



FLORA, FENOLOGIA DE FLORAÇÃO E POLINIZAÇÃO EM CAPÕES DO
PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

ANDRÉA CARDOSO DE ARAUJO

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Andréa Cardoso de Araujo
e aprovada pela Comissão Julgadora.

ORIENTAÇÃO: MARLIES SAZIMA

Marlies Sazima

Tese apresentada ao Instituto
de Biologia como requisito para
obtenção do título de Doutor em
Ecologia.

Campinas - 2001

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE



UNIDADE	B.2
N.º CHAMADA:	T/UNICAMP
	Ar15f
V.	Ex.
TOMBO BC	46889
PROC.	16-392/01
C	☐
D	☒
PREC.	R\$ 11,00
DATA	02/11/01
N.º CPD	

CM00161222-9

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

Ar15f **Araujo, Andréa Cardoso de**
 Flora, fenologia de floração e polinização em capões do
 Pantanal Sul Mato Grossense/Andréa Cardoso de Araujo. - -
 Campinas, S.P.: [s.n.], 2001.
 109f.:ilus.

 Orientador: Marlies Sazima
 Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.
 Instituto de Biologia.

 1. Fenologia de floração. 2. Polinização. 3. Beija-flores.
 I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas.
 Instituto de Biologia. III. Título.

Onde lê-se:

Figure 3. Hummingbirds recorded in the capões of south pantanal: (a) *Hylocharis chrysura*, (b) *Eupetomena macroura*, (c) *Polytmus guainumbi* visiting a flower of *Cuphea melvilla*, (d) *Phaethornis eurnome* visiting a flower of *Bromelia balansae*.

Leia:

Figure 3. Hummingbirds recorded in the capões of south pantanal: (a) *Hylocharis chrysura*, (b) *Polytmus guainumbi* visiting a flower of *Cuphea melvilla*, (c) *Phaethornis eurnome* visiting a flower of *Bromelia balansae*, (d) *Eupetomena macroura*.

DATA DA DEFESA: 06/09/2001

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Marlies Sazima (orientadora)

Marlies Sazima

Profa. Dra. Ana Angélica Almeida Barbosa

Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira-Filho

Prof. Dr. Ivan Sazima

Ary Teixeira de Oliveira-Filho
Ivan Sazima

Profa. Dra. Silvana Buzato

Silvana Buzato

Prof. Dr. Flávio A. Maes dos Santos

Prof. Dr. João Semir

Flávio A. Maes dos Santos
João Semir

AOS MEUS COMPANHEIROS, LEON E ERICH

AGRADECIMENTOS

À Marlies, por esses 12 anos de orientação, estímulo e confiança.

À Ana Angélica Barbosa, Ary Teixeira Oliveira-Filho, Ivan Sazima, Paulo Eugênio Oliveira e Silvana Buzato pelas críticas e sugestões durante a pré-banca.

À Maria Eugênia Amaral, pelo incentivo no desenvolvimento deste projeto, confiando no meu trabalho e o apoiando incondicionalmente.

Ao meu querido companheiro Erich Fischer pelo apoio e incentivo, pelas discussões em todas as etapas, pelas leituras em tempo recorde, pela paciência e carinho.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, em especial ao curso de Mestrado em Ecologia e Conservação pelo apoio logístico sem o qual esses trabalho não poderia ter sido realizado.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul pela permissão de uso da Base de Pesquisas no Passo do Lontra.

Aos queridos amigos do curso de Biologia da UFMS que contribuíram com muito empenho e alegria na coleta de dados, em especial Rafael Soares, Luciene Ramos, Aline Brun, Patrícia Cara, Fernanda Silva, Erich Fischer e também Reinaldo, Helder, Jacqueline, Fernanda Félix, Luciana Spíndola, Liliane, Fabrizio, Alan, Lola, Ramão, Deyse, Walquíria e Luciane Fortunato.

À Edilson, Conceição e seu Geraldo pelo apoio no campo.

À Ubirazilda Resende, Geraldo Damasceno Júnior, Amildo Pott, Vali Joana Pott, João Semir, Jorge Tamashiro, Ingrid Koch (Apocynaceae), Marta Dias de Moraes (Asteraceae), Maria Carolina Scatolin do Rio (Apocynaceae) e Vidal Mansano (Fabaceae) pela identificação das plantas.

Ao Leandro Freitas por partilhar seus conhecimentos sobre as síndromes de polinização de modo geral e à Ingrid Koch especificamente das Apocynaceae.

Ao Samuel J. Leite pela interpretação das imagens de satélite e cálculo de áreas dos capões.

Ao Paulo Robson de Souza pelas fotos do *Eupetomena macroura* e de *Hylocharis chrysura*, à Marlies Sazima pela foto de *Polytmus guainumbi*.

Às amigas Cibele C. Castro e Luciana F. Alves pela amizade e pela ajuda com as diversas providências ao longo da tese.

Aos amigos de Campo Grande Ana Gesicki & Paulo Boggiani, Cynthia, Simone & Miltão, Ana Chrystina & Zé Carlos, Masao, Rosângela, Regina, Flavinha, Fred, Onofre e Otávio pelo apoio e carinho.

Ao CNPq pela bolsa de doutorado e pelo apoio ao projeto, à FUNDECT pelo apoio financeiro.

CONTEÚDO

LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xi
APÊNDICES	xiii
RESUMO	xiv
ABSTRACT	xvi
INTRODUÇÃO GERAL	xvii

CAPÍTULO 1 – FLORA E FENOLOGIA DE FLORAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

INTRODUÇÃO	1
MÉTODOS	2
RESULTADOS	7
DISCUSSÃO	17
APÊNDICE	23

CAPÍTULO 2 – SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

INTRODUÇÃO	29
MÉTODOS	31
RESULTADOS	33
DISCUSSÃO	49
<i>Visitas às flores</i>	43
<i>Morfologia floral e polinização</i>	51
<i>Disponibilidade de flores e polinização</i>	51
<i>Estratificação vertical</i>	52
<i>Distribuição horizontal</i>	53
<i>Fenologia de floração</i>	54
<i>Riqueza, diversidade e fenologia de floração</i>	56
<i>Espécies generalistas</i>	56
APÊNDICES	58

CAPÍTULO 3 – THE ASSEMBLAGE OF FLOWERS EXPLOITED BY HUMMINGBIRDS IN “CAPÕES” OF SOUTH PANTANAL, MATO GROSSO DO SUL, BRAZIL

INTRODUCTION	67
METHODS	68
RESULTS	69
<i>Plant species</i>	69
<i>Hummingbird species</i>	73
DISCUSSION	76
CONCLUSÕES GERAIS	81
REFERÊNCIAS	85

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1 – FLORA E FENOLOGIA DE FLORAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

Figura 1. Precipitação e temperaturas médias registradas ao longo do período de estudo (maio de 1999 a maio de 2000) no Pantanal do Miranda-Abobral.....	3
Figura 2. Vista aérea de capões no Pantanal sul mato grossense (A) e detalhe de um capão na região do Miranda-Abobral (B).....	4
Figura 3. (A) Localização da sub-região do Miranda-Abobral no Pantanal, (B) localização das áreas amostradas ao longo da MS-184, entre os rios Miranda e Abobral (Sgr = Fazenda Sagrado, Xrs = Fazenda Xaraés, Scl = Santa Clara, Sbn = Fazenda São Bento	6
Figura 4. Número de espécies de plantas conforme o tipo de hábito (HERB = herbáceo, ARBU = sub-arbustivo e arbustivo, LIAN = liana, ARBO = arbustivo-arbóreo e arbóreo, HEPA = hemi-parasita) nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.....	9
Figura 5. Riqueza média (A) e diversidade média (B) de espécies em flor ao longo de 13 meses, em 52 capões no Pantanal do Miranda-Abobral. Barras indicam a média, mais ou menos o desvio padrão	14
Figura 6. Densidade média de indivíduos floridos (A) e de flores (B) ao longo de 13 meses em capões no Pantanal do Miranda-Abobral.....	15
Figura 7. Freqüência de espécies floridas quanto ao seu hábito (HERB = herbáceo, LIAN = liana, ARBU = sub-arbustivo e arbustivo, ARBO = arbustivo-arbóreo e arbóreo, HEPA = hemi-parasita) ao longo de 13 meses em capões no Pantanal do Miranda-Abobral.....	16

CAPÍTULO 2 – SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

Figura 1. Número de espécies vegetais nas diferentes síndromes de polinização registradas nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.....	35
Figura 2. Proporção relativa das formas de vida para espécies relacionadas nas diferentes síndromes de polinização, em capões do Pantanal do Miranda-Abobral.....	36
Figura 3. Atributos florais relativos às síndromes de polinização para as espécies de plantas registradas nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral. A espessura das linhas indica a intensidade de correspondência entre um dado atributo floral e uma dada síndrome (— abaixo de 30%, - entre 31-60%, — acima de 60%).....	37

Figura 4. Flores e inflorescências das espécies registradas nos capões do Pantanal Miranda-Abobral. A) <i>Macfadyena uncata</i> (Bignoniaceae) – melitófila, B) <i>Inga vera</i> (Fabaceae) – entomófila, C) <i>Psittacanthus corynocephalus</i> (Loranthaceae) – quiropterófila, D) <i>Hippeastrum puniceum</i> (Amaryllidaceae) – ornitófila, E) <i>Annona cornifolia</i> (Annonaceae) – cantarófila, F) <i>Bonafousia siphilitica</i> (Apocynaceae) – psicófila, G) <i>Attalea phalerata</i> (Arecaceae) – anemófila, H) <i>Cecropia pachystachia</i> (Cecropiaceae) – miiófila, I) <i>Tocoyena formosa</i> (Rubiaceae) – esfingófila.....	38
Figura 5. Densidade de indivíduos floridos (eixo Y) ao longo do ano (eixo X) para as síndromes de polinização registradas nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral.....	45
Figura 6. (A) Riqueza média e (B) Índice de diversidade (H') médio de síndromes de polinização ao longo do ano em capões do Pantanal Miranda-Abobral. Barras representam a média, mais ou menos o desvio padrão.....	46
Figura 7. Número de ordens (A) e de espécies (B) de visitantes registrados em 44 espécies de plantas nas quais foram feitas observações focais nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral.....	48

CAPÍTULO 3 – THE ASSEMBLAGE OF FLOWERS EXPLOITED BY HUMMINGBIRDS IN “CAPÕES” OF SOUTH PANTANAL, MATO GROSSO DO SUL, BRAZIL

Figure 1. Flowering seasons and visitors of the 21 plant species whose flowers were exploited by hummingbirds in the capões, south Pantanal, Brazil. Hummingbirds recorded on visits to plant species: Hc = <i>Hylocharis chrysura</i> , Pg = <i>Polytmus guainumbi</i> , Pe = <i>P. eurynome</i> ., Em = <i>Eupetomena macroura</i>	72
Figure 2. Density of ornithophilous (squares) and non-ornithophilous (balls) flowers during 13 months in the capões from south Pantanal.....	74
Figure 3. Hummingbirds recorded in the capões of south pantanal: (a) <i>Hylocharis chrysura</i> , (b) <i>Eupetomena macroura</i> , (c) <i>Polytmus guainumbi</i> visiting a flower of <i>Cuphea melvilla</i> , (d) <i>Phaethornis eurynome</i> . visiting a flower of <i>Bromelia balansae</i>	75

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 – FLORA E FENOLOGIA DE FLORAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

Tabela 1. Número de gêneros e de espécies nas 67 famílias registradas em flor nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.....	8
Tabela 2. Área dos 52 capões estudados ao longo de 13 meses (maio/1999 a maio/2000), e valores de equidade (J) do índice de diversidade de Shannon (H') de espécies em flor calculados para cada capão no Pantanal do Miranda-Abobral. Meses em negrito correspondem àqueles em que capões maiores apresentaram maiores valores de H'.....	12
Tabela 3. Período de floração das espécies registradas de acordo com seu hábito nos capões no Pantanal do Miranda-Abobral.....	13
Tabela 4. Total de espécies, famílias e gêneros, famílias mais frequentes e hábitos mais frequentes nas famílias registradas nos capões deste estudo e nos capões estudados por Damasceno et al. (1999) no Pantanal do Miranda-Abobral.	18

CAPÍTULO 2 – SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

Tabela 1. Número de flores abertas por indivíduo por dia e altura média das flores para as síndromes de polinização registradas em capões do Pantanal do Miranda-Abobral.....	39
Tabela 2. Ocorrência (A = frequência de ocorrência das espécies de uma dada síndrome nos três estratos verticais e B = representatividade de cada síndrome num dado estrato), índice de diversidade de Shannon-Wiener (H'), equidade (J) e número de síndromes (N) de polinização no estrato vertical em capões do Pantanal do Miranda-Abobral.....	41
Tabela 3. Duração do período de floração das espécies de acordo com as síndromes de polinização nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.....	42
Tabela 4. Número de ordens e de espécies de visitantes e tempo total de observações focais para 44 espécies de plantas cujos visitantes foram registrados através de observações focais nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.....	47
Tabela 5. Comparação da frequência das síndromes de polinização em capões do Pantanal Miranda e Abobral e em regiões de cerrado, restinga, arbustal e mata pluvial. Valores em negrito correspondem à frequências similares das síndromes de polinização entre este e os demais estudos.....	50

CAPÍTULO 3 – THE ASSEMBLAGE OF FLOWERS EXPLOITED BY HUMMINGBIRDS IN “CAPÕES” OF SOUTH PANTANAL, MATO GROSSO DO SUL, BRAZIL

Table 1. Characteristics of plant species (occurrence, growth form, flower shape and color, corolla length, nectar sugar concentration, pollinator group and visiting rates of hummingbirds) whose flowers were exploited by hummingbirds in south Pantanal.....	70
---	----

APÊNDICES

CAPÍTULO 1 – FLORA E FENOLOGIA DE FLORAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

APÊNDICE 1. Forma de vida, local de ocorrência nos capões e meses de registro de 256 espécies que apresentaram indivíduos floridos nos capões do Miranda-Abobral.....	23
--	----

CAPÍTULO 2 – SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

APÊNDICE 1. Tipo e cor da flor, hábito e local de ocorrência das 256 espécies registradas nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.....	58
APÊNDICE 2. Períodos de floração das 256 espécies registradas nos capões do Pantanal Miranda-Abobral (para famílias e autores das espécies queira ver Apêndice 1 no capítulo 1)....	62

RESUMO

Os objetivos deste estudo são conhecer as espécies vegetais que ocorrem em capões, a variação na disponibilidade de flores ao longo do ano, as síndromes de polinização e as espécies de flores exploradas por beija-flores neste ambiente. Todas as espécies em flor foram registradas em 3-5 capões diferentes a cada mês (totalizando 52 capões), num período de 13 meses no Pantanal do Miranda-Abobral. As espécies floridas tiveram seu hábito, altura, número de flores abertas e sua síndrome de polinização registrados. Cada capão (0,2 - 3,8 ha) foi amostrado uma vez e a área total amostrada foi de 51,6ha. Foram registradas 256 espécies em flor distribuídas em 173 gêneros e 67 famílias ao longo do período deste estudo. As famílias mais freqüentes foram Fabaceae, Asteraceae e Malvaceae. A forma de vida mais freqüente entre as espécies registradas foi herbácea (38,3%), seguida por sub arbustiva-arbustiva (22,3%), liana (21,1%), arbustivo-arbórea e arbórea (14,4%) e hemi-parasita (0,8%). A maior parte das espécies registradas ocorreu na borda dos capões. Espécies dos estratos mais baixos da vegetação floresceram por períodos de tempo significativamente mais longos que espécies dos estratos mais altos ($p = 0,01$). A densidade média de indivíduos floridos foi maior durante o período chuvoso ao passo que a densidade média de flores foi maior no período seco. A grande maioria das espécies registradas é polinizada por abelhas ou por mais de um grupo de insetos (80,1%) seguida pela miofilia (6,25%), anemofilia (3,1%), psicofilia (2,7%), ornitofilia (2,3%), esfingofilia (1,6%), cantarofilia e quiropterofilia (ambas com 0,8%). Espécies ornitófilas apresentaram os períodos de floração mais longos ao passo que as anemófilas foram as que apresentaram períodos de floração mais curtos. A diversidade de síndromes de polinização foi maior durante a estação chuvosa e início da seca (dezembro a julho). A maior parte das 44 espécies em que foi feito registro focal de visitantes (52,3%) pode ser polinizada por mais de um grupo de polinizadores e 75% podem ser polinizadas por mais de uma espécie de polinizador. As espécies de plantas mais generalistas quanto aos seus vetores de pólen são principalmente arbóreas, apresentam flores de cores claras e de

morfologia aberta ou do tipo pincel e florescem no final da estação seca (entre agosto e novembro). Os beija-flores visitaram 21 espécies de plantas nos capões, sendo em sua maioria herbáceas e lianas, e principalmente espécies não-ornitófilas. Entretanto, as taxas de visitas às flores ornitófilas e não ornitófilas não diferem significativamente. *Hylocharis chrysura* é o único beija-flor residente e o mais freqüente nos capões, sugerindo que seja importante polinizador das espécies ornitófilas que ocorrem neste ambiente. *Helicteres guazumaefolia* é recurso importante para este beija-flor uma vez que é a única espécie ornitófila que floresce ao longo de todo o ano nos capões.

ABSTRACT

The aims of this study are to know the plant species that occur in the capões of Pantanal Miranda-Abobral, the variation on the availability of flowers throughout the year, the pollination syndromes of the species and to determine what flowers are exploited by hummingbirds. All flowering species were recorded in 3-5 capões throughout 13 months in 52 capões. Habit, height, number of opened flowers and pollination syndromes were recorded. Each capão (0,2 - 3,8 ha) was sampled once and the sampled area was 51,6 ha. There were recorded 256 flowering species in 173 genera and 67 families during the period of this study. The most frequent families were Fabaceae, Asteraceae and Malvaceae. Most frequent growth forms were herbs (38,3%), shrubs (22,3%), climbers (21,1%), shrubs-trees (14,4%) and hemi-parasitic (0,8%). Species lower placed in the forest profile flowered for longer periods than species occurring at higher strata ($p < 0,02$). Mean density of flowering individuals was higher during the rainy season and mean density of flowers was higher during the dry season. Most species recorded were bee or insect pollinated (80,1%). The remaining species were myiophilous (6,25%), anemophilous (3,1%), psicophilous (2,7%), ornithophilous (2,3%), sphingophilous (1,6%), cantarophilous or chiropterophilous (each one with 0,8%). Longer flowering periods were recorded for ornithophilous species and the shorter ones for anemophilous species. Diversity of pollination syndromes was higher during the rainy season and at the beginning of the dry season (December to July). Most of the 44 species studied for visitors (52,3%) could be pollinated by more than one pollinator group and 75% could be pollinated by more than one pollinator species. Plant species that are more generalist according to its pollen vectors are mainly arboreous, with open or brush type, light coloured flowers, and flowered by the end of the dry season (between August and November). Hummingbirds visited 21 flowering species in the capões, mainly herbaceous or climbers and non-ornithophilous species. They visited several non-ornithophilous species, being the visiting rates to ornithophilous and non-ornithophilous species similar. *Hylocharis chrysura* is the only resident and most frequent hummingbird in the capões, suggesting that it is an important pollinator for ornithophilous species in this habitat.

INTRODUÇÃO GERAL

Os capões são manchas naturais de vegetação e, como tal, representam situação natural em que os efeitos relacionados à descontinuidade e redução de habitat podem ser avaliados. Além disso, uma vez que são circundados por campos inundáveis sazonalmente, atuam como “ilhas”, abrigando espécies vegetais intolerantes à inundação e atuando como refúgio de fauna durante os períodos de cheias do Pantanal.

Há poucos estudos nos capões da região do Miranda-Abobral. Alguns aspectos que vêm sendo estudados envolvem comunidades vegetais (Damasceno et al. 1999), comunidades de besouros (Lopes 2000) e o deslocamento de aves entre capões adjacentes (Yabe 2000). Entretanto, o único estudo encontrado para os capões sobre interações animal-plantas aborda as relações entre insetos galhadores e seus hospedeiros (Julião 1999).

No Pantanal as espécies herbáceas são mais freqüentes que as lenhosas devido à predominância de áreas inundáveis ocupadas por formações aquáticas, campestres e savânicas (Pott & Pott 1999). As formações arbóreas que ocorrem no Pantanal são as matas ciliares e as formações monotípicas (e.g. carandazal, paratudal, canjiqueiral, acurizal), além das cordilheiras e capões. A criação de gado durante os últimos 200 anos, a introdução de pastagens não nativas, as queimadas freqüentes bem como o corte seletivo de madeira vêm alterando a vegetação original do Pantanal (Prance & Schaller 1982, Cunha & Junk 1999).

A sazonalidade no período de floração afeta diferentemente espécies vegetais com diferentes formas de vida. Em florestas tropicais sazonais, a maioria das espécies arbóreas floresce durante o período seco (Frankie et al. 1974), ao passo que a maioria das espécies herbáceas e arbustivas floresce no período chuvoso (Mooney et al. 1995, Murphy & Lugo 1986). O conhecimento da disponibilidade de flores ao longo do ano é importante por exemplo, para o planejamento de planos de conservação e manejo, uma vez que estas flores são recurso para uma ampla variedade de animais antófilos, regulando a ocorrência destas espécies de vetores numa dada comunidade ao longo do ano (Koptur et al.

1988). Além disso, uma vez que as comunidades animais são estratificadas, é possível relacionar a distribuição das flores no espaço à estratificação dos seus vetores de pólen (Frankie 1975, Bawa et al. 1985, Bawa 1990).

A polinização por animais predomina em ambientes tropicais, sendo os invertebrados os principais polinizadores de plantas nestes ambientes. Neste grupo as abelhas se destacam, sendo responsáveis pela polinização do maior número de espécies vegetais (Bawa 1990). Dentre os vertebrados, flores polinizadas por beija-flores são importante componente das comunidades, compreendendo 2 -15 % das espécies de angiospermas em ambientes florestais do sudeste e do Cerrado brasileiros e na América Central (Feinsinger 1983, Bawa et al. 1985, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Ramirez 1989, Oliveira 1991, Ormond et al. 1991, Morellato & Sazima 1992, Barbosa 1997, Borges 2000). Os beija-flores freqüentemente são generalistas quanto ao tipo de habitat (Snow & Snow 1972, Feinsinger 1976, Feinsinger et al. 1988, Stouffer & Bierregaard 1995), utilizando bordas, clareiras e áreas abertas com grande abundância de flores (Stiles 1975, Linhart et al. 1987). Os beija-flores de bico curto, principalmente da família Trochilinae são visitantes freqüentes de flores não ornitófilas visitando grande variedade de flores entomófilas, bem como de ornitófilas (Snow & Snow 1980, Feinsinger et al. 1982, Snow & Snow 1986, Araujo 1996, Cotton 1998).

O conhecimento da fenologia de floração e da polinização de espécies são raros para o Pantanal (e.g. Amaral et. al.1994, Amaral et al. 1995, Amaral & Gomes 1996 e Amaral & Guimarães 1996) e inexistentes para os capões. O conhecimento destes aspectos é importante ferramenta para estudos futuros envolvendo a biologia da polinização de espécies que ocorrem neste habitat. Uma vez que os capões apresentam fisionomia fragmentada, o conhecimento destas interações neste ambiente pode ainda gerar dados comparativos ou fornecer subsídios para a compreensão destas relações em áreas artificialmente fragmentadas.

Este estudo é dividido em capítulos. No primeiro capítulo são apresentados e discutidos os dados sobre a composição florística e a fenologia de floração das

espécies que ocorrem nos capões. No segundo capítulo são apresentados os dados sobre a frequência de ocorrência das síndromes de polinização, sua distribuição no espaço e sua frequência ao longo do ano em capões. No terceiro capítulo são apresentadas as características das flores exploradas por beija-flores, e verificado como a riqueza, a diversidade e a densidade destas flores variam ao longo do ano e como função da riqueza de espécies de beija-flores.

CAPÍTULO 1 – FLORA E FENOLOGIA DE FLORAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

INTRODUÇÃO

O Pantanal é um dos maiores ecossistemas alagáveis do mundo, sendo formado por depósitos sedimentares de origem relativamente recente (Ponce & Cunha 1993). Esse ecossistema não apresenta flora endêmica, sendo caracterizado pela presença de espécies de ampla distribuição, comuns aos principais tipos vegetacionais que o circundam: cerrado, chaco e floresta amazônica (Prance & Schaller 1982, Ratter et al. 1988, Cunha 1990, Prado et al. 1992, Dubs 1994, Pott & Pott 1994, Damasceno et al. 1999, Pott & Pott 1999). Entretanto, algumas espécies vegetais são tidas como exclusivas do Pantanal (Pott & Pott 1999).

Devido à sua história geomorfológica, à sua localização às margens de três grandes domínios fitogeográficos e também à influência dos seus principais rios, o Pantanal resulta em diversidade de fisionomias e habitats, sendo muito variável entre suas subregiões (Cunha & Junk 1999). Pott & Pott (1994, 1999) registraram 1863 espécies vegetais em 174 gêneros e 136 famílias para o Pantanal. Estes autores estimam que esses valores correspondem à 95% da flora pantaneira. Além desta revisão, Cunha & Junk (1999) registraram 86 espécies em 69 gêneros e 41 famílias ocorrendo em capões, cordilheiras e murundus, entretanto esse levantamento se restringiu às espécies lenhosas. Num estudo em quatro capões na região do Abobral, Damasceno et al. (1999) registraram 108 espécies em 44 famílias. Apesar da existência destes estudos, não existem registros sistemáticos da vegetação levando em conta um grande número de capões. Também não foram encontrados estudos sobre a fenologia das espécies que ocorrem no Pantanal.

A origem dos capões é assunto controverso (Oliveira-Filho 1992a). Sua origem estaria relacionada à erosão diferencial, à atividade biológica, à

sedimentação ou à combinação desses dois últimos fatores (Cunha & Junk 1999). Na região do Abobral, 99% dos capões são sítios arqueológicos, cuja origem provavelmente seria devida à construção de aterros sobre elevações naturais de terreno (Bittencourt, 1992).

A fenologia de espécies arbóreas tropicais é determinada primariamente pela duração e intensidade da seca sazonal (Mooney et al. 1995, Murphy & Lugo 1986), uma vez que a variação de temperatura e fotoperíodo é pequena em baixas latitudes. Em regiões neotropicais sazonais, a maioria das espécies herbáceas e arbustivas floresce no período chuvoso (Croat 1975, Monasterio & Sarmiento 1976), ao passo que a maior parte das espécies arbóreas floresce no período seco (Frankie et al. 1974). Em contraste, em florestas neotropicais não sazonais, muitas espécies florescem mais de uma vez ao ano e não apresentam picos de floração (Croat 1975, Putz 1979, Opler et al. 1980).

Os objetivos deste estudo são conhecer as espécies vegetais que ocorrem em capões, relacionando seus períodos de floração com os períodos de seca e cheia do Pantanal.

MÉTODOS

O Pantanal brasileiro é uma planície inundável que compreende uma área de aproximadamente 140000Km² (Adámoli 1982). O clima da região é tropical quente, com inverno seco, apresentando regime de chuvas marcadamente estival, que define o caráter estacional, Aw segundo classificação de Köppen (Cadavid-Garcia 1984). A pluviosidade média anual varia entre 800 e 1400mm, sendo que 80% das chuvas ocorrem entre novembro e março (Silva et al. 2000, Figura 1). O Pantanal apresenta mosaico de tipos vegetacionais, sendo muito variável entre diferentes subregiões (PCBAP, Radambrasil). As formações florestais que ocorrem no Pantanal sul são as matas de galeria, os capões, as cordilheras e as formações monotípicas (e.g. paratudal, carandazal, acurizal). Os capões são manchas de vegetação florestal de formato circular ou elíptico, apresentando 1 a 3m de elevação em relação aos campos alagáveis que os circundam (Figura 2). Os capões não alagam na estação de cheias do Pantanal, atuando como ilhas de

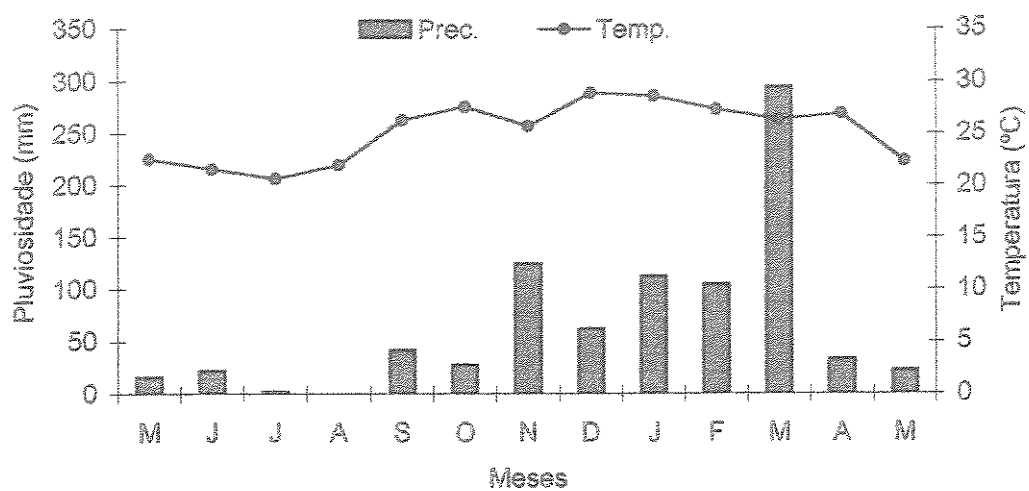


Figura 1. Precipitação e temperaturas médias registradas ao longo do período de estudo (maio de 1999 a maio de 2000) no Pantanal do Miranda-Abobral.

