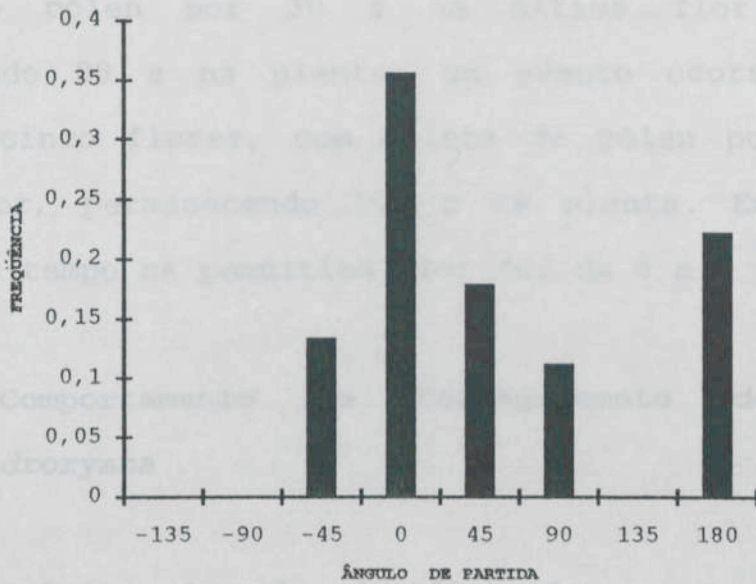


FIGURA 24. Distribuição de Frequência dos Ângulos de Partida das Flores, em Relação à Chegada, na Movimentação de *Ceratinula trimaculata*.

A decisão de partida da planta, por *C. trimaculata*, foi influenciada pelo número de flores visitadas na planta, pela atividade realizada na última flor e pelo tempo gasto na última flor (Qui-quadrado=211,35, g.l.=164,  $p=0,007$ ). O tempo na penúltima flor e o tempo total na planta também influenciaram na decisão de partida da planta (Qui-quadrado=53,000, g.l.=11,  $p<0,001$ ; Qui-quadrado=53,000, g.l.=28,  $p=0,003$ ). Além disso, houve uma interação entre a probabilidade de sair da planta em razão do tempo na última e na penúltima flor (Qui-quadrado=122,99, g.l.=78,  $p=0,001$ ).

Foram observados quatro eventos de partida da planta: três ocorreram após a visita a três flores, com

coleta de pólen por 30 s na última flor visitada, permanecendo 98 s na planta; um evento ocorreu após a visita a cinco flores, com coleta de pólen por 30 s na última flor, permanecendo 143 s na planta. Em todos os eventos, o tempo na penúltima flor foi de 8 s.

#### 3.4.6. Comportamento de Forrageamento de *Plebeia droryana*

O efeito de mês de floração na frequência de visitas aos ramos por *Plebeia droryana* não foi significativo (g.l.=1, Qui-quadrado=0,19,  $p=0,661$ ). No entanto, as visitas foram influenciadas pelo horário, número de flores abertas e número de visitas anteriores por outras espécies (g.l.=827, Qui-quadrado=2605,20,  $p<0,001$ ).

O tempo médio gasto com a atividade de "procura" foi 4,0 s ( $N=23$ ,  $\delta=1,065$ ) e com "coleta de pólen" 21,6 s ( $N=38$ ,  $\delta=8,882$ ). Não houve variação interindividual no tempo gasto com as atividades de "procura" e "coleta de pólen" (Quadro 22), de horário (Quadro 23), ou de mês de floração (Quadro 24).

Os meses não diferiram quanto à distribuição de ângulos de partida em relação à chegada ( $p=0,333$ ), que foi aleatória (Figura 25;  $N=56$ , g.l.=5, máxima diferença=0,284,  $p=0,625$ ). Não houve relação entre a decisão de partida ou permanência na planta e o ângulo de partida da flor (Qui-quadrado=4,174, g.l.=4,  $p=0,383$ ).

*Plebeia droryana* possui comportamento de

fORAGEAMENTO em grupo e os grupos tendem a permanecer em uma mesma planta durante todo o período de forrageamento.

Em 11 indivíduos observados, 80,27% (N=46,  $\delta=15,01$ ) dos movimentos foram para flores mais próximas, 11,27% (N=6,  $\delta=11,17$ ) para flores em outra extremidade da planta, e somente 8,45% (N=4,  $\delta=12,26$ ) para uma outra planta. Os movimentos para outras plantas foram sempre para os vizinhos mais próximos, a distâncias abaixo de 0,5 m.

QUADRO 22. Análise do Efeito Individual no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Plebeia droryana*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	12,290	9	1,401	0,281
ERRO	12,667	13		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	793,712	10	1,008	0,462
ERRO	2125,367	27		

QUADRO 23. Análise do Efeito do Horário no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Plebeia droryana*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	8,257	4	2,225	0,107
ERRO	16,700	18		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
HORA	576,408	4	2,030	0,113
ERRO	2342,671	33		

QUADRO 24. Análise do Efeito do Horário no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Plebeia droryana*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	0,353	1	0,302	0,589
ERRO	24,603	21		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIAÇÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	30,322	1	0,378	0,543
ERRO	2888,757	36		

A decisão de partida da planta dependeu do número de flores visitadas, da atividade na última flor e do tempo gasto na última flor (Quadro 25; Qui-quadrado=328,28, g.l.=184,  $p < 0,001$ ). A probabilidade de partida foi alta quando o número de flores visitadas na planta foi baixo (igual ou menor que cinco), quando o tempo gasto na última flor foi alto e a abelha coletou pólen nessa última flor.

Houve influência, também, do tempo gasto na penúltima flor (Qui-quadrado=29,720, g.l.=14,  $p = 0,008$ ), que interagiu, significativamente, com o tempo gasto na última flor (Quadro 25, Qui-quadrado=207,27, g.l.=147,  $p = 0,001$ ). Contudo, o tempo total gasto na planta não influenciou na probabilidade de partida da planta (Qui-quadrado=61,00, g.l.=47,  $p = 0,082$ ).

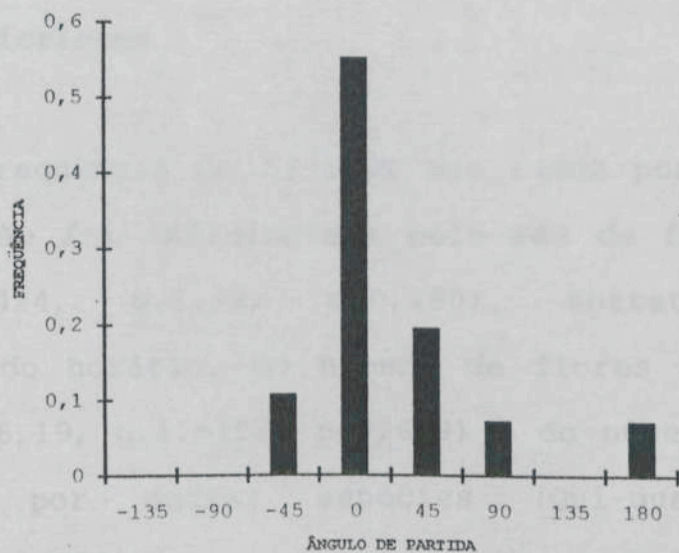


FIGURA 25. Frequência de Ângulos de Partida em Relação à Chegada, na Movimentação de *Plebeia droryana*.

QUADRO 25. Probabilidade de Partida da Planta em Relação ao Número de Flores Visitadas por *Plebeia droryana*, Tempo Gasto na Última e na Penúltima Flor, Quando a Atividade Realizada na Última Flor Foi Coleta de Pólen.

TEMPO NA FLOR		NÚMERO DE FLORES		N <sup>1</sup>
ÚLTIMA	PENÚLTIMA	3	5	
25	30	0,00	66,67	2
28	35	100,00	0,00	1
35	5	0,00	33,33	1

1. N: número de vezes em que houve partida quando o evento ocorreu; por exemplo, o evento "visitou cinco flores em toda a planta, gastou 5 s na penúltima flor, 35 s na última flor, onde coletou pólen, e partiu da planta" ocorreu somente uma vez. A probabilidade de partida quando esse evento ocorre é de 33,33%.

### 3.3.7. Comportamento de Forrageamento de *Plebeia cf. nicriceps*

A freqüência de visitas aos ramos por *Plebeia cf. nicriceps* não foi influenciada pelo mês de floração (Qui-quadrado=3,424, g.l.=2, p=0,180). Entretanto, houve influência do horário, do número de flores abertas (Qui-quadrado=226,19, g.l.=102, p=0,639) e do número de visitas anteriores por outras espécies (Qui-quadrado=160,62, g.l.=139, p<0,001).

O tempo médio gasto com a atividade "procura" foi 5,5 s (N=22,  $\delta=2,650$ ), 57,6 s (N=35,  $\delta=41,469$ ) com a atividade "coleta de pólen" e 30,0 s (N=3,  $\delta=10,000$ ) com a

QUADRO 27. Análise do Efeito do Horário (Hora) no Tempo atividade "coleta de néctar". Houve uma variação individual no tempo gasto com a atividade de "coleta de pólen" (Quadro 26), mas não houve variação de horário e entre os meses de floração em ambas as atividades (Quadros 27 e 28, respectivamente).

HORA 4 0,256 0,902  
ERRO 12 0,079

QUADRO 26. Análise do Efeito Individual no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Plebeia cf. nicriceps*.

HORA 4 0,712 0,050  
ERRO 12 0,079

ATIVIDADE - PROCURA

FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	114,288	13	2,121	0,145
ERRO	33,167	8		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN

FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
INDIVÍDUO	47426,905	16	4,832	0,001
ERRO	11041,667	18		

ERRO 18 0,079

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN

FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	1,234	1	0,002	0,961
ERRO	2040,227	33		

QUADRO 27. Análise do Efeito do Horário (Hora) no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Plebeia cf. nicriceps*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
HORA	8,375	4	0,256	0,902
ERRO	139,079	17		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
HORA	15529,405	4	2,712	0,050
ERRO	42939,167	18		

QUADRO 28. Análise do Efeito do Mês de Floração no Tempo Gasto em Cada Atividade, Para *Plebeia cf. nicriceps*.

ATIVIDADE - PROCURA				
FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	0,055	1	0,007	0,932
ERRO	147,400	20		

ATIVIDADE - COLETA DE PÓLEN				
FONTE DE VARIACÃO	SQ	GL	F	P
MÊS	4,344	1	0,002	0,961
ERRO	58464,227	33		

À distribuição de freqüência dos ângulos de partida, em relação à chegada, não diferiu entre os meses ( $p=0,778$ ), apresentando um padrão de distribuição aleatório (Figura 26,  $N=60$ , g.l.=5, máxima diferença=0,446,  $p=0,132$ ).

*Plebeia cf. nicriceps* forrageou em grupos com até 6 indivíduos em uma mesma flor. Esses grupos permaneceram durante muito tempo na mesma planta (tempo máximo observado=180, médio=37,083), sendo que durante todas as observações não foram observadas abelhas que deixassem a planta, mesmo após 3 minutos de observação.

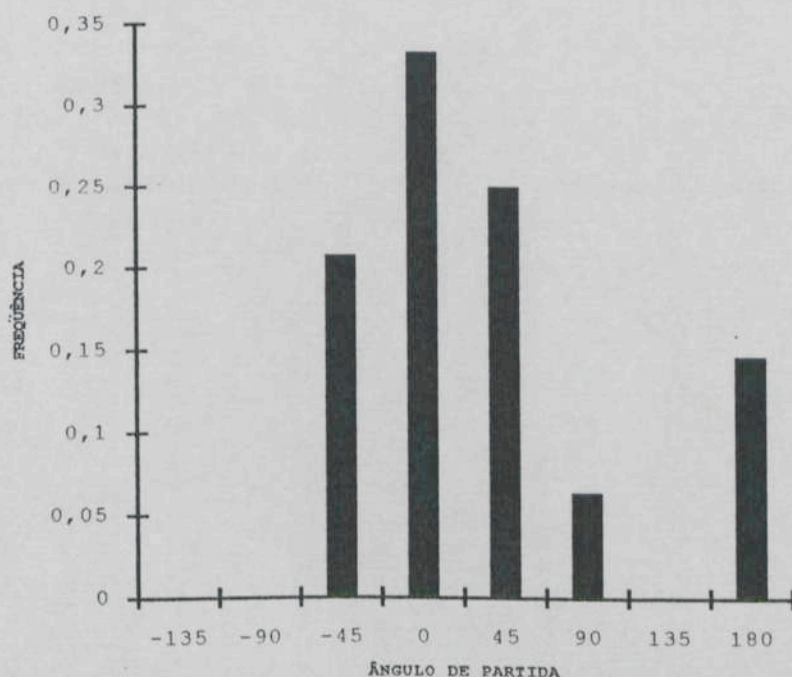


FIGURA 26. Distribuição de Freqüência dos Ângulos de Partida, em Relação à Chegada, na Movimentação de *Plebeia cf. nicriceps*.

### 3.3.8. Padrão Geral do Comportamento de Forrageamento dos Principais Polinizadores

Este item tem como objetivo resumir os resultados do comportamento de forrageamento dos principais polinizadores, afim de facilitar a comparação e interpretação dos mesmos.

O Quadro 29 mostra os resultados em relação aos fatores que afetaram a freqüência de visita aos ramos e o tempo gasto com cada atividade. As Figuras 27 e 28 apresentam o esquema do padrão de direção de vôo e de movimentação intraplanta, respectivamente. O Quadro 30 mostra uma síntese dos resultados sobre decisão de partida da planta.

QUADRO 29. Fatores que Afetaram a Frequência de Visita aos Ramos, Tempo Médio (em Segundos) Gasto com Cada Atividade e Padrão de Variação no Tempo Gasto com Cada Atividade (Variação). PR, Procura; P, Coleta de Pólen; N, Coleta de Néctar.

ESPÉCIE	VISITA <sup>1</sup>	TEMPO MÉDIO			VARIÇÃO <sup>2</sup>		
		PR	P	N	PR	P	N
<i>Augoclorella michaelis</i>	nfa*h*nva	4,0	16,7	12,2	-	-	-
<i>Augocloropsis cupreola</i>	nfa*h*nva	3,1	11,0	16,8	in/m	-	-
<i>Pseudocentron paulistana</i>	-	2,9	13,2	16,5	in/m	in/m	in/m
<i>Melissodes sexcincta</i>	nfa*h*nva	3,3	13,7	9,5	in	h	in/h/m
<i>Ceratinula trimaculata</i>	nfa*h*nva	5,0	30,0	34,7	-	h	-
<i>Plebeia droryana</i>	nfa*h*nva	4,0	21,6	-	-	-	-
<i>Plebeia cf. nicriceps</i>	nfa*h*nva	5,5	57,6	30,0	-	ind	-

1. Fatores que afetaram na frequência de visita segundo o modelo descrito no material e métodos, que foram significativos, onde: nfa, número de flores abertas; h, horário; nva, número de visitas anteriores.
2. Efeitos significativos, onde: in, efeito individual; h, efeito de horário; m, efeito de mês de floração.

FIGURA 27. Direcção de Voo na Movimentação Intra-planta, Para Cada Espécie Estudada. As Setas Representam a Frequência de Ocorrência do Ângulo de Partida da Flor, em Relação à Chegada.

*Augocloropsis cupreola*

(não aleatório)

*Melissodes sexcincta*

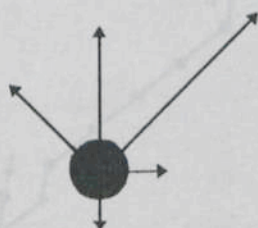
(não aleatório)

*Pseudocentron paulistana*

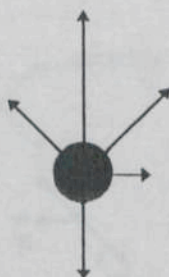
(aleatório)

*Plebeia droryana*

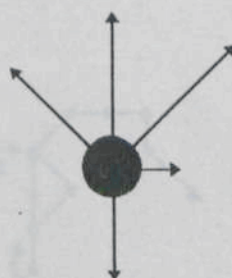
(aleatório)

*Augoclorella michaelis*

(aleatório)

*Ceratinula trimaculata*

(aleatório)

*Plebeia cf. nicriceps*

(aleatório)

FIGURA 27. Direção de Vôo na Movimentação Intraplanta, Para Cada Espécie Estudada. As Setas Representam a Freqüência de Ocorrência do Ângulo de Partida da Flor, em Relação à Chegada.

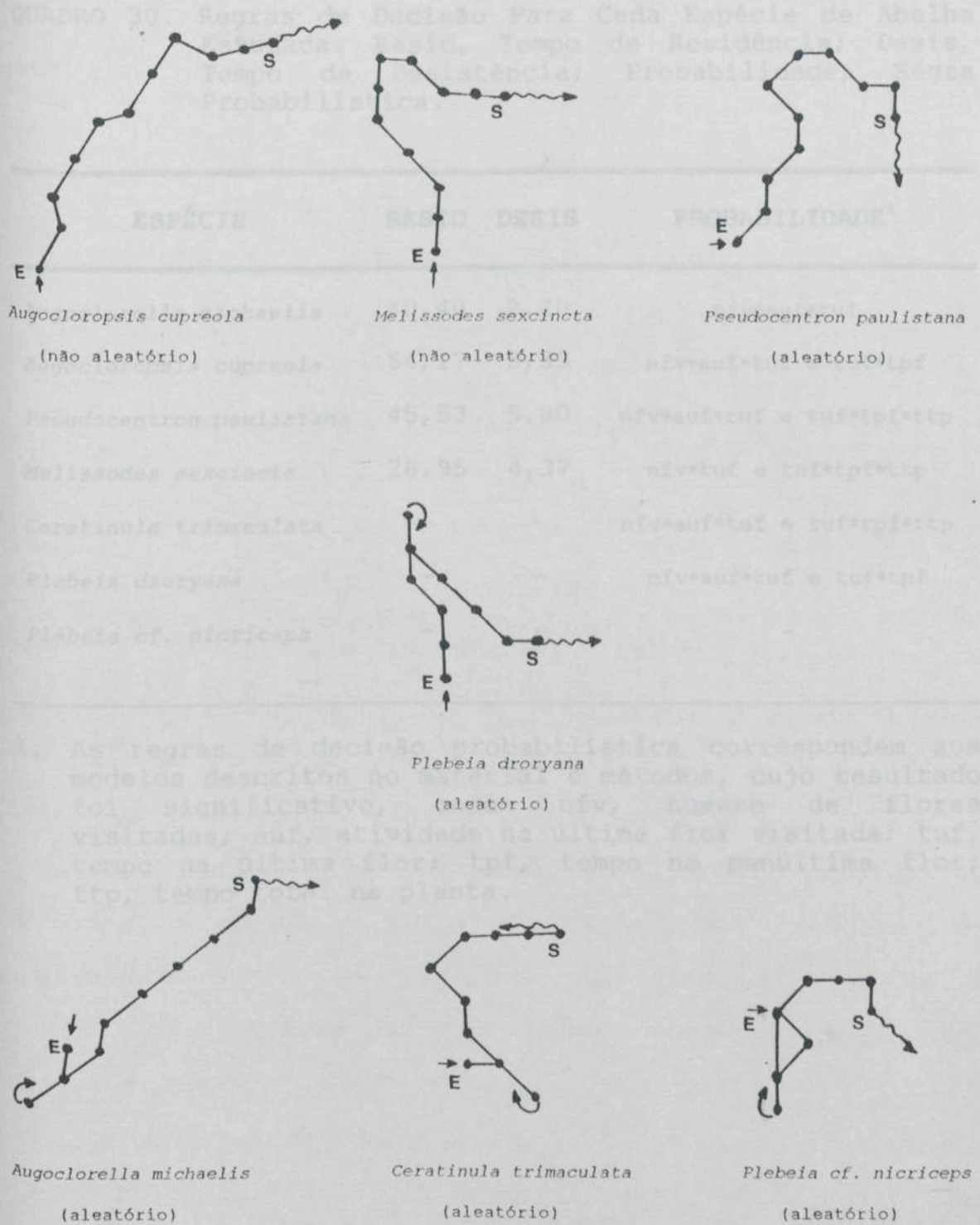


FIGURA 28. Padrão de Movimentação Intraplanta, Para Cada Espécie Estudada. No Caminho Percorrido, a Referência é Sempre o Ângulo de Partida de Cada Flor, Representada Pela Circunferência Escura, Considerando Distâncias Iguais Entre as Flores.

QUADRO 30. Regras de Decisão Para Cada Espécie de Abelha Estudada. Resid, Tempo de Residência; Desis, Tempo de Desistência; Probabilidade, Regra Probabilística.

ESPÉCIE	RESID	DESI	PROBABILIDADE <sup>1</sup>
<i>Augoclorella michaelis</i>	40,40	2,20	nfv*auf*tuf
<i>Augocloropsis cupreola</i>	54,17	5,33	nfv*auf*tuf e tuf*tpf
<i>Pseudocentron paulistana</i>	45,53	5,80	nfv*auf*tuf e tuf*tpf*ttp
<i>Melissodes sexcincta</i>	28,95	4,37	nfv*tuf e tuf*tpf*ttp
<i>Ceratinula trimaculata</i>	-	-	nfv*auf*tuf e tuf*tpf*ttp
<i>Plebeia droryana</i>	-	-	nfv*auf*tuf e tuf*tpf
<i>Plebeia cf. nicriceps</i>	-	-	-

1. As regras de decisão probabilística correspondem aos modelos descritos no material e métodos, cujo resultado foi significativo, onde: nfv, número de flores visitadas; auf, atividade na última flor visitada; tuf, tempo na última flor; tpf, tempo na penúltima flor; ttp, tempo total na planta.

de sementes a frutos e a alocação relativa de nutrientes para sementes de "qualidade" podem ser incrementados, quando há alguma limitação na disponibilizada de nutrientes (MORIN & BERTIN, 1983; TIMMERMAN, 1988; CASPER & SCHOENHARDT, 1989).