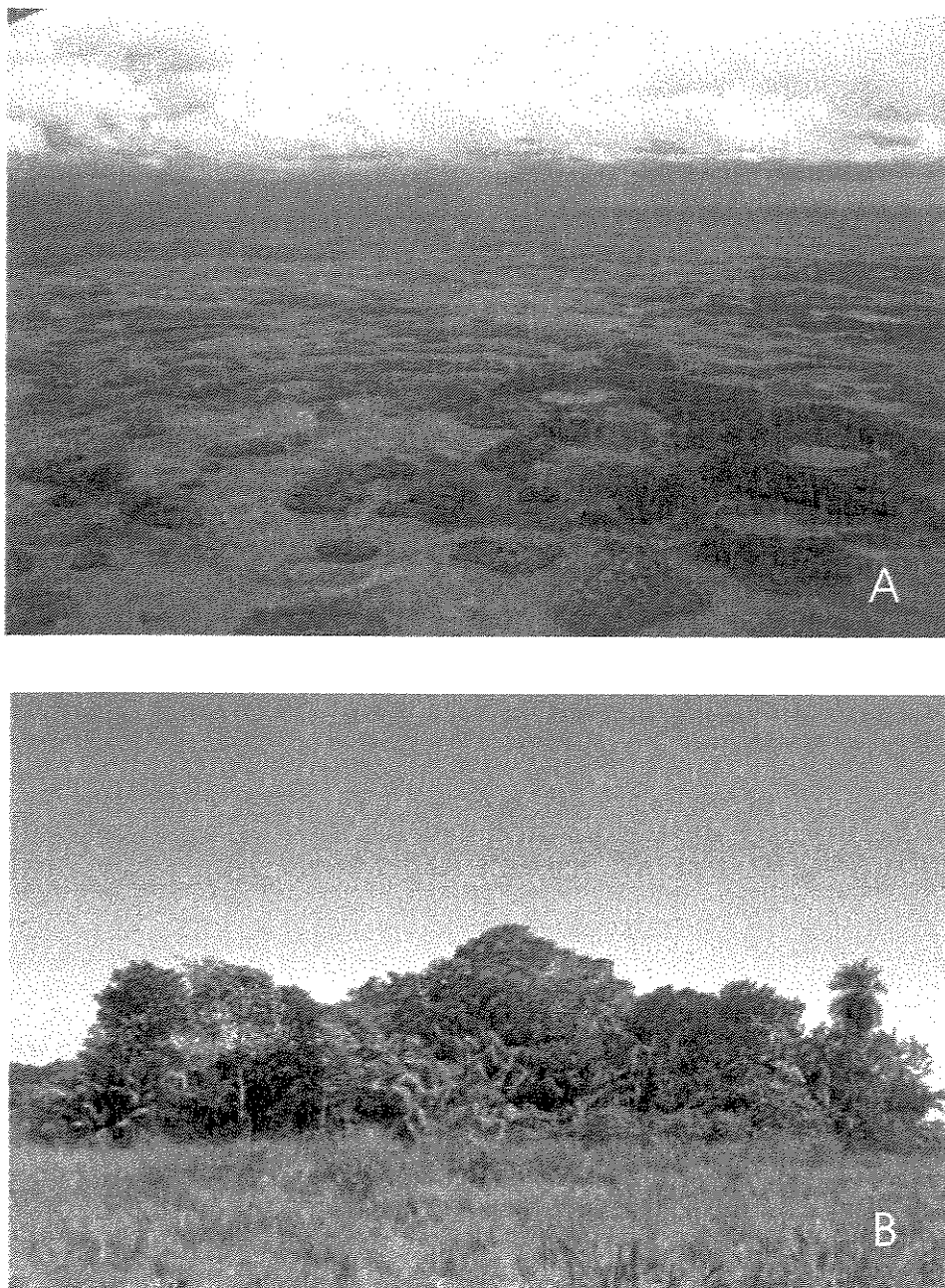


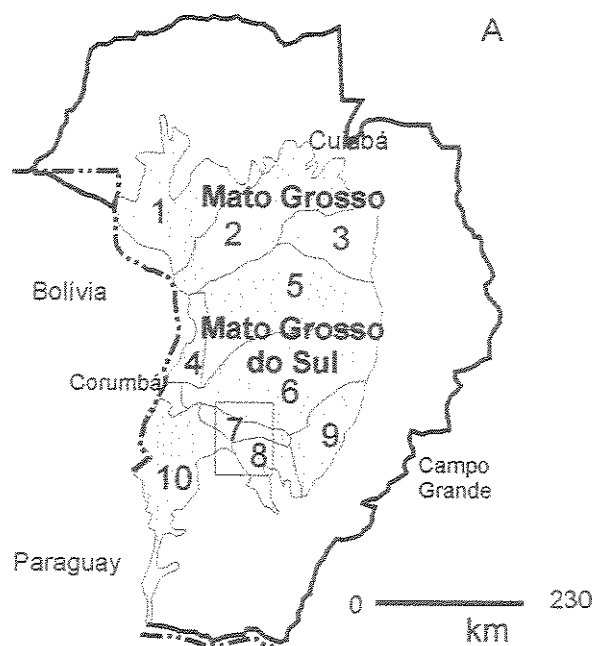
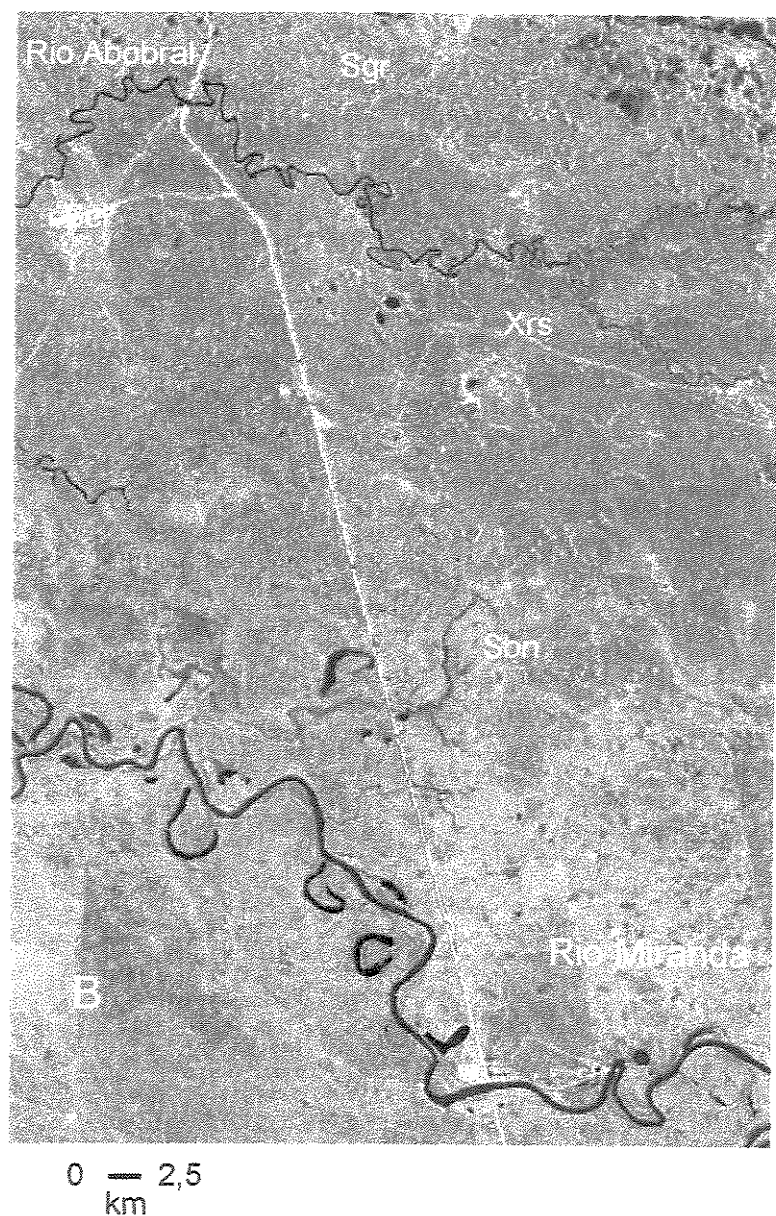
Figura 2. Vista aérea de capões no Pantanal sul mato grossense (A) e detalhe de um capão na região do Miranda-Abobral (B).

vegetação, onde espécies intolerantes à inundação podem se estabelecer (Oliveira-Filho & Martins 1991). São compostos principalmente por espécies típicas de florestas de galeria e do chaco em suas bordas e de espécies típicas de florestas semi-decíduas em sua porção central (Prance & Schaller 1982, Damasceno et al. 1999). O dossel dos capões do Abobral varia de 10-15m de altura, sendo descontínuo em sua porção central e fechado nas porções periféricas (Damasceno et al. 1999).

As espécies floridas de capões foram estudadas ao longo de 13 meses, de maio de 1999 a maio de 2000, no Pantanal sul matogrossense, sub-região do Miranda- Abobral (ca. 14° e 22° S, 53° e 66°W) (Figura 3a). Para incluir a variação da composição de espécies vegetais de capões desta sub-região, a cada mês foram amostrados capões distribuídos em diferentes fazendas ao longo da estrada MS 184 , num trecho de 16,5 Km (Figura 3b). Para incluir a variação florística entre capões nestas diferentes áreas, a cada mês ao menos um capão escolhido ao azar era amostrado em cada fazenda. Além disso, de modo a incluir as variações florísticas dependentes de tamanho dos capões, a cada mês capões de tamanhos variáveis foram incluídos na amostragem.

Durante o período deste estudo foram estudados 52 capões. Mensalmente de 3-5 capões foram amostrados em sua totalidade (incluindo interior e borda) e todos os indivíduos em flor foram registrados. Espécies ocorrendo numa faixa de até 3 m na interface dos capões com os campos inundáveis foram consideradas de borda. O tamanho dos capões estudados variou de 0,2 a 3,8 ha ($0,99 \pm 0,75$ ha). Cada capão foi amostrado somente uma vez durante o período deste estudo e a área total amostrada foi de 51,6 ha. Para calcular a área dos capões, a posição geográfica foi registrada utilizando GPS para posterior localização em imagens de satélite com escalas conhecidas. Todos os indivíduos floridos num dado capão foram registrados quanto à sua altura e número de flores abertas. O hábito das espécies registradas foi definido no campo, bem como através de consulta à bibliografia (Pott & Pott 1994, Damasceno 1999).

Para os registros da fenologia de floração foram incluídas somente plantas com flores abertas. Este método permite amostragem mais rápida e a inclusão de



Sub-regiões do Pantanal

- 1- Cáceres
- 2- Poconé
- 3- Barão do Melgaço
- 4- Paraguai
- 5- Paiguás
- 6- Nhecolândia
- 7- Abobral
- 8- Miranda
- 9- Aquidauna
- 10- Nabileque



Figura 3. (A) Localização da sub-região do Miranda-Abobral no Pantanal, (B) localização das áreas amostradas ao longo da MS-184, entre os rios Miranda e Abobral (Sgr = Fazenda Sagrado, Xrs = Fazenda Xaraés, Scl = Fazenda Santa Clara e Sbn = Fazenda São Bento).

maior área amostral, sendo uma maneira alternativa de investigar padrões fenológicos de uma comunidade (Corlett 1990). O método de observações repetidas em indivíduos marcados (Medway 1972, Ng 1977, 1981) fornece visão mais detalhada da fenologia dos indivíduos e das espécies, mas limita o número de espécies que podem ser estudadas (Corlett 1990).

A riqueza e a diversidade de espécies floridas foram calculadas para cada capão individualmente. Com base nestes valores foram calculadas as médias de riqueza e de diversidade (índice de Shannon-Wiener) de espécies floridas para cada um dos meses estudados. O mesmo procedimento foi usado para o cálculo da densidade de flores e de indivíduos floridos.

RESULTADOS

Durante este estudo foram registradas 256 espécies em flor distribuídas em 173 gêneros e 67 famílias. As famílias mais freqüentes foram Fabaceae (40 espécies), Malvaceae (27 espécies), Asteraceae (16 espécies), Euphorbiaceae (14 espécies) e Rubiaceae (11 espécies) (Tabela 1) representando 42,2 % do total de espécies registradas. Dentre as espécies herbáceas, os gêneros mais freqüentes foram *Borreria*, *Croton* e *Desmodium* (representados por cinco espécies cada um) e *Melochia*, *Ludwigia*, *Senna* e *Sida* representados por quatro espécies (Apêndice 1). Dentre as espécies arbustivas e arbóreas os gêneros mais freqüentes foram *Psidium* (3 espécies) e *Cestrum*, *Cordia*, *Eugenia*, *Guazuma* e *Helicteres* (representados por duas espécies cada um) (Apêndice 1).

A forma de vida mais freqüente entre as espécies registradas nos capões foi a herbácea (38,3 %), seguida pela sub arbustiva-arbustiva (22,3 %), liana (21,1 %), arbustivo-arbórea e arbórea (17,6 %) e a hemi-parasita representada por 0,8 % (Figura 4). Não foram encontradas espécies epífitas. Dentre as espécies herbáceas, as famílias que mais se destacaram foram Malvaceae com 15 espécies, Fabaceae com 12 espécies, Asteraceae com 11 espécies e Rubiaceae com sete espécies. Dentre as lianas, as famílias com maior número de espécies foram Fabaceae com 11 espécies, Bignoniaceae com seis espécies e Sapindaceae e Convolvulaceae com cinco espécies cada uma. As espécies sub-

Tabela 1. Número de gêneros e de espécies nas 67 famílias registradas em flor nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.

FAMÍLIAS	GÊNEROS	ESPÉCIES	FAMÍLIAS	GÊNEROS	ESPÉCIES
Fabaceae	24	40	Combretaceae	1	2
Malvaceae**	13	27	Loranthaceae	1	2
Asteraceae	11	16	Passifloraceae	1	2
Euphorbiaceae	9	14	Piperaceae	1	2
Rubiaceae	7	11	Polygalaceae	1	2
Apocynaceae	7	9	Smilacaceae	1	2
Sapindaceae	6	8	Amaranthaceae	1	1
Bignoniaceae*	5	7	Amaryllidaceae	1	1
Verbenaceae	5	7	Aristolochiaceae	1	1
Solanaceae	4	7	Bromeliaceae	1	1
Convolvulaceae	4	6	Cecropiaceae	1	1
Myrtaceae*	2	6	Commelinaceae	1	1
Poaceae	5	5	Cucurbitaceae	1	1
Scrophulariaceae	4	4	Ebenaceae	1	1
Malpighiaceae	3	4	Erythroxylaceae	1	1
Menispermaceae	3	4	Gentianaceae	1	1
Boraginaceae	2	4	Iridaceae	1	1
Lamiaceae	2	4	Lauraceae	1	1
Onagraceae	1	4	Meliaceae	1	1
Vitaceae	1	4	Moraceae	1	1
Annonaceae	3	3	Molluginaceae	1	1
Arecaceae	3	3	Nyctaginaceae	1	1
Lythraceae	2	3	Orchidaceae	1	1
Acanthaceae	1	3	Phytolacaceae	1	1
Alismataceae	1	3	Polygonaceae	1	1
Anacardiaceae	2	2	Rutaceae	1	1
Chrysobalanaceae	2	2	Turneraceae	1	1
Flacourtiaceae	2	2	Ulmaceae	1	1
Celastraceae	2	2	Apiaceae	1	1
Ochnaceae	2	2	Violaceae	1	1
Portulacaceae	2	2	Vochysiaceae	1	1
Rhamnaceae	2	2			

* Famílias com uma espécie não identificada.

** Família com três espécies não identificadas.

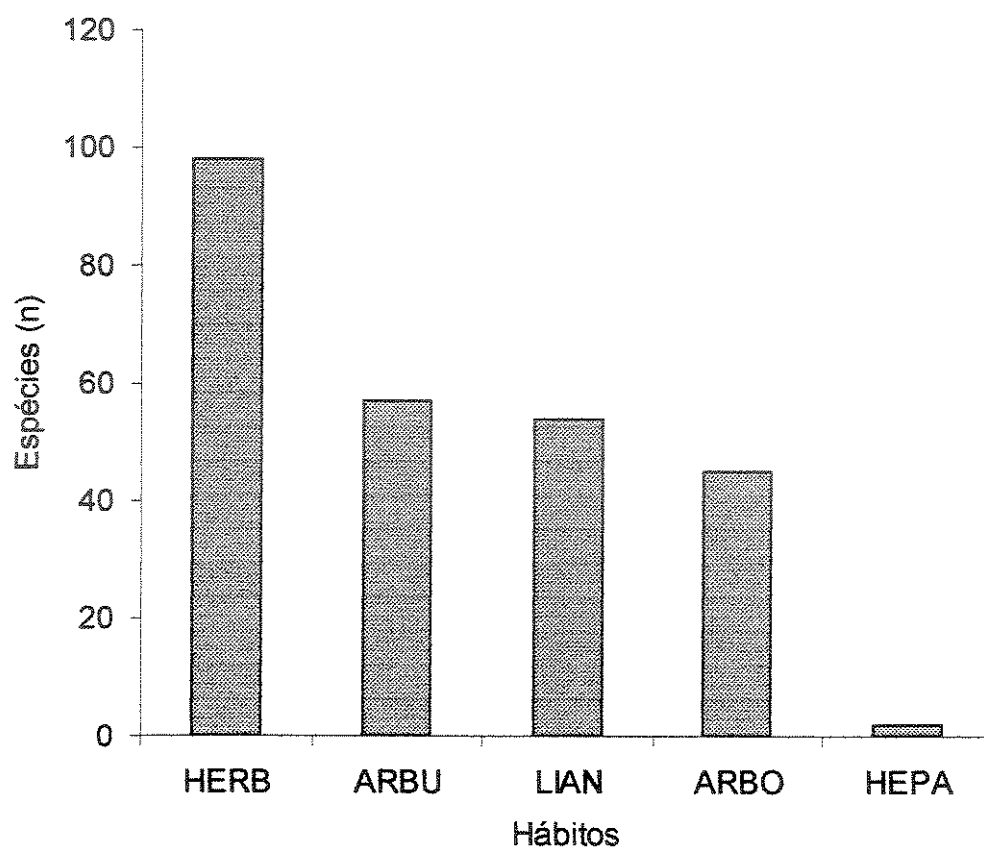


Figura 4. Número de espécies de plantas conforme o tipo de hábito (HERB = herbáceo, ARBU = sub-arbustivo e arbustivo, LIAN = liana, ARBO = arbustivo-arbóreo e arbóreo, HEPA = hemi-parasita) nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.

arbustivas e arbustivas foram principalmente das famílias Fabaceae com 13 espécies, Malvaceae com nove espécies, Euphorbiaceae com oito espécies e Verbenaceae com cinco espécies. Dentre as arbustivo-arbóreas e arbóreas, as famílias mais freqüentes foram Fabaceae com quatro espécies e Malvaceae, Myrtaceae e Sapindaceae com três espécies cada uma.

A maior parte das espécies floridas ($n = 168$) foi registrada nas bordas dos capões. Exclusivamente no interior ocorreram 52 espécies ao passo que 36 espécies ocorreram facultativamente no interior ou na borda dos capões. A maior parte (57,7%) das espécies que ocorreram no interior dos capões apresentavam hábito sub arbustivo, arbustivo-arbóreo ou arbóreo, e a maioria (47,6%) das espécies de borda foram herbáceas, freqüentemente invasoras.

Na maior parte dos meses estudados, os capões maiores apresentaram índices de diversidade de espécies floridas maiores do que os capões menores, com exceção dos meses de setembro (quando o maior capão apresentou o menor índice de diversidade) e abril (quando o menor capão apresentou o maior índice de diversidade) (Tabela 2).

O período de floração das espécies registradas nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral diferiu significativamente ($p = 0,01$, ANOVA) entre os hábitos e variou de $2,16 \pm 1,78$ meses para as espécies arbóreas até $4,73 \pm 4,24$ meses Para espécies sub-arbustivas (Tabela 3).

A diversidade de espécies floridas não diferiu significativamente ($p=0,27$, teste T) entre os períodos seco ($1,78 \pm 0,6$, $n = 32$) e chuvoso ($2,30 \pm 0,67$, $n = 20$). Entretanto, a riqueza de espécies floridas foi significativamente maior ($p < 0,01$, teste T) no período chuvoso ($30,85 \pm 14,53$, $n = 20$) em relação ao período seco ($13,91 \pm 6,29$, $n = 28$) (Figura 5a-b). A densidade de indivíduos em flor também foi maior na estação chuvosa ($520,9 \pm 379,2$ indivíduos/ha, $n = 20$) do que na estação seca ($87,98 \pm 70,40$ indivíduos/ha, $n = 32$), $p < 0,01$, teste T (Figura 6a). Por outro lado, a densidade de flores foi maior durante a estação seca (119.300 ± 421.900 , $n = 8$) do que na estação chuvosa (95.500 ± 7704 , $n = 5$), $p < 0,01$, teste T (Figura 6b).

Espécies herbáceas floresceram principalmente no período úmido, de dezembro a março, de maneira inversa ao observado para as espécies arbóreas e lianas, que floresceram principalmente entre agosto e novembro (Figura 7) . As espécies arbustivas floresceram ao longo do ano (Figura 7).

Tabela 2. Área dos 52 capões estudados ao longo de 13 meses (maio/1999 a maio/2000), e valores de equidade (J) do índice de diversidade de Shannon (H') de espécies em flor calculados para cada capão no Pantanal do Miranda-Abobral. Meses em negrito correspondem àqueles em que capões maiores apresentaram maiores valores de H'.

Mês	Área (ha)	J	H'	Mês	Área (ha)	J	H'
MAIO/1999	0,41	0,79	1,53	NOVEMBRO	2,6	0,78	3,05
	1,35	0,84	1,5		0,57	0,46	1,24
	2,39	0,87	1,91		0,24	0,88	2,63
	0,21	1	1,39				
				DEZEMBRO	0,84	0,73	2,35
Junho	2,09	0,63	1,83		0,73	0,44	1,28
	1,23	0,67	0,93		2,03	0,77	2,59
	1,24	0,22	0,42		0,33	0,66	1,88
	1,55	0,86	2,61		0,55	0,65	2,05
Julho	0,68	0,77	2,18	JANEIRO	0,58	0,39	0,86
	3,82	0,23	0,65		2,15	0,81	3,14
	1,44	0,80	2,52		0,45	0,78	2,56
	0,32	0,81	1,77		0,38	0,77	2,02
Agosto	0,22	0,83	2	FEVEREIRO	0,61	0,48	1,55
	1,04	0,94	2,59		1,91	0,71	2,78
	0,19	0,68	1,56		0,38	0,68	2,39
	1	0,82	1,97		0,6	0,65	2,11
	1,47	0,91	2,26				
				MARÇO	0,32	0,82	2,74
Setembro *	2,08	0,57	1,11		1,82	0,83	3,17
	1,28	0,80	2,36		0,52	0,84	2,44
	0,76	0,89	1,86		1,26	0,76	3,14
	1	0,87	2,23				
	0,6	0,72	2,23	Abril **	0,45	0,8	1,92
					0,39	0,93	2,04
Outubro	0,55	0,76	2,32		0,56	0,32	0,51
	0,28	0,71	1,7		0,86	0,61	1,85
	0,67	0,81	2,39				
	1,45	0,59	1,59	MAIO/2000	0,37	0,57	1,03
					0,76	0,96	2,29

* O maior capão amostrado apresentou o menor valor de H'.

** O menor capão amostrado apresentou o maior valor de H'.

Tabela 3. Período de floração das espécies registradas de acordo com seu hábito nos capões no Pantanal do Miranda-Abobral.

Hábitos	Número de meses em floração $\bar{x} \pm sd$ (n espécies)
Herbáceo	$2,71 \pm 2,21$ (98)
Subarbustivo	$4,73 \pm 4,24$ (22)
Arbustivo	$2,8 \pm 2,65$ (35)
Arbustivo-arbóreo	$1,87 \pm 1,46$ (8)
Arbóreo	$2,16 \pm 1,78$ (37)
Hemi-parasita	$4,5 \pm 0,1$ (2)
Liana	$2,22 \pm 1,64$ (54)

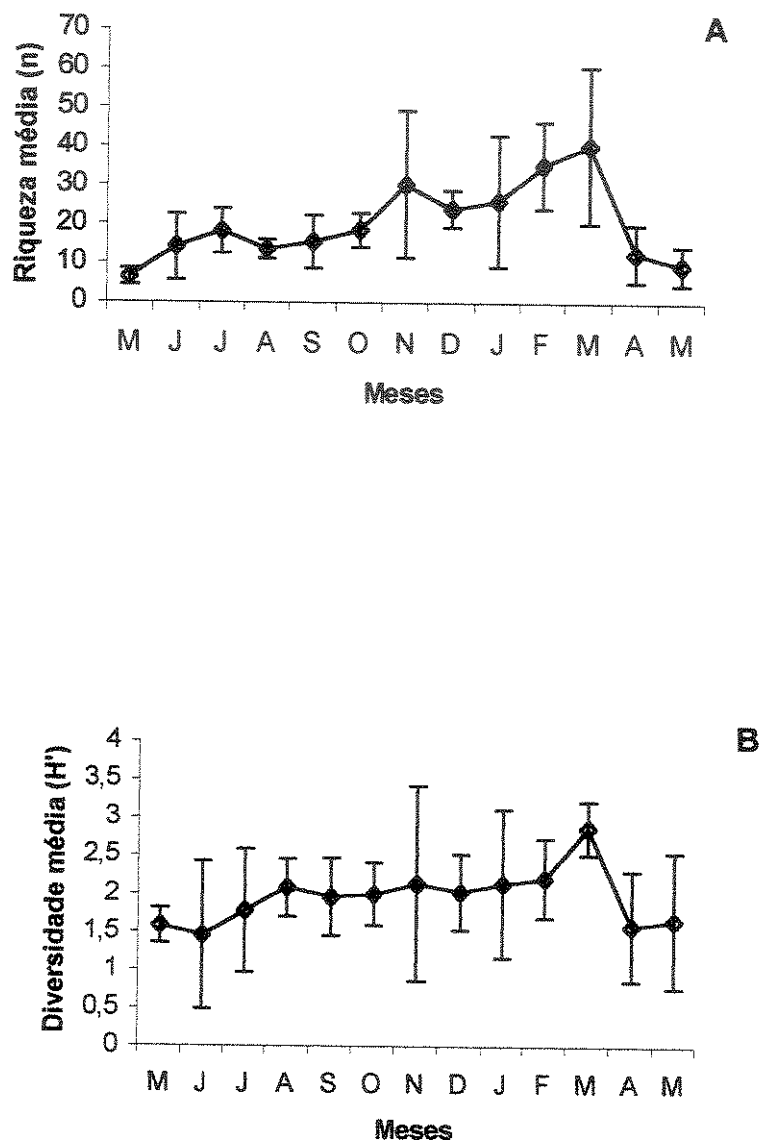


Figura 5. Riqueza média (A) e diversidade média (B) de espécies em flor ao longo de 13 meses, em 52 capões no Pantanal do Miranda-Abobral. Barras indicam a média, mais ou menos o desvio padrão.

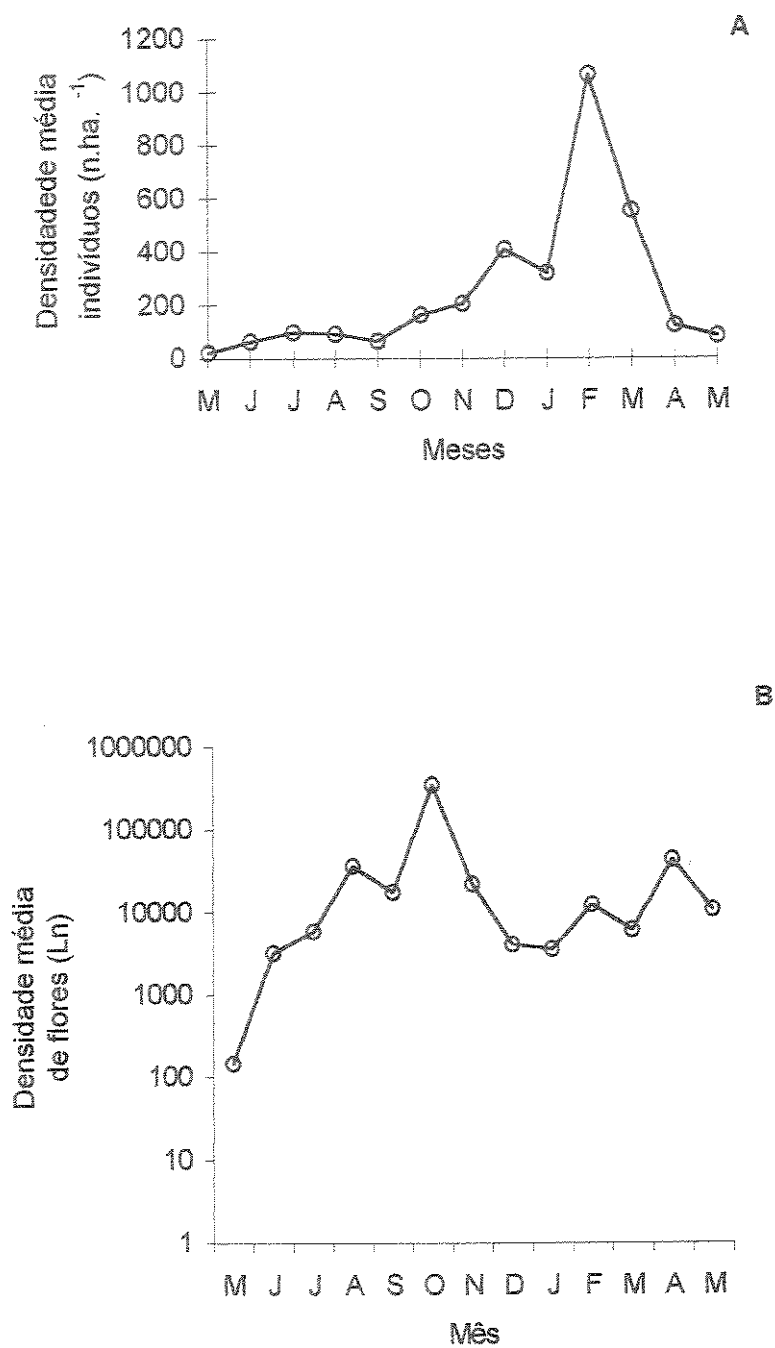


Figura 6. Densidade média de indivíduos floridos (A) e de flores (B) ao longo de 13 meses em capões no Pantanal do Miranda-Abobral.

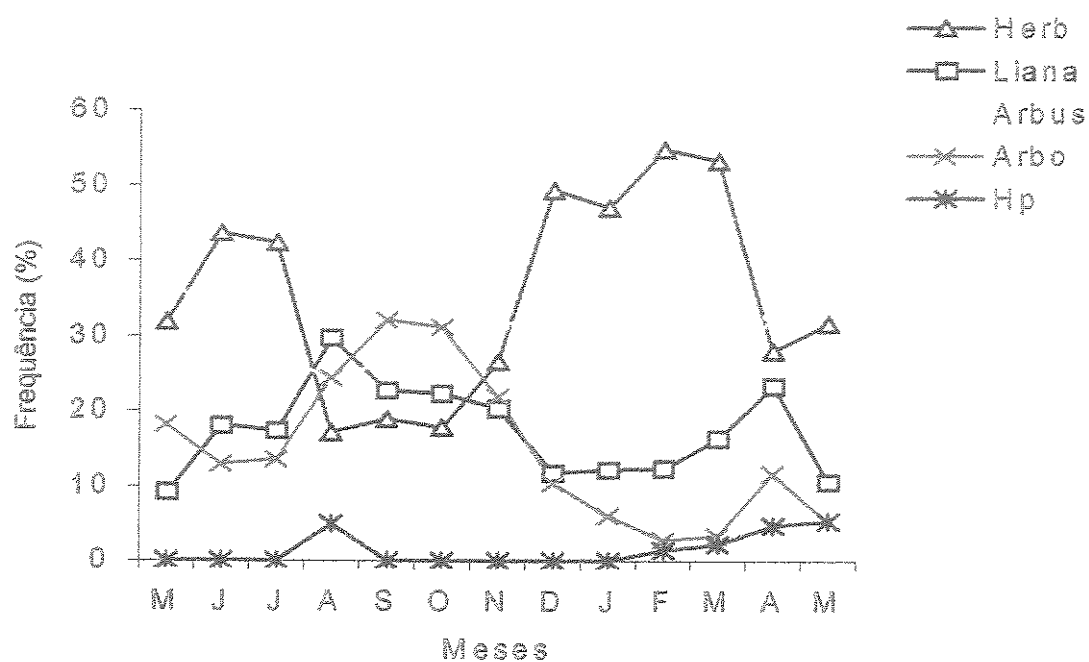


Figura 7. Frequência de espécies floridas quanto ao seu hábito (HERB = herbáceo, liana, ARBUS = sub-arbustivo e arbustivo, ARBO = arbustivo-arbóreo e arbóreo, HEPA = hemi-parasita) ao longo de 13 meses em capões no Pantanal do Miranda-Abobral.

DISCUSSÃO

A riqueza de espécies vegetais encontrada nos 52 capões do Pantanal do Miranda-Abobral foi maior do que a encontrada por Damasceno et al. (1999) em quatro capões amostrados ao longo de 18 meses na mesma região (256 espécies/108 espécies) (Tabela 4), provavelmente devido ao fato das espécies que ocorrem na borda dos capões não terem sido incluídas por Damasceno et al. (1999). Excluindo as espécies registradas na borda dos capões, a riqueza de espécies foi menor neste estudo (Tabela 4). Entretanto, é importante salientar que no presente estudo cada capão foi amostrado somente uma vez e foram incluídas somente as espécies em flor. O método adotado neste estudo fornece uma visão do conjunto de capões, mostrando a variação fenológica da comunidade de espécies que ocorrem neste ambiente. Além disso, pelo fato de permitir a amostragem de um número maior de capões, inclui a variação na composição de espécies existente entre capões. Por outro lado, o método de observações repetidas nos mesmos capões, utilizado por Damasceno et al. (1999) fornece uma visão mais detalhada da composição de espécies e da variação fenológica dos indivíduos nos quatro capões, fornecendo dados para análise da fenologia do grupo de espécies que ocorrem num dado conjunto de capões.

As famílias mais freqüentes nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral foram as mesmas registradas por Pott & Pott (1999) em levantamento sobre a flora do Pantanal. As famílias Poaceae e Cyperaceae também são importantes no Pantanal (Pott & Pott 1999) mas incluem espécies comuns em vegetação de campos inundáveis. Assim, o fato destas famílias terem sido menos importantes nos capões seria esperado. As florestas neotropicais parecem ser muito semelhantes em termos de famílias de plantas mais representativas, sendo Fabaceae a que mais se destaca na maior parte dos ambientes (Gentry 1988). A família Fabaceae foi a mais freqüente nos capões do Pantanal Miranda-Abobral. Entretanto, algumas das famílias comuns em outras regiões foram pouco freqüentes (e.g. Lauraceae, Annonaceae, Moraceae e Bignoniaceae) ou ausentes (e.g. Sapotaceae e Myristicaceae). A marcada sazonalidade, somada à instabilidade gerada pelo regime de cheias e seca do Pantanal, bem como a

Tabela 4. Total de espécies, famílias e gêneros, famílias mais frequentes e hábitos mais frequentes nas famílias registradas nos capões deste estudo e nos capões estudados por Damasceno et al. (1999) no Pantanal do Miranda-Abobral.

	Total de espécies (este estudo)	Número de espécies no interior dos capões (este estudo) ¹	Número de espécies na borda dos capões (este estudo) ¹	Número de espécies no interior dos capões Damasceno et al. (1999)
Total Famílias	67	40	57	44
Gêneros	173	79	138	87
Espécies	256	88	204	108
Famílias mais frequentes				
	Fabaceae - 40	Malvaceae - 11	Fabaceae - 36	Fabaceae - 13
	Malvaceae - 27	Fabaceae - 8	Malvaceae - 17	Bignoniaceae - 8
	Asteraceae - 16	Sapindaceae - 6	Asteraceae - 14	Sapindaceae - 6
	Euphorbiaceae - 14	Euphorbiaceae - 6	Rubiaceae - 11	Arecaceae - 5
	Rubiaceae - 11	Apocynaceae - 4	Euphorbiaceae - 10	Rubiaceae - 5
		Bignoniaceae - 3		
Hábitos mais frequentes por família				
	Subarbustivo - 8,5 %	Subarbustivo - 9,1 %	Subarbustivo - 6,9 %	Subarbustivo + Arbustivo + Arbóreo - 72,2%
	Arbustivo + Arbóreo - 31,3 %	Arbustivo + Arbóreo - 44,3 %	Arbustivo + Arbóreo - 28,4 %	Leguminosae - 11
	Fabaceae - 10	Apocynaceae - 3	Fabaceae - 8	Annonaceae - 4
	Malvaceae - 8	Anacardiaceae - 3	Myrtaceae - 6	Arecaceae - 4
	Myrtaceae - 6	Annonaceae - 3	Malvaceae - 6	Bignoniaceae - 4
	Apocynaceae - 5	Fabaceae - 3	Apocynaceae - 3	Rubiaceae - 4
		Rubiaceae - 3	Rubiaceae - 3	Myrtaceae - 4
	Lianas - 21,1 %	Sapindaceae - 3		
	Fabaceae - 11	Malvaceae - 3	Lianas - 21,1 %	Lianas - 20,4 %
	Bignoniaceae - 6	Arecaceae - 2	Fabaceae - 9	Bignoniaceae - 4
	Sapindaceae - 5	Euphorbiaceae - 2	Bignoniaceae - 5	Menispermaceae - 3
	Convolvulaceae - 5	Verbenaceae - 2	Convolvulaceae - 5	Sapindaceae - 3
			Sapindaceae - 4	
	Hemi-parasita - 0,8 %	Lianas - 23,9 %		Ervas, epifitas, parasitas - 7,4 %
		Fabaceae - 4	Hemi-parasita - 1 %	
	Herbáceo - 38,3 %	Bignoniaceae - 4		
	Malvaceae - 15	Sapindaceae - 3	Herbáceo - 42,6 %	
	Fabaceae - 12	Menispermaceae - 2	Fabaceae - 12	
	Asteraceae - 11		Asteraceae - 10	
	Rubiaceae - 7	Hemi-parasita - 2,3 %	Malvaceae - 10	
			Rubiaceae - 7	
		Herbáceo - 20,4 %		
		Malvaceae - 5		
		Asteraceae - 2		
		Euphorbiaceae - 2		

¹ Incluídas as espécies que ocorrem facultativamente no interior ou na borda dos capões.

fisionomia fragmentada e descontínua dos capões poderiam ser fatores relacionados a essas diferenças. Nos capões estudados por Damasceno et al.

(1999) a família Fabaceae também foi a mais freqüente, mas a ordem de importância das demais famílias foi diferente (Tabela 4), mesmo quando analisadas somente as espécies presentes no interior dos capões. Essa diferença poderia estar relacionada novamente ao fato de um maior número de capões ter sido incluído neste estudo, indicando que os capões na região do Miranda-Abobral são variáveis em termos de composição florística. Entretanto, no presente estudo foram amostradas somente as espécies floridas.

Na região pantaneira, apesar da vegetação original persistir, atividades antrópicas e a criação de gado durante os últimos 200 anos, além de queimadas anuais e do corte seletivo da vegetação alteraram a composição florística e a abundância de espécies (Prance & Schaller 1982), principalmente em capões e cordilheiras (Cunha & Junk 1999). A baixa freqüência de espécies herbáceas no interior dos capões pode ser, em parte, influenciada pelo pisoteio do gado, que utiliza os capões como abrigo (Damasceno et al. 1999).

Os gêneros mais freqüentes nos capões foram de espécies que ocorreram exclusiva ou predominantemente nas bordas. Esse fato resulta da grande representatividade de espécies registradas na borda que corresponderam a 65,6 % do total de espécies amostradas nos capões. Grande parte dos gêneros registrados nos capões (incluindo interior e borda) também foram registrados nos murundus (i.e. manchas naturais de vegetação de área em geral menor que a dos capões) do Mato Grosso (Oliveira-Filho, 1992b), entretanto poucas espécies vegetais que ocorreram nos capões foram registradas nos murundus. Essa diferença deve ser devida ao fato dos murundus receberem maior influência da vegetação de cerrado (Oliveira-Filho 1992b), ao passo que os capões do Miranda-Abobral apresentam maior similaridade florística com áreas de matas semidecíduas de cordilheiras e com a mata ciliar do rio Miranda (Damasceno et al. 1999).

Damasceno et al. (1999) registraram 40 espécies que não foram encontradas neste estudo, essa diferença pode sugerir que aumentando ainda

mais o número de capões amostrados e o número de amostragens em cada capão, novas espécies poderiam ser acrescentadas à listagem aqui apresentada. Além disso, essa diferença poderia indicar que os capões apresentam baixa similaridade florística entre si (Damasceno, G.A., dados inéditos). Entretanto, uma vez que neste estudo cada capão foi amostrado somente uma vez e somente as espécies floridas foram registradas, não foi possível testar a similaridade de espécies entre os diferentes capões.

O componente herbáceo, como o registrado aqui, é também predominante em diversos ambientes tropicais, contribuindo significativamente para sua diversidade (Gentry & Dodson 1987). Nos capões estudados, a alta representatividade de espécies de borda é um fator que contribui para a predominância de espécies de hábito herbáceo. A proporção de espécies arbustivo-arbóreas encontrada nos capões (28,2 %) foi semelhante à registrada por Gentry & Dodson (1987) em área de floresta seca no Equador (21-31 %), mas bastante inferior à registrada por Damasceno et al. (1999) em capões da mesma região (Tabela 4). Estas diferenças provavelmente são relacionadas ao fato do componente herbáceo ter sido pouco representado no interior dos capões e de não ter sido incluída a borda dos capões no estudo de Damasceno et al. (1999). A proporção de lianas encontrada por Damasceno et al. (1999) foi semelhante à encontrada para os 52 capões estudados aqui (Tabela 4). A ausência de espécies epífitas nos 52 capões estudados, bem como a baixa frequência deste hábito nos capões estudados por Damasceno et al. (1999) (que registrou uma espécie epífita) poderia estar relacionada à baixa umidade e ao regime de precipitação fortemente sazonal no Pantanal. A diversidade de epífitas é maior em regiões mais úmidas, sendo que a proporção de epífitas varia de 2-4% em florestas secas a 23-24% em florestas úmidas da América Central (Gentry 1988).

Do total de espécies registradas nos capões, a família Fabaceae foi a mais freqüente no estrato arbustivo-arbóreo. Malvaceae foi a segunda família mais freqüente neste estrato e espécies desta família ocorreram principalmente na borda dos capões. Dentre as lianas, a alta representatividade de Fabaceae se deve também às espécies registradas nas bordas dos capões, local onde lianas

desta família foram mais freqüentes. A proporção de lianas nas demais famílias foi similar à registrada por Damasceno et al. (1999).

O fato de na maior parte dos meses estudados, os capões maiores apresentarem maiores índices de diversidade de espécies floridas e capões menores os menores índices, poderia indicar que há efeito de tamanho dos capões sobre a diversidade de espécies floridas. Entretanto, o número de capões amostrados a cada mês neste estudo foi baixo, impossibilitando análises mês a mês. Estudos amostrando maior número de capões num dado mês ou amostrando a totalidade de espécies vegetais presentes em diversos capões, poderiam verificar este efeito.

Nos capões, o fato da riqueza de espécies bem como uma maior densidade de indivíduos florescerem durante a estação chuvosa é semelhante ao registrado em floresta semidecídua do sudeste brasileiro (Morellato & Leitão-Filho 1995), no cerrado (Oliveira & Gibbs 2000), bem como em outras comunidades neotropicais (e.g. Koelmeyer 1959, Janzen 1967, Croat 1975, Foster 1985). Isso poderia ser relacionado ao fato de que para algumas espécies de plantas tropicais, as chuvas após um período seco atuam como um gatilho, induzindo a floração (Opler et al. 1976, Augspurger 1982, 1985). Em ambientes com estação seca pronunciada existe maior variação sazonal quanto ao número de espécies em flor, com maior proporção de espécies florescendo na estação chuvosa (Gentry & Emmons 1987).

Para as espécies herbáceas o desenvolvimento da flor, a partir da indução do desenvolvimento dos botões até a antese é freqüentemente contínuo, i.e. uma vez iniciada a indução as flores abrem (Borchert 1983). A floração nestas espécies é induzida por estímulos ambientais (Borchert 1983). Por outro lado, o desenvolvimento das flores nas espécies arbóreas é descontínuo podendo ser suspenso temporariamente. Em arbóreas, a indução da floração parece estar sob controle endógeno e ser afetada por fatores ambientais, principalmente o estresse hídrico, somente indiretamente (Reich & Borchert 1982, 1984).

Nos capões do Pantanal, as espécies de maneira geral, apresentaram períodos de floração relativamente curtos. Entretanto, as espécies que ocorreram nos estratos baixos da vegetação (herbáceas, subarbustivas e arbustivas)

apresentaram períodos de floração mais longos, concordando com o proposto por Frankie et al. (1974). Por outro lado, as espécies que ocorreram nos estratos altos da vegetação (arbustivo-arbóreas e arbóreas) apresentaram períodos de floração mais curtos. Entretanto, é importante notar que os dados fenológicos aqui apresentados se referem à amostragens feitas em diferentes capões ao longo do ano, não representando portanto a duração do período de floração dos indivíduos, mas da comunidade de espécies em capões de modo geral.

A densidade média de flores foi maior no período seco, devido à maior densidade de espécies arbóreas, que florescem principalmente neste período (e.g. Morellato 1992) e produzem grande quantidade de flores/dia se comparadas às espécies de outros hábitos. Por outro lado, a alta densidade de indivíduos floridos bem como a maior diversidade de espécies floridas no período chuvoso em relação ao período seco estão sendo influenciadas pela floração das espécies herbáceas que concentram sua floração neste período (e.g. Barbosa 1997).

Em florestas neotropicais sazonais, a maioria das espécies herbáceas e arbustivas floresce no período chuvoso (Croat 1975, Monasterio & Sarmiento 1976), ao passo que a maior parte das espécies arbóreas floresce no período seco (Frankie et al. 1974). A floração maciça e de curta duração é comum entre espécies arbóreas que florescem durante a estação seca, ao passo que florações longas com poucas flores abertas por dia (sensu Gentry 1974) são mais comuns em espécies que ocupam estratos mais baixos da vegetação (Augspurger 1980, Bawa 1983, Frankie et al. 1974, Janzen 1967, Opler et al. 1980).

APÊNDICE 1. Forma de vida, local de ocorrência nos capões e meses de registro de 256 espécies que apresentaram indivíduos floridos nos 52 capões do Miranda-Abobral.

ESPÉCIES	HABITO	OCORRÊNCIA	MÊS ¹
ACANTHACEAE			
<i>Ruellia erythropus</i> (Nees) Lind.	herbáceo	borda	jul, nov-dez
<i>Ruellia geminiflora</i> Kunth.	herbáceo	facultativa	jun
<i>Ruellia tweediana</i> Griseb. ex Fernald	herbáceo	borda	dez, mar
ALISMATACEAE			
<i>Echinodorus grandiflorus</i> (Cham. & Schtdl.) Micheli	herbáceo	borda	out, dez-jan
<i>Echinodorus macrophyllus</i> subsp. <i>scaber</i> (Rataj) R. R. Haynes & Holm - Niels.	herbáceo	borda	nov
<i>Echinodorus lanceolatus</i> Rataj.	herbáceo	borda	mar
AMARANTHACEAE			
<i>Pfaffia glomerata</i> (Sprengel) Pedersen	herbáceo	borda	jun, dez, fev-abr
AMARYLLIDACEAE			
<i>Hippeastrum puniceum</i> (Lam.) O. Kuntze	herbáceo	interior	out
ANACARDIACEAE			
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng.	arbóreo	interior	set
<i>Mangifera indica</i> L.	arbóreo	borda	jul
ANNONACEAE			
<i>Annona cornifolia</i> St. Hilaire	arbustivo	borda	set-dez, mar
<i>Rollinia emarginata</i> Schtdl.	arbóreo	interior	out-nov
<i>Unonopsis lindmanii</i> R.E. Fr.	arbustivo-arbóreo	facultativa	mai,dez,abr
APOCYNACEAE			
<i>Aspidosperma australe</i> Müll. Arg.	arbóreo	interior	ago-set
<i>Bonafousia siphilitica</i> (L.f.) L. Allorge	arbustivo	facultativa	set-nov, fev
<i>Forsteronia pubescens</i> A. DC.	liana	interior	mar
<i>Prestonia acutifolia</i> (Benth. Ex Müll. Arg.) K. Schum.	liana	borda	mar
<i>Prestonia coalita</i> (Vell.) Woodson	liana	borda	nov-dez,mar
<i>Rauwolfia ligustrina</i> R. & S	arbustivo	interior	dez
<i>Rauwolfia mollis</i> S. Moore	arbustivo	borda	nov
<i>Rhabdadenia pohlil</i> Müll. Arg.	liana	borda	nov-dez,abr
<i>Thevetia bicornuta</i> Müll. Arg	arbustivo	borda	jan,mar
ARECACEAE			
<i>Attalea phalerata</i> Mart. ex Spreng.	arbóreo	facultativa	jun,ago-abr
<i>Bactris glauscecens</i> Drude	arbustivo	borda	jan,abr
<i>Copernicia alba</i> Morong ex Morong & Britton	arbóreo	facultativa	ago-out
ARISTOLOCHIACEAE			
<i>Aristolochia esperanzae</i> Kuntze	liana	interior	jun-jul,set,fev
ASTERACEAE			
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	herbáceo	borda	dez,fev
<i>Aspilula latissima</i> Malme	herbáceo	interior	jan-mar,abr
<i>Baccharis medullosa</i> DC.	herbáceo	borda	jun,fev-mar
<i>Bidens gardneri</i> Baker	herbáceo	borda	jul-ago,mar,abr
<i>Centratherum punctatum</i> Cass.	herbáceo	borda	jun-ago,dez,fev
<i>Elephantopus angustifolius</i> Sw.	herbáceo	borda	jan
<i>Eupatorium maximiliani</i> Schrader	herbáceo	borda	jul,abr
<i>Eupatorium odoratum</i> L.	arbustivo	borda	mai,jul
<i>Eupatorium pauciflorum</i> Kunth	herbáceo	borda	mai,jul,dez,fev-mar
<i>Mikania capricorni</i> B. L. Rob.	liana	borda	jul
<i>Mikania micrantha</i> Kunth.	liana	interior	jun
<i>Mikania</i> sp	liana	borda	set
<i>Stilpnopappus pantanalensis</i> H. Rob.	herbáceo	borda	jun-ago,out,dez-fev,mai
<i>Vernonia rubricaulis</i> Bonpl.	herbáceo	facultativa	jun-jul,dez-mar
<i>Vernonia scabra</i> Pers.	arbustivo	borda	jul-ago,out
<i>Wedelia brachycarpa</i> Baker	herbáceo	borda	nov-mar

BIGNONIACEAE			
<i>Arrabidaea pubescens</i> (L.) A. H. Gentry	liana	facultativa	jun-ago
<i>Macfadyena uncata</i> (Andrews) Sprague & Sandwith	liana	borda	out, nov
<i>Paragonia pyramidata</i> (Rich.) Bureau	liana	facultativa	set-out
<i>Paragonia</i> sp	liana	borda	jan, fev
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. H. Gentry	liana	interior	dez
<i>Tabebuia aurea</i> (Manso) Benth & Hook f. ex S. Moore	arbóreo	borda	ago-set
<i>Bignoniaceae</i> sp1	liana	facultativa	set
BORAGINACEAE			
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	arbustivo	borda	jan
<i>Cordia glabrata</i> (C. Mart.) A. DC.	arbóreo	interior	ago-set
<i>Heliotropium indicum</i> L.	herbáceo	borda	dez
<i>Heliotropium filiforme</i> Lehm.	herbáceo	borda	dez
BROMELIACEAE			
<i>Bromelia balansae</i> Mez	herbáceo	facultativa	set, nov-mar
CECROPIACEAE			
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	arbóreo	borda	jul-set, nov, jan, mar-abr
CELASTRACEAE			
<i>Hippocratea volubilis</i> L.	liana	borda	jun-set
<i>Salacia elliptica</i> (Mart. ex Roem. & Schult.) G. Don.	arbóreo	interior	set
CHRYSOBALANACEAE			
<i>Couepia ulii</i> (Mart. & Zucc.) Benth. Ex Hook f.	arbóreo	borda	ago-set
<i>Licania parvifolia</i> Huber	arbóreo	borda	dez-jan
COMBRETACEAE			
<i>Combretum laxum</i> Jacq.	liana	facultativa	ago-nov
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	arbóreo	borda	jul
COMMELINACEAE			
<i>Commelina nudiflora</i> L.	herbáceo	borda	mai-jul, set-mar, mai
CONVOLVULACEAE			
<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy	herbáceo	borda	jun, abr
<i>Ipomoea chiliantha</i> Hallier f.	liana	borda	mai, jun, set, jan, mar
<i>Ipomoea rubens</i> Choisy	liana	borda	fev-abr
<i>Ipomoea subtomentosa</i> (Chodat & Hassl.) O' Donell	liana	borda	ago
<i>Jacquemontia densiflora</i> (Meisn.) Hallier f.	liana	borda	mai
<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f.	liana	borda	set, nov, abr
CUCURBITACEAE			
<i>Momordica charantia</i> L.	liana	borda	nov
EBENACEAE			
<i>Diospyros obovata</i> Jacq.	arbóreo	interior	set-nov
ERYTHROXYLACEAE			
<i>Erythroxylum anguifugum</i> Mart.	arbóreo	facultativa	out-dez
EUPHORBIACEAE			
<i>Acalypha communis</i> Müll. Arg.	sub-arbustivo	interior	jul, nov-mar
<i>Alchornea discolor</i> Poepp.	arbóreo	borda	set
<i>Croton corumbensis</i> S. Moore	sub-arbustivo	borda	dez-jan, abr
<i>Croton glandulosus</i> L.	herbáceo	borda	dez-abr
<i>Croton lobatus</i> L.	herbáceo	borda	fev
<i>Croton sarcopetaloides</i> S. Moore	sub-arbustivo	interior	mai, jul, set, dez, fev-mai
<i>Croton urucurana</i> Baill.	arbustivo	interior	nov, jan, mar
<i>Jatropha urens</i> L.	herbáceo	facultativa	jan-fev
<i>Julocroton montevidensis</i> Müll. Arg.	sub-arbustivo	borda	jan
<i>Manihot cf. carthaginensis</i> (Jacq.) Müll. Arg.	arbustivo	interior	jan
<i>Phyllanthus orbiculatus</i> Rich	herbáceo	facultativa	nov-mar
<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	arbóreo	borda	nov
<i>Sebastiania hispida</i> (Mart.) Pax ex Engl.	sub-arbustivo	borda	jun-mai
<i>Sebastiania</i> sp1	sub-arbustivo	borda	jun-mai
FABACEAE - CAESALPINOIDEAE			

<i>Bauhinia mollis</i> D. Dietr.	arbustivo	borda	jan, fev
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench.	herbáceo	borda	abr
<i>Senna aculeata</i> (Pohl ex Benth.) H.S. Irwin & Barneby	arbustivo	borda	jun, nov-dez
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link	herbáceo	borda	abr
<i>Senna pilifera</i> (Vogel) H. S. Irwin & Barneby	sub-arbustivo	borda	mai-jul, ago, out-dez, fev-mai
<i>Senna splendida</i> (Vogel) Irwin & Barneby	herbáceo	borda	dez, mar
FABACEAE - FABOIDEAE			
<i>Aeschynomene histrix</i> Poir.	sub-arbustivo	borda	mai, dez-mar
<i>Camptosema ellipticum</i> (Desv.) Burkart	liana	facultativa	jun-jul, jan-mai
<i>Canavalia matogrossensis</i> (Barb. Rodr.) Malme	liana	borda	set
<i>Canavalia obtusifolia</i> DC	liana	interior	mar
<i>Canavalia aff. palmeri</i> (Piper) Standl.	liana	interior	jul
<i>Centrosema brasilianum</i> (L.) Benth.	liana	borda	jun-ago, out, dez-mar, maio
<i>Centrosema vexillatum</i> Benth.	liana	borda	abr
<i>Chaetocalyx brasiliensis</i> (Vogel) Benth.	liana	borda	mar
<i>Crotalaria incana</i> L.	sub-arbustivo	borda	set
<i>Crotalaria micans</i> Link	herbáceo	borda	mai-jun, nov, jan-abr
<i>Crotalaria stipularia</i> Desv.	herbáceo	borda	jul-set, dez-mar
<i>Desmodium affine</i> Schitdl	herbáceo	facultativa	mai, mar
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth	herbáceo	borda	jan, fev, mar
<i>Desmodium cuneatum</i> Hook & Arn.	sub-arbustivo	borda	set
<i>Desmodium aff. incanum</i> DC	herbáceo	borda	dez
<i>Desmodium aff. purpureum</i> Hook & Arn.	herbáceo	borda	mar
<i>Discolobium puichellum</i> Benth.	arbustivo	borda	dez
<i>Eriosema platycarpon</i> Micheli	arbustivo	borda	out, jan, fev
<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth	sub-arbustivo	borda	jun, dez-mar
<i>Indigofera sabulicola</i> Benth.	herbáceo	borda	dez
<i>Machaerium amplum</i> Benth.	liana	borda	set
<i>Macropitilium lathyroides</i> (L.) Urb.	liana	facultativa	ago
<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	arbustivo	borda	mai
<i>Stylosanthes acuminata</i> M.B. Ferreira & S. Costa	herbáceo	borda	mai-jun, jan
<i>Vigna longifolia</i> (Benth.) Verdc.	liana	borda	nov
<i>Vigna peduncularis</i> var. <i>clitorioides</i> (Mart. ex Benth.) Maréchal, Mascherpa & Stainier	liana	borda	jul, nov
<i>Zornia crinita</i> (Mohlenbr.) Vanni	herbáceo	borda	dez-mar
FABACEAE - MIMOSOIDEAE			
<i>Acacia paniculata</i> Willd.	arbóreo	interior	out-dez
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul	arbóreo	interior	nov
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	arbóreo	borda	set
<i>Inga vera affinis</i> (DC) T.D. Penn	arbóreo	facultativa	jun, set-nov
<i>Mimosa aff. debilis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	sub-arbustivo	borda	mai, jan
<i>Mimosa pellita</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	arbustivo	borda	dez, fev-mar
<i>Mimosa polycarpa</i> Kunth	sub-arbustivo	borda	mai-nov, fev-mai
FLACOURTIACEAE			
<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	arbustivo	facultativa	mai, jul, nov, mar
<i>Xylosma venosum</i> N.E. Br.	arbóreo	borda	mai
GENTIANACEAE			
<i>Coutoubea ramosa</i> Aubl.	herbáceo	borda	fev-mar
IRIDACEAE			
<i>Cipura paludosa</i> Aubl.	herbáceo	borda	jan-mar
LAMIACEAE			
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit.	herbáceo	borda	mai-set, dez-mar, mai
<i>Hyptis</i> sp1	herbáceo	borda	jul, fev
<i>Hyptis</i> sp2	herbáceo	borda	jul
<i>Peltodon tomentosa</i> Pohl	herbáceo	borda	set
LAURACEAE			
<i>Ocotea suaveolens</i> (Meisn.) Benth. & Hook. f. ex. Hieron.	arbóreo	borda	jul-ago
LORANTHACEAE			
<i>Psittacanthus cordatus</i> (Hoffm.) Blume	hemi-parasita	facultativa	jul-ago, mar-mai
<i>Psittacanthus corynocephalus</i> Eichler	hemi-parasita	facultativa	ago, fev-abr

LYTHRACEAE			
<i>Adenaria floribunda</i> var. <i>florida</i> H.B.K.	arbustivo	facultativa	nov-jan
<i>Cuphea</i> aff. <i>melvilla</i> Lindl.	sub-arbustivo	borda	fev-mar
<i>Cuphea</i> aff. <i>ramulosa</i> Pohl.	herbáceo	borda	fev-mar
MALPIGHIACEAE			
<i>Byrsonima orbignyana</i> A. Juss.	arbustivo-arbóreo	borda	set-dez, abr
<i>Heteropterys hypericifolia</i> A. Juss.	liana	facultativa	ago,out,abr
<i>Mascagnia pubiflora</i> (A. Juss.) Griseb.	liana	interior	mar-abr
<i>Mascagnia sepium</i> (A.Juss.) Griseb.	liana	borda	mai
MALVACEAE			
<i>Abutilon aristulosum</i> K. Schum.	herbáceo	interior	jul
<i>Abutilon</i> sp1	herbáceo	interior	mar
<i>Abutilon</i> sp2	herbáceo	interior	abr
<i>Byttneria rhamnifolia</i> Benth.	arbustivo	borda	jan-mar
<i>Corchorus argutus</i> Kunth.	herbáceo	facultativa	mar,mai
<i>Corchorus</i> aff. <i>hirtus</i> L.	herbáceo	borda	jan
<i>Guazuma tomentosa</i> Kunth.	arbóreo	interior	out-dez
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	arbóreo	borda	nov
<i>Helicteres guazumifolia</i> Kunth	arbustivo	borda	mai, jul-mai
<i>Helicteres Ihotzkyana</i> (Schott & Endl) K. Schum.	arbustivo	interior	abr
<i>Herissantia</i> aff. <i>nemoralis</i> (St.-Hil.) Brizicky	sub-arbustivo	interior	jan
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	herbáceo	interior	abr
<i>Melochia parvifolia</i> Kunth	arbustivo	borda	mai-nov, fev-abr
<i>Melochia simplex</i> St.Hilaire	herbáceo	borda	jun-dez,mar-abr
<i>Melochia villosa</i> (Mill.) Fawc. & Rendle	sub-arbustivo	borda	mai-abr
<i>Melochia pyramidata</i> L.	herbáceo	borda	nov-dez,mar
<i>Pavonia sidifolia</i> Kunth.	sub-arbustivo	interior	jun-jul,mar
<i>Sida cerradoensis</i> Krap.	herbáceo	borda	jul,fev
<i>Sida</i> aff. <i>linifolia</i> Juss. Ex Cav.	herbáceo	borda	mar
<i>Sida rhombifolia</i> L.	herbáceo	borda	jan,fev,mar
<i>Sida santaremensis</i> Monteiro	herbáceo	borda	jul,mar
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst.	arbóreo	facultativa	mai,jul,set
<i>Waltheria indica</i> L.	herbáceo	borda	fev-mar
<i>Wissadula subpeltata</i> (Kuntze) R.E.Fr.	arbustivo	borda	set
Malvaceae sp1	herbáceo	borda	ago
Malvaceae sp2	sub-arbustivo	interior	mar
Malvaceae sp3	herbáceo	borda	mar
MELIACEAE			
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	arbóreo	interior	dez
MENISPERMACEAE			
<i>Cissampelos pareira</i> L.	liana	borda	jul,set,dez
<i>Cissampelos</i> sp1	liana	interior	mar
<i>Hyperbaena hassleri</i> Diels	liana	facultativa	ago
<i>Odontocarya tamoides</i> (DC.) Miers	liana	borda	nov
MOLLUGINACEAE			
<i>Mollugo verticillata</i> L.	herbáceo	borda	mar
MORACEAE			
<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	arbóreo	interior	out,abr
MYRTACEAE			
<i>Eugenia egensis</i> DC.	arbustivo	borda	jun-set, fev
<i>Eugenia florida</i> DC.	arbustivo	borda	abr
<i>Psidium guajava</i> L.	arbustivo-arbóreo	borda	mar
<i>Psidium guineense</i> Sw.	arbustivo	facultativa	nov-dez
<i>Psidium nutans</i> O. Berg	arbustivo-arbóreo	borda	out
Myrtaceae sp1	arbustivo-arbóreo	borda	jan
NYCTAGINACEAE			
<i>Neea hermaphrodita</i> S. Moore	arbóreo	facultativa	nov,fev
OCHNACEAE			
<i>Ouratea</i> cf. <i>purpuripes</i> S. Moore	arbustivo-arbóreo	interior	set-out
<i>Sauvagesia erecta</i> L.	herbáceo	borda	dez