A flor apresenta alguma autinomia, com os componentes do período floral dando fácil acesso aos recursos (pólen e ovula).

#### 4. DISCUSSÃO

A flor apresenta alguma autinomia, com os componentes do período floral dando fácil acesso aos recursos (pólen e ovula). A flor apresenta alguma autinomia, com os componentes do período floral dando fácil acesso aos recursos (pólen e ovula).

A estratégia reprodutiva, as características da flor e da floração são condizentes com a estratégia de vida de *Triumfetta semitriloba* (CRUDEN, 1976; CRUDEN e MILLER-WARD, 1981; GRAUMANN e GOTTSBERGER, 1988).

*Triumfetta semitriloba* é autógama facultativa, produzindo sementes viáveis mesmo na ausência de polinizadores e com razão pólen/óvulo igual a 161,5 (COLLEVATTI e CAMPOS, não publicado), considerado um valor baixo (CRUDEN, 1976; CRUDEN e MILLER-WARD, 1981). A presença de polinizadores não provoca um aumento no número de sementes por fruto, em áreas de pasto, o que sugere uma limitação nutricional na produção de sementes (Collevatti e Campos, não publicado). Entretanto, a polinização cruzada realizada pelos polinizadores pode melhorar a "qualidade" das sementes. O excesso de grãos de pólen na região estigmática pode provocar uma "competição" entre os tubos polínicos que se desenvolvem. Além disso, o aborto seletivo

de sementes e frutos e a alocação seletiva de nutrientes para sementes de melhor "qualidade" podem ser incrementados, quando há apenas limitação na disponibilidade de nutrientes (STEPHENSON e BERTIN, 1983; ZIMMERMAN, 1988; CASPER e NIESENBAUM, 1993).

A flor apresenta simetria actinomorfa, com os componentes do perianto livres, dando fácil acesso aos recursos (pólen e néctar), podendo ser classificada como polifílica, ou seja, com características capazes de atrair várias espécies de visitantes florais (FEGRI e van der PIJL, 1974; PROCTOR, 1978). Embora as flores sejam pequenas, a coloração amarela, a distribuição agregada dos indivíduos e a sincronia da floração podem tornar a mancha de recurso conspícua para os insetos (HEINRICH e RAVEN, 1972; AUGSPURGER, 1980). Outro aspecto importante é a produção de uma quantidade muito pequena de néctar, o que pode ter implicações no comportamento dos visitantes, como a visita a um maior número de flores para conseguir alocar a quantidade de recurso necessária (HEINRICH e RAVEN, 1972; HEINRICH, 1981; ZIMMERMAN, 1988). Esse comportamento pode ser bastante favorável para a planta, à medida que, visitando um maior número de flores, o polinizador promove uma maior dispersão dos grãos de pólen.

O efeito do horário no número de flores abertas foi bastante definido, não variando com a mancha, nem com o mês de floração. O padrão de abertura das flores foi sequencial. A abertura iniciava-se, aproximadamente, às 13:30 h e as flores se abriam sequencialmente, aumentando o

número de flores abertas até às 16:00 ou 17:00 h, dependendo da área e mês de floração. Esse período, então, era o que tinha maior número de flores abertas. As primeiras flores a se abrirem começavam a se fechar também nesse período. Após o fechamento, as flores murchavam e um dia após ocorria a abscisão.

A fenologia da floração de *Triumfetta semitriloba* parece ser intermediária entre o padrão "steady state" (floração estável) e o "big bang" (GENTRY, 1974), também designada como "floração em massa" (HEINRICH e RAVEN, 1972). Na floração "steady state", as plantas produzem um pequeno número de flores novas diariamente, durante um longo período (geralmente mais de 2 meses). Já na "floração em massa", as plantas produzem um grande número de flores durante um curto período de tempo, muitas vezes menor que uma semana. Por exemplo, *Hybanthus prunifolius* (Violaceae), um arbusto de floresta tropical, produz uma média de 226 flores por indivíduo durante todo período de floração, que dura, em termos individuais, uma média de 3,7 dias, e, em termos populacionais, 6,5 dias (AUGSPURGER, 1980). Dessa forma, *Triumfetta semitriloba* pode ser considerada como do tipo "steady state" modificado, onde há um longo período de floração (3 meses), mas uma quantidade expressiva de flores se abrem diariamente (foram encontrados indivíduos com mais de 300 flores abertas em um mesmo dia).

Aparentemente, as características da área em que as plantas estão localizadas afeta na produção de flores e, portanto, no padrão de floração. A alocação de recursos

para a reprodução, como no número de flores, pode estar relacionada com as características do habitat (ABRAHAMSON, 1975; EVENSON, 1983; WEINER, 1988).

A mancha M1 está localizada em uma área de pasto situada em uma encosta, onde, na época de seca da região (inverno), as plantas perdem as folhas e uma grande quantidade de ramos, provavelmente em virtude do stress hídrico. As folhas e ramos começam a brotar somente durante o período de chuvas, no verão, após o qual começam a florescer. É possível que haja uma intensa alocação de energia para a recuperação de biomassa vegetativa, em detrimento da alocação de recurso para a reprodução, provocando uma menor produção de flores. Já em M2, que está localizada em uma área às margens de um riacho, não há um período de stress hídrico com perda de folhas e ramos pelas plantas, assim, pode haver uma maior alocação de recursos para a parte reprodutiva, refletindo na produção de um maior número de flores. Em M3, localizada em uma trilha dentro de uma mata, a intensidade luminosa é bem menor que nas manchas localizadas no pasto, em virtude do sombreamento causado pelas árvores. Nesse local, as plantas apresentam folhas bem maiores que as plantas localizadas em pasto, e de coloração verde mais intensa. Nesse caso, é provável que haja uma alocação de recurso para a produção de partes vegetativas, em detrimento da parte reprodutiva, havendo, então, menor produção de flores.

Outro fator que pode explicar esse resultado é a grande variação no número de flores produzidas entre

plantas de diferentes tamanhos, as plantas maiores produzem maior número de flores. Nos sorteios das plantas para contagem do número de flores abertas foram englobadas plantas grandes e pequenas, o que pode ter prejudicado a visualização de um padrão mais definido. Entretanto, esse pode ser um padrão real da população, já que o esforço reprodutivo pode estar ligado ao tamanho da planta (WEINER, 1988; WAGNER, 1989). Embora haja um tamanho mínimo para que as plantas atinjam a maturidade, os indivíduos de *Triumfetta semitriloba* atingem a maturidade quando estão ainda relativamente pequenos.

Mesmo tendo o pólen como recurso principal para as abelhas, *Triumfetta semitriloba* foi visitada por várias espécies, pertencentes a diferentes famílias. O pólen é um importante recurso para as abelhas, com características diferentes do néctar, pois seu conteúdo é eminentemente protéico. Abelhas solitárias podem ser mais comuns, que abelhas sociais, em flores cujo recurso principal é o pólen (HEINRICH, 1975). Grande parte do recurso energético coletado pelas abelhas sociais são utilizados para o aquecimento e manutenção do ninho, necessitando de um fornecimento maior e mais freqüente de néctar. As abelhas solitárias, por outro lado, acumulam somente a energia necessária para o provisionamento do ninho, para alimentação da prole, tendo, provavelmente, uma necessidade menor de recursos energéticos. Entretanto, para abelhas do gênero *Bombus*, o pólen parece ser um fator limitante do crescimento da colônia mais importante que o néctar

(PLOWRIGHT e LAVERTY, 1984). A escolha da flor pode estar ligada, também, ao tamanho corporal (HEINRICH e RAVEN, 1972; HEINRICH, 1975, 1981). Abelhas com maior tamanho necessitam de mais energia para manutenção do metabolismo e vôo. Dessa forma, espera-se que flores com pequena quantidade de néctar não sejam visitadas por abelhas grandes.

As espécies de abelhas encontradas nas flores de *Triumfetta semitriloba* eram, preponderantemente, solitárias. Das 31 espécies encontradas, somente três espécies eram sociais, *Apis mellifera*, *Plebeia droryana* e *Plebeia cf. nicriceps*. Abelhas de tamanho corporal grande também não eram comuns, tendo sido encontradas somente 3 espécies: *Xylocopa suspecta*, *Ptiloglossa cf. pretiosa* e *Ptiloglossa sp.* Essas espécies, entretanto, eram observadas poucas vezes nas flores, além disso, o comportamento de visita foi semelhante ao comportamento de "amostragem" do ambiente (PYKE, 1984; STEPHENS e KREBS, 1986), já descrito para abelhas do gênero *Bombus* (HEINRICH, 1979).

Entre as abelhas mais comuns, as de maior tamanho corporal, *Melissodes sexcincta*, *Pseudocentron paulistana*, *Cressomiella sussurans*, *Cressomiella aff. sussurans* e *Cressomiella sp.*, coletavam néctar entre as coletas de pólen. Entre essas espécies, só foram observados dois machos de *Melissodes sexcincta* coletando néctar, com comportamento também semelhante à "amostragem". Mesmo as abelhas que coletaram pólen e néctar com igual frequência (*Augocloropsis cupreola* e *Ceratinula trimaculata*), não

apresentaram uma segregação temporal entre essas atividades. A partir disso, pode-se concluir que o pólen é o recurso principal, cujo padrão de disponibilidade deve modelar o padrão de comportamento de forrageamento, pelo menos para essas espécies.

É provável que estas abelhas estivessem coletando néctar em flores de outras espécies. No entanto, durante as observações de campo não foi observada nenhuma visita dessas abelhas a outras flores, nas áreas estudadas. Dessa forma, elas poderiam estar coletando néctar em flores localizadas em outras manchas. Esse comportamento é comum em espécies que visitam flores que só fornecem pólen (ZIMMERMAN, 1982b; PLOWRIGHT e LAVERTY, 1984).

As abelhas que coletavam néctar com a mesma, ou maior, frequência que o pólen, *Augochlorella michaelis*, *Ceratinula trimacula*, *Ceratinula sp1*, *Ceratinula sp2* e *Dialictus sp.*, foram as abelhas de menor tamanho corporal. Com exceção de *Dialictus sp.*, essas abelhas foram encontradas na mancha situada na mata (M3).