ONAGRACEAE			
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P. H. Raven	herbáceo	borda	jul
<i>Ludwigia</i> sp	herbáceo	borda	jun
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Zardini, H. Gu. & P.H. Raven	herbáceo	borda	nov-jan
<i>Ludwigia irwinii</i> T.P. Ramamoorthy	herbáceo	borda	dez,mar
ORCHIDACEAE			
<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	herbáceo	interior	mai
PASSIFLORACEAE			
<i>Passiflora foetida</i> L.	liana	borda	fev
<i>Passiflora pohlii</i> Mast.	liana	borda	out,dez-jan,mar
PIPERACEAE			
<i>Piper</i> aff. <i>angustifolium</i> Lam.	arbustivo	interior	fev
<i>Piper tuberculatum</i> Jacq.	arbustivo	interior	nov
PHYTOLACCACEAE			
<i>Petiveria alliacea</i> L.	herbáceo	interior	nov,abr
POACEAE			
<i>Axonopus leptostachyus</i> (Flüggé) Hitchc.	herbáceo	borda	jan
<i>Panicum guianense</i> Hitchc.	herbáceo	borda	mar
<i>Setaria vulpiseta</i> (Lam.) Roem. & Schult.	herbáceo	interior	fev-mar
<i>Sorghastrum setosum</i> (Griseb.) Hitchc.	herbáceo	borda	fev
<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kurtze.	herbáceo	borda	jan
POLYGALACEAE			
<i>Polygala timoutoides</i> Chodat	herbáceo	borda	mar
<i>Polygala violacea</i> Aubl.	herbáceo	borda	dez,fev-mar
POLYGONACEAE			
<i>Coccoloba ochrolepta</i> Wedd.	arbustivo-arbóreo	borda	mai
PORTULACACEAE			
<i>Portulaca fluvialis</i> D. Legrand	herbáceo	borda	jan-mar
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd	herbáceo	interior	fev
RHAMNACEAE			
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.	liana	interior	abr
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	arbóreo	interior	out
RUBIACEAE			
<i>Borreria</i> aff. <i>eryngioides</i> Cham. & Schtdl	herbáceo	borda	jun-jul,out,dez-jan
<i>Borreria</i> aff. <i>ocymoides</i> (Burm.f.) DC.	herbáceo	borda	set,mar
<i>Borreria</i> aff. <i>quadrifaria</i> E. Cabral	herbáceo	borda	jul,dez-mar,mai
<i>Borreria</i> aff. <i>verticillata</i> (L.) G. Meyer	herbáceo	borda	jul,mar
<i>Borreria</i> sp.	herbáceo	borda	mar
<i>Genipa americana</i> L.	arbóreo	facultativa	nov
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	arbustivo	facultativa	jun,set-mai
<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schtdl.) Steud	herbáceo	borda	jun-jul,out-mar
<i>Sabicea aspera</i> Aubl.	liana	borda	jan-mar
<i>Staelia thymoides</i> Cham. & Schtdl.	herbáceo	borda	nov-mar
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schtdl.) K. Schum.	arbustivo	facultativa	dez-jan
RUTACEAE			
<i>Zanthoxylum rigidum</i> Humb & Bonpl. ex Willd	arbóreo	borda	jun
SAPINDACEAE			
<i>Cardiospermum grandiflorum</i> Sw.	liana	interior	ago,out,jan-mar
<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	arbóreo	interior	jun, ago
<i>Melicoccus lepidopetala</i> Radlk.	arbóreo	interior	set
<i>Paullinia elegans</i> Cambess.	liana	facultativa	nov-dez
<i>Paullinia pinnata</i> L.	liana	borda	out-dez
<i>Sapindus saponaria</i> L.	arbóreo	facultativa	jun-jul
<i>Serjania caracasana</i> (Jacq.) Willd.	liana	interior	ago-set
<i>Serjania erecta</i> Radlk.	liana	borda	mar
SCROPHULARIACEAE			

<i>Angelonia hirta</i> Cham.	herbáceo	borda	set,nov-mar
<i>Bacopa scabra</i> (Benth.) Descole et Borsini	herbáceo	borda	jun
<i>Buchnera longifolia</i> Kunth.	herbáceo	borda	jun,out-nov
<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R.E. Fries	herbáceo	borda	dez,fev-mar
SMILACACEAE			
<i>Smilax cf.campestris</i> Griseb.	liana	facultativa	jul,out-nov
<i>Smilax poeppigi</i> Kunth	liana	borda	ago,fev
SOLANACEAE			
<i>Cestrum cf.obovatum</i> Sendtn.	arbustivo	borda	mar
<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	arbustivo	facultativa	ago
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv.	herbáceo	borda	nov
<i>Physalis neesiana</i> Sendtn.	sub-arbustivo	interior	mar
<i>Solanum aculeatissimum</i> Jacq.	herbáceo	borda	fev
<i>Solanum nigrum</i> L.	herbáceo	borda	set,dez
<i>Solanum viarum</i> Dunal	herbáceo	borda	dez,abr,mai
TURNERACEAE			
<i>Turnera melochioides</i> A. St.- Hil. & Cambess.	herbáceo	borda	mar
ULMACEAE			
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	arbustivo-arbóreo	borda	mai
UMBELLIFERAE			
<i>Eryngium elegans</i> Cham. & Schtdl.	herbáceo	borda	jul,nov-jan
VERBENACEAE			
<i>Aegiphila cf. candelabrum</i> Briq. ex Chodat & Hassl.	arbustivo	interior	abr
<i>Lantana camara</i> L.	sub-arbustivo	interior	mai
<i>Lantana cf. canescens</i> Kunth.	sub-arbustivo	interior	jul,dez
<i>Lantana aff. trifolia</i> L.	sub-arbustivo	borda	dez-fev
<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E. Brown	arbustivo	borda	out-dez
<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) M. Vahl	herbáceo	borda	dez-mar
<i>Vitex cymosa</i> Bertero & Spreng.	arbóreo	facultativa	set-nov
VIOLACEAE			
<i>Hybanthus communis</i> (A. St.-Hil.) Taub	herbáceo	interior	fev
VITACEAE			
<i>Cissus erosa</i> Rich	liana	borda	abr
<i>Cissus sicyoides</i> L.	liana	borda	jan-fev,abr
<i>Cissus spinosa</i> Cambess.	liana	borda	out-dez
VOCHYSIACEAE			
<i>Vochysia divergens</i> Pohl	arbóreo	borda	ago

[†] Meses de registro: mai = maio, jun = junho, jul = julho, ago = agosto, set = setembro, out = outubro, nov = novembro, dez = dezembro, jan = janeiro, fev = fevereiro, mar = março, abr = abril.

CAPÍTULO 2 – SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO EM CAPÕES DO PANTANAL SUL MATO GROSSENSE

INTRODUÇÃO

Síndrome de polinização compreende o conjunto de atributos (e.g. cor, morfologia, período de antese, presença de odores) comuns e particulares de espécies de plantas adaptadas à polinização por um determinado tipo de polinizador (Faegri & van der Pijl 1979, Waser et al. 1996). Entretanto, o conceito de síndrome de polinização é assunto controverso uma vez que pressupõe especialização entre polinizador e planta, o que é de modo geral raro (Waser et al. 1996). Os sistemas de polinização com alto grau de especialização são exceção e, mais freqüentemente, variam de pouco especializados a muito generalizados, sendo a generalização moderada a regra (Waser et al. 1996). Entretanto, os padrões morfológicos das flores associados à polinização por um dado grupo de vetores freqüentemente se repetem indicando que, ao menos a nível de grupo de polinizadores, o conceito de síndrome de polinização é biologicamente real (Waser et al. 1996). Apesar das conclusões obtidas a partir de estudos baseados em síndromes de polinização serem limitadas devido à perda de precisão, uma vez que muitas espécies de plantas são generalistas quanto ao seu polinizador, os resultados obtidos com esse nível de abrangência são importante ponto de partida para estudos posteriores, mais detalhados sobre a ecologia da polinização.

Em florestas neotropicais a polinização pelo vento é mais rara do que a polinização biótica (Bawa et al. 1985). Entretanto, a proporção de espécies anemófilas nestes ambientes vem sendo subestimada (Bullock 1994). Alguns fatores que dificultam o reconhecimento de espécies anemófilas são a morfologia floral pouco característica e o fato de muitas destas espécies serem também polinizadas por insetos (ambofilia), de modo que muitas vezes espécies polinizadas pelo vento não são registradas como tal (Bullock 1994). Os invertebrados são os principais polinizadores da maioria das espécies que ocorrem em florestas neotropicais, sendo as abelhas o grupo mais importante uma

vez que polinizam o maior número de espécies (Bawa 1990). A polinização por vertebrados (principalmente morcegos e beija-flores) ocorre em menor proporção, sendo geralmente inferior a 15% do total de espécies de plantas de uma dada comunidade (e.g. Bawa et al. 1985, Koptur et al. 1988, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Ramirez 1989, Bawa 1990, Ormond et al. 1991, Barbosa 1997, Borges 2000, Oliveira & Gibbs 2000)

O período de floração em espécies tropicais é influenciado pela competição interespecífica por polinizadores, pela seleção contra a mistura de pólen entre diferentes espécies de plantas, pela disponibilidade de polinizadores, e pela natureza dos recursos florais disponíveis. Além disso, outros fatores bióticos (e.g. predação, parasitismo) e abióticos (e.g. stress hídrico) regulam os períodos de floração de espécies de plantas (Bawa 1983). Em ambientes com estação seca bem definida florações curtas são mais freqüentes (Koptur et al. 1988, Barbosa 1997, Oliveira & Gibbs 2000).

Grupos de polinizadores diferentes podem apresentar variação temporal no uso de flores, alguns grupos sendo mais freqüentes que outros num dado período (Koptur et al. 1988). Adicionalmente, diferentes grupos de polinizadores utilizam diferentes estratos da floresta, sendo alguns grupos mais freqüentes que outros num dado estrato (Bawa et al. 1985). Uma vez que as comunidades animais são estratificadas e que existe variação sazonal na freqüência de ocorrência e nas necessidades (e.g. tipo de alimento, sítios de nidificação) das espécies dessas comunidades, poderia-se esperar que a distribuição vertical na vegetação bem como a distribuição sazonal das interações polinizador-plantas também fossem influenciadas por esta variação sazonal e por esta estratificação (Frankie 1975, Bawa et al. 1985, Koptur et al. 1988, Bawa 1990).

Para o cerrado existem diversos estudos enfocando a biologia da polinização de plantas de um dado gênero ou família (Saraiva et al. 1988, Gottsberger 1989, Oliveira & Sazima 1990, Oliveira & Gibbs 1994, Proença & Gibbs 1994, Goldenberg & Shephard 1998) ou de comunidades de plantas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Oliveira & Moreira 1992, Barbosa 1997, Borges 2000, Oliveira &

Gibbs 2000). Por outro lado, para o pantanal sul mato grossense existem raros estudos enfocando a polinização das espécies deste ambiente. Há um estudo sobre *Ipomoea carnea* spp. *fistulosa* (Amaral & Gomes 1996) e outros sobre as espécies de macrófitas aquáticas (Amaral et. al. 1994, Amaral et al. 1995 e Amaral & Guimarães 1996).

Os objetivos deste estudo são identificar os grupos de espécies de plantas cujas flores apresentam atributos para determinadas síndromes de polinização em capões no Pantanal do Miranda-Abobral. Além disso, definir a distribuição vertical das síndromes e a ocorrência destas síndromes ao longo do ano. Este estudo fornece uma visão de como as síndromes de polinização estão distribuídas, no espaço e no tempo, para a comunidade de plantas em capões do Pantanal sul mato grossense.

MÉTODOS

Os “capões” são manchas de vegetação florestal apresentando elevação de 1 a 3m em relação aos campos alagáveis que os circundam. Seu formato tende a ser circular ou elíptico e são compostos principalmente por espécies típicas de florestas de galeria e do chaco em suas bordas e de espécies típicas de florestas semi-decíduas em sua porção central (Prance & Schaller 1982, Damasceno et al. 1999).

As síndromes de polinização das espécies de plantas foram estudadas em capões no período de maio de 1999 a maio de 2000, no Pantanal sul mato grossense, sub-região do Miranda-Abobral (ca. 14° e 22° S, 53° e 66°O). Durante o período deste estudo foram estudados 52 capões. Mensalmente de 3-5 capões foram amostrados em sua totalidade (incluindo interior e borda) e todos os indivíduos em flor foram registrados. Espécies ocorrendo numa faixa de até 3 m na interface dos capões com os campos inundáveis foram consideradas de borda. O tamanho dos capões estudados variou de 0,2 a 3,8 ha ($0,99 \pm 0,75$ ha). Cada capão foi amostrado somente uma vez durante o período deste estudo e a área total amostrada foi de 51,6 ha. Através de suas coordenadas, os capões foram

localizados em imagens de satélite (escala 1: 10000). Com base nas imagens, foi calculada a área de cada capão. Todos os indivíduos em floração presentes nos capões foram registrados quanto ao seu hábito, altura e número de flores. As flores foram classificadas quanto à sua cor, presença e tipo de odor (e.g. adocicado, desagradável) e quanto à morfologia e disposição dos elementos reprodutivos em tipos: aberto, tubuloso, goela, estandarte, campânula, pincel ou inconspícuo (cf. Faegri & van der Pijl 1979). Flores de todas as espécies foram coletadas e fixadas em álcool 70 % para estudo da morfologia. O hábito das plantas foi registrado em campo, sendo complementados com consultas à bibliografia (Pott & Pott 1994, Damasceno 1999). A altura de ocorrência das síndromes de polinização nos capões foi dividida em três estratos: o primeiro compreendendo de 0 – 7 m, o estrato intermediário compreendendo de 7,1 – 14 m e o estrato mais alto compreendendo de 14,1 – 22 m de altura. A duração do período de floração foi calculada para cada síndrome de polinização e classificada como breve (duração igual a 1 mês), intermediária (duração de 1 a 5 meses) ou longa (duração maior do que 5 meses) (*sensu* Newstrom et al. 1994).

As síndromes de polinização foram definidas com base nas características das flores (coloração, presença de odor, morfologia floral e período de antese), bem como através do registro ocasional dos visitantes florais (para 87 espécies de plantas) e através de observações focais feitas para 44 espécies (que corresponde a 17,2 % do total de espécies), totalizando 131 espécies (51,2 % do total de espécies) com registro de visitantes. As observações focais tiveram duração de 1 -15 h ($\bar{x} = 3,7 \pm 3,35$ h) por espécie de planta, totalizando 151 h 29 min de observações focais (143h 19 min no período diurno e 8h 10 min no período noturno). Para as espécies cujos visitantes florais não foram registrados, a síndrome de polinização foi inferida através de consulta à bibliografia e da análise da biologia e morfologia floral. As espécies foram classificadas como melitófilas (principais polinizadores abelhas ou vespas), esfingófilas (esfingídeos ou mariposas como principais polinizadores), cantarófilas (polinizadas por besouros), miiófilas (polinizadas por moscas), psicófilas (polinizadas por borboletas), ornitófilas (polinizadas por beija-flores), quiropterófilas (polinizadas por morcegos)

ou anemófilas (polinizadas pelo vento) (sensu Faegri & van der Pijl 1979). Espécies cujas flores podem ser polinizadas por mais de um grupo de insetos foram consideradas entomófilas. Na síndrome de anemofilia também foi incluída *Attalea phalerata* (Arecaceae) que, além da polinização pelo vento, possivelmente é polinizada por besouros (ambofilia, Silberbauer-Gottsberger 1989). Seis espécies não tiveram a síndrome de polinização determinada e não foram incluídas na maior parte das análises. Uma vez que as síndromes foram definidas com base num levantamento baseado em poucas horas de observações focais, não tendo sido testada a efetividade da polinização, os grupos de polinizadores e as síndromes de polinização aqui apresentados devem ser considerados como o de “polinizadores ou síndromes de polinização mais prováveis” (cf. Frankie 1975).

Os visitantes registrados nas flores foram considerados polinizadores principais ou secundários de acordo com sua frequência de visitas à uma dada espécie de planta. A riqueza e a diversidade de síndromes de polinização (índice de diversidade de Shannon-Wiener) foram calculadas para cada capão individualmente. Com base nestes valores foram calculadas as médias de riqueza e de diversidade de síndromes de polinização para cada um dos meses estudados. O cálculo da densidade de indivíduos floridos de uma dada síndrome de polinização foi feito a partir do total de indivíduos e da área total amostrada para o conjunto de capões num dado mês.

RESULTADOS

Durante o período deste estudo foram registradas 256 espécies em flor nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral. A maioria das espécies é melitófila (46,5%) ou entomófila (33,6%). As demais síndromes de polinização foram representadas por 6,25% (miiófilas) ou menos das espécies registradas (Figura 1, Apêndice 1). As espécies melitófilas, entomófilas e ornitófilas são as que apresentam maior variedade de hábitos (Figura 2). As espécies esfingófilas e psicófilas são exclusiva ou predominantemente arbustivas, ao passo que as espécies cantarófilas são arbustivas ou arbóreas. Espécies miiófilas são predominantemente lianas e a maioria das espécies anemófilas é herbácea

(Figura 2). Em algumas famílias (35,8 % do total), todas as espécies de plantas registradas são polinizadas por um mesmo grupo de polinizadores. As espécies de Menispermaceae (n = 4), Piperaceae (n = 2), Rhamnaceae (n = 2), Smilacaceae (n = 2) e a única espécie de Aristolochiaceae e de Cecropiaceae são polinizadas por moscas; todas as espécies de Acanthaceae (n = 3), Alismataceae (n = 3), Bignoniaceae (n = 7), Boraginaceae (n = 4), Chrysobalanaceae (n = 2), Convolvulaceae (n = 6), Lamiaceae (n = 4), Malpighiaceae (n = 4), Myrtaceae (n = 6), Ochnaceae (n = 2), Onagraceae (n = 4), Passifloraceae (n = 2), Polygalaceae (n = 2), Portulacaceae (n = 2) e Scrophulariaceae (n = 4) foram consideradas melitófilas; e todas as espécies de Poaceae (n = 5) são polinizadas pelo vento. Além disso, as espécies das famílias Asteraceae (n = 16), Flacourtiaceae (n = 2), Celastraceae (n = 2), Sapindaceae (n = 8) e Vitaceae (n = 3) foram consideradas entomófilas (Apêndice 1). A família Malvaceae foi a que apresentou maior variedade de síndromes de polinização (n = 5), seguida pelas famílias, Euphorbiaceae e Fabaceae com quatro síndromes de polinização cada uma e Apocynaceae e Solanaceae representadas por três síndromes de polinização cada uma (Apêndice 1).

Flores do tipo aberto ou tubuloso e de coloração branca/bege ou verde/esverdeada foram as que estiveram relacionadas a um maior número de síndromes (Figuras 3 e 4). Por outro lado, flores inconspícuas estiveram principalmente relacionadas à anemofilia enquanto que flores do tipo estandarte e pincel estiveram mais freqüentemente relacionadas à polinização por abelhas e vertebrados (morcegos e beija-flores) (Figuras 3 e 4). Flores do tipo goela estiveram relacionadas somente à melitofilia.

O número de flores abertas por indivíduo por dia foi maior para espécies miiófilas, melitófilas, esfingófilas e anemófilas (Tabela 1), ao passo que os valores mais baixos foram encontrados para as espécies cantarófilas, quiropterófilas e ornitófilas (Tabela 1).

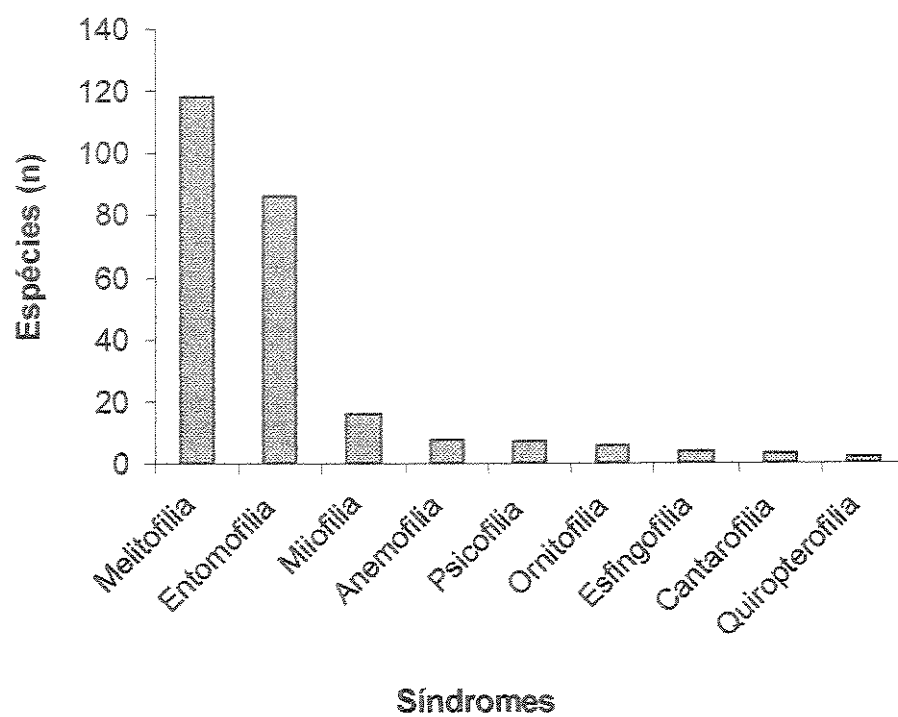


Figura 1. Número de espécies vegetais nas diferentes síndromes de polinização registradas nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.

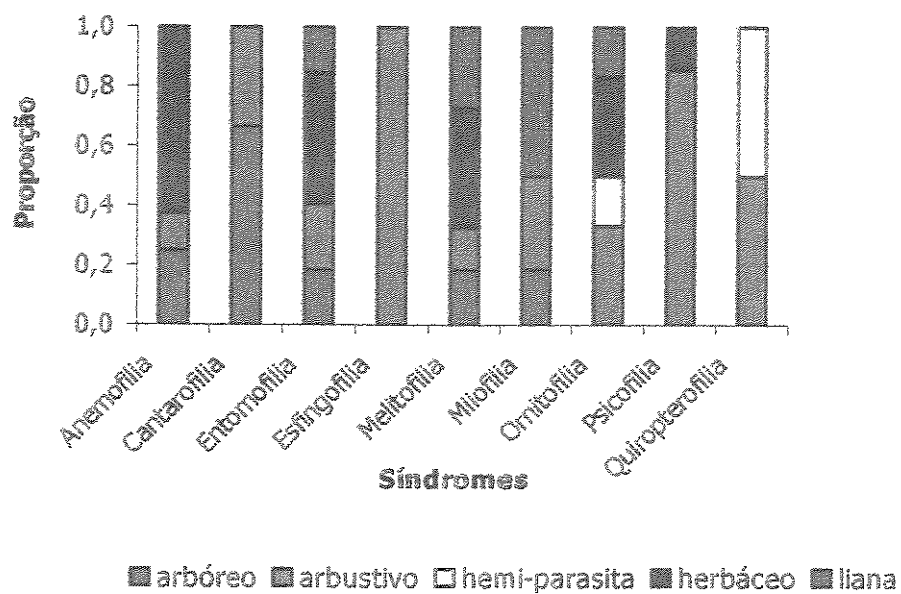


Figura 2. Proporção relativa das formas de vida para espécies relacionadas nas diferentes síndromes de polinização, em capões do Pantanal do Miranda-Abobral.

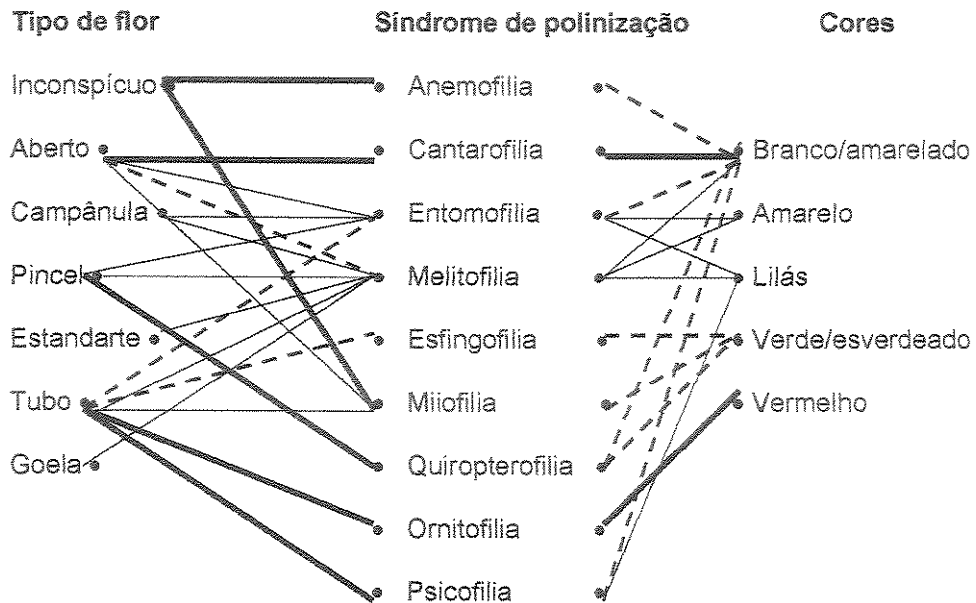


Figura 3. Atributos florais relativos às síndromes de polinização para as espécies de plantas registradas nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral. A espessura das linhas indica a intensidade de correspondência entre um dado atributo floral e uma dada síndrome (— abaixo de 30%, - - entre 31-60%, — acima de 60%).

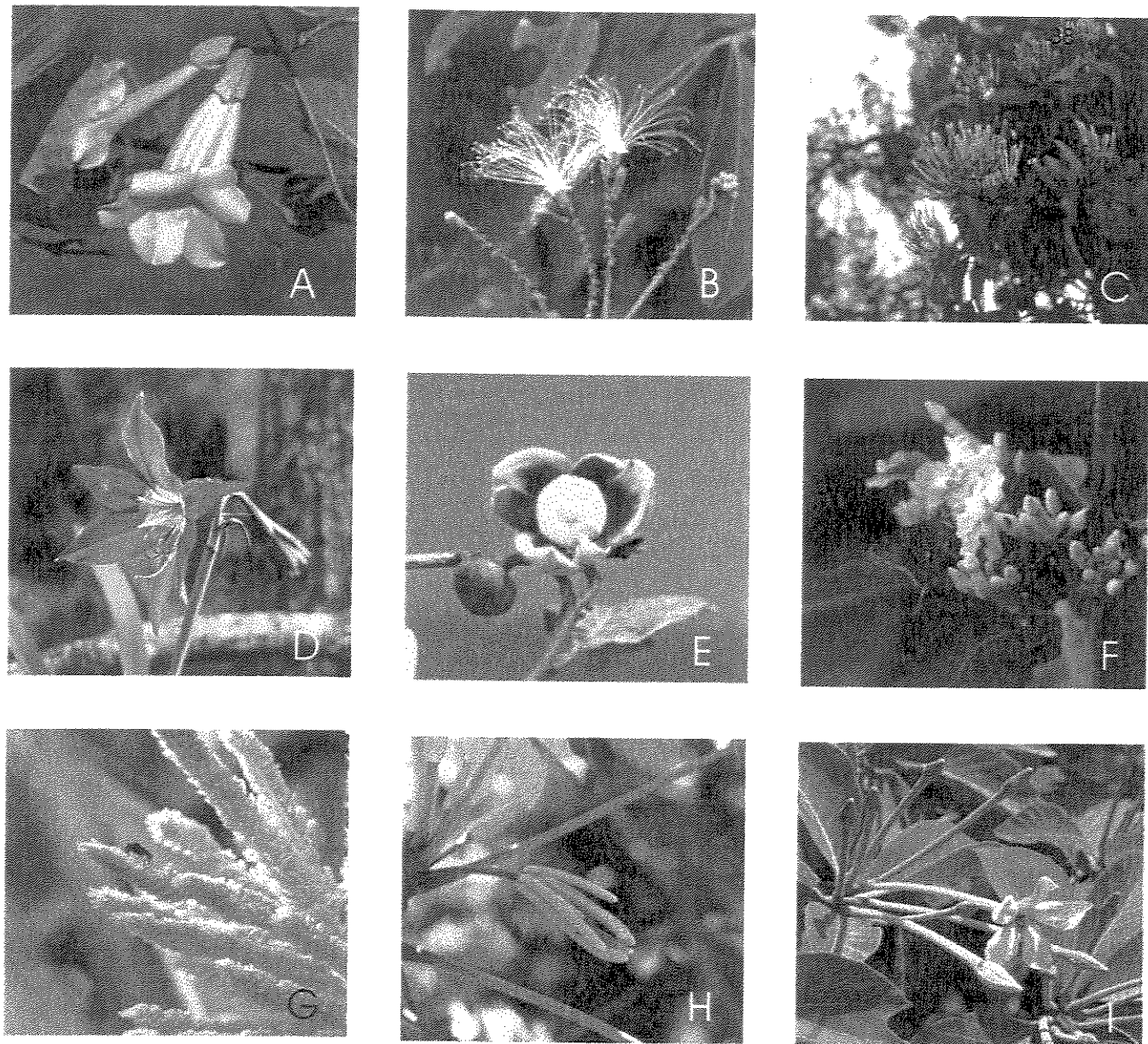


Figura 4. Flores e inflorescências das espécies registradas nos capões do Pantanal Miranda-Abobral. A) *Macfadyena uncata* (Bignoniaceae) – melitófila, B) *Inga vera* (Fabaceae) – entomófila, C) *Psittacanthus corynocephalus* (Loranthaceae) – quiropterófila, D) *Hippeastrum puniceum* (Amaryllidaceae) – ornitófila, E) *Annona cornifolia* (Annonaceae) – cantarófila, F) *Bonafousia siphilitica* (Apocynaceae) – psicófila, G) *Attalea phalerata* (Arecaceae) – anemófila, H) *Cecropia pachystachia* (Cecropiaceae) – miiófila, I) *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) – esfingófila.