Embora o período de floração de *Triumfetta semitriloba* tenha ocorrido em uma época em que outras plantas também estão florindo, as principais polinizadoras apresentaram uma fidelidade floral bem marcada. A constância floral é um padrão de forrageamento que prevê que indivíduos de uma mesma espécie forrageiam seletivamente em um mesmo tipo de flor, dentro de uma população de planta polimórfica, ou dentro de uma comunidade (FREE, 1970; HEINRICH, 1975). A constância

floral pode ser condicionada pela facilidade de manipulação do recurso e taxa de retorno, levando a uma aprendizagem ou a formação de uma "imagem de busca". A formação da "imagem de busca" ocorre pela associação do recurso com certas características do mesmo, como a cor no caso das flores, o que pode levar a um menor custo de manipulação ou de reconhecimento do recurso (SHETTLEWORTH, 1984; KREBS e KACELNIK, 1991). No caso das abelhas que visitam *Triumfetta semitriloba*, a constância floral pode ter sido condicionada por vários fatores, como a sincronia na floração, com um grande número de flores abertas formando uma mancha bastante conspícua, o fácil acesso ao recurso, tornando o custo de manipulação baixo. A constância floral parece ser um fenômeno comum em *Apis mellifera*, e se sobrepõe, muitas vezes, à estratégias de maximização dos ganhos (ou minimização dos custos) ou à minimização da variância do recurso (WELLS e WELLS, 1983, 1984, 1986). Entretanto, esse comportamento parece estar ligado às características do ambiente, como à distribuição espacial do recurso (WELLS e WELLS, 1984, 1986) e às necessidades da colônia (HEINRICH, 1975).

Em um estudo feito sobre a comunidade de abelhas em regiões de pastagem no município de Viçosa, CURE et al. (1993) verificaram que *Melissodes sexcincta* visitava principalmente *Triumfetta* sp. (espécie não identificada), embora tenha sido coletada em outras espécies. Dos indivíduos coletados em *Triumfetta* sp, 85% eram fêmeas. Os machos visitaram principalmente *Arrabidaea* sp

(Bignoniaceae), cujo volume de néctar é alto, quando comparado com o de espécies do gênero *Triumfetta*. Sua ocorrência na área coincidiu com o período de floração de *Triumfetta* sp.

Nesse estudo, somente *Melissodes sexcincta* foi constante à *Triumfetta* sp. nenhuma das outras espécies encontradas no presente estudo teve destaque como visitante floral de *Triumfetta* sp. Espécies consideradas importantes no presente estudo, como *Pseudocentron paulistana* e *Cressomiella sussurans*, visitaram várias outras espécies, além de *Triumfetta*, sendo pouco expressiva na mesma. Abelhas do gênero *Augochlorella*, *Augochloropsis* e *Ceratinula* não foram encontradas em *Triumfetta* sp. É importante ressaltar que abelhas que visitaram *Triumfetta semitriloba* apenas uma vez ou esporadicamente, no presente estudo, não visitaram ou raramente visitaram *Triumfetta* sp. no estudo de CURE et al. (1993).

Embora a espécie de *Triumfetta* não tenha sido identificada, há uma grande possibilidade que seja *Triumfetta semitriloba*, já que essa espécie é bem mais freqüente na região que *Triumfetta bartramia*, espécie coocorrente. Além disso, a diferença entre as duas espécies é críptica, sendo que *T. bartramia* possui flores um pouco menores que *Triumfetta semitriloba*, com o estigma bifido. Há possibilidades, também, que seja da espécie *Triumfetta nemoralis*, que também ocorre no estado de Minas Gerais. Essa espécie difere de *Triumfetta semitriloba* principalmente pela presença de um maior número de estames

(mais de 30). Entretanto, não há registros dessa espécie na região de Viçosa.

A comparação entre os dois estudos mostra que as plantas do gênero *Triumfetta* são importantes como fonte de pólen para *Melissodes sexcincta*. A visita de algumas espécies como *Xylocopa suspecta*, *Augochloropsis electra*, *Augochloropsis cleopatra*, *Megachile tuberculifera*, e outras, pode ter sido um comportamento de procura ou "amostragem" do ambiente. Além disso, o comportamento das abelhas pode ter sido modificado devido às características dos ambientes. No caso do ambiente estudado por CURE et al. (1993), várias outras espécies estavam florindo na mesma época que *Triumfetta* sp, inclusive espécies que têm como recurso principal o néctar, como *Arrabidaea* sp. Outra questão interessante é que a constância floral pode ser um fenômeno temporal ou espacial - muitas das abelhas que foram constantes à *Triumfetta semitriloba* no presente trabalho foram coletadas em outras plantas por CURE et al. (1993) em épocas em que *Triumfetta* não estava florida.

Com relação aos outros grupos de visitantes florais, as duas espécies do gênero *Pseudodiabrotica* (Coleoptera) foram as que mais se destacaram na área de mata (M3), depois das abelhas. Embora a sua presença nas flores não impedisse a visita por abelhas, esses insetos predavam as flores de *Triumfetta semitriloba*, causando uma diminuição da disponibilidade de pólen para as abelhas. Além de diminuir a disponibilidade de pólen e, conseqüentemente, diminuir o componente masculino do valor

adaptativo da planta, a predação de flores pode também diminuir a produção de sementes, reduzindo o componente feminino do valor adaptativo da planta (ARNOLD, 1982; HENDRIX, 1988; VAUGHTON, 1990; ENGLISH-LOEB e KARBAN, 1992).

Apesar de não ter sido possível estudar detalhadamente a influência do comportamento desses insetos na produção de frutos e sementes, a produção de frutos foi menor na mancha localizada na mata (M3) que nas manchas localizadas em pasto (M1 e M2), onde a predação de flores não foi expressiva (Collevatti, não publicado). Entretanto, a produção de frutos pode ter sido menor devido a maior alocação de recurso para partes vegetativas (BERTIN, 1988; HAIG e WESTOBY, 1988; HENDRIX, 1988), já que há uma forte evidência de que as plantas na mata alocam grande parte de recurso para os tecidos vegetativos, conforme argumentado anteriormente. Além disso, os frutos na mata eram maiores que no pasto, mas o número de sementes por fruto e a viabilidade destes não diferiu entre os locais (Collevatti, não publicado). Isso pode ter ocorrido devido a melhor "qualidade" das sementes na mata decorrida de uma maior taxa de inter-cruzamento, ou pela alocação seletiva de recurso para flores não danificadas, induzida pela herbivoria (HAIG e WESTOBY, 1988; HENDRIX, 1988).

A predação de flores nos pastos pode ter sido inexpressiva devido à presença de formigas que visitam os nectários extraflorais (JANZEN, 1966, 1972; BENTLEY, 1977; STEPHENSON, 1982a), já que a abundância de insetos

herbívoros na área é grande (incluindo Coleoptera, Hemiptera, Homoptera e Orthoptera). *Zacryptocerus pusillus* e *Pseudomyrmex gracilis* visitam os nectários extraflorais de *Triumfetta semitriloba* nas áreas de pasto estudadas, mas não na área de mata, embora haja a presença dos nectários. O efeito da presença dessas formigas sobre a taxa de herbivoria ainda está sendo estudado para o sistema em questão (Collevatti et al., não publicado), contudo, observações preliminares indicam que as formigas, de alguma forma, diminuem pelo menos a taxa de herbivoria foliar. Além disso, *Zacryptocerus pusillus* faz visitas esporádicas aos nectários das flores, podendo ser um polinizador. Entretanto, a polinização por formigas é bastante limitada (WYATT e STONEBURNER, 1981; BEATTIE et al., 1984; GOMÉZ e ZAMORA, 1992), não só pela redução de viabilidade dos grãos de pólen, mas também pela presença de "myrmicacin" (ácido 1-B-hidroxidecanóico) na glândula metatorácica e pelo padrão de movimentação desses insetos.

Com relação à freqüência de visitas pelas abelhas, de modo geral não houve uma uniformidade ao longo do horário de antese. Entretanto, não houve um pico bem definido de visita. Esse resultado pode ter sido encontrado porque a freqüência de visitas foi muito baixa, com vários casos de freqüência igual a zero, o que dificultou o ajuste de qualquer função de distribuição de probabilidade (Uniforme, Chi-quadrado e Normal). As observações se iniciavam às 13:30 h, quando as flores começavam a abrir - nesse horário as abelhas estavam começando a procurar pelo

recurso, e o número de visitas aos ramos observados, nesse horário, foi igual a zero, para todas as espécies de abelhas. Além disso, o número de observações de visitas aos ramos foi pequeno (uma observação por mês de floração). Dessa forma, a distribuição de freqüência de visitas aos ramos só demonstrou que a taxa de visita a um mesmo ramo ou flor é realmente muito baixa, mas não expressou o período de atividade e a existência ou não de um pico de atividade bem definido.

O que causaria essa baixa freqüência de visitas, já que o número de indivíduos e de espécies que visitam as flores de *Triumfetta semitriloba* foi grande? Uma hipótese para explicar essa baixa freqüência de visitas seria o padrão temporal de abertura das flores e de disponibilidade de recurso. As flores se abrem sequencialmente, havendo um aumento do número de flores por indivíduo até um certo horário (aproximadamente 16:00 h), quando começa a decrescer este número. Há, também, uma sincronia intra e interpopulacional, ou seja, os indivíduos das populações que ocorrem em uma mesma região florescem na mesma época, formando manchas com uma alta densidade de recurso. Como o recurso principal é o pólen, que não é renovável, e como as flores são visitadas logo que começam a se abrir, a quantidade de flor em uma planta e em um determinado período, pode não corresponder à disponibilidade de recurso (TEPEDINO e STATON, 1981, 1982; ZIMMERMAN e PLEASANTS, 1981). Embora o número de flores abertas indique uma grande quantidade de recurso, muitas flores já foram visitadas,

tendo sido retirado todo, ou grande parte, do pólen disponível. Assim, a abertura sequencial das flores e a visita pelas abelhas, causando uma diminuição do recurso disponível, tornam a distribuição espacial do recurso "manchada", e conseqüentemente, a taxa de visita baixa.

Esse padrão pode ter conseqüências importantes no comportamento dos visitantes e, conseqüentemente, no fluxo gênico da planta. Pela teoria do forrageamento ótimo, espera-se que as abelhas voem distâncias mais curtas, minimizando os gastos energéticos com o vôo e maximizando seu valor adaptativo (HEINRICH, 1975; KREBS e McCLEERY, 1984; PYKE, 1984). Essas distâncias são, geralmente, mais curtas quando as abelhas estão coletando pólen (ZIMMERMAN, 1982a). Dessa forma, a taxa de autogamia e geitonogamia seria alta, já que a maioria dos vôos seriam para flores mais próximas e vizinhos mais próximos. Entretanto, existem vários mecanismos pelos quais as plantas podem modificar o comportamento dos insetos, "forçando-os" a visitar mais flores e a voarem distâncias maiores, como a produção de pequenas quantidades de néctar, uma variabilidade temporal e espacial na produção do recurso, a produção de poucas flores forçando a abelha a mudar de planta (HEINRICH e RAVEN, 1972; AUGSPURGER, 1980; ZIMMERMAN, 1981a, 1981b, 1988; OTT et al., 1985). No caso de *Triumfetta semitriloba*, na qual um mesmo indivíduo pode produzir muitas flores no mesmo dia, o aumento da movimentação interplanta e, conseqüentemente, da polinização cruzada, podem ocorrer

pela abertura sequencial e distribuição manchada do recurso.

A freqüência de visita aos ramos não foi influenciada pela área de ocorrência ou pelo mês de floração, para as espécies que ocorreram em mais de um local e mês de floração. Já o horário, o número de flores abertas e o número de visitas anteriores às flores influenciaram na freqüência de visita às flores para todas as espécies estudadas, com exceção de *Pseudocentron paulistana*.

O efeito de horário pode representar tanto o horário de atividade de cada espécie, quanto o número de flores abertas na planta já que há uma interação significativa entre essas duas variáveis. Plantas com maior número de flores podem atrair um maior número de abelhas (GENTRY, 1974; STEPHENSON, 1982b; ANDERSSON, 1988), embora a taxa de visita por flor possa ser menor que em plantas com menor quantidade de flores (ANDERSSON, 1988; BULLOCK *et al.*, 1989). O maior número de flores pode atrair uma maior quantidade de insetos devido à maior intensidade de "sinais" (cor e odor), que são utilizados pelos insetos para localização do recurso (HEINRICH e RAVEN, 1972; GENTRY, 1974). Além disso, uma planta com maior número de flores pode significar, *a priori*, um menor custo de vôo entre plantas, sendo um incentivo para o polinizador permanecer na mesma planta.

A visita anterior por outras abelhas representa uma diminuição na quantidade de recurso disponível, tanto para

as abelhas que coletam pólen, quanto para as que coletam néctar, tornando as flores menos adequadas. Pode-se esperar que abelhas que consigam reconhecer qual a quantidade de pólen presente nas anteras, não sejam afetadas por visitas anteriores e que não visitem flores já visitadas anteriormente, pelo menos aquelas cujo conteúdo de pólen não seja adequado (ZIMMERMAN, 1982b; CRESSWELL e ROBERTSON, 1994). O número de visitas anteriores pode não ter afetado a frequência de visitas por *Pseudocentron paulistana* por esse motivo. Essa abelha apresenta o comportamento de sobrevoar a flor por alguns segundos (2 a 3 s), tomando a decisão de pousar ou não. Foi observado que flores recusadas, geralmente, já haviam sido visitadas anteriormente e apresentavam pouca quantidade de pólen. Possivelmente essa abelha consiga ter acesso à quantidade de pólen disponível nas anteras, pousando somente se houver uma quantidade adequada de pólen. Embora *Melissodes sexcincta* também tenha comportamento semelhante, é possível que o nível de pólen presente na flor, para que haja aceitação do recurso, seja maior para *Pseudocentron paulistana* que para *Melissodes sexcincta* - o tempo mínimo de coleta de pólen em uma flor foi de 5,0 s para *Pseudocentron paulistana* e 3,0 s para *Melissodes sexcincta* - o que pode indicar um nível limiar mais alto para *P. paulistana*, sendo mais "seletiva" que *Melissodes sexcincta*. Além disso, *Pseudocentron paulistana*, assim como as abelhas do gênero *Cressomiella*, tem o comportamento de abrir botões

florais em pré-antese, com as mandíbulas e pernas anteriores, alterando a disponibilidade de recurso.

Não houve um padrão geral, conforme esperado, de variação interindividual, no tempo gasto com as atividades. Esperava-se que, dada as diferenças intrínsecas entre os indivíduos de uma mesma espécie, estas se refletiriam no comportamento, mostrando uma variação no tempo gasto com as atividades.

O mesmo ocorreu com as variáveis que caracterizam o padrão temporal de utilização do recurso. Não houve uma segregação temporal na coleta de pólen e de néctar. Esperava-se que houvesse maior coleta de néctar no final do horário de antese, tanto pela diminuição da disponibilidade de pólen, quanto pela recuperação dos gastos energéticos durante o período de coleta de pólen e queda da temperatura do ambiente, com maior gasto energético para manutenção da temperatura corporal (HEINRICH, 1975, 1981). A temperatura corporal é um dos melhores indicadores do gasto energético instantâneo. Pelo menos 80% da energia gasta por um animal é degradada em calor, devido à ineficiência no aproveitamento energético, em nível bioquímico e mecânico. Assim, um aumento de produção de calor, acompanhada pelo aumento da temperatura corporal, está relacionada a um aumento no gasto energético. Quanto menor o animal, maior a "barreira energética" para a realização de atividades em temperaturas baixas. Esperava-se, também, que a coleta de néctar fosse maior no último mês de floração (maio), época em que os dias estavam mais curtos e com temperatura mais

baixa. Esse fato pode não ter sido observado porque o recurso principal coletado em *T. semitriloba* é o pólen e, conforme sugerido acima, a constância floral pode ter sido temporal (durante a floração de *Triumfetta semitriloba*), espacial (nas manchas estudadas) e individual. Assim, provavelmente as abelhas buscavam suprimento energético na forma de néctar em outras manchas. Entretanto, a quantidade de néctar encontrada em *Triumfetta semitriloba* pode ser suficiente para as abelhas que a visitavam.

*Augocloropsis cupreola* e *Melissodes sexcincta* apresentaram um mesmo padrão de direção de vôo, com tendência a manter a direcionalidade ( $0^\circ$ , ou mesma direção da chegada), com movimentos laterais a  $45^\circ$  e  $-45^\circ$ , mas uma maior tendência a manter a direcionalidade quando estavam partindo de uma mancha (planta). Já *Pseudocentron paulistana*, *Augoclorella michaelis*, *Ceratinula trimaculata*, *Plebeia droryana* e *Plebeia cf. nicriceps* tiveram direção de vôo aleatória, ou seja, sem tendência a manter qualquer direção, e esse comportamento foi mantido mesmo quando partiam de uma planta. Além disso, não houve mudança de estratégia ao longo dos meses de floração.

Esperava-se que houvesse modificação de comportamento, para as abelhas que ocorreram em mais de um mês, caso houvesse mudança na disponibilidade de flor ao longo dos meses de floração. Embora isso tenha ocorrido em M2 e em M3, os dados de comportamento obtidos foram insuficientes para a realização dessa análise.

A direção de vôo pode estar ligada a características do ambiente, como a quantidade de recurso que a abelha acabou de coletar, à disponibilidade do recurso na mancha, direção predominante do vento e à distribuição espacial do recurso (LEVIN *et. al.*, 1971; LEVIN, 1978; PYKE, 1978; WOODSELL, 1978; ZIMMERMAN, 1979, 1982b; WADDINGTON, 1980; SCHMID-HEMPEL, 1984, 1985, 1986; GINSBERG, 1986; SCHMID-HEMPEL e SCHMID-HEMPEL, 1986). A incorporação de uma direcionalidade (manutenção da direção de chegada) na estratégia de forrageamento pode maximizar a taxa líquida de energia alocada pois evita que áreas que já tenham sido visitadas voltem a ser visitadas novamente (LEVIN *et al.*, 1971; LEVIN, 1978). Por outro lado, estratégias como o forrageamento em "área restrita" podem manter a abelha em uma mancha rica em recurso. Nessa estratégia pode ocorrer um aumento da freqüência de ângulos laterais (menor manutenção da direcionalidade) quando a quantidade de recurso que acabou de ser coletada é grande, caso haja uma correlação positiva entre o nível de recurso encontrado em uma flor e o nível de recurso nas flores vizinhas (PYKE, 1978; ZIMMERMAN, 1981a, 1981b, 1982b; MORSE, 1986). Analogamente, espera-se que a abelha mantenha a direção de chegada quando encontra uma flor pobre em recurso. Dessa forma, a estratégia a ser adotada depende, além de fatores intrínsecos, de características do ambiente (KREBS e MCCLEERY, 1984; STEPHENS e KREBS, 1986). Assim, o risco de revisita depende da disponibilidade de recurso na área - quando o número de flores abertas é grande, o risco

de revisita é baixo. Entretanto, o formato da mancha e a distribuição das plantas na mancha pode alterar este risco e influenciar no ângulo de partida (PYKE, 1978; HEINRICH, 1979; WADDINGTON, 1980, 1983; GINSBERG, 1986; SCHMID-HEMPEL e SCHMID-HEMPEL, 1986).

Para discutir esse aspecto do comportamento de forrageamento, deve-se separar as manchas localizadas em área de pasto (M1 e M2) da mancha localizada na mata (M3).

Considerando M1 e M2, nestas manchas a probabilidade de revisita é baixa, pois a mancha tem um formato aproximadamente retangular, e com alta densidade de flores. A probabilidade de uma flor ser visitada novamente pode ser considerada baixa. Assim, é possível que *Augocloropsis cupreola* e *Melissodes sexcincta* estivessem forragendo em "área restrita", dada a manutenção de direcionalidade, mas com alta freqüência de ângulos laterais. Entretanto, para comprovar esse comportamento, seria necessário saber a quantidade de recurso nas flores, quando a freqüência de ângulos laterais foi maior.

Aparentemente, *Pseudocentron paulistana* não teve o mesmo comportamento, apresentando direção de vôo aleatória. Porém, *P. paulistana* parece ser capaz de acessar a quantidade de recurso disponível na flor, pousando somente se a flor for adequada, conforme descrito anteriormente.

*Plebeia droryana* deve ser considerada separadamente, pois é uma abelha social e forrageou em grupos, com poucos movimentos interplanta. Para esta abelha, a quantidade de pólen presente em uma flor para que

ela fosse considerada adequada parecia ser bem menor que para as abelhas solitárias e de tamanho corporal maior, como *Pseudocentron paulistana* e *Melissodes sexcincta*. Assim, a taxa de revisita para esta espécie foi bem maior que para as outras.

Na mancha M3, as plantas estudadas estavam localizadas ao longo de uma trilha, formando um retângulo, porém somente com 2 fileiras paralelas de plantas. Além disso, a densidade de flores era bem menor que em M1 e M2. Todas as abelhas observadas nessa mancha apresentaram direção de vôo aleatória e a taxa de revisita foi grande, comparada às manchas M1 e M2. O número de flores disponíveis para as abelhas também era pequeno, quando comparado com as manchas M1 e M2. É possível que a quantidade de pólen disponível na flor para que fosse visitada pelas abelhas, que foram as de menor tamanho corporal (*Augoclorella michaelis*, *Ceratinula trimaculata* e *Plebeia cf. nicriceps*), também fosse pequena. Além disso, quando visitavam as flores uma única vez, não tiravam todo o pólen das anteras, como *Melissodes sexcincta* e *Pseudocentron paulistana*.

A movimentação das abelhas foi, predominantemente, intraplanta e para flores mais próximas. A movimentação interplanta foi para o primeiro ou segundo vizinho mais próximo. Dessa forma, espera-se que o fluxo gênico devido à dispersão de pólen seja bem restrito.