Tabela 1. Número de flores abertas por indivíduo por dia e altura média das flores para as síndromes de polinização registradas em capões do Pantanal do Miranda-Abobral.

Síndromes	Flores/indivíduo/dia $\bar{x} \pm s$ (n)	Altura (m) $\bar{x} \pm s$ Amplitude (n)
Anemofilia	95.77 $\pm$ 972.98 (n = 238)	1.2 $\pm$ 1.34 0.2 – 8 (n = 238)
Cantarofilia	3.44 $\pm$ 4.75 (n = 32)	2.18 $\pm$ 1.24 0.25 - 5 (n = 32)
Entomofilia	73.23 $\pm$ 1094.23 (n = 6730)	0.72 $\pm$ 1.24 0 – 16 (n = 7132)
Esfingofilia	104.38 $\pm$ 372.21 (n = 21)	2.36 $\pm$ 1.07 0.7 – 5 (n = 21)
Melitofilia	154.01 $\pm$ 2150.5 (n = 2719)	1.29 $\pm$ 1.87 0 – 22 (n = 2733)
Miiofilia	458.87 $\pm$ 1508.13 (n = 1552)	1.57 $\pm$ 1.61 0 – 16 (n = 1086)
Ornitofilia	8.77 $\pm$ 13.62 (n = 201)	2.66 $\pm$ 2.74 0 – 20 (n = 201)
Psicofilia	11.91 $\pm$ 13.29 (n = 301)	0.91 $\pm$ 0.59 0.1 – 2.5 (n = 301)
Quiropterofilia	7 $\pm$ 3.56 (n = 10)	4.32 $\pm$ 3.12 1.7 – 9 (n = 10)
Geral	139.75 $\pm$ 1440.81 (n = 11804)	1.02 $\pm$ 1.56 0 – 22 (n = 11754)

Quanto à distribuição no estrato vertical, as espécies foram divididas em três grupos. Espécies melitófilas, entomófilas, miiófilas e ornitófilas ocorreram em todo o estrato vertical (0 - 22m), espécies anemófilas e quiropterófilas ocorreram entre 0 e 14m de altura, enquanto espécies cantarófilas, psicófilas e esfingófilas ocorreram somente no estrato mais baixo, entre 0 e 9m de altura. (Tabela 2). Entretanto, para todas as síndromes, a maior proporção dos indivíduos registrados ocorreu no estrato mais baixo (de 0 a 7m) (Tabela 2). Espécies melitófilas e entomófilas foram as mais freqüentes nos dois primeiros estratos de vegetação (0-14m) ao passo que espécies ornitófilas foram as mais freqüentes no estrato mais alto (14,1 – 22m) dos capões (Tabela 2). A diversidade de síndromes de polinização foi semelhante nos três estratos, tendo sido pouco maior no estrato mais baixo, de 0 a 7m (Tabela 2). Espécies entomófilas e psicófilas foram as que apresentaram as menores alturas médias de ocorrência, ao passo que as espécies quiropterófilas foram as que ocorreram em alturas médias mais altas (Tabela 1). Não houve diferença significativa quanto à frequência de ocorrência das síndromes de polinização entre o interior e a borda dos capões ($X^2 = 10,7$, $p = 0,22$, g.l. = 8).

O período de floração das espécies registradas nos capões foi em média $2,6 \pm 2,9$ meses. A duração dos períodos de floração para a maioria das espécies foi intermediária (duração de 1 a 5 meses) ou breve (duração igual a 1 mês) (*sensu* Newstrom et al.1994) (Tabela 3, Apêndice 2). Espécies entomófilas, psicófilas, ornitófilas e cantarófilas apresentaram principalmente períodos de floração de duração intermediária, espécies anemófilas e miiófilas apresentaram principalmente períodos de floração breve ao passo que espécies quiropterófilas, esfingófilas e melitófilas apresentaram florações de duração breve ou intermediária. Somente nos grupos das melitófilas, entomófilas, miiófilas e ornitófilas foram encontradas espécies com floração longa (maior do que 5 meses) (*sensu* Newstrom et al. 1994). Espécies ornitófilas foram as que apresentaram períodos de floração mais longos (Tabela 3).

Tabela 2. Ocorrência (A = frequência de ocorrência das espécies de uma dada síndrome nos três estratos verticais e B = representatividade de cada síndrome num dado estrato), índice de diversidade de Shannon-Wiener (H'), equidade (J) e número de síndromes (N) de polinização no estrato vertical em capões do Pantanal do Miranda-Abobral.

Síndromes de polinização	Estrato					
	0 - 7m		7,1 - 14m		14,1 - 22m	
	A	B	A	B	A	B
Anemofilia	0.89	0.03	0.11	0.03	0	0
Cantarofilia	1	0.01	0	0	0	0
Entomofilia	0.86	0.34	0.13	0.35	0.01	0.2
Esfingofilia	1	0.02	0	0	0	0
Melitofilia	0.88	0.44	0.11	0.41	0.01	0.2
Miofilia	0.79	0.06	0.16	0.09	0.05	0.2
Ornitofilia	0.67	0.025	0.11	0.03	0.22	0.4
Psicofilia	1	0.03	0	0	0	0
Quiropterofilia	0.67	0.01	0.33	0.03	0	0
Indeterminada	0.75	0.025	0.25	0.06	0	0
H'	1.38		1.28		1.33	
J	0.63		0.71		0.96	
N	9		6		4	

Tabela 3. Duração do período de floração das espécies de acordo com as síndromes de polinização nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.

SÍNDROME DE POLINIZAÇÃO	BREVE espécies (n)	FLORAÇÃO INTERMEDIÁRIA espécies (n)	LONGA espécies (n)	TOTAL (n)	X ± SD (meses)
Melitofilia	55	56	8	119	2,27 ± 1,93
Entomofilia	29	48	9	86	3,08 ± 2,45
Miiofilia	8	5	3	16	3,37 ± 3,74
Anemofilia	5	3	0	8	1,62 ± 0,92
Psicofilia	2	5	0	7	2 ± 1
Omitofilia	1	3	2	6	6 ± 5
Esfingofilia	2	2	0	4	1,5 ± 0,6
Cantarofilia	0	3	0	2	3,3 ± 1,53
Quiropterofilia	1	1	0	2	2 ± 2
Indeterminadas	3	2	0	6	1 ± 0
TOTAL	106	128	22	256	2,63 ± 2,95

A densidade de indivíduos em flor foi maior durante a estação chuvosa (entre novembro e março) para a maioria das síndromes (Figura 5). As espécies esfingófilas apresentaram dois picos de floração, um na estação seca (em agosto) e outro na estação chuvosa (entre dezembro e fevereiro) (Figura 5). Espécies quiropterófilas apresentaram maiores densidades de indivíduos floridos em abril, no período seco (Figura 5).

A riqueza média de síndromes de polinização foi maior entre outubro e março, durante a estação chuvosa (Figura 6a). A diversidade média de síndromes de polinização foi maior entre dezembro e maio, durante a estação chuvosa e início da estação seca (Figura 6b).

Visitas às flores

A maioria (52,3 %) das 44 espécies cujos visitantes foram registrados através de observações focais podem ser polinizadas por mais de um grupo de vetores e 75 % podem ser polinizadas por mais de uma espécie de determinado grupo de polinizador. Do total de espécies observadas, seis não receberam visitas e quinze espécies foram visitadas por apenas um grupo de polinizadores. Destas quinze espécies, cinco foram visitadas por uma única espécie de polinizador. As 23 espécies restantes foram visitadas por dois a seis grupos de visitantes. Estas espécies receberam visitas de duas a 32 espécies de visitantes florais (Tabela 4). A maior parte destas 23 espécies (65,9 %) recebeu visitas de 1 a 2 grupos de visitantes (Figura 7a).

Dez espécies foram muito generalistas quanto aos vetores de pólen, recebendo visitas de cinco a 32 espécies de polinizadores (Tabela 4, Figura 7b), distribuídos em dois a seis grupos de visitantes florais (Tabela 4, Figura 7a). *Arrabidaea pubescens* (Bignoniaceae) foi a espécie que recebeu visitas de maior número de espécies de vetores ($n = 32$) distribuídos em quatro grupos de visitantes florais (abelhas, borboletas, mariposas e beija-flores). *Combretum laxum* (Combretaceae) e *Inga vera* (Fabaceae) foram as espécies mais generalistas, tendo sido visitadas respectivamente por seis e cinco grupos e 20 e 19 espécies

de vetores de pólen. Estas espécies com alto grau de generalismo quanto aos vetores de pólen apresentaram principalmente hábito arbóreo e floresceram principalmente no final da estação seca (entre agosto e novembro). Metade destas espécies apresentou flores esbranquiçadas ou amareladas e do tipo aberto ou pincel.

A abelha *Apis mellifera* foi visitante freqüente das flores de espécies que ocorrem nos capões, tendo sido registrada visitando flores de 34 espécies. Dentre as espécies com registro de frequência de visitas (n=44), *A. mellifera* foi o único polinizador registrado nas flores de *Adenaria floribunda*, foi também o principal polinizador das flores de *Portulaca fluvialis*, *Waltheria indica*, *Licania parvifolia*, *Combretum laxum* e de *Zanthoxylum hasslerianum* e polinizador secundário em *Julocroton montevidensis* e *Psychotria nuda*.

Com exceção das espécies melitófilas, as abelhas e vespas utilizaram principalmente flores entomófilas e ornitófilas. As borboletas foram registradas em visitas à flores melitófilas, entomófilas e ornitófilas, tendo sido esse grupo o principal visitante em duas espécies entomófilas. As mariposas visitaram flores melitófilas, entomófilas e foram pilhadoras de flores quiropterófilas. Moscas foram observadas em flores entomófilas e melitófilas, tendo sido os visitantes mais freqüentes de uma espécie entomófila. Os beija-flores, com exceção das espécies ornitófilas, visitaram principalmente espécies melitófilas e entomófilas, tendo sido os visitantes mais freqüentes em quatro espécies melitófilas. Os morcegos foram observados somente em flores quiropterófilas.

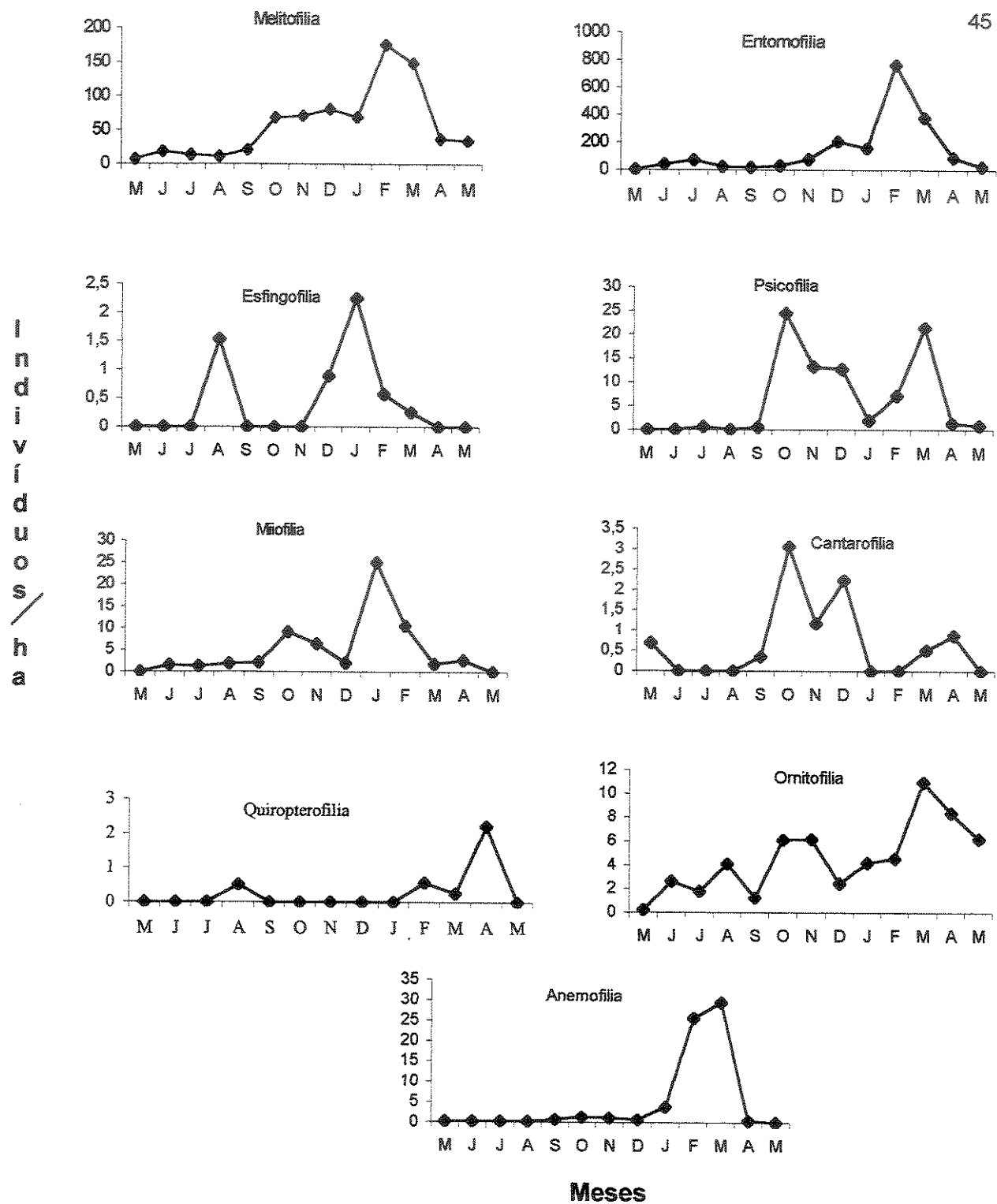


Figura 5. Densidade de indivíduos floridos (eixo Y) ao longo do ano (eixo X) para as síndromes de polinização registradas nos 52 capões do Pantanal do Miranda-Abobral.

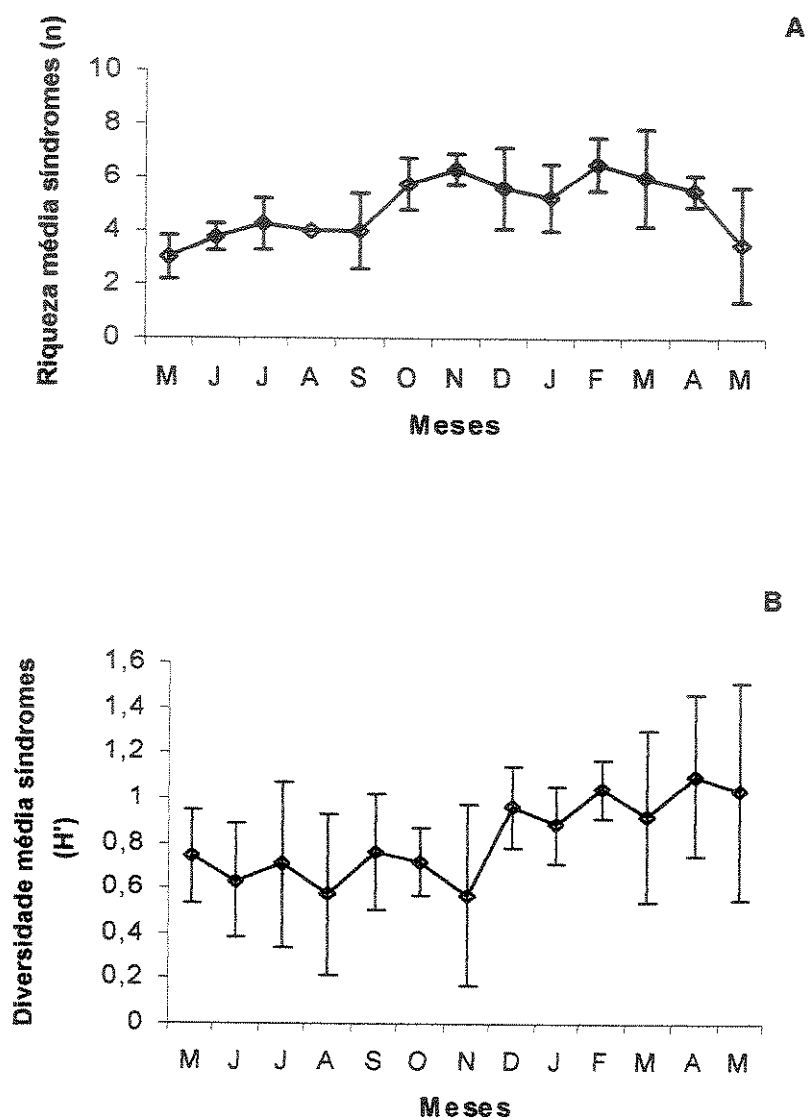


Figura 6. (A) Riqueza média e (B) índice de diversidade (H') médio de síndromes de polinização ao longo do ano em capões do Pantanal Miranda-Abobral. Barras representam a média, mais ou menos o desvio padrão.

Tabela 4. Número de ordens e de espécies de visitantes¹ e tempo total de observações focais para 44 espécies de plantas cujos visitantes foram registrados através de observações focais nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.

Espécie	Número de ordens de visitantes	Número de espécies de visitantes	Tempo total de registros (min.)
<i>Combretum laxum</i>	6	20	254
<i>Inga vera</i>	5	19	545
<i>Arrabidaea pubescens</i>	4	32	585
<i>Zanthoxylum rigidum</i>	4	15	265
<i>Vitex cymosa</i>	4	5	123
<i>Psychotria carthagenensis</i>	3	9	120
<i>Casearia aculeata</i>	3	8	180
<i>Coccoloba ochreolata</i>	3	7	332
<i>Cordia glabrata</i>	3	5	120
<i>Cissus spinosa</i>	2	5	120
<i>Helicteres guazumaefolia</i>	2	4	906
<i>Tabebuia aurea</i>	2	4	503
<i>Bromelia balansae</i>	2	3	480
<i>Canavalia obtusifolia</i>	2	3	480
<i>Machaerium amplum</i>	2	3	125
<i>Melochia parvifolia</i>	2	3	80
<i>Salacia elliptica</i>	2	3	120
<i>Canavalia matogrossensis</i>	2	2	120
<i>Camptosema ellipticum</i>	2	2	360
<i>Cuphea melvilla</i>	2	2	120
<i>Guazuma ulmifolia</i>	2	2	120
<i>Hippeastrum puniceum</i>	2	2	180
<i>Sabicea aspera</i>	2	2	360
<i>Waltheria indica</i>	1	7	120
<i>Heteropterys hypericifolia</i>	1	6	120
<i>Julocroton montevidensis</i>	1	4	120
<i>Ouratea purpuripes</i>	1	4	105
<i>Centrosema brasilianum</i>	1	3	251
<i>Portulaca fluvialis</i>	1	3	120
<i>Eugenia egensis</i>	1	2	305
<i>Licania parvifolia</i>	1	2	60
<i>Psittacanthus cordatus</i>	1	2	790
<i>Psittacanthus corynocephalus</i>	1	2	305
<i>Tocoyena formosa</i>	1	1	120
<i>Croton sarcopetaloides</i>	1	1	100
<i>Croton glandulosus</i>	1	1	100
<i>Macfadyena uncata</i>	1	1	60
<i>Adenaria floribunda</i>	1	1	60
<i>Bonafousia siphilitica</i>	0	0	100
<i>Genipa americana</i>	0	0	60
<i>Unonopsis lindmanii</i>	0	0	60
<i>Byrsonima orbygniana</i>	0	0	60
<i>Staëlia thymoides</i>	0	0	60
<i>Richardia grandiflora</i>	0	0	60

¹ incluídos somente os prováveis polinizadores.

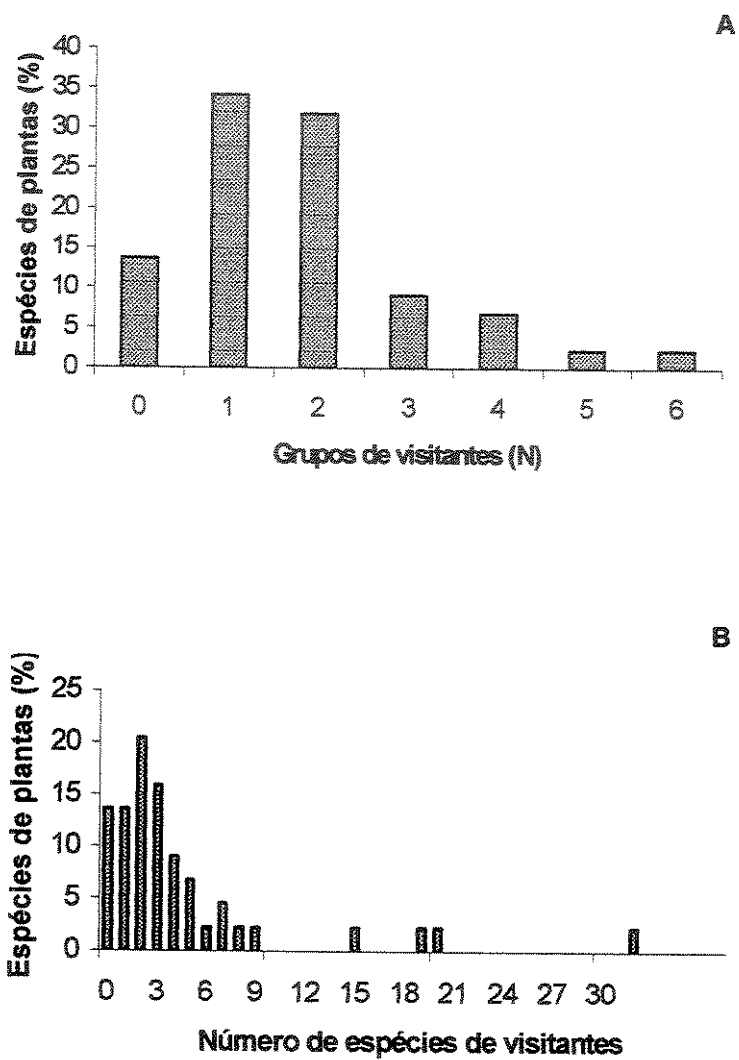


Figura 7. Número de ordens (A) e de espécies (B) de visitantes registrados em 44 espécies de plantas nas quais foram feitas observações focais nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral.

DISCUSSÃO

Nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral a maior parte (80,1%) das espécies é polinizada por abelhas (melitófilas) ou por mais de um grupo de insetos (entomófilas). Entretanto, é importante notar que a representatividade de espécies polinizadas por abelhas/vespas, besouros, moscas, mariposas e borboletas pode ser maior, uma vez que espécies polinizadas por mais de um grupo de insetos ou aquelas em que não foi determinado qual inseto era o polinizador principal foram incluídas na categoria entomófila.

A frequência de espécies melitófilas/entomófilas e cantarófilas é semelhante à registrada em outras comunidades estudadas (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Ramirez 1989, Ormond et al. 1991, Morellato 1995, Barbosa 1997, Borges 2000, Oliveira & Gibbs 2000) (Tabela 5). Entretanto, a frequência das demais síndromes de polinização tiveram representatividades diferentes (Tabela 5). A falta de uniformidade entre os diferentes estudos na forma de coleta e apresentação dos dados referentes aos grupos de polinizadores, principalmente em relação aos insetos, muitas vezes restringe comparações entre as comunidades estudadas.

A baixa proporção de espécies quiropterófilas em relação às demais síndromes de polinização registradas nos capões deve estar relacionada à baixa representatividade de morcegos nectarívoros nos capões do Miranda-Abobral (E. A. Fischer com. pess.). Com exceção da restinga (Ormond et al. 1991), as demais comunidades de plantas estudadas no Brasil (todas em área de cerrado) apresentaram frequência de espécies ornitófilas semelhante à registrada para os capões (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Morellato 1995, Barbosa 1997, Borges 2000, Oliveira & Gibbs 2000) (Tabela 5). No presente estudo, a baixa proporção de espécies ornitófilas poderia, ao menos em parte, estar relacionada à quase ausência de espécies epífitas nos capões (Damasceno et al. 1999). Na maior parte das comunidades, o hábito epífito é predominante nas plantas ornitófilas estudadas (e.g. Araujo 1996, Sazima et al. 1996, Buzato et al. 2000).

Tabela 5. Frequência das síndromes de polinização em capões do Pantanal Miranda e Abobral e em regiões de cerrado, restinga, arbustal e mata pluvial. ¹Barbosa 1997, ²Oliveira & Gibbs 2000, ³Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, ⁴Borges 2000, ⁵Morellato 1995, ⁶Ramirez 1989, ⁷Ormond et al 1991. Valores em negrito correspondem à frequências similares das síndromes de polinização entre este e os demais estudos.

POLINIZADORES		capões (este estudo) N = 256	cerrado campo sujo ¹ N = 133	cerrado ² N = 59	cerrado ³ N = 279	cerrado ⁴ N = 109	mata ⁵ semidecídua N = 265	arbustal ⁶ (Venezuela) N = 55	restinga ⁷ N = 152
GRUPOS PRINCIPAIS									
Abelhas		46,5	60,4	32	75,5	39,4	45,3	61,3	58
Insetos (+ de 1 grupo)		33,6	8,3	49		27,5	18,5		1,3
Moscas		6,25	6,8				10,4	10,2	
Besouros		0,8	1,5	2	12	8,3	1,2	2	2
Mariposas		1,6		12	3,3	8,3	7,1	2	6,6
Borboletas		2,7		0	4,6		5,4	10,2	3,9
Beija-flores		2,3	3	2	0,4	1,8	4,1	14,2	7,9
Morcegos		0,8	1,5	3	2,1	9,2	4,6		3,3
Vento		3,1	19	0	14	5,5	2,1	10,9	8,6
Indefinidos		3,1							

Nos capões, o fato de todas as espécies de Poaceae terem sido polinizadas pelo vento, de todas as espécies de Malpighiaceae terem sido polinizadas por abelhas e da única espécie de Aristolochiaceae ter sido polinizada por moscas está de acordo com o registrado em diversos locais para estas famílias de plantas (e.g. Faegri & van der Pijl 1979, Endress 1994, Borges 2000).

Morfologia floral e polinizadores - De maneira geral, as características das flores incluídas numa dada síndrome foram semelhantes às descritas em outros estudos (e.g. Silberbauer-Gottsberger 1988, Barbosa 1997). Flores polinizadas por abelhas ou outros tipos de insetos (entomófilas) foram do tipo aberto, campânula, estandarte ou pincel e de cor amarela, branca ou lilás. Estes atributos facilitam a localização das flores e propiciam fácil acesso ao néctar e ao pólen para ampla variedade de animais antófilos (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). Flores cantarófilas foram principalmente do tipo aberto e amareladas, as esfingófilas do tubuloso e esverdeadas, as miiófilas do aberto e esverdeadas, as ornitófilas e psicófilas do tubuloso e de coloração vermelha e branca respectivamente, e as flores quiropterófilas foram do tipo pincel e de coloração esverdeada. Estes atributos são descritos para estas síndromes de polinização (Faegri & van der Pijl 1979) e foram relacionados à polinização por estes grupos de vetores em diversas comunidades no Brasil (e.g., Gottsberger 1989, Araujo 1996, Sazima et al. 1996, Barbosa 1997, Fischer 2000, Buzato et al. 2000). Nos capões, flores inconspícuas e de coloração branca/amarelada estiveram principalmente relacionadas à anemofilia, concordando com Faegri & van der Pijl (1979) que relacionam este tipo de flor à polinização abiótica ou à polinização por insetos pequenos.

Disponibilidade de flores e polinizadores - O número de flores que abre por dia foi baixo entre espécies cujos vetores são animais vertebrados (beija-flores e morcegos) e besouros. Longos períodos de floração em que relativamente poucas flores são produzidas diariamente estariam associados a organismos de vida longa, que estabelecem rotas de forrageio fixas diariamente (Gentry 1974). Em

geral, espécies polinizadas por beija-flores e morcegos apresentam poucas flores por indivíduo por dia (e.g. Fischer et al. 1992, Sazima et al 1996, Buzato et al. 2000, Fischer 2000). Por outro lado, a abertura de grande quantidade de flores por indivíduo por dia nas espécies anemófilas deve estar sendo influenciado pelo fato de que esse grupo apresentou período de floração curto nos capões. O fato de apresentar mais flores diariamente otimiza as chances de polinização para as espécies anemófilas, tanto pelo fato da floração ser curta como pelo fato desse grupo ser polinizado pelo vento, que é um agente polinizador pouco preciso (Whitehead 1969, Faegri & van der Pijl 1979). As chances do pólen de um indivíduo atingir flores de outro indivíduo através do vento aumentam com o aumento da quantidade de flores que abrem por indivíduo por dia (Whitehead 1969). Espécies esfingófilas também apresentam média elevada de flores que abrem por indivíduo por dia ($104,4 \pm 372,2$), esta média é influenciada por *Cestrum strigillatum*, que abre grande número de flores por dia. Excluindo-se esta espécie a média diminuiu para $3,4 \pm 2,64$. A floração de *C. strigillatum* é curta (≤ 1 mês) e ocorre no período seco (agosto). Segundo Gentry (1974), essa estratégia de floração (“cornucópia”) é comum em espécies polinizadas por mariposas.

Estratificação vertical - Apesar da riqueza de síndromes de polinização ter sido menor ($n = 4$) nos estratos mais altos da vegetação (14,1 – 22m), o índice de diversidade de síndromes de polinização foi semelhante em todos os estratos, tendo sido pouco maior no estrato mais baixo (0 – 7m), onde a riqueza de síndromes de polinização também foi maior. Apesar da baixa riqueza de espécies no estrato mais alto, a diversidade de síndromes foi semelhante à dos demais estratos devido à maior equidade registrada neste estrato em relação aos demais (Tabela 2). A maior diversidade de síndromes de polinização encontrada nos estratos mais baixos da vegetação dos capões está de acordo com o registrado por Bawa et al. (1985) na Costa Rica.