O comportamento dos polinizadores pode ter um efeito significativo na estrutura reprodutiva e organização

da variação genética dentro e entre as populações (LEVIN *et al.*, 1971; LEVIN, 1978). Em manchas grandes, espera-se que a distância de vôo entre plantas seja dependente da densidade, ou seja, quanto maior a distância entre as plantas, maior a distância percorrida (BEATTIE, 1978; HEINRICH, 1979; WADDINGTON, 1980; SCHMITT, 1983a). Embora a distância voada pelo polinizador entre plantas visitadas consecutivamente não seja uma estimativa exata da distância de dispersão, espera-se que quanto maior o número de flores visitadas em uma mesma planta, menor a distância de transporte do pólen (LEVIN *et al.*, 1971; LEVIN, 1978; WESTERBERGH e SAURA, 1994). Menor será, então, o tamanho da "vizinhança genética", que corresponde à área dentro da qual o cruzamento entre indivíduos é aleatório. O tamanho efetivo da "vizinhança genética" pode ser estimada pelo número de indivíduos reprodutivos dentro de um círculo, cujo raio é igual a duas vezes o desvio padrão da distância de dispersão gênica (WRIGHT, 1940). Entretanto, embora a distância percorrida entre plantas pelo polinizador seja pequena, os grãos de pólen podem ficar aderidos ao corpo do polinizador, de forma que não sejam depositados totalmente em poucas flores, mas sejam carregados por maiores distâncias. Nestes casos, a "vizinhança genética" pode ser subestimada, quando observada somente pelo comportamento do polinizador (RICHARDS e IBRAHIM, 1978; SCHMITT, 1983a, 1983b; THOMSON *et al.*, 1986; RASMUSSEN e BRODSGAARD, 1992). Além disso, existe o componente do fluxo gênico em virtude

da dispersão de sementes (BEATTIE, 1978; LEVIN, 1978; RASMUSSEN e BRODSGAARD, 1992).

Outra questão a considerar é o fato de que em flores visitadas por mais de uma espécie de abelha, os diferentes tipos de insetos podem ter efeitos diferentes no movimento do pólen, em virtude das diferenças na capacidade de carga de pólen, características físicas que permitem maior ou menor aderência do pólen e também em razão das diferenças na capacidade de vôo e comportamento de forrageamento (SCHMITT, 1980; HANDEL, 1983).

Em *T. semitriloba*, se o fluxo de pólen for inferido pelas observações do comportamento dos polinizadores, espera-se que haja uma freqüência alta de geitonogamia. Seriam necessários estudos mais detalhados que permitissem inferir a respeito da "vizinhança genética". Espera-se, porém, que seu tamanho seja pequeno, uma vez que houve uma alta freqüência de vôos abaixo de 1,0 m de distância, nas manchas M1 e M2. Embora na mancha M3 as distâncias percorridas entre plantas tenham sido maiores (2,0 m), a distância entre plantas também era maior. Assim, a movimentação dos polinizadores refletiu a distribuição de distâncias das plantas nas áreas, mostrando uma estratégia de movimentação que permite a minimização do custo de vôo.

As hipóteses que tentam explicar as "regras de decisão" (rules of thumb) que os animais utilizam para deixar uma mancha de recurso propõe que, por meio de experiências passadas, o animal espera um certo retorno em um determinado ambiente e deixa este ambiente quando esta

expectativa não é satisfeita (KREBS *et al.*, 1974; STEPHENS e KREBS, 1986). Existem quatro hipóteses sobre as regras utilizadas, e estas têm sido utilizadas para explicar a movimentação intermanchas por abelhas (KREBS *et al.*, 1974; CHARNOV, 1976; HODGES, 1981; KREBS e McCLEERY, 1984; STEPHENS e KREBS, 1986): (1) "expectativa de quantidade", em que o animal espera conseguir uma certa quantidade de néctar por mancha e deixa cada mancha após conseguir essa quantidade, que foi proposta por Gibb, em 1962 (*apud* STEPHENS e KREBS, 1986); (2) "expectativa de tempo", em que o animal espera gastar um tempo específico em cada planta e a deixa após este tempo, proposta por Krebs, em 1973 (*apud* STEPHENS e KREBS, 1986); (3) "expectativa de um tempo de desistência", em que a regra seria deixar a mancha após um tempo específico de procura sem sucesso de encontro, proposta por KREBS *et al.* (1974); (4) "expectativa de uma taxa", proposta por CHARNOV (1976), em que o animal espera obter uma taxa de retorno de uma mancha e deixa essa mancha sempre que a taxa de retorno cair abaixo da taxa média de retorno do ambiente. Pode-se fazer uma generalização, a respeito da melhor estratégia a ser utilizada, em determinadas situações: (1) quando as manchas de um habitat possuem a mesma quantidade de recurso e o encontro é aleatório, uma "regra numérica" é mais adequada; (2) quando a quantidade de recurso por mancha possui uma alta variância, uma "regra de tempo de desistência" é mais adequada; (3) quando a quantidade de recurso por mancha possui uma distribuição aleatória (distribuição de

Poisson), uma "regra de tempo" é mais adequada. Isso ocorre porque o "valor" da informação recebida ao encontrar e "capturar" um recurso depende da distribuição da qualidade das manchas do habitat. Com uma quantidade fixa de recurso por mancha, cuja taxa de encontro é aleatória, cada "captura" mostra ao animal que está ocorrendo uma diminuição na quantidade de recurso disponível, pois o recurso não é renovável. Quando há uma alta variância na distribuição do recurso, cada "captura" mostra ao animal que ele pode ter alcançado o maior valor esperado para aquela mancha. Já no caso de um habitat onde a distribuição de recurso entre manchas segue uma distribuição de Poisson, as "capturas" não dão informações sobre as condições da mancha (STEPHENS & KREBS, 1986).

No caso do Teorema do Valor Marginal de Charnov, a abelha estaria utilizando uma regra simples de partida, baseada em um nível limiar fixo para o habitat, ou "expectativa de uma taxa de retorno". Outra regra baseada em informações sobre o nível de recurso recebido na flor que acabou de ser visitada é a regra de partida probabilística (CRESSWELL, 1990), onde a probabilidade de partida é uma função decrescente da quantidade de néctar recebida na flor que acabou de ser visitada. Entretanto, vários trabalhos vêm mostrando que as abelhas utilizam informações integradas, recebidas durante a visita às flores da mancha, e não somente da última flor visitada (PYKE, 1982; WADDINGTON, 1983, 1985; KADMON & SHMIDA, 1992).

padrão No caso das abelhas estudadas, não houve uma regra de partida relacionada ao tempo de residência e ao tempo de desistência. Esses valores variaram muito para todas as abelhas, não existindo, portanto, um tempo fixo de permanência em uma mancha (planta), tampouco um tempo fixo para desistência. Aparentemente as abelhas utilizaram informações sobre o nível de recurso encontrado na mancha e o nível de recurso já coletado em todo o tempo de forrageamento, utilizando uma regra de partida probabilística.

As variáveis analisadas nesse estudo, que podem influenciar na decisão de partida de uma mancha, foram: o número de flores visitadas na planta (mancha), a atividade realizada na última flor visitada na planta, o tempo gasto nessa última flor, o tempo gasto na penúltima flor e o tempo total gasto na mancha. A maioria dos trabalhos sobre forrageamento em abelhas trata do comportamento de coleta de néctar, uma vez que é um recurso energético imediato, além de ser relativamente fácil medir a quantidade de néctar presente em uma flor e seu valor calórico. Entretanto, pode-se considerar que, da mesma forma que os predadores e as abelhas que coletam néctar, as abelhas que coletam pólen também sofrem pressões de seleção que levam a uma maximização da eficiência no forrageamento (HEINRICH, 1975; ZIMMERMAN, 1982; PYKE, 1984).

Embora tenha ocorrido pequenas diferenças entre as abelhas com relação aos fatores que influenciaram na probabilidade de partir de uma determinada planta, houve um

padrão geral que se encaixa nas previsões dadas pela teoria do forrageamento ótimo.

A visita a um maior número de flores, ou seja, uma maior probabilidade de permanência com o aumento do número de flores visitadas, pode indicar um comportamento de permanência em manchas ricas em recurso, o que se mantém até completar a carga da abelha ou esgotar a mancha. Um maior tempo gasto na última flor ou na penúltima, associado a uma menor probabilidade de saída da planta, indica, também, permanência em mancha rica. Analogamente, um maior tempo gasto na planta, com menor probabilidade de saída, indica uma mancha rica em recurso. A interação entre o tempo na penúltima e última flor indica que a abelha pode estar utilizando informações sobre o gradiente de recurso ou variação do mesmo.

realmente, um grande número de polinizadoras e de outros visitantes florais.

b. O pólen de *Triumfetta semitriloba* pode ser considerado um importante recurso para as abelhas da região de Viçosa, MG. O pólen é o recurso principal encontrado nessa planta; o néctar foi utilizado secundariamente, a não ser pelas abelhas de tamanho corporal menor, que utilizaram ambos os recursos com igual frequência.

c. As abelhas, cujo comportamento de forrageamento foi estudado, apresentaram uma forte consistência floral, que

provavelmente ocorra em níveis individual, temporal e espacial.

d. As espécies *Pseudodiabrotica* sp1 e sp2, que predam as flores de *Triumfetta semitriloba*, podem representar um importante fator de limitação na produção de frutos e sementes. Mas, caso que sejam vetores de pólen, entretanto, são necessários estudos mais detalhados para a comprovação

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

e. Não houve uma sazonalidade temporal diária na visita às flores pelas diferentes espécies de abelhas, havendo uma

a. Conforme esperado para plantas colonizadoras e invasoras, que estão sempre invadindo novos habitats, *Triumfetta semitriloba* é polifílica e foi encontrado, realmente, um grande número de polinizadores e de outros visitantes florais.

b. O pólen de *Triumfetta semitriloba* pode ser considerado um importante recurso para as abelhas da região de Viçosa, MG. O pólen é o recurso principal encontrado nessa planta; o néctar foi utilizado secundariamente, a não ser pelas abelhas de tamanho corporal menor, que utilizaram ambos os recursos com igual freqüência.

c. As abelhas, cujo comportamento de forrageamento foi estudado, apresentaram uma forte constância floral, que

provavelmente ocorreu em níveis individual, temporal e espacial. de forma que a direção não tem qualquer tipo de influência na otimização do comportamento de forrageamento.

d. As espécies *Pseudodiabrotica* sp1 e sp2, que predaram as flores de *Triumfetta semitriloba*, podem representar um importante fator de limitação na produção de frutos e sementes, mesmo que sejam vetores de pólen, entretanto, são necessários estudos mais detalhados para a comprovação desse aspecto.

e. Não houve uma segregação temporal diária na visita às flores pelas diferentes espécies de abelhas, havendo uma sobreposição dos horários de visita. Esse fator, somado ao padrão temporal de abertura das flores e de visita às mesmas podem ter condicionado uma baixa frequência de visita. Isso também foi evidenciado pela influência de fatores que estavam ligados à diferença de disponibilidade de recurso, como o horário, o número de flores abertas e o número de visitas ocorridas na frequência de visitas.

f. Foram verificados dois padrões de movimentação: um padrão não aleatório, com predominância da manutenção da direcionalidade, mas com alta frequência de ângulos laterais; outro padrão aleatório, sem predominância de nenhum ângulo. Por um lado, estas diferenças refletiram o padrão de distribuição das plantas nas manchas e o padrão de disponibilidade do recurso (comparando as manchas) e por outro, a estratégia de forrageamento onde a abelha tem

condições de conhecer e influenciar na disponibilidade de recurso, de forma que a direção não tem qualquer tipo de influência na otimização do comportamento de forrageamento.

g. O fluxo de pólen de *Triumfetta semitriloba* pode ser restrito, uma vez que há uma preponderância de vôos para o primeiro e segundo vizinhos mais próximos. O fato da distribuição de distância de vôo ser semelhante à distribuição de distância entre as plantas nas manchas mostra que as abelhas estão utilizando uma estratégia de vôo dependente da densidade, que minimiza o custo de vôo entre plantas.

#### BIBLIOGRAFIA

h. De modo geral, as abelhas que visitam as flores de *Triumfetta semitriloba* utilizam uma regra de partida probabilística, onde a probabilidade de partir de uma planta é influenciada, principalmente, pela interação entre o tempo gasto na última e penúltima flor e, secundariamente, (apenas em alguns casos) pelo tempo total gasto na planta e pelo número total de flores visitadas.

## BIBLIOGRAFIA

ABRAMSON, W.G. Reproductive strategies in dewberries.  
*Ecology*, 56:721-726.

## BIBLIOGRAFIA

ANDERSSON, S. Size-dependent pollinator efficiency in  
*Achillea officinalis* (Boraginaceae): causes and  
consequences. *Oecologia*, 74:125-130, 1988.

ARNOLD, R.M. Pollination, predation and seed set in *Linaria  
vulgaris* (Scrophulariaceae). *Amer. Midl. Nat.*, 107:360-  
369, 1992.

ANGSPURGER, C.K. Mass-flowering of a tropical shrub  
(*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator  
attraction and movement. *Evolution*, 34:475-485, 1980.

BAKKEB, R.T. How dinosaurs invented flowers. *Natural  
History*, 11:33-35, 1986.

FARROSO, G.M. (ed.) Sistemática de angiospermas do Brasil, vol. 1. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, 1978.

EARUQUI, F.M.; RESENDE, M. & FIGUEIREDO, M.S. Causas da degradação das pastagens em Minas (Zona da Mata e Rio Doce). Inf. Agropec., 11(128):27-37, 1985.

BEATTIE, A. Plant animal interactions affecting gene flow in Viola. In: RICHARDS, A.J. (ed.), The pollination of flowers by insects. London, Academic Press, 1978, p. 151-163.

BIBLIOGRAFIA

BEATTIE, A.J.; TURNBULL, C.; KNOX, R.B. & WILLIAMS, E.G. Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. Amer. J. Bot., 71:421-426, 1984.

ABRAHAMSON, W.G. Reproductive strategies in dewberries. Ecology, 56:721-726, 1975.

ANDERSSON, S. Size-dependent pollinator efficiency in Anchusa officinalis (Boraginaceae): causes and consequences. Oecologia, 76:125-130, 1988.

ARNOLD, R.M. Pollination, predation and seed set in Linaria vulgaris (Scrophulariaceae). Amer. Midl. Nat., 107:360-369, 1982.

AUGSPURGER, C.K. Mass-flowering of a tropical shrub (Hybanthus prunifolius): influence on pollinator attraction and movement. Evolution, 34:475-488, 1980.

BAKKER, R.T. How dinosaurs invented flowers. Natural History, 11:30-38, 1986.

CASPER, B.B. & MIRSCHENBACH, R.A. Pollen versus resource limitation of seed production: a reconsideration. Current Science, 65:210-213, 1993.

CASINO, F.S.; VALENTE, G.F.; CORLETO, D.T. & RANALHO, R.S. Interceptação da chuva por mata natural secundária na região de Viçosa, MG. Rev. Arvore, 7(1):76-85, 1983.

- BARROSO, G.M. (ed.) **Sistemática de angiospermas do Brasil**. vol 1. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, 1978.
- BARUQUI, F.M.; RESENDE, M. & FIGUEIREDO, M.S. Causas da degradação das pastagens em Minas (Zona da Mata e Rio Doce). **Inf. Agropec.**, 11(128):27-37, 1985.
- BEATTIE, A. Plant animal interactions affecting gene flow in *Viola*. In: RICHARDS, A.J. (ed.). **The pollination of flowers by insects**. London, Academic Press, 1978. p. 151-163.
- BEATTIE, A.J.; TURNBULL, C.; KNOX, R.B. & WILLIAMS, E.G. Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. **Amer. J. Bot.**, 71:421-426, 1984.
- BENTLEY, B.L. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). **J. Ecol.**, 65:27-38, 1977.
- BERTIN, R.I. Paternity in plants. In: DOUST, J.L. & DOUST, L.L. (eds). **Plant reproductive ecology: Patterns and strategies**. New York, Oxford University Press, 1988. p. 30-59.
- BRONSTEIN, J.L. Conditional outcomes in mutualistic interactions. **TREE**, 9:214-217, 1994.
- BULLOCK, S.H.; MARTINEZ Del RIO, C. & AYALA, R. Bee visitation rates to trees of *Prokia crucis* differing in flower number. **Oecologia**, 78:389-393, 1989.
- BURGER, W.C. Why are there so many kinds of flowering plants? **BioScience**, 31:572-581, 1981.
- CASPER, B.B. & NIESENBAUM, R.A. Pollen versus resource limitation of seed production: a reconsideration. **Current Science**, 65:210-213, 1993.
- CASTRO, P.S.; VALENTE, O.F.; COELHO, D.T. & RAMALHO, R.S. Interceptação da chuva por mata natural secundária na região de Viçosa, MG. **Rev. Árvore.**, 7(1):76-89, 1983.

- CHARNOV, E.L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, 9:137-150, 1976.
- CIBULA, D.A. & ZIMMERMAN, M. The effect of plant density on departure decisions: testing the marginal value theorem using bumblebees and *Delphinium nelsonii*. *Oikos*, 43:154-158, 1984.
- CORRÊA, G.F. Modelo de evolução e mineralogia da fração argila de solos do Planalto de Viçosa, MG. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1984. 87 p. (Tese M.S.)
- CREPET, W.L. Insect pollination: A paleontological perspective. *BioScience*, 29:102-107, 1979.
- CRESSWELL, J.E. How and why do nectar-foraging bumblebees initiate movements between inflorescences of wild bergamot *Monarda fistulosa* (Lamiaceae)? *Oecologia*, 82:450-460, 1990.
- CRESSWELL, J.E. & ROBERTSON, A.W. Discrimination by pollen-collecting bumble bees among differentially rewarding flowers of an alpine wild flower, *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). *Oikos*, 69:304-308, 1994.
- CRUDEN, R.W. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion-preliminary evidence of ecotypic adaptation. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 63:277-289, 1976.
- CRUDEN, R.W. & MILLER-WARD, S. Pollen-ovule ration, pollen-size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. *Evolution*, 35:964-974, 1981.
- CURE, J.R.; BASTOS FILHO, G.S.; OLIVEIRA, M.J.F. & SILVEIRA, F.A. Levantamento de abelhas silvestres na Zona da mata de Minas Gerais. I - Pastagem na região de Viçosa (Hymenoptera: Apoidea). *Revista Ceres*, 40(228):131-161, 1993.

- DOUST, J.L. & DOUST, L.L. Sociobiology of plants: an emerging synthesis. In: DOUST, J.L. & DOUST, L.L. (eds). **Plant reproductive ecology: Patterns and strategies**. New York, Oxford University Press, 1988. p. 5-29.
- DOYLE, J.A. Origin of angiosperms. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 9:365-392, 1978.
- ENGLISH-LOEB, G.M.; KARBAN, R. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). **Oecologia**, 89:588-595, 1992.
- ERIKSSON, O. & BREMER, B. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. **Evolution**, 46:258-266, 1992.
- EVENSON, W.E. Experimental studies of reproductive energy. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. (eds). **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Scientific and Academic edition, 1983. p. 249-274.
- FAEGRI, K. & van der PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press, 1971. 291 p.
- FREE, J.B. The flower constancy of bumblebees. **J. Anim. Ecol.**, 39:395-402, 1970.
- GALEN, C.; PLOWRIGHT, R.C. The effect of nectar level and flower development on pollen carry-over in inflorescences of fireweed (*Epilobium angustifolium*) (Onagraceae). **Can. J. Bot.**, 63:488-491, 1985.
- GENTRY, A.H. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, 6:64-68, 1974.
- GINSBERG, H. Honey bee orientation behaviour and the influence of flower distribution on foraging movements. **Ecol. Ent.**, 11:173-179, 1986.

- GOLFARI, L. Zoneamento ecológico do estado de Minas gerais para reflorestamento. Belo Horizonte, Centro de Pesquisa Florestal da Região do Cerrado. 1975.
- GOMEZ, J.M. & ZAMURA, R. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia*, 91:410-418, 1992.
- GOTTSBERGER, G. The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon*, 37:630-643, 1988.
- GRAUMANN, S. & GOTTSBERGER, G. Reproductive strategies in allogamous and autogamous senecio species. *Lagascalia*, 15:673-679, 1988.
- HAIG, D. & WESTOBY, M. Inclusive fitness, seed resource, and maternal care. In: DOUST, J.L. & DOUST, L.L. (eds). **Plant reproductive ecology: Patterns and strategies**. New York, Oxford University Press, 1988. p. 60-79.
- HANDEL, S.N. Pollination ecology, plant population structure and gene flow. In: REAL, L. (ed.). **Pollination biology**. Orlando, Academic Press, 1983. p. 163-212.
- HARDER, L.D. Flower handling efficiency of bumblebees: morphological aspects of probing time. *Oecologia*, 57:274-280, 1983.
- HEINRICH, B. Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6:139-170, 1975.
- HEINRICH, B. "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology* 60:245-255, 1979.
- HEINRICH, B. The energetics of pollination. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 68:370-378, 1981.
- HEINRICH, B. & RAVEN, P.H. Energetics and pollination ecology. *Science*, 176:597-602, 1972.

- HENDRIX, S.D. Herbivory and its impact on plant reproduction. In: DOUST, J.L. & DOUST, L.L. (eds). **Plant reproductive ecology: Patterns and strategies**. New York, Oxford University Press, 1988. p. 246-265..
- HODGES, C.M. Optimal foraging in bumblebees: hunting by expectation. **Anim. Behav.**, 29:1166-1171, 1981.
- HODGES, C.M. Bumble bee foraging: the threshold departure rule. **Ecology**, 66:179-187, 1985a.
- HODGES, C.M. Bumble bee foraging: energetic consequences of using a threshold departure rule. **Ecology**, 66:188-197, 1985b.
- JANZEN, D.H. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution**, 20:249-275, 1966.
- JANZEN, D.H. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. **Ecology**, 53:885-892, 1972.
- KADMON, R. & SHMIDA, A. Departure rules used by bees foraging for nectar: a field test. **Evol. Ecol**, 6:142-151, 1992.
- KADMAN, R.; SHMIDA, A. & SELTAR, R. Within-plant foraging behaviour of bees and its relationship to nectar distribution in *Anchisa strigosa*. **Israel J. Bot**, 40:1-12, 1991.
- KREBS, J.R. Optimal foraging: decision rules for predator. In: KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (eds). **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. 1<sup>a</sup> ed. Oxford, Blackwell Scientific Publ., 1978. p. 23-63.
- KREBS, J.R. & KACELNIK, A. Decision-making. In: KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (eds). **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. 3<sup>a</sup> ed. Oxford, Blackwell Scientific Publ., 1991. p. 105-136.