Espécies melitófilas, entomófilas, miiófilas e ornitófilas ocorreram em todos os estratos da vegetação. A ocorrência de espécies melitófilas e miiófilas em todos os estratos deve estar relacionada ao fato destas espécies serem arbustivas,

arbóreas, lianas ou herbáceas (melitófilas) e arbustivas, arbóreas ou lianas (miiófilas). Espécies com esses hábitos ocorrem em toda a amplitude do estrato vertical dos capões (herbáceas no primeiro estrato, arbustivas no primeiro e segundo estratos, arbóreas no terceiro estrato e lianas nos três estratos) (obs. pess.). O fato de espécies ornitófilas nos capões ocorrerem também nas porções mais altas da vegetação está relacionado à presença da hemi-parasita ornitófila *Psittacanthus cordatus*, que ocorre em ramos expostos, em geral nas partes altas da copa das árvores hospedeiras. Com exceção desta espécie, as demais ornitófilas ocorrem principalmente no estrato entre 0 e 7m. Em geral plantas ornitófilas são mais freqüentes no subosque (Bawa et al. 1985, Araujo 1996, Sazima et al. 1996, Buzato et al. 2000).

O fato de espécies cantarófilas, psicófilas e esfingófilas terem sido registradas somente nos estratos mais baixos da vegetação concorda com o registrado por Bawa et al. (1985) e pode ser relacionado à história de vida de besouros, borboletas e mariposas. Larvas de lepidópteras se alimentam de folhas de espécies de subosque e larvas de besouros se alimentam de liteira e raízes (Bawa et al. 1985). Assim, isso poderia refletir a proximidade entre recursos alimentares e o local de oviposição dos adultos. Espécies anemófilas foram registradas somente no estrato de 0 – 7m, o que pode ser relacionado ao fato das espécies anemófilas serem principalmente herbáceas e ocorrerem frequentemente nas bordas dos capões onde há melhor circulação de vento (Bawa et al. 1985).

As espécies quiropterófilas ocorrem entre 0 - 14m, concordando com o registrado em floresta úmida na Costa Rica (Frankie 1975). Entretanto, uma vez que só foram registradas duas espécies quiropterófilas, uma espécie arbustiva ocorrendo nos estratos mais baixos da vegetação (*Helicteres lhotzkyana*) e outra hemi-parasita (*Psittacanthus corynocephalus*) ocorrendo no segundo estrato, é pouco seguro inferir o padrão de distribuição vertical desta síndrome nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral.

Distribuição horizontal - Não houve diferença significativa entre interior e borda dos capões quanto à freqüência de ocorrência das síndromes de polinização. Uma

vez que os capões são fragmentos de vegetação de tamanho pequeno ($\leq 3,8$ ha), mesmo as partes mais centrais dos maiores capões têm características (e.g. luminosidade, umidade e temperatura) semelhantes às encontradas na borda dos capões, de modo semelhante ao registrado em outras áreas de vegetação fragmentada (e.g. Lovejoy et al. 1986, Kattan & Alvarez-Lopes 1996, Murcia 1995). Assim, os diferentes vetores de pólen estariam sujeitos à condições ambientais semelhantes independentemente das plantas que polinizam estarem localizadas no interior ou na borda dos capões. Entretanto, com estudos mais detalhados sobre a biologia da polinização das espécies aqui mencionadas esse quadro pode ser alterado.

Fenologia de floração – Para a maioria das síndromes de polinização a densidade de indivíduos floridos é maior durante a estação chuvosa. Em florestas tropicais é esperado maior número de insetos na estação chuvosa (Janzen & Schoener 1968). O fato de haver maior oferta de insetos polinizadores poderia maximizar as chances de polinização para plantas entomófilas que florescem durante este período (Scariot et al. 1991). Maior densidade de espécies cantarófilas no período chuvoso registrada nos capões também foi registrada para plantas do cerrado (Barbosa 1997, Borges 2000) e poderia estar relacionada à presença de populações maiores de coleópteros neste período, de modo semelhante ao registrado em outra área de floresta tropical (Janzen 1973). Entretanto, para espécies arbustivas da Costa Rica, maiores densidades de flores cantarófilas foram registradas no período seco (Koptur et al. 1988).

As espécies esfingófilas e quiropterófilas foram as únicas síndromes com maior densidade de indivíduos floridos fora do período chuvoso. As espécies esfingófilas apresentam dois picos de floração, um na estação seca e outro na chuvosa, ao passo que espécies quiropterófilas apresentam maior densidade de indivíduos floridos no início do período seco. Os resultados encontrados para as espécies esfingófilas foram semelhantes aos registrados para espécies arbóreas polinizadas por mariposas na Costa Rica (Frankie 1975). As plantas hospedeiras das larvas destes insetos produzem folhas novas no período úmido no início do

período seco e, por isso, o pico da população das lagartas ocorreria no início da estação seca e no início da chuvosa. Para o Pantanal, esta conclusão é dificultada pela ausência de informações sobre as populações de insetos bem como de outros dados sobre a fenologia (e.g. período de produção de folhas novas) das espécies que ocorrem nos capões.

De maneira semelhante ao registrado nos capões, no cerrado e na Amazônia Central a floração de espécies quiropterófilas também ocorre principalmente no período seco (Borges 2000, Fischer 2000). Por outro lado, na floresta atlântica apesar das espécies quiropterófilas apresentarem marcada sazonalidade em seus períodos de floração, esses períodos variam entre as diferentes áreas estudadas. Em áreas localizadas em baixas altitudes, a floração pode ocorrer no período úmido (Fischer et al. 1992) ou no período seco (Sazima et al. 1999), ao passo que em áreas montanhosas da floresta atlântica as florações se concentram no período úmido (Sazima et al. 1999). Entretanto, uma vez que só foram registradas duas espécies quiropterófilas nos capões, as discussões a respeito da fenologia deste grupo de plantas são limitadas.

Espécies ornitófilas e melitófilas florescem o ano todo e apresentam maiores densidades de indivíduos floridos durante a estação chuvosa. Os resultados são semelhantes aos registrados para espécies de cerrado (Barbosa 1997) e para espécies arbustivas na Costa Rica (Koptur et al. 1988). Entretanto, o padrão encontrado para as espécies entomófilas (final da estação chuvosa e início da seca) diferiu do registrado na Costa Rica onde a maior densidade de indivíduos floridos ocorreu no final da estação seca e início da chuvosa (Koptur et al. 1988). Uma vez que na categoria entomófila foram incluídas espécies que poderiam ter sido incluídas em outras síndromes de polinização por insetos (e.g. melitófilas, psicófilas, miiófilas) os resultados podem estar sendo mascarados.

Espécies anemófilas floresceram principalmente durante a estação chuvosa. Para as espécies desta síndrome que ocorrem nos capões, parece não haver relação entre velocidade do vento e período de floração, uma vez que a velocidade do vento não variou significativamente ao longo do ano na área de estudo (A. Souza & B.F.C. Albuquerque, com. pess.). O fato destas espécies

florescerem principalmente no período chuvoso provavelmente está relacionado à indução da floração sinalizada pelas chuvas, uma vez que espécies herbáceas geralmente têm sua floração induzida por estímulos ambientais (Borchert 1983, Reich & Borchert 1982, 1984).

Riqueza, diversidade e fenologia de floração - A menor diversidade de síndromes de polinização foi registrada no final da estação seca, coincidindo com o registrado numa floresta seca na Costa Rica (Frankie 1975). No período chuvoso tanto a riqueza de espécies floridas, quanto a riqueza e a diversidade de síndromes de polinização são maiores nos capões. O fato de haver maior diversidade de síndromes de polinização durante este período com grande número de espécies floridas poderia ser uma forma de minimizar a sobreposição no uso dos polinizadores pelas espécies de plantas.

Espécies generalistas - Dentre as 44 espécies nas quais foi feito o registro focal dos visitantes florais, a maioria apresentou algum grau de generalização quanto aos seus polinizadores. A proporção (52,3 %) de espécies que podem ser polinizadas por mais de um grupo de vetores encontrada nos capões foi semelhante à registrada por Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) para espécies de cerrado (57,7 %). Entretanto, a proporção de espécies que podem ser polinizadas por mais de uma espécie de polinizador foi mais baixa (75 %) do que a registrada para uma área de floresta temperada, onde 91 % das espécies estudadas eram polinizadas por mais de uma espécie de vetor (Waser et al. 1996). Uma vez que somente uma pequena proporção das espécies (17,2 %) que ocorrem nos capões tiveram seus visitantes florais registrados através de observações focais, e que para algumas espécies em que nenhum visitante foi registrado ou ainda que só foi registrada uma espécie de visitante os períodos de observação foram curtos (60 a 120 min) ou restritos a só um período do dia, a proporção de espécies generalistas nesta comunidade pode estar subestimada.

As espécies mais generalistas dos capões quanto aos seus polinizadores apresentam flores com atributos (e.g. corola aberta ou do tipo pincel, cores claras)

que propiciam a localização e o acesso ao néctar e pólen para ampla variedade de visitantes florais (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). Além disso, essas espécies florescem principalmente no final da estação seca, período em que tanto a diversidade de síndromes de polinização como a densidade de indivíduos floridos foi mais baixa na área de estudo. Este fato poderia sugerir que a floração durante o período de maior escassez de flores beneficiaria estas espécies generalistas que, por apresentarem flores acessíveis a uma variedade de vetores, teriam suas chances de polinização aumentadas (e.g. Fischer 1994).

Apis mellifera foi visitante de 34 espécies nos capões. Entretanto, alguns autores consideram essas abelhas pouco eficientes como polinizadoras devido à maneira como manipulam os grãos de pólen, que são misturados ao néctar e depois depositados na corbícula (Paton 1993, Keys et al. 1995). A presença de *Apis mellifera* pode ter ainda efeitos negativos sobre a relação de polinizadores e plantas como a substituição ou a competição com abelhas nativas (Prance 1985, Aizen & Feinsinger 1994b, Kearns & Inouye 1997), restringindo assim a disponibilidade de recursos para estas espécies (Paton 1993, Keys et al. 1995). Entretanto, os dados obtidos neste estudo não permitem avaliar a eficiência da polinização e o grau de interferência destas abelhas em relação às abelhas nativas que ocorrem na comunidade estudada.

Com exceção dos morcegos, os visitantes de todos os grupos foram também registrados em flores de síndromes diferentes das que foram incluídos, inclusive atuando como visitantes mais freqüentes em algumas espécies. Nas flores ornitófilas e quiropterófilas as abelhas e vespas atuaram como pilhadoras de néctar e pólen. As abelhas e vespas visitaram principalmente flores entomófilas e ornitófilas além das melitófilas. O fato desses insetos terem visitado com alta freqüência as flores entomófilas poderia estar relacionado às semelhanças (quanto à forma de vida, à morfologia e cores das flores, ao período de floração) entre esses dois grupos de flores nos capões do Pantanal do Miranda-Abobral.

APÊNDICE 1. Tipo e cor da flor, hábito e local de ocorrência das 256 espécies registradas nos capões do Pantanal Miranda-Abobral.

ESPÉCIES	TIPO FLORAL	COR ¹	HABITO	OCORRÊNCIA
ANEMÓFILAS (n = 8)				
<i>Attalea phalerata</i>	?	bege	arbóreo	facultativa
<i>Acalypha communis</i>	inconspícuo	branca	sub-arbustivo	interior
<i>Axonopus leptostachyus</i>	inconspícuo	?	herbáceo	borda
<i>Panicum guianense</i>	inconspícuo	lilás	herbáceo	borda
<i>Setaria vulpiseta</i>	inconspícuo	amarela	herbáceo	interior
<i>Sorghastrum setosum</i>	inconspícuo	?	herbáceo	borda
<i>Trachypogon spicatus</i>	inconspícuo	branca	herbáceo	borda
<i>Trema micrantha</i>	aberto	bege	arbustivo-arbóreo	borda
CANTARÓFILAS (n = 2)				
<i>Annona cornifolia</i>	aberto	bege	arbustivo	borda
<i>Rollinia emarginata</i>	aberto	bege	arbóreo	interior
ENTOMÓFILAS (n = 86)				
<i>Abutilon aristulosum</i>	campânula	branca	herbáceo	interior
<i>Abutilon sp1</i>	campânula	laranja	herbáceo	interior
<i>Abutilon sp2</i>	campânula	amarela	herbáceo	interior
<i>Aeschynomene histrix</i>	estandarte	amarela	sub-arbustivo	borda
<i>Ageratum conyzoides</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Aspilia latissima</i>	tubo	amarela	herbáceo	interior
<i>Baccharis medullosa</i>	tubo	amarela	herbáceo	borda
<i>Bactris glaucescens</i>	?	branca	arbustivo	borda
<i>Bidens gardneri</i>	tubo	laranja	herbáceo	borda
<i>Borreria aff. eryngioides</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Borreria aff. ocymoides</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Borreria aff. quadrifaria</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Borreria aff. verticillata</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Borreria spermacoceodes</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Cardiospermum grandiflorum</i>	aberto	bege	liana	interior
<i>Casearia aculeata</i>	aberto	branca	arbustivo	facultativa
<i>Centratherum punctatum</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Cissus erosa</i>	aberto	vermelha	liana	borda
<i>Cissus sicyoides</i>	aberto	amarela	liana	borda
<i>Cissus spinosa</i>	aberto	vermelha	liana	borda
<i>Coccoloba ochroleata</i>	píncel	verde	arbustivo-arbóreo	borda
<i>Combretum laxum</i>	píncel	amarela	liana	facultativa
<i>Copernicia alba</i>	?	bege	arbóreo	facultativa
<i>Coutoubea ramosa</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Croton corumbensis</i>	píncel	branca	sub-arbustivo	borda
<i>Croton glandulosus</i>	píncel	branca	herbáceo	borda
<i>Croton lobatus</i>	píncel	branca	herbáceo	borda
<i>Croton sarcopetaloides</i>	píncel	branca	sub-arbustivo	interior
<i>Croton urucurana</i>	píncel	branca	arbustivo	interior
<i>Desmodium barbatum</i>	estandarte	lilás	herbáceo	borda
<i>Dilodendrum bipinnatum</i>	aberto	verde	arbóreo	interior
<i>Elephantopus angustifolius</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Eriosema platycarpon</i>	estandarte	amarela	arbustivo	borda
<i>Eryngium elegans</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Eupatorium maximiliani</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Eupatorium odoratum</i>	tubo	branca	arbustivo	borda
<i>Eupatorium pauciflorum</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Genipa americana</i>	tubo	amarela	arbóreo	facultativa
<i>Guazuma tomentosa</i>	píncel	amarela	arbóreo	interior
<i>Guazuma ulmifolia</i>	píncel	amarela	arbóreo	borda
<i>Herissantha aff. nemoralis</i>	campânula	amarela	sub-arbustivo	interior
<i>Hippocratea volubilis</i>	aberto	verde	liana	borda
<i>Inga vera affinis</i>	píncel	branca	arbóreo	facultativa
<i>Malvaceae sp1</i>	campânula	branca	herbáceo	borda
<i>Malvaceae sp2</i>	campânula	amarela	sub-arbustivo	interior
<i>Malvastrum americanum</i>	campânula	?	herbáceo	interior
<i>Mangifera indica</i>	aberto	bege	arbóreo	borda
<i>Melicoccus lepidopetalus</i>	píncel	branca	arbóreo	interior
<i>Melochia parvifolia</i>	campânula	branca	arbustivo	borda
<i>Melochia pyramidata</i>	campânula	lilás	herbáceo	borda
<i>Melochia simplex</i>	campânula	lilás	herbáceo	borda
<i>Melochia villosa</i>	campânula	lilás	sub-arbustivo	borda

<i>Mikania capricorni</i>	tubo	bege	liana	borda
<i>Mikania micrantha</i>	tubo	bege	liana	interior
<i>Mikania</i> sp	tubo	branca	liana	borda
<i>Mimosa</i> aff. <i>debilis</i> .	píncel	lilás	sub-arbustivo	borda
<i>Mimosa</i> <i>pellita</i>	píncel	lilás	arbustivo	borda
<i>Mimosa polycarpa</i>	píncel	lilás	sub-arbustivo	borda
<i>Mollugo verticillata</i>	aberto	branca	herbáceo	borda
<i>Neea hermaphrodita</i>	tubo	amarela	arbóreo	facultativa
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Paullinia elegans</i>	aberto	bege	liana	facultativa
<i>Paullinia pinnata</i>	aberto	bege	liana	borda
<i>Pavonia sidifolia</i>	campânula	amarela	sub-arbustivo	interior
<i>Pfaffia glomerata</i>	tubo	bege	herbáceo	borda
<i>Phyllanthus orbiculatus</i>	aberto	verde	herbáceo	facultativa
<i>Psychotria carthagenensis</i>	tubo	branca	arbustivo	facultativa
<i>Richardia grandiflora</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Salacia elliptica</i>	aberto	amarela	arbóreo	interior
<i>Sapindus saponaria</i>	píncel	bege	arbóreo	facultativa
<i>Sapium haematospermum</i>	píncel	amarela	arbóreo	borda
<i>Serjania caracasana</i>	aberto	branca	liana	interior
<i>Serjania erecta</i>	aberto	branca	liana	borda
<i>Sida</i> aff. <i>linifolia</i>	campânula	bege	herbáceo	borda
<i>Sida cerradoensis</i>	campânula	laranja	herbáceo	borda
<i>Sida rhombifolia</i>	campânula	branca	herbáceo	borda
<i>Sida santaremensis</i>	campânula	laranja	herbáceo	borda
<i>Stäelia thymoides</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Sterculia apetala</i>	?	?	arbóreo	facultativa
<i>Stilpnopappus pantanalensis</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
<i>Vernonia rubricaulis</i>	tubo	lilás	herbáceo	facultativa
<i>Vernonia scabra</i>	tubo	branca	arbustivo	borda
<i>Wedelia brachycarpa</i>	tubo	amarela	herbáceo	borda
<i>Wissadula subpeltata</i>	campânula	amarela	arbustivo	borda
<i>Xylosma venosum</i>	aberto	amarela	arbóreo	borda
<i>Zanthoxylum rigidum</i>	aberto	bege	arbóreo	borda
ESFINGÓFILAS (n = 4)				
<i>Bauhinia mollis</i>	tubo	branca	arbustivo	borda
<i>Cestrum</i> cf. <i>obovatum</i>	tubo	verde	arbustivo	borda
<i>Cestrum strigillatum</i>	tubo	verde	arbustivo	facultativa
<i>Tocoyena formosa</i>	tubo	bege	arbustivo	facultativa
INDETERMINADAS (n = 6)				
<i>Diospyrus obovata</i>	tubo	amarela	arbóreo	interior
<i>Jatropha urens</i>	tubo	branca	herbáceo	facultativa
<i>Oeceoclades maculata</i>	tubo	bege	herbáceo	interior
<i>Petiveria alliacea</i>	aberto	branca	herbáceo	interior
<i>Physalis neesiana</i>	aberto	bege	sub-arbustivo	interior
<i>Sterculiaceae</i> sp1	aberto	rosa	herbáceo	borda
MELITÓFILAS (n = 119)				
<i>Acacia paniculata</i>	píncel	branca	arbóreo	interior
<i>Adenaria floribunda</i> var. <i>florida</i>	píncel	branca	arbustivo	facultativa
<i>Alchornea discolor</i>	píncel	verde	arbóreo	borda
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	píncel	branca	arbóreo	interior
<i>Angelonia hirta</i>	goela	lilás	herbáceo	borda
<i>Anisea martinicensis</i>	campânula	branca	herbáceo	borda
<i>Arrabidaea pubescens</i>	campânula	lilás	liana	facultativa
<i>Astronium fraxinifolium</i>	píncel	amarela	arbóreo	interior
<i>Bacopa scabra</i>	goela	lilás	herbáceo	borda
<i>Bignoniaceae</i> sp1	campânula	lilás	liana	facultativa
<i>Buchnera longifolia</i>	goela	lilás	herbáceo	borda
<i>Byrsonima orbignyana</i>	aberto	amarela	arbustivo-arbóreo	borda
<i>Canavalia</i> aff. <i>palmeri</i>	estandarte	lilás	liana	interior
<i>Canavalia mattogrossensis</i>	estandarte	lilás	liana	borda
<i>Canavalia obtusifolia</i>	estandarte	lilás	liana	interior
<i>Centrosema brasilianum</i>	estandarte	lilás	liana	borda
<i>Centrosema vexillatum</i>	estandarte	branca	liana	borda
<i>Chaetocalyx brasiliensis</i>	estandarte	amarela	liana	borda
<i>Chamaecrista nictitana</i>	aberto	amarela	herbáceo	borda

<i>Cipura paludosa</i>	aberto	branca	herbáceo	borda
<i>Combretum leprosum</i>	píncel	amarela	arbóreo	borda
<i>Commelina nudiflora</i>	aberto	lilás	herbáceo	borda
<i>Corchorus aff. hirtus</i>	aberto	amarela	herbáceo	borda
<i>Corchorus argutus</i>	píncel	amarela	herbáceo	facultativa
<i>Cordia curassavica</i>	campânula	?	arbustivo	borda
<i>Cordia glabrata</i>	campânula	branca	arbóreo	interior
<i>Couepia uiti</i>	píncel	branca	arbóreo	borda
<i>Crotalaria incana</i>	estandarte	amarela	sub-arbustivo	borda
<i>Crotalaria micans</i>	estandarte	amarela	herbáceo	borda
<i>Crotalaria stipularia</i>	estandarte	amarela	herbáceo	borda
<i>Cuphea aff. ramulosa</i>	goela	rosa	herbáceo	borda
<i>Desmodium aff. incanum</i>	estandarte	lilás	herbáceo	borda
<i>Desmodium aff. purpureum</i>	estandarte	lilás	herbáceo	borda
<i>Desmodium affine</i>	estandarte	branca	herbáceo	facultativa
<i>Desmodium cuneatum</i>	estandarte	rosa	sub-arbustivo	borda
<i>Discolobium pulchellum</i>	estandarte	amarela	arbustivo	borda
<i>Echinodorus grandiflorus</i>	aberto	branca	herbáceo	borda
<i>Echinodorus lanceolatus</i>	aberto	branca	herbáceo	borda
<i>Echinodorus macrophyllus</i>	aberto	branca	herbáceo	borda
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	píncel	branca	arbóreo	borda
<i>Erythroxylum anguifugum</i>	aberto	branca	arbóreo	facultativa
<i>Eugenia egensis</i>	píncel	branca	arbustivo	borda
<i>Eugenia florida</i>	píncel	branca	arbustivo	borda
<i>Ficus luschnathiana</i>	sicônio		arbóreo	interior
<i>Forsteronia pubescens</i>	píncel	amarela	liana	interior
<i>Heliotropium filiforme</i>	tubo	branca	herbáceo	borda
<i>Heliotropium indicum</i>	campânula	branca	herbáceo	borda
<i>Heteropterys hypericifolia</i>	aberto	amarela	liana	facultativa
<i>Hibanthus communis</i>	aberto	branca	herbáceo	interior
<i>Hyptis sp1</i>	goela	lilás	herbáceo	borda
<i>Hyptis sp2</i>	goela	lilás	herbáceo	borda
<i>Hyptis suaveolens</i>	goela	lilás	herbáceo	borda
<i>Indigofera lespedezioides</i>	estandarte	vermelha	sub-arbustivo	borda
<i>Indigofera sabulicola</i>	estandarte	vermelha	herbáceo	borda
<i>Ipomoea chiliantha</i>	campânula	lilás	liana	borda
<i>Ipomoea rubens</i>	campânula	lilás	liana	borda
<i>Ipomoea subtomentosa</i>	campânula	lilás	liana	borda
<i>Jacquemontia densiflora</i>	campânula	lilás	liana	borda
<i>Julocroton montevidensis</i>	píncel	branca	sub-arbustivo	borda
<i>Licania parvifolia</i>	píncel	branca	arbóreo	borda
<i>Ludwigia grandiflora</i>	aberto	amarela	herbáceo	borda
<i>Ludwigia irwinii</i>	aberto	verde	herbáceo	borda
<i>Ludwigia octovalvis</i>	aberto	amarela	herbáceo	borda
<i>Ludwigia sp</i>	aberto	vermelha	herbáceo	borda
<i>Macfadyena uncata</i>	campânula	amarela	liana	borda
<i>Machaerium amplum</i>	estandarte	lilás	liana	borda
<i>Macroptilium lathyroides</i>	estandarte	branca	liana	facultativa
<i>Manihot cf. carthaginensis</i>	píncel	verde	arbustivo	interior
<i>Mascagnia pubiflora</i>	aberto	amarela	liana	interior
<i>Mascagnia sepium</i>	aberto	amarela	liana	borda
<i>Merremia umbellata</i>	campânula	amarela	liana	borda
<i>Momordica charantia</i>	campânula	amarela	liana	borda
<i>Myrtaceae sp1</i>	píncel	branca	arbustivo-arbóreo	borda
<i>Ocotea suaveolens</i>	aberto	bege	arbóreo	borda
<i>Ouratea cf. purpuripes</i>	aberto	amarela	arbustivo-arbóreo	interior
<i>Paragonia pyramidata</i>	campânula	lilás	liana	facultativa
<i>Paragonia sp</i>	campânula	lilás	liana	borda
<i>Passiflora foetida</i>	aberto	branca	liana	borda
<i>Passiflora pohlii</i>	aberto	branca	liana	borda
<i>Peltodon tomentosus</i>	goela	bege	herbáceo	borda
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	campânula	amarela	liana	interior
<i>Polygala timoutoides</i>	estandarte	branca	herbáceo	borda
<i>Polygala violacea</i>	estandarte	lilás	herbáceo	borda
<i>Portulaca fluvialis</i>	aberto	rosa	herbáceo	borda
<i>Prestonia acutifolia</i>	tubo	verde	liana	borda
<i>Prestonia coalita</i>	tubo	verde	liana	borda
<i>Psidium guajava</i>	píncel	branca	arbustivo-arbóreo	borda
<i>Psidium guineense</i>	píncel	branca	arbustivo	facultativa
<i>Psidium nutans</i>	píncel	branca	arbustivo-arbóreo	borda

<i>Rauwolfia ligustrina</i>	tubo	branca	arbustivo	interior
<i>Rauwolfia mollis</i>	tubo	rosa	arbustivo	borda
<i>Rhabdadenia pohlii</i>	campânula	rosa	liana	borda
<i>Ruellia erythropus</i>	campânula	lilás	herbáceo	borda
<i>Ruellia gemminiflora</i>	campânula	lilás	herbáceo	facultativa
<i>Ruellia tweediana</i>	campânula	lilás	herbáceo	borda
<i>Sabicea aspera</i>	tubo	branca	liana	borda
<i>Sauvagesia erecta</i>	aberto	lilás	herbáceo	borda
<i>Scoparia montevidensis</i>	goela	amarela	herbáceo	borda
<i>Senna aculeata</i>	aberto	amarela	arbustivo	borda
<i>Senna occidentalis</i>	aberto	amarela	herbáceo	borda
<i>Senna pilifera</i>	aberto	amarela	sub-arbustivo	borda
<i>Senna splendida</i>	aberto	amarela	herbáceo	borda
<i>Sesbania virgata</i>	estandarte	amarela	arbustivo	borda
<i>Solanum aculeatissimum</i>	aberto	lilás	herbáceo	borda
<i>Solanum nigran</i>	aberto	branca	herbáceo	borda
<i>Solanum viarum</i>	aberto	branca	herbáceo	borda
<i>Stylosanthes acuminata</i>	estandarte	amarela	herbáceo	borda
<i>Tabebuia aurea</i>	campânula	amarela	arbóreo	borda
<i>Talinum triangulare</i>	aberto	rosa	herbáceo	interior
<i>Thevetia bicornuta</i>	campânula	amarela	arbustivo	borda
<i>Trichilia elegans</i>	aberto	bege	arbóreo	interior
<i>Turnera melochioides</i>	píncel	amarela	herbáceo	borda
<i>Unonopsis lindmanii</i>	aberto	branca	arbustivo-arbóreo	facultativa
<i>Vigna longifolia</i>	estandarte	lilás	liana	borda
<i>Vigna peduncularis</i> var. <i>clitorioides</i>	estandarte	lilás	liana	borda
<i>Vitex cymosa</i>	tubo	lilás	arbóreo	facultativa
<i>Vochysia divergens</i>	tubo	amarela	arbóreo	borda
<i>Waltheria indica</i>	campânula	amarela	herbáceo	borda
<i>Zornia crinita</i>	estandarte	amarela	herbáceo	borda
MIÓFILAS (n = 16)				
<i>Aristolochia esperanzae</i>	trap	bege	liana	interior
<i>Aspidosperma australe</i>	tubo	verde	arbóreo	interior
<i>Byttneria rhamnifolia</i>	píncel	vinho	arbustivo	borda
<i>Cecropia pachystachya</i>	inconspícuo	bege	arbóreo	borda
<i>Cissampelos pareira</i>	aberto	verde	liana	borda
<i>Cissampelos</i> sp 1	aberto	verde	liana	interior
<i>Gouania lupuloides</i>	píncel	verde	liana	interior
<i>Hyperbaena hasslerii</i>	aberto	verde	liana	facultativa
<i>Odontocarya tamoides</i>	aberto	verde	liana	borda
<i>Piper aff. angustifolium</i>	inconspícuo	branca	arbustivo	interior
<i>Piper tuberculatum</i>	inconspícuo	branca	arbustivo	interior
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	tubo	verde	arbóreo	interior
<i>Sebastiania hispida</i>	inconspícuo	amarela	sub-arbustivo	borda
<i>Sebastiania</i> sp 1	inconspícuo	vermelha	sub-arbustivo	borda
<i>Smilax cf. campestris</i>	tubo	verde	liana	facultativa
<i>Smilax poeppigi</i>	tubo	verde	liana	borda
ORNITÓFILAS (n = 6)				
<i>Bromelia balansae</i>	tubo	vermelha	herbáceo	facultativa
<i>Camptosema ellipticum</i>	estandarte	vermelha	liana	facultativa
<i>Cuphea aff. melvilla</i>	tubo	vermelha	sub-arbustivo	borda
<i>Helicteres guazumaefolia</i>	tubo	vermelha	arbustivo	borda
<i>Hippeastrum puniceum</i>	aberto	vermelha	herbáceo	interior
<i>Psittacanthus cordatus</i>	tubo	vermelha	hemi-parasita	facultativa
PSICÓFILAS (n = 7)				
<i>Aegiphila cf. candelabrum</i>	tubo	laranja	arbustivo	interior
<i>Bonafousia siphilitica</i>	tubo	branca	arbustivo	facultativa
<i>Lantana aff. trifolia</i>	tubo	lilás	sub-arbustivo	borda
<i>Lantana camara</i>	tubo	branca	sub-arbustivo	interior
<i>Lantana cf. canescens</i>	tubo	branca	sub-arbustivo	interior
<i>Lippia alba</i>	tubo	rosa	arbustivo	borda
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	tubo	lilás	herbáceo	borda
QUIROPTERÓFILAS (n = 2)				
<i>Helicteres lhotzkyana</i>	píncel	amarela	arbustivo	interior
<i>Psittacanthus corynocephalus</i>	píncel	verde	hemi-parasita	facultativa