- KREBS, J.R. & McCLEERY, R.H. Optimization in behavioural ecology. In: KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (eds). **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. 2<sup>a</sup> ed. Oxford, Blackwell Scientific Publ., 1984. p. 91-121.
- KREBS, J.R.; RYAN, J.C. & CHARNOV, E.L. Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. **Anim. Behav.**, 22:953-964, 1974.
- LENDREM, D. **Modelling in behavioural ecology: an introductory text**. London, Croom Helm Ltd, 1986. 214p.
- LEVIN, D.A. Pollinator behaviour and the breeding structure of plant populations. In: RICHARDS, A.J. (ed.). **The pollination of flowers by insects**. London, Academic Press, 1978. p. 133-150.
- LEVIN, D.A.; KERSTER, H.W. & NIEDZLEK, M. Pollinator flight directionality and its effects on pollen flow. **Evolution**, 25:113-118, 1971.
- MacARTHUR, R.H. **Geographical ecology: Patterns in the distribution of species**. New York, Harper & Row Publ., 1972. 268p.
- MacARTHUR, R.H. & PIANKA, E. On optimal use of a patchy environment. **Amer. Natur.**, 100:603-609, 1966.
- MARTIN, P. & BATESON, P. **Measuring behaviour: an introductory guide**. Cambridge, Cambridge University Press, 1986. 200p.
- MIDGLEY, J.J. & BOND, W.J. How important is biotic pollination and dispersal to the success of the angiosperms? **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, 333:209-215, 1991.
- MORSE, D.H. **Behavioral mechanisms in ecology**. Cambridge, Harvard University Press, 1980. 383p.
- MORSE, D.H. Inflorescence choice and time allocation by insects foraging on milkweed. **Oikos**, 46:229-236, 1986.

- OTT, J.R.; REAL, L.A. & SILVERFINE, E.M. The effect of nectar variance on bumblebee patterns of movement and potencial gene dispersal. *Oikos*, 45:333-340, 1985.
- PELLMYR, O. Evolution of insect pollination and angiosperm diversification. *TREE*, 7:46-49, 1992.
- PEREIRA, M.R.P. de & GOTTSBERGER, G. A polinização de *Aspilla floribunda* (Asteraceae) e *Cochlospermum regium* (Cochlospermaceae) e a relação das abelhas visitantes com outras plantas do cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. *Revta brasil. Bot.*, 3:67-77. 1980.
- PLOWRIGHT, R.C. & LAVERTY, T.M. The ecology and sociobiology of bumble bees. *Ann. Rev. Entomol.*, 29:175-199. 1984.
- PROCTOR, M.C.F. Insect pollination syndromes in an evolutionary an ecosystemic context. In: RICHARDS, A.J. (ed.). *The pollination of flowers by insects*. London, Academic Press, 1978. p. 105-116.
- PROCTOR, M. & YEO, P. *The pollination of flowers*. London, William Collins Sons & Co Ltd Glasgow, 1979.
- PYKE, G.H. Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. *Oecologia*, 36:281-293. 1978.
- PYKE, G.H. Foraging in bumblebees: rule of departure from an inflorescence. *Can. J. Zool.*, 60:417-428. 1982.
- PYKE, G.H. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15:523-575. 1984.
- RASMUSSEN, I.R. & BRODSGAARD, B. Gene flow infered from seed dispersal and pollinators behaviour compared to DNA analysis of restriction site variation in a patchy population of *Latus corniculatus* L. *Oecologia*, 89:277-283. 1992.
- RESENDE, M. & REZENDE, S.B. Levantamento de solos: uma estratificação de ambientes. *Inf. Agropec.*, 9(105):3-25. 1983.

- RICHARDS, A.J. & IBRAHIM, H. Estimation of neighbourhood size in two populations of *Primula reris*. In: RICHARDS, A.J. (ed.). **The pollination of flowers by insects**. London, Academic Press, 1978. p. 165-174.
- SAKAI, S. Allocation to attractive structures in animal-pollinated flowers. **Evolution**, 47:1711-1720. 1993.
- SCHMID-HEMPEL, P. The importance of handling time for the flight directionality in bees. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 15:303-309. 1984.
- SCHMID-HEMPEL, P. How do bees choose flight direction while foraging? **Physiol. Entomol.**, 10:439-442. 1985.
- SCHMID-HEMPEL, P. The influence of reward sequence on flight directionality in bees. **Anim. Behav.**, 34:831-837. 1986.
- SCHMID-HEMPEL, P. & SCHMID-HEMPEL, R. Nectar collecting bees use distance-sensitive movement rules. **Anim. Behav.**, 34:605-607. 1986.
- SCHMITT, J. Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. **Evolution**, 37:1247-1257. 1983a.
- SCHMITT, J. Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. **Oecologia** 60:97-102. 1983b.
- SCOTT, A.C. & TAYLOR, T.N. Plant animal interactions during the upper carboniferous. **Bot. Rev.**, 49:259-307. 1983.
- SHETTLEWORTH, S.J. Learning and behavioural ecology. In: KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (eds) **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. 2<sup>a</sup> ed. Oxford, Blackwell Scientific Publ., 1984. p. 170-196.
- SIEGEL, S. **Estatística não-paramétrica para ciências do comportamento**. São Paulo, McGraw-Hill, 1975. 350 p.

- SOKAL, R.R. & ROLF, F.J. **Biometry**. 2<sup>a</sup> ed. San Francisco, W.H. Freeman, 1981. 859 p.
- SOARES, A.A. **Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) visitantes de *Cyphomandra (Solanaceae)***. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1991. 108 p. (Tese M.S.).
- STEBBINS, G.L. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. **Ann. rev. Ecol. Syst.**, 1:307-326. 1970.
- STEBBINS, G.L. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seeds and seedlings. **Ann. rev. Ecol. Syst.**, 2:237-260. 1971.
- STEBBINS, G.L. Why are there so many species of flowering plants? **BioScience** 31:573-576. 1981.
- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. **Foraging theory**. Princeton, Princeton University Press, 1986. 247 p.
- STEPHENSON, A.G. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. **Ecology**, 63:663-669. 1982a.
- STEPHENSON, A.G. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? **Evolution**, 36:762-767. 1982b.
- STEPHENSON, A.G. & BERTIN, R.I. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: REAL, L. (ed.). **Pollination biology**. Orlando, Academic Press., 1983. p. 110-151.
- SWAIN, T. Plant-animal coevolution: a synoptic view of the Paleozoic and Mesozoic. In: **Aspects of plant and animal coevolution**. London, Academic Press, 1978. p. 3-19.
- TEPEDINO, V.J. & STATON, N.L. Diversity and competition in bee-plant communities on short-grass prairie. **Oikos**, 36:35-44. 1981.

- TEPEDINO, V.J. & STATON, N.L. Estimating floral resources and flower visitors in studies of pollinator-plant communities. *Oikos*, 38:384-386. 1982.
- THOMSON, J.D.; PRICE, M.V.; WASER, N.M. & STRATTON, D.A. Comparative studies of pollen and fluorescent dye transport by bumblebees visiting *Erythronium grandiflorum*. *Oecologia*, 69:561-566. 1986.
- VAUGHTON, G. Predation by insects limits seed production in *Banksia spinulosa* var. *neoanglica* (Proteaceae). *Aust. J. Bot.*, 38:335-340. 1990.
- VIEIRA, M.F. *Ecologia da polinização de Mabea fistulifera* Mat. (Euphorbiaceae) na região de Viçosa, Minas Gerais. Campinas, UNICAMP, 1991. 82 p. (Tese M.S.).
- VIEIRA, M.F.; MEIRA, R.M.S.A.; QUEIROZ, L.P. & MEIRA-NETO, J.A.A. Polinização e reprodução de *Jacaranda caroba* (Vell) DC. (Bignoniaceae) em área de cerrado do sudeste brasileiro. *Anais do 8º Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*, 1992. p. 13-19.
- WADDINGTON, K.D. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. *Oecologia*, 44:199-204. 1980.
- WADDINGTON, K.D. Foraging behaviour of pollinators. In: REAL, L. (ed.). *Pollination biology*. Orlando, Academic Press Inc., 1983. p.213-239.
- WADDINGTON, K.D. Cost-intake information used in foraging. *J. Insect Physiol.*, 31:891-897. 1985.
- WAGNER, L.K. Size dependent reproduction in *Poa annua* and *P. pratensis*. In: BOCK, J.H. & LINHART, Y.B. (eds). *The evolutionary ecology of plants*. Boulder, Westview Press, 1989. p. 273-284.
- WEINER, J. The influence of competition on plant reproduction. In: DOUST, J.L. & DOUST, L.L. (eds). *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, 1988. p. 228-245.

- WELLS, H. & WELLS, P.H. Honey-bee foraging ecology: optimal diet, minimal uncertainty or individual constancy? *J. Anim. Ecol.*, 52:829-836. 1983.
- WELLS, H. & WELLS, P.H. Optimal diet, minimal uncertainty and individual constancy in the foraging of honey bees, *Apis mellifera*. *J. Anim. Ecol.*, 55:881-891. 1986.
- WELLS, P.H. & WELLS, H. Can honey bees change foraging patterns? *Ecol. Ent.*, 9:467-473. 1984.
- WESTERBERGH, A. & SAURA, A. Gene flow and pollinator behaviour in *Silene dioica* populations. *Oikos*, 71:215-224. 1994.
- WOODELL, S.R.J. Directionality in bumblebees in relation to environmental factors. In: RICHARDS, A.J. (ed.) **The pollination of flowers by insects**. London, Academic Press, 1978. p. 31-39.
- WRIGHT, S. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am. Nat.*, 74:232-248. 1940.
- WYATT, R. & STONEBURNER, A. Patterns of ant-mediated pollen dispersal in *Diamorpha snalia* (Crassulaceae). *Syst. Bot.*, 6:1-7. 1981.
- ZAR, J.H. **Biostatistical analysis**. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 1974. 620p.
- ZIMMERMAN, M. Optimal foraging: A case for random movement. *Oecologia*, 43:261-267. 1979.
- ZIMMERMAN, M. Nectar dispersion patterns in a population of *Impatiens capensis*. *Virginia Journal of Science*, 32:150-152. 1981a.
- ZIMMERMAN, M. Patchiness in the dispersion of nectar resources: probable causes. *Oecologia*, 49:154-157. 1981b.
- ZIMMERMAN, M. The effect of nectar production on neighborhood size. *Oecologia*, 52:104-108. 1982a.

ZIMMERMAN, M. Optimal foraging: Random movement by pollen collecting bumblebees. *Oecologia*, 53:394-398. 1982b.

ZIMMERMAN, M. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In: DOUST, J.L. & DOUST, L.L. (eds). **Plant reproductive ecology: Patterns and strategies**. New York, Oxford University Press, 1988. p. 157-178.

ZIMMERMAN, M. & PLEASANTS, J.M. Competition among pollinators: quantification of available resources. *Oikos*, 38:381-383. 1981.