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Malvastrum americanum				■			■					
Mangifera indica												
Melicoccus lepidopetalus									■			
Melochia parvifolia	■	■	■	■	■		■	■	■	■	■	
Melochia pyramidata			■								■	■
Melochia simplex			■	■		■	■	■	■	■	■	■
Melochia villosa	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Mikania capricorni							■				■	■
Mikania micrantha						■						
Mikania sp									■			
Mimosa aff. debilis	■				■							
Mimosa peltita		■	■									■
Mimosa polycarpa		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Mollugo verticillata			■									
Neea hermaphrodita		■									■	
Nicotiana plumbaginifolia											■	
Paullinia elegans											■	■
Paullinia pinnata											■	■
Pavonia sidifolia			■			■	■			■	■	■
Pfaffia glomerata		■	■	■		■						■
Phyllanthus orbiculatus	■	■	■								■	■
Psychotria carthagenensis	■	■	■	■	■	■			■	■	■	■
Richardia grandiflora	■	■	■			■	■			■	■	■
Salacia elliptica									■		■	■
Sapindus saponaria						■	■					
Sapium haematospermum											■	
Serjania caracasana								■	■			
Serjania erecta			■									
Sida aff. linifolia			■									
Sida cerradoensis		■					■					
Sida rhombifolia	■	■	■									
Sida santaremensis			■				■					
Stäelia thymoides	■	■	■								■	■
Sterculia apetala					■		■		■			
Stilpnopappus pantanalensis	■	■			■	■	■	■		■		■
Vernonia rubricaulis	■	■	■			■	■					■
Vernonia scabra							■	■		■		■
Wedelia brachycarpa	■	■	■								■	■
Wissadula subpeltata									■			
Xylosma venosum					■							
Zanthoxylum rigidum						■						
ESFINGÓFILAS (n = 4)												
Bauhinia mollis	■	■										
Cestrum cf. obovatum			■									
Cestrum strigillatum								■				
Tocoyena formosa	■											■
INDETERMINADAS (n = 6)												
Jatropha urens	■	■										
Oeceoclades maculata					■							
Petiveria alliacea				■							■	
Physalis neesiana			■									
Sterculiaceae sp1			■									
Diospyrus obovata									■	■	■	
MELITÓFILAS (n = 119)												
Acacia paniculata										■	■	■
Adenaria floribunda var. florida	■										■	■
Alchornea discolor									■			
Anadenanthera colubrina var. cebil											■	
Angelonia hirta	■	■	■						■		■	■
Anisea martinicensis				■		■						
Arrabidaea pubescens						■	■	■				
Astronium fraxinifolium									■			
Bacopa scabra						■						
Bignoniaceae sp1									■			
Buchnera longifolia.						■				■	■	

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Byrsonima orbignyana</i>				■					■	■	■	■
<i>Canavalia aff. palmeri</i>							■					■
<i>Canavalia mattogrossensis</i>									■			
<i>Canavalia obtusifolia</i>			■									
<i>Centrosema brasilianum</i>	■	■	■		■	■	■	■		■		■
<i>Centrosema vexillatum</i>				■								
<i>Chaetocalyx brasiliensis</i>			■									
<i>Chamaecrista nictitana</i>				■								
<i>Cipura paludosa</i>	■	■	■									
<i>Combretum leprosum</i>							■					
<i>Commelina nudiflora</i>	■	■	■		■	■	■		■	■	■	■
<i>Corchorus aff. hirtus</i>	■											
<i>Corchorus argutus</i>			■		■							
<i>Cordia curassavica</i>	■											
<i>Cordia glabrata</i>								■	■			
<i>Couepia ulti</i>								■	■			
<i>Crotalaria incana</i>									■			
<i>Crotalaria micans</i>	■	■	■	■	■	■			■		■	
<i>Crotalaria stipularia</i>	■	■	■				■	■	■			■
<i>Cuphea aff. ramulosa</i>		■	■									
<i>Desmodium aff. incanum</i>												■
<i>Desmodium aff. purpureum</i>			■									
<i>Desmodium affine</i>			■		■							
<i>Desmodium cuneatum</i>									■			
<i>Discolobium pulchellum</i>												■
<i>Echinodorus grandiflorus</i>	■									■		■
<i>Echinodorus lanceolatus</i>			■									
<i>Echinodorus macrophyllus</i>											■	
<i>Enterolobium contortisiliquum.</i>									■			
<i>Erythroxylum anguifugum</i>										■	■	■
<i>Eugenia egensis</i>		■				■	■	■	■	■	■	■
<i>Eugenia florida</i>				■								
<i>Ficus luschnathiana</i>				■						■		
<i>Forsteronia pubescens</i>			■							■		
<i>Heliotropium filiforme</i>												■
<i>Heliotropium indicum</i>												■
<i>Heteropterys hypericifolia</i>				■						■		
<i>Hibanthus communis</i>		■						■		■		
<i>Hyptis sp1</i>		■					■					
<i>Hyptis sp2</i>							■					
<i>Hyptis suaveolens</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■			■
<i>Indigofera lespedezioides</i>			■			■						■
<i>Indigofera sabulicola</i>												■
<i>Ipomoea chiliantha</i>	■		■		■	■			■			
<i>Ipomoea rubens</i>		■	■	■								
<i>Ipomoea subtomentosa</i>								■				
<i>Jacquemontia densiflora</i>					■							
<i>Julocroton montevidensis</i>	■											
<i>Licania parvifolia</i>	■											■
<i>Ludwigia grandiflora</i>	■										■	■
<i>Ludwigia irwinii</i>			■								■	■
<i>Ludwigia octovalvis</i>							■					
<i>Ludwigia sp</i>						■						
<i>Macfadyena uncata</i>										■	■	
<i>Machaerium amplum</i>									■			
<i>Macroptilium lathyroides</i>								■				
<i>Manihot cf. carthaginensis</i>	■											
<i>Mascagnia pubiflora</i>			■	■								
<i>Mascagnia sepium</i>					■							
<i>Merremia umbellata</i>				■					■		■	
<i>Momordica charantia</i>											■	
<i>Myrtaceae sp1</i>	■										■	
<i>Ocotea suaveolens</i>							■	■				
<i>Ouratea cf. purpuripes</i>									■	■		
<i>Paragonia pyramidata</i>									■	■		
<i>Paragonia sp</i>	■	■										
<i>Passiflora foetida</i>		■										
<i>Passiflora pohlii</i>	■		■							■		■
<i>Peltodon tomentosus</i>									■			

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
PSICÓFILAS (n = 7)												
<i>Aegiphila</i> cf. <i>candelabrum</i>				■								
<i>Bonafousia siphilitica</i>		■							■	■	■	
<i>Lantana</i> aff. <i>trifolia</i>	■	■										■
<i>Lantana camara</i>					■							
<i>Lantana</i> cf. <i>canescens</i>							■					■
<i>Lippia alba</i>	■									■	■	■
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	■	■	■							■	■	■
QUIROPTERÓFILAS (n = 2)												
<i>Helicteres lhotzkyana</i>				■								
<i>Psittacanthus corynocephalus</i>		■	■	■				■				

CAPÍTULO 3 – THE ASSEMBLAGE OF FLOWERS EXPLOITED BY HUMMINGBIRDS IN “CAPÕES” OF SOUTH PANTANAL, MATO GROSSO DO SUL, BRAZIL

INTRODUCTION

Few studies have focused on ornithophilous as well as on non-ornithophilous species as resources for hummingbirds and in general, they are based on records made in a few days or months (e.g. Snow & Snow 1980, Snow & Snow 1986, Snow & Teixeira 1982). Exceptions are the studies of Feinsinger et al. (1982) and Arizmendi & Ornelas (1990) in Central America, Araujo (1996) in the southeastern Brazilian atlantic rainforest and Cotton (1998) in an Amazonian community.

The structure and organization of hummingbird communities have been extensively studied in North and Central America as well as in Caribbean islands (Snow & Snow 1972, Lack 1973, Feinsinger 1976, Wolf et al. 1976, Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 1981, 1985, Kodric-Brown et al. 1984, Brown & Bowers 1985). In South America there are few studies regarding hummingbird communities, mainly in southeastern Brazilian atlantic rainforest and Amazonia (Araujo 1996, Sazima et al. 1996, Buzato et al. 2000, Cotton 1998), but little is known about the Pantanal hummingbird communities beyond species lists (PCBAP 1997).

Hummingbirds are often habitat generalists (Snow & Snow 1972, Feinsinger 1976, Feinsinger et al. 1988, Stouffer & Bierregaard 1995), using edges, gaps and open areas with high abundance of flowers (Stiles 1975, Linhart et al. 1987). In patchy environments, hummingbirds can respond to the heterogeneity of the fragments by crossing open areas to use the resources in the fragments and in nearby continuous forest (Stouffer & Bierregaard 1995). Short-billed hummingbirds, mainly of the subfamily Trochilinae, are common in flowers of non-ornithophilous species and visit a wide-range of insect-pollinated flowers, as well as the hummingbird-adapted ones (Snow & Snow 1980, Feinsinger et al. 1982, Snow & Snow 1986, Araujo 1996, Cotton 1998). Compared to the long-billed

hummingbirds, these Trochilinae are usually considered to be relatively unspecialized (Feinsinger et al. 1982, Araujo 1996, Cotton 1998).

The main aim of this study is to present the plant species which are exploited by hummingbirds in natural fragments, the "capões", and compare the plant features, like growth form, floral attributes, pollination syndromes and flower density, of the ornithophilous and the non-ornithophilous species. In addition, it is also given the phenological pattern with emphasis on flower availability during the dry and the wet period.

METHODS

The hummingbird-exploited flora was studied throughout 13 months, between May 1999 and May 2000, in 52 capões (3-5 capões per month) in south Pantanal, sub-region Miranda-Abobral, Brazil (ca. 14-22° S, 53-66° W). The Pantanal wetland comprises of 140000Km² which includes different types of vegetation with mosaic landscape (Prance & Schaller 1982, PCBAP 1997, RADAMBRASIL 1982). The Pantanal flora and fauna receives influence of the "Cerrado", "Chaco" and Amazonian biomas (Prance & Schaller 1982). "Capões" are natural patches of forests tending to espherical shape and presenting elevations of 1 to 3m, surrounded by flooding grass-dominated fields. They are mainly composed by plant species of the gallery forests and the chaco at its edges, and inside by species of semi-deciduous forests (Prance & Schaller 1982, Damasceno et al. 1999).

We recorded the geographical position of the capões with GPS and used their cordinates to locate them in satellite photographs. The area of the capões was calculated based on these photos and computer programs. The size of the studied "capões" ranged from 0,2 to 3,8 ha ($x = 0,99 \pm 0,75$). Each capão was sampled once during the study period and the total sampled area of the capões was 51,6 ha.

Growth form and height of the species, as well as number of open flowers, floral morphology and colour were recorded for the hummingbird-exploited species (cf. Araujo 1996). A plant species was defined as exploited by hummingbirds

based on its morphological attributes as well as on visits recorded during data collection about the plants phenology in ca. 32 hours per month. Corolla length was measured for 15 species. Nectar sugar concentration was recorded for two species with a pocket refractometer. Syndromes of flowers exploited by the hummingbirds were defined based on floral features, like flower morphology, colour and scents, as well as visitors behavior (Faegri & van der Pijl 1979, Richards 1986).

Visits of hummingbirds were recorded by focal observations on 18 (twelve non-ornithophilous and six ornithophilous) species in periods of, in average, 104 minutes per flowering individual. The total focal time was 97,4 hours and observations were made in different hours of the day. Hummingbird species, their frequency and behavior during visits were recorded. Identifications and morphological data of hummingbirds were based on Grantsau (1988). Visiting rates (number of visits per minute per number of observed flowers) of hummingbirds to the flowers were also calculated in order to compare these rates between ornithophilous and non-ornithophilous species.

RESULTS

Plant species

Throughout the study period, 21 plant species were exploited by hummingbirds. Only six plant species (28,6%) were ornithophilous, belonging to six plant families (Table 1). In 17 capões (32,7%) ornithophilous flowers were absent. One of the six ornithophilous species occurred exclusively inside the capões, two species at the edges and three species were facultative, occurring at the edges as well as inside the capões (Table 1). Non-ornithophilous species (n= 15) belonged mainly to Bignoniaceae, Fabaceae, Apocynaceae and Rubiaceae (Table 1) and were mainly melittophilous/entomophilous (86,7%). Most non-ornithophilous species occurred at the edges and only five species were facultative (Table 1).

Table 1. Characteristics of plant species (occurrence, growth form, flower shape and color, corolla length, nectar sugar concentration, pollinator group and visiting rates of hummingbirds) whose flowers were exploited by hummingbirds in south Pantanal.

Species	Occurrence	Growth form	Flower shape	Flower color	Corolla length (mm)	Nectar sugar concentration (%)	Pollinator group	Visiting rates ¹ (visits.min ⁻¹ .nflores ⁻¹)
<i>Hippeastrum puniceum</i> L. (Amaryllidaceae)	interior	herb	open	orange	100-115 ²		hummingbird	0,029 ± 0,041 (n=2)
<i>Bromelia balansae</i> Mez (Bromeliaceae)	facultative	herb	tubular	white/red	44,97 ± 2,85 (n=4)		hummingbird	0,009 ± 0,019 (n=5)
<i>Camptosema ellipticum</i> (Desv.) Burk. (Fabaceae)	facultative	climber	flag	red	11,77 ± 0,88 (n=9)		hummingbird	0,021 ± 0,032 (n=3)
<i>Psittacanthus cordatus</i> Hoffm. (Loranthaceae)	facultative	hemi-parasitic	tubular	red	36,37 ± 3,27 (n=9)	25,7 ± 5,9 (n=4)	hummingbird	0,023 ± 0,015 (n=7)
<i>Cuphea melvilla</i> Lindl. (Lythraceae)	edge	herb	tubular	red	26,04 ± 2,68 (n=7)		hummingbird	0,005 ± 0 (n=1)
<i>Helicteres guazumaefolia</i> H.B.K. (Malvaceae)	edge	shrub	tubular	red	22,35 ± 2,05 (n=11)	21,4 ± 3,4 (n=7)	hummingbird	0,027 ± 0,192 (n = 9)
<i>Prestonia coalita</i> (Vell.) Woods (Apocynaceae)	edge	climber	tube	green	19,67 ± 1,07 (n=4)		bees	
<i>Thevetia bicomuta</i> M.Arg. (Apocynaceae)	edge	shrub	bell	yellow			bees	
<i>Arrabidaea pubescens</i> L. (Gentry) (Bignoniaceae)	facultative	climber	bell	lilac	28,5 ± 1,15 (n=6)		bees	0,002 ± 0,003 (n=5)
<i>Tabebuia aurea</i> (Manso) B. et H. (Bignoniaceae)	edge	tree	bell	yellow			bees	0,022 ± 0,026 (n=5)
<i>Bignoniaceae</i> sp1	edge	climber	bell	lilac			bees	
<i>Cordia glabrata</i> (Mart.) A. DC. (Boraginaceae)	edge	tree	tube	white	25,82 ± 2,32 (n=5)		bees	0,005 ± 0 (n=1)
<i>Centrosema brasilianum</i> (L.) Bth. (Fabaceae)	edge	climber	flag	lilac	22,58 ± 0,92 (n=2)		bees	0 ± 0 (n=2)
<i>Vigna longifolia</i> (Bth.) Verdc. (Fabaceae)	edge	climber	flag	lilac			bees	
<i>Inga vera</i> (DC) T.D. Penn (Fabaceae)	facultative	tree	brush	white	14,04 ± 1,94 (n=12)	26,26 ± 1,32 (n = 60) ³	generalist	0,016 ± 0,01 (n=4)
<i>Psittacanthus corynocephalus</i> Eichl. (Loranthaceae)	facultative	hemi-parasitic	tube/brush	green	58,82 ± 5,2 (n=5)	16,55 ± 0,77 (n = 4) ⁴	bats	0,2 ± 0 (n=1)
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq. (Rubiaceae)	facultative	shrub	tube	white	4,9 ± 0,37 (n=17)		insects ⁵	0 ± 0 (n=1)
<i>Sabicea aspera</i> Aubl. (Rubiaceae)	edge	climber	tube	white	13,05 ± 3,7 (n=4)		bees	0,017 ± 0,149 (n=3)
<i>Paulinia pinnata</i> L. (Sapindaceae)	facultative	climber	dish to bowl	white			insects	
<i>Melochia parvifolia</i> H.B.K. (Malvaceae)	edge	shrub	bell	white	9,69 ± 1,91 (n=11)		insects	0 ± 0 (n=1)
<i>Vitex cymosa</i> Bert. (Verbenaceae)	edge	tree	gullet	lilac	8,9 ± 0,77 (n=7)		bees	0,008 ± 0,012 (n=2)

¹ Visiting rates of hummingbirds to flowers = number of visits per minute per number of flowers observed

² Corolla length amplitude, Julie H. Antoinette (personal communication).

³ José M. Longo (personal communication).

⁴ Luciene Ramos (personal communication).

⁵ More than one group of insect pollinators.

Half of the ornithophilous species were herbs with red tubular corollas, ranging from 11.77 ± 0.88 mm (*Camptosema ellipticum*) to 100 a 115 mm in length (*Hippeastrum puniceum*) (Table 1). Many of the non-ornithophilous flowers were climbers (46,7%) with lilac tubular or flag-like corollas, ranging from $4,9 \pm 0,37$ mm (*Psychotria carthagenensis*) to $58,8 \pm 5,2$ mm in length (*Psittacanthus corynocephalus*) (Table 1). There was no herbaceous non-ornithophilous species, being this habit significantly more frequent in ornithophilous species ($X^2 = 10,59$, $p = 0,0316$).

The number of flowering species was higher in September and October, February and March than in the other months. The flowering periods of the ornithophilous species in the capões were long and mainly concentrated in the rainy season and at the beginning of the dry season, from January to May (Figure 1). Flowering periods of the ornithophilous species ranged from year round, as recorded for *Helicteres guazumaefolia* (Malvaceae), to a month, as recorded for *Hippeastrum puniceum* (Amaryllidaceae) (Figure 1). *Helicteres guazumaefolia* was the most common ornithophilous species in the capões and was recorded at the edges of 44,2% of them. Among non-ornithophilous species, *Centrosema brasilianum* was the most frequent and occurred at the edges of 44,2% of the capões. Flowering periods of the non-ornithophilous species ranged from one (*Vigna longifolia*) to ten months (*Psychotria carthagenensis*) and occurred mainly between August and March, at the end of the dry season and during the rainy season (Figure 1).

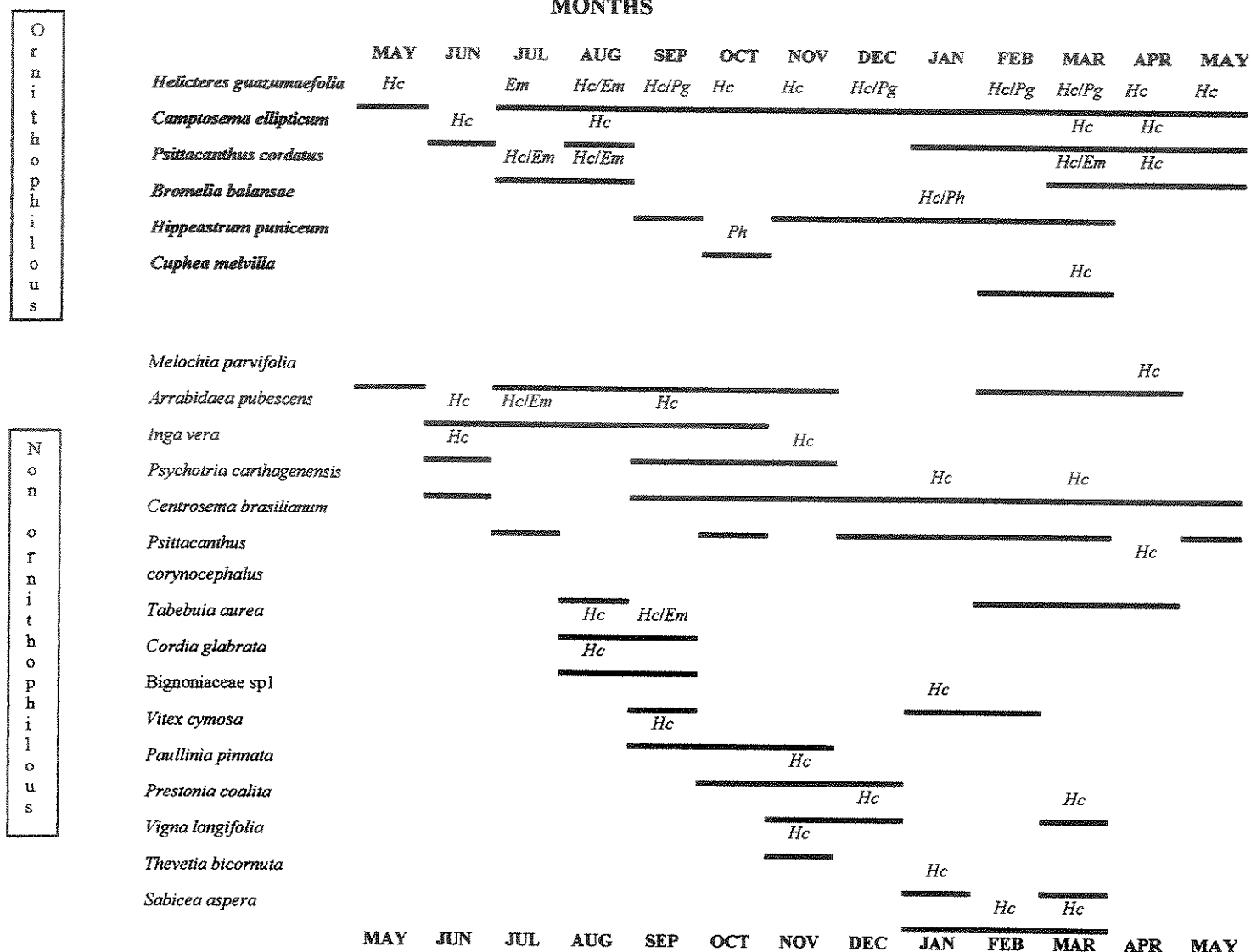


Figure 1. Flowering seasons and visitors of the 21 plant species whose flowers were exploited by hummingbirds in the capões, south Pantanal, Brazil. Hummingbirds recorded on visits to plant species: Hc = *Hylocharis chrysura*, Pg = *Polytmus guainumbi*, Em = *Eupetomena macroura*, Pe = *Phaethornis eurynome*.

Among ornithophilous species, the number of flowers open per day ranged from $1.5 \pm 0,1$ ($n = 13$) (*Hippeastrum puniceum*) to $21,9 \pm 25,4$ ($n = 17$) flowers (*Cuphea melvilla*). Taking all ornithophilous species in account, the number of open flowers per individual per day was $9,1 \pm 8,1$ ($n = 6$). Density of open flowers was more or less constant for ornithophilous species being slightly higher in the wet season (Figure 2). For non-ornithophilous species, the number of open flowers per individual per day ranged from $1,2 \pm 0,5$ ($n = 4$) (*Thevetia bicornuta*) to 10308 ± 22091 ($n = 7$) (*Cordia glabrata*). The mean number of open flowers per individual per day was $728,1 \pm 2651,2$ ($n = 15$) and flower density was very variable, being higher in the dry season (Figure 2).

Hummingbird species

Four species of hummingbirds were recorded in the capões. The short-billed (19 mm) Trochilinae *Hylocharis chrysura chrysura* (Shaw) (Figure 3a) was the most frequent, being recorded in all months studied. It was the single species found between April and June. The medium-billed (21 mm) Trochilinae *Eupetomena macroura macroura* (Gmelin) (Figure 3b) was the second most frequent hummingbird, being recorded during five months. Other medium-billed (23 mm) Trochilinae, *Polytmus guainumbi thaumantias* (Linné) (Figure 3c) was recorded during four months and the long-billed (33 mm) Phaethorninae *Phaethornis eurynome* (Figure 3d) was recorded during two months, being present in the rainy season (October and January).

With the exception of *E. macroura* (weight 9g) all hummingbirds recorded in the capões are medium sized (*H. chrysura* and *P. eurynome* – 4g and *P. guainumbi* - 5g). *Hylocharis chrysura* was recorded on 20 of the 21 species visited by the hummingbirds, being 75% of them non-ornithophilous. These hummingbird-pollinated flowers ranging from 11,77 to 44,97 mm in length. The only plant species *H. chrysura* did not visit was *Hippeastrum puniceum*, which was pollinated by *Phaethornis eurynome*. This Phaethorninae was also one of the pollinators of *Bromelia balansae* being recorded only on these two species with long tubed corollas (44,97 to 115 mm). The second most frequent hummingbird, *E. macroura*,

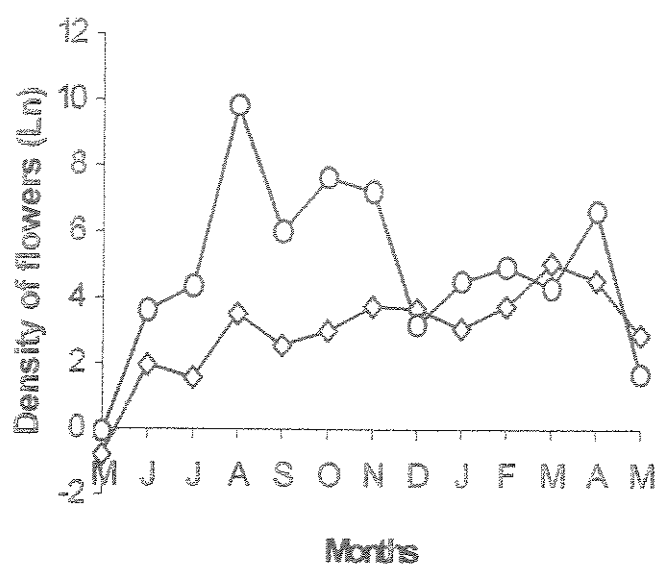


Figure 2. Density of ornithophilous (squares) and non-ornithophilous (balls) flowers during 13 months in the capões from south Pantanal.

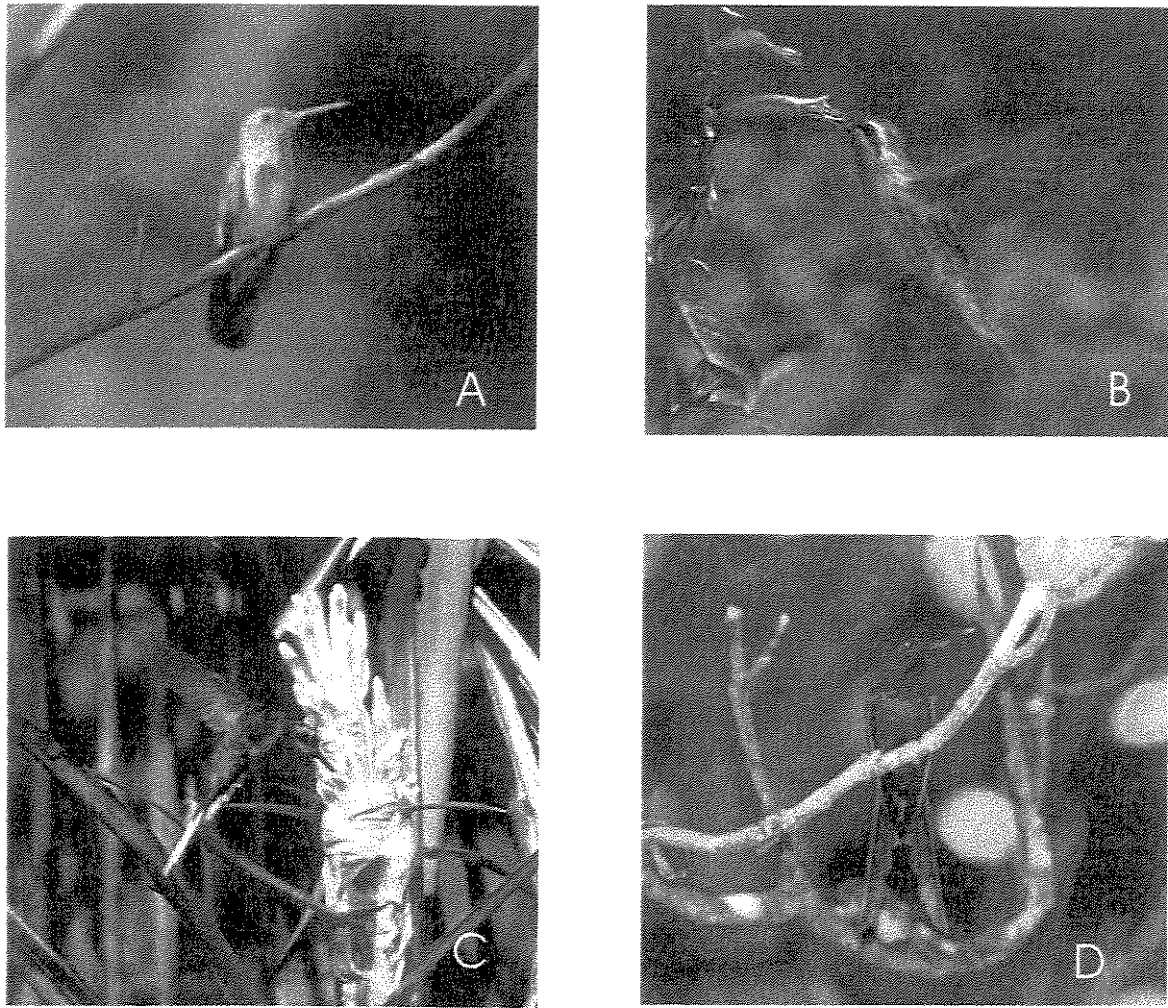


Figure 3. Hummingbirds recorded in the capões of south pantanal: (a) *Hylocharis chrysura*, (b) *Eupetomena macroura*, (c) *Polytmus guainumbi* visiting a flower of *Cuphea melvilla*, (d) *Phaethornis eurynome* visiting a flower of *Bromelia balansae*.

was recorded only at the end of the dry season and at the end of the rainy season. This species pollinated flowers of *H. guazumaefolia* ($22,35 \pm 2,05$ mm), *Psittacanthus cordatus* ($36,37 \pm 3,27$ mm) and exploited the non-ornithophilous flowers of *Tabebuia aurea* and *Arrabidaea pubescens* ($28,5 \pm 1,15$ mm). The hummingbird *P. guainumbi* was recorded only on flowers of *H. guazumaefolia*, and occurred in the capões only when this plant species presented high number of flowers per individual per day (September, December, January and February). Visiting rates of the hummingbirds were similar on ornithophilous ($x = 0,019 \pm 0,01$, $n = 6$ species) and on non-ornithophilous ($x = 0,0247 \pm 0,056$, $n = 12$ species) flowers ($p = 0,0913$, $f = 3,23$, $n = 18$, Kruskal-Wallis).

The hummingbirds *H. chrysura* and *E. macroura* were often observed visiting clumps of flowers and behaving agonistically against other hummingbirds, but *E. macroura* was less frequent in the capões than *H. chrysura*. When these two species co-occured in the same capão, they exploited different clumps of flowers, being *E. macroura* more often recorded in the upper stratum of the vegetation while *H. chrysura* used flowers in all strata of the capões. *Polytmus guainumbi* and *P. eurynome* were occasional in the capões, but the first one visited flowers in the territories of *H. chrysura*, while *P. eurynome* visited sparse flowers with intervals of ca. 40 min. between its visits, only in the capões near the gallery forest.

DISCUSSION

Although for the ornithophilous species each family was represented by only one species, the recorded genders and families in the capões are known to have hummingbird-pollinated species at other sites (e.g. Sazima & Sazima 1988, Arizmendi & Ornelas 1990, Araujo 1996, Piratelli 1996, Sazima et al. 1996, Buzato et al. 2000).

We recorded higher frequencies of non-ornithophilous species being exploited by hummingbirds at the study site than other studies foccusing hummingbird flower assemblages (e.g. Snow & Snow 1986, Feinsinger et al. 1982, Araujo 1996, Cotton 1998). An exception is the study of Feinsinger et al. (1982) in

the Caribbean islands who found similar proportions of non-ornithophilous species as those in the capões. Beyond the list reported here, at least four other non-ornithophilous species (*Bonafousia siphilitica* - Apocynaceae, *Canavalia obtusifolia* and *C. matogrossensis* - Fabaceae and *Paragonia pyramidata* - Bignoniaceae) were exploited by hummingbirds in non-sampled capões. The high frequency of non-ornithophilous species exploited by hummingbirds in the capões may be related to the scarcity of ornithophilous species. Additionally, the fact that non-ornithophilous species in the capões present a big number of flowers per individual per day could enhance their attractiveness to the hummingbirds. Also, most flowers exploited by hummingbirds were recorded at the edges of the capões. Thus, it seems plausible to expect that generalist hummingbirds, which often use this set of flowers, should be more frequent in the capões.

The flowers of Bignoniaceae and Fabaceae are important resources for hummingbirds in the capões as already pointed out by Araujo (1996) at the Atlantic forest. It could be related to the fact that these families are among the most frequent in this habitat.

Melittophilous and entomophilous flowers were the main food source for the hummingbirds among non-ornithophilous species. In the capões from Pantanal, melittophily/entomophily are the most frequent pollination syndromes (ca. 80%). Since melittophilous/entomophilous flowers are diurnal and the most frequent in the capões, one could expect that hummingbirds, mainly the generalists, would explore these flowers (Araujo 1996). Although there are few records regarding pollination syndromes for non-ornithophilous species exploited by hummingbirds, Araujo (1996) and Arizmendi & Ornelas (1990) found that the exploited non-ornithophilous species were mainly melittophilous/entomophilous.

In the capões dominant growth form of the ornithophilous species are herbs, contrasting with other studies which indicate epiphytes as the main growth form in assemblages of ornithophilous species (e.g. Stiles 1985, Snow & Snow 1986, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima et al. 1995, Araujo 1996, Sazima et al. 1996). This is probably related to the almost complete absence of epiphytic species in the

capões (Damasceno et al. 1999). In Amazonia, where epyphites are also scarce, Cotton (1998) found similar pattern for ornithophilous species.

The flowering pattern of the majority of the species exploited by hummingbirds at the study site is steady-state flowering (cf. Gentry 1974), a common pattern among hummingbird flowers (Wolf et al. 1976, Sazima et al. 1995). Although the species in the capões have long flowering periods, their flowering peaks tend to concentrate at the end of the dry season and during the rainy season, with a peak of 12 flowering species in March (end of the rainy season). Studies in other neotropical sites showed a similar pattern (Stiles 1985, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima et al. 1995, Sazima et al. 1996, but see des Granges 1979). This high flowering period coincides with the reproductive season of the hummingbirds (Stiles 1985). Besides this, in tropical forests, the high primary productivity during the wet season is related mainly to heavy rainfall (Sims & Singh 1978, Sala et al. 1988), favoring the predominance of species in bloom during this period. As already reported for ornithophilous flowers (Stiles 1985, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima et al. 1995, Araujo 1996, Sazima et al. 1996), more hummingbirds species were recorded at the capões during the wet season (Figure 1).

Contrasting to other studies (e.g. Stiles 1981, Kodric-Brown et al. 1984, Snow & Snow 1986, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima et al. 1996), the relation between bill and corolla size of the ornithophilous species was not clear in the Pantanal community. In the ornithophilous species, the short-billed *H. chrysura* pollinated flowers with a wide range of corollas size (11.77 to 44.97 mm), in a similar way, as the most abundant, dominant and resident hummingbird *Amazilia rutila*, which also visited flowers of a wide range of corollas length (10,1 to 69,4 mm) in the community studied by Arizmendi & Ornelas (1990) in Mexico.

The high number of flowers open per day, as well as the year round blooming, indicate *H. guazumaefolia* as an important food resource for hummingbirds (mainly the resident *H. chrysura*) in the capões. In months of flower scarcity (May and June), this is the only ornithophilous species in bloom.

Similar values found for hummingbird's visiting rates on ornithophilous as well as on non-ornithophilous flowers could indicate that hummingbirds are using these two sets of flowers irrespective of their adaptation for hummingbird pollination as was already pointed out by Araujo (1996). It could also be suggested that the non ornithophilous flowers offer nectar with similar energetic values as that offered by ornithophilous flowers (e.g. Arizmendi & Ornelas 1990).

The hummingbird community at the capões is poor in species compared to other neotropical sites (e.g. des Granges 1979, Snow & Snow 1980, Feinsinger et al. 1982, Kodric-Brown 1984, Feinsinger et al. 1988, Arizmendi & Ornelas 1990, Araujo 1996, Sazima et al. 1996, Cotton 1998). The strong seasonality of the Pantanal, with a noticeable dry season, the small size of the capões as well as their fragmented physiognomy surrounded by open fields are factors which could be limiting the richness of hummingbird species in the capões. In the studied capões most Trochilinae hummingbirds are medium sized. This agrees with Stiles (1981), who pointed out that most Trochilinae hummingbirds belong to this size category in most of the studied communities. Additionally, medium sized hummingbirds are in general, the most abundant residents (Arizmendi & Ornelas 1990) as recorded here for *H. chrysura*.

The proportion of Phaethorninae species (25%) in the studied community was similar to that recorded by Stouffer & Bierregaard (1995) in Amazonian fragments and by Araujo (1996) in the Atlantic forest. At other sites in Brazil this proportion varied between 12,5% and 36% (Sazima et al. 1996, Cotton 1998, Buzato et al. 2000). It probably reflects the proportion of plant species adapted for pollination by this group of hummingbirds in a given site. In the capões 33% of the hummingbird pollinated species are pollinated by *P. eurynome*.

According to the community roles defined by Feinsinger & Colwell (1978), the hummingbirds at the capões may be classified as follows: *Hylocharis chrysura* and *Eupetomena macroura* are territorialists, *Polytmus guainumbi* is a territory parasite and *Phaethornis* sp. is a trapliner. Although the hummingbird community in the capões is species poor, the three major pollinator groups are represented there.

In the capões from the Pantanal, the only resident hummingbird, *H. chrysura*, could be considered a core species. In general, resident hummingbirds have high year long abundances, forming the core of the guild to which, depending on the seasonal availability of food, other species are added (des Granges 1979, Arizmendi & Ornelas 1990). In the study of Arizmendi & Ornelas (1990), the core species was a hummingbird with similar size and bill length as *Hylocharis chrysura*. Being resident and year long frequent in the capões, *H. chrysura* is the most important pollinator of the guild of the ornithophilous species in the capões of south Pantanal. The high number of non-ornithophilous species exploited by *H. chrysura* indicates that it is a generalist species, which could be expected for a resident hummingbird in an instable environment such as the capões of the Pantanal.

CONCLUSÕES GERAIS

O fato de algumas espécies registradas nos capões estudados não terem sido encontradas no estudo de Damasceno et al. (1999) na mesma região, e vice-versa, indica que aumentando ainda mais o número de capões amostrados e/ou o número de amostragens em cada capão, novas espécies podem ser acrescentadas à listagem aqui apresentada. Além disso, o fato de algumas famílias terem sido mais importantes nos capões estudados por Damasceno et al. (1999) do que nos capões deste estudo, poderia indicar que os capões na região do Miranda-Abobral são bastante variáveis em termos de composição florística. Entretanto, a metodologia de amostragem entre estes dois estudos diferiu. Parte das diferenças entre o presente estudo e o de Damasceno et al. (1999) pode estar relacionada ao fato de que somente espécies floridas foram incluídas no presente estudo. Além disso, os capões amostrados neste estudo estavam distribuídos numa área de amostragem bem maior que a incluída por Damasceno et al. (1999).

Embora existam espécies floridas nos capões ao longo de todo o ano, maior riqueza de espécies, bem como maior densidade de indivíduos floridos foram registradas na estação chuvosa, de modo semelhante ao registrado em outras comunidades neotropicais (e.g. Koelmeyer 1959, Janzen 1967, Croat 1975, Foster 1985). Nos capões, isso pode ser devido à predominância de espécies herbáceas, que florescem principalmente durante a estação chuvosa. A maior densidade de flores no período seco é afetada pelas espécies arbóreas, que apresentam grande número de flores abertas por indivíduo por dia e florescem principalmente durante a seca. A floração das espécies arbóreas e herbáceas em períodos distintos do ano é conhecida para outras áreas neotropicais e estaria relacionada ao fato de que espécies de diferentes formas de vida reagem diferentemente aos sinais ambientais (Reich & Borchert 1982, 1984, Borchert 1983). O fato de maior proporção de espécies florescer no período chuvoso é semelhante ao registrado em outras áreas de floresta neotropical com estação seca pronunciada (Gentry & Emmons 1987), como é o caso do Pantanal.

A sazonalidade na disponibilidade de flores nos capões deve afetar as populações de animais antófilos, de modo que estes organismos também devem apresentar variação sazonal em suas populações (e.g. Heideman 1989, Bawa 1990). A maior diversidade de síndromes de polinização foi registrada durante o período em que foi registrada maior riqueza de espécies floridas (período chuvoso). A ocorrência de maior diversidade de síndromes de polinização durante este período poderia ser uma forma de minimizar a sobreposição no uso dos polinizadores pelas espécies de plantas. Flores melitófilas, entomófilas, miiófilas e ornitófilas ocorreram em todos os estratos da vegetação, espécies quiropterófilas e anemófilas ocorreram no primeiro e segundo estratos, e espécies cantarófilas, psicófilas e esfingófilas ocorreram somente no estrato mais baixo da vegetação dos capões. A estratificação das síndromes de polinização registrada nos capões é similar à encontrada em outras comunidades estudadas e deve estar relacionada à estratificação das comunidades de animais antófilos (e.g. Frankie 1975, Bawa et al. 1985).

A grande maioria das espécies registradas nos capões é melitófila ou entomófila e, com exceção destas espécies e das ornitófilas, a proporção das demais síndromes de polinização registrada nos capões diferiu de outras comunidades estudadas no Cerrado (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Oliveira 1991, Barbosa 1997, Borges 2000). A comunidade de cerrado de São Paulo (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988) foi a que mais se assemelhou à comunidade dos capões quanto à ordem de importância das síndromes. Uma vez que a forma de agrupamento das espécies nas síndromes de polinização diferiu entre estes estudos, as comparações são limitadas. Além disso, os capões do Pantanal apresentam fisionomia fragmentada, o que limita as espécies de plantas e de animais que ocorrem nestes ambientes, de modo que espécies generalistas tendem a ser favorecidas (e.g. Aizen & Feinsinger 1994a). Assim, parte das diferenças encontradas entre este estudo e o demais poderiam estar relacionadas à fisionomia dos capões. O conhecimento das interações entre polinizadores e plantas em ambientes como os capões podem fornecer dados para o entendimento destas interações em áreas fragmentadas.

A abelha *Apis mellifera* foi visitante principal ou secundário de 34 espécies nos capões. Uma vez que somente parte da comunidade de plantas teve seus polinizadores registrados, este número pode ser ainda maior. A presença desta abelha pode ter efeitos negativos sobre a relação de polinizadores e plantas como a substituição ou a competição com abelhas nativas (Prance 1985, Aizen & Feinsinger 1994, Kearns & Inouye 1997), restringindo assim a disponibilidade de recursos para estas espécies (Paton 1993, Keys et al. 1995). Além disso, quando esta espécie torna-se polinizadora exclusiva de plantas antes polinizadas por abelhas nativas os sistemas de polinização resultantes tornam-se simplificados, podendo se tornar vulneráveis à modificações que venha a ocorrer nestas comunidades (Waser et al. 1996). Entretanto, os dados obtidos não permitem avaliar a eficiência da polinização e o grau de interferência destas abelhas em relação às abelhas nativas que ocorrem na comunidade estudada. Este é importante aspecto a ser investigado em estudos posteriores.

Uma vez que os diferentes vetores de pólen têm habilidades distintas de deslocamento entre manchas de flores, as espécies de plantas que polinizam devem ser afetadas de modo diverso pela fragmentação, conforme sua síndrome de polinização (Murcia 1996). Assim, plantas polinizadas por organismos com boa capacidade de vôo (e.g. abelhas médias e grandes, beija-flores, morcegos e esfingídeos), devem ser menos afetadas pela descontinuidade de habitats (Murcia 1996), uma vez que seus polinizadores se deslocam através de áreas mais amplas. Por outro lado, plantas polinizadas por organismos que forrageiam em áreas menos amplas (e.g. besouros, vespas, borboletas e mariposas), podem ser mais susceptíveis ao isolamento espacial dos indivíduos (Murcia 1996). Assim, a relação entre tamanho dos capões e a frequência de ocorrência bem como a densidade de indivíduos nas diferentes síndromes de polinização são enfoques importantes para estudos mais detalhados neste ambiente. Uma vez que interações polinizador-planta podem ser determinantes na estrutura de comunidades (e.g. Murcia 1996), os resultados destes estudos têm importante aplicação na biologia da conservação.

A baixa riqueza de espécies de beija-flores nos capões deve estar sendo influenciada pelo fato dos capões serem manchas de vegetação pequenas circundadas por campos abertos, e pelo fato de haverem poucas espécies ornitófilas neste ambiente. Dentre as espécies não-ornitófilas, os beija-flores exploraram principalmente espécies melitófilas/entomófilas, o que é conhecido para outras comunidades estudadas (e.g. Feinsinger et al. 1982, Arizmendi & Ornelas 1990, Araujo 1996, Cotton 1998) e deve refletir a abundância de flores desta síndrome de polinização numa dada comunidade (Bawa et al. 1985, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Ramirez 1989, Oliveira 1991, Ormond et al. 1991, Barbosa 1997, Borges 2000). O fato de ser a única espécie de beija-flor residente nos capões e de ser abundante neste ambiente ao longo de todo o ano sugere que *Hylocharis chrysura* seja espécie "core" (cf. Des Granges 1979, Arizmendi & Ornelas 1990) na comunidade estudada, de modo que dependendo da disponibilidade de flores ao longo do ano, novas espécies de beija-flores são adicionadas à comunidade. Nos capões do Miranda-Abobral, *Helicteres guazumaefolia* é recurso importante para os beija-flores, principalmente para *H. chrysura*, uma vez que esta é a única espécie de planta ornitófila que apresenta flores ao longo de todo o ano.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADÂMOLI, J. 1982. O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os Cerrados: discussão sobre o conceito de complexo do Pantanal. In: *Anais do 32º Congresso Nacional da Sociedade Botânica do Brasil*, Teresina, Universidade Federal do Piauí, p 109-119.
- AIZEN, M.A. & FEINSINGER, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- AIZEN, M.A. & FEINSINGER, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- AMARAL, M.E.C. & GOMES, P.R. (1996). Ecologia da polinização e sistema de reprodução de *Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa* (Convolvulaceae), no Pantanal do Abobral, Mato Grosso do Sul. *Anais do 3º Congresso de Ecologia do Brasil*, UNB, Brasília. p.367.
- AMARAL, M.E.C. & GUIMARÃES, E.S. (1996). Ecologia da polinização de *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae), no Pantanal do Miranda-Abobral, Mato Grosso do Sul. *Anais do 3º Congresso de Ecologia do Brasil*, UNB, Brasília. p.362.
- AMARAL, M.E.C.; DA SILVA, J.O.; LEONEL, W.; ÁVILA, E.R.G. & TEIXEIRA, M.C. (1995). Pollination ecology of aquatic macrophytes in the "Pantanal", Mato Grosso do Sul, Brazil - Preliminary report. *Libro de Resúmenes. III Congreso Latinoamericano de Ecología*, Mérida, Venezuela. p. 21-3.
- AMARAL, M.E.C.; DE ÁVILA, E.R.G. & TEIXEIRA, M.C. (1994). Ecologia floral de macrófitas aquáticas no Pantanal da região Miranda/Abobral, Mato Grosso do Sul. *Anais do IX Seminário de Ensino, Pesquisa e Extensão da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul*, UFMS, Campo Grande. p. 237.
- ARAUJO, A.C. 1996. Flores exploradas por beija-flores numa área de planície costeira, litoral norte de São Paulo. Tese de mestrado. Unicamp. 69p.
- ARAUJO, A.C. , FISCHER, E. A. & SAZIMA, M. As bromélias na região do Rio Verde. In: *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (Marques, O.A.V. & Duleba, W., eds.). Holos editora, Ribeirão Preto. In press.
- AUGSPURGER, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): Influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- AUGSPURGER, C.K. 1982. A cue for synchronous flowering. *The ecology of a tropical forest* (Leigh, E.G., Rand, A.S. & Windsor, D.M. eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- AUGSPURGER, C.K. 1985. Flowering synchrony of neotropical plants. *Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden* 10: 235-243.
- ARIZMENDI, M.C. & ORNELAS, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.
- BARBOSA, A.A.A. 1997. Biologia Reprodutiva de uma comunidade de Campo Sujo, Uberlândia – MG. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 180p.
- BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: *Handbook of experimental Pollination Biology* (C.E. Jones & R.J. Little, eds.) pp. 394-410. New York: Van Nostrand, Reinhold.
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 399-422.
- BAWA, K.S., BULLOCK, S.H., PERRY, D.R., COVILLE, R.E. & GRAYUM, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72: 346-356.
- BITTENCOURT, A.L.V. 1992. Projeto Corumbá – Sub-região do Abobral a implantação dos aterros. In: *Reunião Científica da Sociedade de Arqueologia Brasileira*, 6, 1991. Rio de Janeiro, Anais. Rio de Janeiro: CNPq/Universidade Estácio de Sá.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- BORGES, H.B.N. 2000. Biologia reprodutiva e conservação do estrato lenhoso numa comunidade do Cerrado. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 158p.
- BROWN, J.H. & BOWERS, M.A. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *Auk* 102: 251-269.
- BULLOCK, S.H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotropica* 26: 172-179.

- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* (in press).
- CADAVID-GARCIA, E.A. 1984. O clima no Pantanal Mato-Grossense. Corumbá. Embrapa/UEPAE de Corumbá 42p. (Embrapa. UEPAE de Corumbá. Circular Técnica, 14).
- CORLETT, R.T. 1990. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore. *Journal of Tropical Ecology* 6: 55-63.
- COTTON, P.A. 1998. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *IBIS* 140: 639-646.
- CROAT, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama, Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277.
- CUNHA, C.N. 1990. Estudos florísticos e fitofisionômicos das principais formações arbóreas do pantanal de Poconé, MT. Dissertação Universidade Estadual de Campinas.
- CUNHA, C.N. & JUNK, W.J. 1999. Composição florística de capões e cordilheiras: localização das espécies lenhosas quanto ao gradiente de inundação no Pantanal de Poconé, MT – Brasil. *Anais do Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal 2*. Corumbá, MS. Manejo e Conservação. Embrapa Pantanal. 535p.
- DAMASCENO JR., G.A., BEZERRA, M.A.O., BORTOLOTTI, I.M. & POTT, A. 1999. Aspectos florísticos e fitofisionômicos dos capões do Pantanal do Abobral. *Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal - Manejo e Conservação*. CPAP Embrapa & UFMS, Corumbá, MS. 203-214.
- DES GRANGES, J.L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *Living Bird* 17:199-236.
- DUBS, B. 1994. Differentiation of woodland and wet savanna habitats in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. Künast: Betrona Verlag. 103p. il. (The Botany of Mato Grosso, series n.1).
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical plants. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 511p.
- FAEGRI, K. & PILL, L. VAN DER 1979. *The principles of pollination biology*. Second Revised Edition. Pergamon Press, Oxford, England.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In: *Coevolution* (Futuyma, D. & Slatkin, M. eds.). Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts. pp. 282-310.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- FEINSINGER, P.; WOLFE, J.A. & SWARM, L.A. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. *Ecology* 63: 494-506.
- FEINSINGER, P., BUSBY, W.H., MURRAY, K.G., BEACH, J.H., POUNDS, W.Z. & LINHART, Y.B. 1988. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. *American Naturalist* 131: 33-57.
- FISCHER, E.A. 1994. Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, litoral sul de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 80p.
- FISCHER, E.A. 2000. Polinização por morcegos Glossophaginae versus Phyllostominae em floresta de terra firme na Amazônia Central. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 94p.
- FISCHER, E.A., JIMENEZ, F.A. & SAZIMA, M. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 15: 67-72.
- FOSTER, R.B. 1985. Plant seasonality in the forests of Panama. *Monographs in systematic Botany, Missouri Botanical Garden* 10: 255-262.
- FRANKIE, G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In: *Coevolution of Animals and plants* (L.E. Gilbert & P.H. Raven, eds.) pp. 282-310. Austin: University Texas Press.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of ecology* 62: 881-919.

- GENTRY, A.H. 1974. Coevolution patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 728-759.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- GENTRY, A.H. & EMMONS, L. H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19: 216-227.
- GENTRY, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- GOLDENBERG, R. & SHEPHERD, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "Cerrado" vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 211: 13-29.
- GOTTSBERGER, G. 1989. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 167: 165-187.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1983. Dispersal and distribution in the Cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbänd Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7: 315-352.
- GRANTSAU, R. 1988. Os beija-flores do Brasil. Expressão e Cultura. Rio de Janeiro.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry-season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- JANZEN, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology* 54: 687-708.
- JANZEN, D. H. & SCHOENER, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- JULIÃO, G.R. 1999. Comunidade de insetos galhadores em ambiente florestal naturalmente fragmentado, no Pantanal sul mato grossense. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. 55p.
- KATTAN, G.H. & ALVAREZ-LOPEZ, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. In: Forest patches in tropical landscapes (Schellas, J. & Greenberg, R. eds.). Island Press, Washington, DC.
- KEARNS, C.A., INOUE, D.W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bioscience* 47: 297-307.
- KEYS, R.N., BUCHMANN, S.L. & SMITH, S.E. 1995. Pollination effectiveness and pollination efficiency of insects foraging *Prosopis velutina* in South-eastern Arizona. *Journal of Applied Ecology* 32: 519-527.
- KODRIC-BROWN, A.; BROWN, J.H.; BYERS, G.S. & GORI, D.F. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65: 1358-1368.
- KOELMEYER, K.O. 1959. The periodicity of leaf change and flowering in the principal forest communities of Ceylon. Part I. *Ceylon Forester* 4: 157-189.
- KOPTUR, S., HABER, W.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of tropical Ecology* 4: 323-346.
- LACK, D. 1973. The numbers of species of hummingbirds in the West Indies. *Evolution* 27: 326-337.
- LOPES, V. A. 2000. Comunidades de Scarabaeidae *strictu sensu* (Coleoptera) em quatro tipos de vegetação nativa do Pantanal sul mato grossense. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. 25p.
- LINHART, Y.B., FEINSINGER, P., BEACH J.H., BUSBY, W.H., MURRAY, K.G., POUNDS, W.Z., KINSMAN, S., GUINDON, C.A. & KOOIMAN, M. 1987. Disturbance and predictability of flowering patterns in bird-pollinated cloud forest plants. *Ecology* 68: 1696-1710.
- LOVEJOY, T.E., BIERREGAARD JR., R.O., RYLANDS, A.B., MALCOLM, J.R., QUINTELA, C.E., HARPER, L.H., BROWN JR., K.S., POWELL, A.H., POWELL, G.V.N., SCHUBART, H.O.R. & HAYS, M.B. 1984. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments In: *Conservation Biology – the science of scarcity and diversity* (Soulé, M.E. ed.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 584p.
- MEDWAY, L. 1972. Phenology of tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of Linnean Society* 4: 117-146.

- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savannah and the semideciduous forest of the Venezuelan llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- MOONEY, H.A., MEDINA, E. & BULLOCK, S.H. 1993. *Neotropical deciduous forests*. Academic Press, New York.
- MORELLATO, L.P.C. 1995. As flores e seus polinizadores – A polinização das flores. pp 42-45. In: *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana – Reserva de Santa Genebra*. (Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. orgs.). Editora da Unicamp. Campinas.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi, pp. 98-110. In: *História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (Morellato, L.P.C. org.). Editora da Unicamp – Fapesp, Campinas.
- MORELLATO, L.P.C. & SAZIMA, M. 1992. Modos de polinização em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP). In: *Resumos Seminário Mata de Santa Genebra – Conservação e pesquisa em uma reserva florestal urbana em Campinas*. Campinas. Pp. 13.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation, *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- MURCIA, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: *Forest patches in tropical landscapes* (Schellas, J. & Greenberg, R. eds). Washington, DC.
- MURPHY, P.G. & LUGO, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-87.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Ng, F.S.P. 1977. Gregarious flowering of dipterocarps at Kepong, 1976. *Malaysian Forester* 40: 126-137.
- Ng, F.S.P. 1981. Vegetative and reproductive phenology of dipterocarps. *Malaysian Forester* 44: 197-221.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.H. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.H. & BAKER, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- OLIVEIRA, P.E. GIBBS, P. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 509-522.
- OLIVEIRA, P.E. & GIBBS, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195: 311-329.
- OLIVEIRA, P.E. & MOREIRA, A.G. 1992. Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 15: 163-174.
- OLIVEIRA, P.E. & SAZIMA, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 172: 35-49.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & MARTINS, F.R. 1991. Comparative study of five cerrado areas in southern Mato Grosso, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 48: 307-332.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1992a. The vegetation of Brazilian "murundus" – the island-effect on the plant community. *Journal of Tropical Ecology* 8: 465-486.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1992b. Floodplain "murundus" of Central Brazil: evidence for the termite-origin hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 8: 1-19.
- ORMOND, W.T., PINHEIRO, M.C.B., LIMA, H.A., CORREIA, M.C.R. & CASTRO, A.C. 1991. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. *Bol. Mus. Nac. N.S. Bot.* 87: 1-24.
- PATON, D.C. 1993. Honeybees in the Australian environment. *Bioscience* 43: 95-103.
- PCBAP 1997. Plano de Conservação da Bacia do Alto Paraguai. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

- PIRATELLI, A.J. 1996. Isolamento reprodutivo de duas espécies de *Hippeastrum* (Amaryllidaceae) através do comportamento de beija-flores. In: *Anais V Congresso Brasileiro de Ornitologia*, UNICAMP, Campinas, pp. 89-90.
- PONCE, V.M. & CUNHA, C.N. 1993. Vegetated earthmounds in tropical savannas of Central Brazil: a synthesis with special reference to the Pantanal do Mato Grosso. *Journal of Biogeography* 20: 219-225.
- POTT, A. & POTT, V.J. 1994. Plantas do Pantanal. Brasília.: Embrapa – SPI. 320p.
- POTT, A. & POTT, V.J. 1999. Flora do Pantanal – Listagem atual de fanerógamas. *Anais do Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal 2*. Corumbá, MS. Manejo e Conservação. Embrapa Pantanal. 535p.
- PRADO, D.E.; GIBBS, P.E.; POTT, A.; POTT, V.J. 1992. The Chaco-pantanal transition in Southern Mato Grosso, Brazil. In: *Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. eds. Nature and dynamics of forest savanna boundaries*. London: Chapman & Hall. P. 451-470.
- PRANCE, G.T. 1985. The pollination of Amazonian plants. In: *Amazonia* (Prance, G.T. & Lovejoy, T.E., eds.). Pergamon Press, Oxford, pp. 166-189.
- PRANCE, G.T. & SCHALLER, G.B. 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Brittonia* 34: 228-251.
- PROENÇA, C.E.B. & GIBBS, P. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytologist* 126: 343-354.
- PUTZ, F.E. 1979. Aseasonality in Malaysia tree phenology. *Malaysian Forester* 42: 1-24.
- RADAMBRASIL, 1982. Levantamento de recursos naturais. MME-DNPM, RJ.
- RAMIREZ, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guyana Venezolana. *Biotropica* 21: 319-330.
- RATTER, J.A. POTT, A. POTT, V.J.; CUNHA, N.C. & HARIDASAN, M. 1988. Observations on woody vegetation types in the Pantanal and around Corumbá. *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh* 45(3): 503-525.
- REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63: 294-299.
- REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- RICHARDS, A.J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin, London. 529p.
- SALA, O.E., BIONDINI, M.E. & LAUENROTH, W.K. 1988. Bias in estimates primary production: analytical solution. *Ecological Modelling* 44: 43-55.
- SARAIVA, L.C., CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1988. Biología da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl. E *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styracaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 11: 71-80.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1988. *Helicteres ovata* (Sterculiaceae), pollinated by bats in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 101: 269-271.
- SAZIMA, I.; BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 136: 195-206.
- SAZIMA, I.; BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109: 81-176.
- SAZIMA, I.; BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1999. Bat-pollinated flowers assemblages and bat visitors at two atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.
- SCARIOT, A.O. & LLERAS, E. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in central Brazil. *Biotropica* 23: 12-22.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1989. Pollination and evolution in Palms. *Phyton* 30: 213-233.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 48: 651-663.
- SILVA, M.P., MAURO, R., MOURÃO, G. & COUTINHO, M. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 143-152.
- SIMS, P.L. & SINGH, J.S. 1978. The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology* 66: 573-597.

- SNOW, B.K. & SNOW, D.W. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *Journal of Animal Ecology* 41: 471-485.
- SNOW, D.W. & SNOW, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zool.)* 38: 105-139.
- SNOW, D.W. & TEIXEIRA, D.L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *El Hornero* 12: 286-296.
- SNOW, D.W. & SNOW, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *Journal für Ornithology* 123: 446-450.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- STILES, F.G. 1985. Seasonal pattern and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. In: *Neotropical Ornithology*. (P.A. Buckley; M.S. Morton; R.S. Ridgley & F.G. Buckley, eds.) Washington, DC. 757-787.
- STOUFFER, P.C. & BIERREGAARD, R.O. JR. 1995. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 9: 1085-1094.
- WASER, N.M., CHITKA, L., PRICE, M.V., WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WHITEHEAD, D.R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- WOLF, L.L.; STILES, F.G. & HAINSWORTH, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32: 349-379.
- YABE, R.S. 2000. Deslocamento de aves entre capões no Pantanal sul mato grossense. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. 106p.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE