UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. B.

POLINIZAÇÃO POR BEIJA-FLORES EM REMANESCENTE DA MATA ATLÂNTICA PERNAMBUCANA, NORDESTE DO BRASIL

Autor: Ariadna Valentina de Freitas e Lopes
Orientadora: Dra. Marlies Sazima
Co-Orientadora: Dra. Isabel Cristina Machado

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Ariadna Valentina de Freitas e Lopes
e aprovada pela Comissão Julgadora.
Marlies Sazima

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas na área de Biologia Vegetal.

CAMPINAS
2002

UNICAMP

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNIDADE BC
Nº CHAMADA T/UNICAMP
L881p
V
TOMBO BC/ 48676
PROC. 16-837/02
C
PREÇO R$ 11,00
DATA 30/04/02
Nº CPD

CM00166903-4

B ID 238394

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

L881p

Lopes, Ariadna Valentina de Freitas e
Polinização por beija-flores em remanescente da Mata Atlântica Pernambucana, Nordeste do Brasil/Ariadna Valentina de Freitas e Lopes. --
Campinas, S.P:[s.n.], 2002.

Orientadora: Marlies Sazima
Co-Orientadora: Isabel Cristina Machado
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

1. Polinização. 2. Beija-flor. 3. Mata Atlântica. 4. Nordeste. I. Sazima, Marlies. II. Machado, Isabel Cristina. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Campinas, 24 de janeiro de 2002.

BANCA EXAMINADORA:

1. Profa. Dra. Marlies Sazima (Orientadora) _____

2. Profa. Dra. Silvana Buzato _____

3. Prof. Dr. Ivan Sazima _____

4. Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira _____

5. Prof. Dr. Erich Arnold Fischer _____

6. Prof. Dr. Volker Bittrich _____

7. Profa. Dra. Maria do Carmo Amaral _____

IB/UNICAMP

Aos meus pais, Agamemnon e Deuzinda, que cedo me "fizeram sentir", através das palavras do poeta Carlos Drumond de Andrade, que "tenho apenas duas mãos, mas o sentimento do mundo", e às minhas irmãs Adriana, Andiara e Andaira, pelo belo exercício da vida.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos os que acompanharam, ajudaram e torceram pela conclusão deste trabalho... e como há gente que merece agradecimento...

À Profa. Dra. Marlies Sazima pela imensa confiança, incentivo, carinho, e, sobretudo, pelo seu apoio e compreensão, sem os quais eu teria até iniciado o curso, mas jamais o teria concluído!

À Profa. Dra. Isabel Cristina Machado, minha Amiga-Irmã, Parceira e Co-orientadora, dona dos maiores incentivos e de uma fórmula especial para final feliz, por toda minha vida acadêmica.

Ao Prof. Dr. Stefan Vogel, pela oportunidade de "ver" de perto sua espetacular sabedoria e pela orientação carinhosa, além do imenso apoio quando da realização do "Sandwich" no Instituto de Botânica da Universidade de Viena.

À Universidade Federal de Pernambuco, através do Mag. Reitor Prof. Dr. Mozart Neves, do Pró-Reitor de Pesquisa e Pós-Graduação Prof. Dr. Paulo Cunha, das Diretora e Vice-Diretora do Centro de Ciências Biologicas, Profas. Dras. Ana Cabral e Leonor Costa Maia e dos colegas do Departamento de Botânica, por terem me dado a oportunidade de crescer profissionalmente.

Ao Prof. Dr. Ivan Sazima por ter me incentivado a estudar as plantas e beija-flores, pelas grandiosas discussões, fundamentais ao desenvolvimento do projeto de tese, pela identificação dos beija-flores, além da confiança gratuita, que não existe melhor.

Aos Profs. Drs. Volker Bittrich e Maria do Carmo Amaral por todo o apoio antes mesmo de ter iniciado o curso e pelas valiosas discussões, presentes até hoje.

À Profa. Dra. Silvana Buzato, pelos incentivos na escolha do tema e na realização do Sandwich em Viena, além da ajuda na aquisição de bibliografias.

Aos Profs. Drs. Michael Hesse e Anton Weber, respectivamente Diretor e Chefe do Departamento de Morfologia do Instituto de Botânica da Universidade de Viena, por terem me recebido gentilmente e me concedido um disputado "local de trabalho" ("Arbeitsplatz") no Departamento de Morfologia, oferecendo ainda todas as condições para que os meus estudos no exterior obtivessem êxito.

Aos Profs. Drs. Ivan Sazima, Paulo Eugênio Oliveira e Erich Fischer pelas valiosas sugestões quando da realização da pré-banca.

Aos Profs Drs. João Semir, Wesley Rodrigues, Ângela Martins, Ana Tozzi, e George Shepherd pelas ajudas, discussões e apoio durante o curso.

Ao Prof. Marco Antônio Araújo de Andrade, Pró-Reitor dos Campi Avançados da Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao Sr. Paulo Martins, Zootecnista e Administrador da Estação Ecológica do Tapacurá, por terem permitido a execução do projeto de tese em área sob suas responsabilidades.

A Edinaldo Mendes da Silva, funcionário da Estação Ecológica do Tapacurá, por todo o apoio e ajuda durante o trabalho de campo, pelas incontáveis horas a espera de beija-flores e pelas caminhadas, sem o auxílio do qual toda a parte de campo teria sido mais difícil.

Aos colegas das Pós-Graduações em Biologia Vegetal e Ecologia da Unicamp, em especial a Ary Gomes (e Paola), Alessandra Penha, Alexandre Ulmann, Alan Sciamarelli, Andrea Spina, Ângela Sartori (e Pi), Cecília P. A. Costa, Cláudia Silva, Cláudio Müller, Dionete Santin, Eduardo Borba, Fábio Vitta, Francisca Araújo, Ingrid Koch (e Zé Oswaldo), Ivonne Gajardo, Karin dos Santos, Leandro Freitas, Luciana Passos, Nelson Silva, Renato Goldenberg, Riviane Rodrigues, Rodrigo Pereira, Simone di Pádua, Veridiana Vizoni e Vidal Manzano pela convivência agradável, alegria do dia-a-dia, companhia e apoio.

Aos colegas da UFPE (Pós em Biologia Vegetal, Biologia Animal, Laboratório de Biologia Floral e da Reprodução e Graduação em Ciências Biológicas): Cleci Neves, Emerson Rocha de Lucena, Evelise Locatelli, Felipe Pimentel, George Baracho, José Alves de Siqueira-Filho, Leonardo César Melo, Leonardo Félix, Leonardo Pierrot, Luciana Teixeira, Mary Janice Santos e Raquel Carvalho, pelo companheirismo e pela ajuda, de quase todos, no trabalho de campo.

Aos meus colegas do Departamento de Botânica da UFPE, em especial aos Profs. Drs. Kátia Pôrto e Marcelo Tabarelli, pelas ajudas, incentivos e torcida.

À Francisca Araújo (Tchesca), Ary Gomes da Silva e Paola Rocha Gonçalves, três anjos da guarda, por todo o apoio durante minha estada em Campinas e pela amizade grandiosa que surgiu com a convivência.

Aos colegas Alemães, Vienenses e Brasileiros, Werner Huber, Irene Müllbauer, Anton Weissendofer (Pez), Roland Eberwein, Susanne Sontag (Susi), Ralf Buchner, Michaela Manhart (Michi), Cristof Weber, Thomas Baugmather, Markus Schmidt, Doris Engelmeier, Veronika Mayer, Elke e Igor Lintz-Maués, pelas ajudas e carinho com que me receberam em Viena, tornando os meus dias ainda mais alegres.

À Andréa Pedrosa, uma das grandes "aquisições" durante o meu doutorado, por todo o apoio e carinho durante o estágio no exterior.

À Inara Leal e Marcelo Tabarelli pelas ajudas com os testes estatísticos.

A Frau Vogel, pelos inúmeros fins de semana, repletos de novidades e cultura na Áustria, dos quais sinto tanta saudade.

A Yara Bressan, Bióloga do Departamento de Botânica da Unicamp, Josênia Lima, Secretária da Pós em Biologia Vegetal da Unicamp, Giovanna Guterres, Secretária da Pós em Biologia Vegetal da UFPE, e Tereza Milha, Secretária do Departamento de Botânica, pela constante alegria e simpatia, além das inúmeras ajudas.

A Ramiro Augusto de Miranda Sobrinho e Francinete Alves responsáveis pelo setor de bolsas da Pró-Reitoria de Pesquisa da UFPE, pelo cuidado para que minha bolsa fosse creditada mês a mês.

Aos Taxonomistas Drs. João Semir, Jorge Tamashiro, Leonardo Felix, Marccus Alves, Gardene Sousa, Paul Maas, Walter Till, Sheila Profice, Karla Norie Arns, Julie Dutilh, Lúcia Lohmann e João Luiz Moreira, pela identificação das espécies vegetais.

Aos meus cunhados Ado e Max pela admiração, que engrandece qualquer ser.

Aos meus sobrinhos, Lucas, Amanda, Luiza e Lui, pela imensa esperança que reflete dos seus sorrisinhos.

E, finalmente, ao povo brasileiro que, através da Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-CAPES (Programa Institucional de Capacitação Docente e Técnica - PICDT e Programa de Doutorado no País com Estágio no Exterior - PDEE) e da Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco-FACEPE (Apoio a Projeto de Pesquisa - APQ), financiou este trabalho.

ÍNDICE

Página

RESUMO..... viii

ABSTRACT..... xi

1. INTRODUÇÃO GERAL..... 1

2. CAPÍTULOS (ARTIGOS) 10

2.1. A guilda de plantas ornitófilas em remanescente de Mata Atlântica semidecidual, Pernambuco, Nordeste do Brasil..... 11

2.2. Bromeliaceae ornitófilas em um fragmento de floresta tropical semidecidual, NE do Brasil: polinização e fenologia..... 68

2.3. Nectários substitutivos em *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae): néctar nupcial em um gênero com disco nectarífero não funcional..... 105

3. CONCLUSÃO GERAL..... 122

RESUMO

A polinização por beija-flores é encontrada em grande número de famílias vegetais sendo este o maior grupo de polinizadores vertebrados de plantas neotropicais. Estudos sobre guildas de polinização são um eficiente meio de se entender a dinâmica de processos ecológicos em ecossistemas naturais. Foi estudada a guilda de plantas ornitófilas em um remanescente da Mata Atlântica Pernambucana, Nordeste do Brasil, no período de maio/1997 a janeiro/1999 e de agosto a dezembro/1999. Foram registradas 27 espécies ornitófilas, tendo sido incluídas no estudo mais duas cujos atributos florais foram compatíveis com outras síndromes de polinização, tendo os beija-flores atuado como polinizadores efetivos e frequentes. Dentre as 29 espécies estudadas, 15 são dicotiledôneas, distribuídas em 11 famílias, e 14 monocotiledôneas, pertencentes a seis famílias, totalizando 17 famílias e 25 gêneros. Bromeliaceae foi a família com maior riqueza de espécies polinizadas por beija-flores constituindo 27,6% do total de espécies da guilda. A maioria das espécies (64,3%) constituiu-se de epífitas, epífitas facultativas ou lianas, seguidas pelas terrestres de hábito herbáceo (17,9%), arbustivo (14,3%) e arbóreo (3,5%). Também a maioria delas apresentou flores vermelhas, vermelho-alaranjadas ou cor-de-rosa (55,2%), do tipo tubo (79,3%), com corolas cujo comprimento médio do tubo foi 31,4 mm. A concentração de açúcares no néctar variou de 10,2 a 46,8% e o volume de 2,5 a 97,4µl. A grande maioria das espécies (91,7%) estava em floração no período de chuvas, havendo, entretanto, durante todo o ano espécies floridas. Foram registradas oito espécies de beija-flores visitantes às flores da comunidade estudada, das quais três foram residentes, sendo as demais transitórias. *Glaucis hirsuta* (Phaethornithinae), devido ao seu comportamento de visita foi considerada como a espécie dominante da comunidade. Comparações com outros estudos com enfoque semelhante permitiram concluir que a

estrutura da guilda de plantas ornitófilas estudada foi semelhante a outros estudos realizados em mata atlântica no Sudeste do Brasil, corroborando a riqueza de plantas ornitófilas apontada para este ecossistema. Dentro deste estudo geral da guilda de polinização de espécies ornitófilas, foi feita uma investigação detalhada das espécies de Bromeliaceae e um estudo de caso com uma espécie de Bignoniaceae (*Lundia cordata*). O estudo com Bromeliaceae enfocou a polinização e a fenologia reprodutiva das oito espécies ornitófilas registradas para a comunidade (*Aechmea fulgens, A. muricata, A. tomentosa, Billbergia morelii, Bromelia plumieri, Portea leptantha Tillandsia gardneri* e *T. stricta*). As espécies florescem seqüencialmente, havendo ao longo de todo o ano espécies em floração. O comprimento médio do tubo da corola das espécies estudadas foi 31,5 mm. A concentração média de açúcares no néctar foi 29,9%, sendo o volúme médio 29,4 µl. Verificou-se correlação positiva entre o comprimento da corola e o volume e a concentração média de açúcares no néctar. Cinco espécies de beija-flores visitaram as flores das Bromeliaceae ao longo do ano (*Amazilia fimbriata, Eupetomena macroura, Glaucis hirsuta, Phaethornis pretrei* e *P. ruber*). *Glaucis hirsuta* visitou as espécies com flores mais longas e com néctar mais concentrado. *Phaethornis ruber* visitou todas as oito espécies, atuando como pilhador em *Billbergia morelii*, enquanto que *P. pretrei* foi visto apenas duas vezes visitando flores de *Bromelia plumieri. Amazilia fimbriata* e *Eupetomena macroura* visitaram, respectivamente, flores de três e uma espécie, sempre sobrepondo-se no uso de néctar com outras espécies de beija-flores. A família Bromeliaceae foi considerada como uma das principais fontes de néctar para os beija-flores da comunidade. O último estudo abordou a ocorrência de nectários nas flores de *Lundia cordata* (Bignoniaceae), além de aspectos da biologia floral e fenologia desta espécie. Descrevemos pela primeira vez, para o gênero *Lundia*, nectários situados no tubo da

corola. Este gênero é apontado como tendo principalmente flores de engano. As flores de *L. cordata* são tubulosas, resupinadas e protândricas, durando dois dias. Há um disco nectarífero vestigial, não funcional, sendo o néctar secretado por tricomas glandulares distribuídos na superfície interna da corola. O néctar é armazenado na base da corola, ilustrando um caso de apresentação secundária. Os tricomas nectaríferos são multicelulares e uniseriados. Três espécies de beija-flores atuaram como polinizadores (*Amazilia fimbriata*, *Eupetomena macroura* e *Phaethornis pretrei*), enquanto que *P. ruber*, *Xylocopa* sp. e algumas espécies de vespas e mariposas somente pilharam as flores de *L. cordata.*

ABSTRACT

Hummingbirds are the major vertebrate pollinators of Neotropical plants, pollination by hummingbird being found in many botanical families. Studies on pollination guilds constitutes an efficient way to understand ecological processes in natural ecosystems. During the period of May/1997 and January/1999 and August to Dezember/1999 we studied the ornithophilous guild of an Atlantic forest remnant in Pernambuco state, northeastern Brazil. Twenty seven ornithophilous plants were registered, but we included also two species that despite not being ornithophilous were efficiently pollinated by hummingbirds. Among these 29 species, 15 are Dicotyledons (11 families) and 14 are Monocotyledons (6 families), totalling 17 families and 25 genera. Bromeliaceae was the richest family with 27,6% of the guild species. Most of the species (64,3%) are epiphytes, facultative epiphytes or vines, followed by herbs (17,9%), shrubs (14,3%) and trees (3,5%). The majority showed red, red-orange or pink flowers (55,2%), with tube corollas (79,3%), measuring 31,4 mm length on average. Sugar concentration in the nectar ranged from 10,2 to 46,8% and the mean nectar volume varied from 2,5 to 97,4%. Although during the whole year one can find ornithophilous species flowering, most of them (91,7%) blooms during the rainy season. Eight species of hummingbird were registered in the community. Three of them were found to be residents, the remain were temporary. Due to the visiting behaviour, *Glaucis hirsuta* (Phaethornithinae) was considered as the dominant species. Comparisons with other studies on the same subject in southeastern Brazil Atlantic forest revealed similar richness of ornithophilous species. During the guild study two other studies were developed: one with the Bromeliaceae and a case history with *Lundia cordata*

(Bignoniaceae). The first was based on the pollination and reproductive phenology of 8 ornithophilous species of Bromeliaceae (*Aechmea fulgens, A. muricata, A. tomentosa, Billbergia morelii, Bromelia plumieri, Portea leptantha Tillandsia gardneri* e *T. stricta*). The species flowered sequentially. The mean corolla tube length was 31,5 mm. Sugar concentration in the nectar was, on average, 29,9%, and the mean nectar volume was 29,4 µl. Positive correlations between corolla length and nectar volume and concentration were detected. Five hummingbird species acted as pollinators of the Bromeliaceae (*Amazilia fimbriata, Eupetomena macroura, Glaucis hirsuta, Phaethornis pretrei* e *P. ruber*). *Glaucis hirsuta* visited the species with the longest tubes and highest nectar concentration. *Phaethornis ruber* visited all species, acting as nectar thieves in *Billbergia morelli*, while *P. pretrei* was seen just twice, visiting flowers of only one species, *Bromelia plumieri. Amazilia fimbriata* and *Eupetomena macroura* visited, respectively, three and one species, always overlapping in the use of nectar with other hummingbird species. Bromeliaceae was considered one of the main sources of nectar to the hummingbirds of the community. The third study reports for the first time corolla-borne nectaries in a species of the neotropical genus *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae). The floral biology, pollination ecology and flowering phenology of *Lundia cordata* were investigated. This species is a typically ornithophilous liana, with reddish, tubular, and scentless flowers. The flowers are resupinate, protandrous and last for two days. There is a vestigial non-functional perigynous disk and the nectar is secreted by glandular trichomes distributed along the internal surface of the corolla. The nectar is stored at the base of the corolla tube, thus showing secondary nectar presentation. The nectariferous trichomes are multi-cellular, uniseriate, with a basal cell (foot) rooting in the epidermis, one neck cell, and a glandular head with 13 cells on average (9-17). Three species of hummingbirds (*Amazilia*

fimbriata, *Eupetomena macroura* and *Phaethornis pretrei*) served as pollinators. *Phaethornis ruber*, *Xylocopa* bees, wasps and diurnal moths were considered nectar thieves.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O interesse por estudos em biologia floral tem crescido muito nos últimos anos, revelando a história da vida das Angiospermas de maneira dinâmica (Gottsberger, 1989). Este crescente interesse deve-se, em boa parte, a mudanças nos enfoques das pesquisas científicas (Mayr, 1982) e à percepção de que os estudos dos sistemas de polinização são necessários para interpretações dos processos evolutivos das espécies vegetais (Faegri & Pijl, 1979; Real, 1983; Endress, 1994; Proctor *et al.* 1996), além de serem de fundamental importância para programas de conservação de ecossistemas naturais (Allen-Wardell *et al.*, 1998; Kearns *et al.*, 1998), bem como para a agricultura (Free, 1970; Real, 1983; Kearns *et al.*, 1998). Apesar disso, existe ainda uma grande carência de estudos, principalmente relacionados com a polinização de espécies tropicais (Bawa, 1990; Bawa & Hadley, 1990; Kearns *et al.*, 1998).

Estudos detalhados acerca dos polinizadores associados a um grupo de plantas são essenciais para o entendimento da estrutura e organização não só de um conjunto determinado de organismos, mas também para o conhecimento do seu papel na manutenção das comunidades vegetais (Bawa, 1990).

A mata atlântica brasileira constitui uma das zonas biogeográficas mais ricas em espécies do planeta, entretanto encontra-se hoje reduzida a menos de 6% da área original, sendo que a maior parte do que resta sofreu e ainda sofre forte ação predatória (Dean, 1996; Viana *et al.*, 1997; Tabarelli, 1998; Ranta *et.al*, 1998; Morellato & Haddad, 2000; Prance *et al.*, 2000; Silva & Tabarelli, 2000). A conservação do trecho da mata atlântica brasileira com flora semidecidual (florestas secas), é ainda mais preocupante, uma vez que este trecho, devido ao terreno plano e propício ao plantio, está sendo

ocupado gradativamente, carecendo urgentemente de estudos básicos, mais até do que a porção litorânea (cf. Janzen, 1988, 1997; Dean, 1996).

No Estado de Pernambuco, um dos mais sofridos em termos de devastação e fragmentação da mata atlântica, devido, principalmente, ao relevo plano (cf. Tabarelli, 1998; Ranta *et al.*, 1998), estes fragmentos são de tal forma isolados que constituem, na verdade, pequenos "arquipélagos de vegetação" circundados por sítios urbanos ou, na maioria das vezes, por vastos plantios, principalmente de cana-de-açúcar (Ranta *et al.*, 1998).

Os efeitos da fragmentação de ecossistemas naturais, têm sido tema de vários estudos, que apontam como conseqüências a redução de habitats, aumento do isolamento, extinção local de espécies, e mudanças ou quebra de processos ecológicos como polinização, dispersão, predação, alterações microclimáticas, levando a desequilíbrios na estrutura de comunidades de plantas e animais (ex. Saunders *et al.*, 1991; Rathcke & Jules, 1993; Aizen & Feinsinger, 1994; Murcia, 1995; Kearns & Inouye, 1997; Ranta *et al.*, 1998; Renner, 1998).

A polinização por beija-flores é encontrada em grande número de famílias vegetais (Proctor *et al.*, 1996), podendo abranger 10 a 15% das espécies de angiospermas de uma determinada área de floresta tropical (Feinsinger, 1983; Kress & Beach, 1994), sendo este o maior grupo de polinizadores vertebrados de plantas neotropicais (Bawa, 1990), constituído por ca. 320 espécies, sendo registradas ca. 80 espécies no Brasil (Sick, 1997).

Entre os estudos que enfocam as interações entre plantas e beija-flores de uma dada comunidade podem ser citados os de Stiles (1975), Feinsinger (1976), DesGranges (1978), Snow & Snow (1972, 1980), Kodric-Brown *et al.* (1984), Neil (1987) e Arizmendi & Ornelas (1990), todos na América Central e nos Andes.

Estudos abordando polinização por beija-flores em comunidades vegetais no Brasil tiveram início com Snow & Teixeira (1982) e Snow & Snow (1986), tendo sido tema de recentes investigações feitas por Fischer (1994), Sazima *et al.* (1995, 1996), Araújo (1996) e Buzato *et al.* (2000). Pioneiros no Brasil, estes estudos têm demonstrado as particularidades das comunidades vegetais no sudeste do país e chamado a atenção para a necessidade de se conhecer estes processos em outros ecossistemas e regiões brasileiras, de forma a permitir o estabelecimento de comparações com outras áreas não só no Brasil, mas neotropicais em geral (v. também Sazima *et al.*, 1999).

Para o nordeste do Brasil, estudos acerca de polinização por beija-flores em contexto de comunidade, são inexistentes (Machado & Lopes, 2001). Até mesmo os estudos de caso abordando espécies ornitófilas são raros (v. Machado & Lopes 1998, 2001 p. revisão), podendo ser citados os de Machado & Sazima (1995), Siqueira (1997), Locatelli & Machado (1999), Machado & Lopes (2000), Neves (2000), Quirino & Machado (2001) e Siqueira & Machado (2001).

Tendo em vista a grande diversidade de tipos vegetacionais que ocorrem no Brasil, ameaçada, entretanto, pela fragmentação decorrente de crescentes devastações, como é o caso da mata atlântica brasileira, estudos abordando comunidades animais e vegetais são extremamente importantes. Estes estudos permitem o conhecimento das interações mutualísticas existentes nas comunidades, as quais são responsáveis pelo sucesso adaptativo das espécies, populações e manutenção das próprias comunidades (cf. Corbet, 1997; Kearns & Inouye, 1997; Kearns *et al.*, 1998).

Levando-se em consideração os fatos expostos acima, o presente trabalho teve como objetivo estudar a guilda de plantas ornitófilas em um fragmento de mata atlântica no nordeste do Brasil (com flora semidecidual), fornecendo informações acerca da florística da área, fenologia de floração e biologia da polinização das espécies, bem como

sobre o comportamento e a fenologia dos beija-flores desta comunidade. São apresentados também estudos de caso com as espécies ornitófilas de Bromeliaceae e com uma espécie de Bignoniaceae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C. Eugene, Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S. & Nabhan, P. N. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conserv. Biol.* 12: 8-17.

Aizen, M. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.

Araújo, A. C. 1996. *Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo.* Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 69 p.

Arizmendi, M. del C. & Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180.

Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in a tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422.

Bawa, K. S. & Hadley, M. 1990. *Reproductive ecology of tropical forest plants.* Parthenon, Carnforth.

Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.

Dean, W. 1996. *A ferro e fogo - A história e a devastação da Mata Atlântica Brasileira.* Companhia das Letras, São Paulo.

Des Granges, J.-L. 1978. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *Living bird* 17: 199-236.

Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.

Faegri, K. & Pijl, L. van der. 1979. *The principles of pollination ecology.* Pergamon Press, London.

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and Pollination. In: Futuyma, D. J. & Slatkin, M., eds. *Coevolution.* Sinauer Associates, Massachusetts. p. 282-310.

Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46: 257-291.

Free, J. B. 1970. *Insect pollination of crops.* Academic Press, London.

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, São Paulo. 83p.

Gottsberger, G. 1989. Floral Ecology. Report on the years 1985 (84) to 1988. *Progr. Bot.* 50: 352-379.

Janzen, D. H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 105-116.

Janzen, D. H. 1997. Florestas tropicais secas. In: Wilson, E. O., org. *Biodiversidade.* Editora Nova Fronteira, São Paulo. p. 166-176.

Kearns, C. A. & Inouye, D. W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47:297-307.

Kearns, C., Inouye, D. W. & Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.

Kodric-Brown, A.; Brown, J.; Byers, G.S. & Gori, D.F. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65: 1358-1368.

Kress, W. J. & Beach, J. H. 1994. Flowering plant reproductive systems. In: McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenheide, H. A. & Hartshorn, G. S., eds. *La Selva – Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest.* The University of Chicago Press, London. p. 161-182.

Locatelli, E. & Machado, I. C. S. 1999. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora. Bradleya* 17: 75-85.

Machado, I. C. & Lopes, A. V. 1998 A polinização biótica e seus mecanismos na Reserva Ecológica de Dois Irmãos. In: Machado, I. C., Lopes, A. V. e Pôrto, K. C., orgs. *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil).* Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente do Estado de Pernambuco e Editora Universitária-UFPE, Recife. p. 166-187.

Machado, I. C. & Lopes, A. V. 2000. *Souroubea guianensis* Aubl.: quest for its legitimate pollinator and the first record of tapetal oil in the Marcgraviaceae. *Ann. Bot.* 85: 705-711.

Machado. I. C. & Lopes, A. V. 2001. A Polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão do estado atual do conhecimento In: Tabarelli, M. & Silva, J. M. C., orgs. *Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco.* Secretaria de Ciência Tecnologia e Meio-Ambiente, Fundação Joaquim Nabuco e Editora Massangana, Recife, p. 583-596.

Machado, I. C. S. & Sazima, M. 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. *Revta. brasil. bot.* 18: 27-33.

Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought.* Harvard University Press, Cambridge.

Morellato, L. P. C. & Haddad, C. F. B. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. Biotropica 32: 786-792.

Murcia, C. 1995. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schelhas, J. & Greenberg, R., eds. *Forest patches in tropical landscapes.* Island Press, London. p. 19-36.

Neil, D.A. 1987. Trapliners in the trees: Hummingbird pollination of *Erythrina* Sect. *Erythrina* (Leguminosae-Papilionoideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 27-41.

Neves, C. B. 2000. *Polinização por beija-flores e partilha de polinizadores em duas espécies simpátricas de Heliconia (Heliconiaceae).* Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Prance, G. T., Beentje, H., Dransfield, J. & Johns, R. 2000. The tropical flora remains undercollected. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 67-71.

Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The natural history of pollination.* Harper Collins Publishers, London.

Quirino, Z. G. M. & Machado, I. C. 2001. Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). *Revta. brasil. Bot.* 24: 181-193.

Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Joensuu, E. & Siitonen, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biod. Cons.* 7: 385-403.

Rathcke, B. J. & Jules, E. S. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Cur. Sci.* 65: 273-277.

Real, L. 1983. *Pollination Biology*. Academic Press, Florida.

Renner, S. S. 1998. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. In: Newbery, D. M.; Prins, H. H. T. & Brown, N. D., eds. *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science, Oxford. pp. 339-360.

Roubik, D. W. 2000. Pollination system stability in tropical America. *Cons. Biol.* 14: 1235-1236.

Saunders, D. A.; Hobbs, R. J. & Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Cons. Biol.* 5: 18-32.

Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The Saw-Billed Hermit *Rhamphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *J. Ornith.* 136: 195-206.

Sazima, I.; Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Bot. Acta* 109: 149-160.

Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Ann. Bot.* 83: 705-712.

Sick, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Editora Nova Fronteira, São Paulo.

Silva, J. M. C. da & Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.

Siqueira, J.A. 1997. Algumas considerações ecológicas e distribuição de *Canistrum aurantiacum*. *Bromélia* 4: 22-26.

Siqueira J. A. & Machado, I. C. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 15: 279-293.

Snow, B. & Snow, D. W. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a trinidad valley. *J. Anim. Ecol.* 41: 471-485.

Snow, B. K. & Snow, D. W. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in Andes of Colombia. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 38: 105-139.

Snow, D. W. & Snow, B. K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* 12: 286-296.

Snow, D. W. & Teixeira, D. L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *J. Ornith.* 123: 446-450.

Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.

Tabarelli, M. 1998. Dois Irmãos: O desafio da conservação biológica em um fragmento de floresta tropical. In: Machado, I. C., Lopes, A. V. e Pôrto, K. C., orgs. *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil).* Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente do Estado de Pernambuco e Editora Universitária-UFPE, Recife. p. 311-323.

Viana, V. M., Tabanez, A. A. J. & Batista, J. L. F. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the brazilian Atlantic moist forest. In: Laurance, W. F. & Bierregaard, R. O, Jr., eds. *Tropical Forest Remnants - Ecology, management, and conservation of fragmented communities.* The University of Chicago Press, Chicago. p. 351-365.

2. CAPÍTULOS

2.1.

A guilda de plantas ornitófilas em remanescente de mata atlântica semidecidual, Pernambuco, Nordeste do Brasil*

ARIADNA VALENTINA LOPES[1, 2] E ISABEL CRISTINA MACHADO[1]

[1]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife-PE, Brasil, 50372-970.

Título curto: Polinização por beija-flores em Mata Atlântica

Palavras-chave: Polinização, beija-flores, ornitofilia, néctar, guilda, fenologia, mata atlântica, Nordeste do Brasil.

*Parte da Tese de Doutorado apresentada pela primeira autora ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas, SP, Brasil.

[2]Autor para correspondência; Fax: +55 81 3271-8348; e-mail: avflopes@npd.ufpe.br

(Manuscrito a ser submetido para o periódico Annals of Botany)

RESUMO

A polinização por beija-flores é encontrada em grande número de famílias vegetais sendo este o maior grupo de polinizadores vertebrados de plantas neotropicais. Estudos sobre guildas de polinização são um eficiente meio de se entender a dinâmica de processos ecológicos em ecossistemas naturais. Foi estudada a guilda de plantas ornitófilas em um remanescente da Mata Atlântica Pernambucana, Nordeste do Brasil, no período de maio/1997 a janeiro/1999 e de agosto a dezembro/1999. Foram registradas 27 espécies ornitófilas, tendo sido incluídas no estudo mais duas cujos atributos florais foram compatíveis com outras síndromes de polinização, tendo os beija-flores atuado como polinizadores efetivos e frequentes. Dentre as 29 espécies estudadas, 15 são dicotiledôneas, distribuídas em 11 famílias, e 14 monocotiledôneas, pertencentes a seis famílias, totalizando 17 famílias e 25 gêneros. Bromeliaceae foi a família com maior riqueza de espécies polinizadas por beija-flores constituindo 27,6% do total de espécies da guilda. A maioria das espécies (64,3%) constituiu-se de epífitas, epífitas facultativas ou lianas, seguidas pelas terrestres de hábito herbáceo (17,9%), arbustivo (14,3%) ou arbóreo (3,5%). Também a maioria delas apresentou flores vermelhas, vermelho-alaranjadas ou cor-de-rosa (55,2%), do tipo tubo (79,3%), com corolas cujo comprimento médio do tubo foi 31,4mm. A concentração de açúcares no néctar variou de 10,2 a 46,8% e o volume de 2,5 a 97,4µl. A grande maioria das espécies (91,7%) estava em floração no período de chuvas, havendo, entretanto, durante todo o ano espécies floridas. Foram registradas oito espécies de beija-flores visitantes às flores da comunidade estudada, das quais três foram residentes, sendo as demais temporárias. *Glaucis hirsuta*, devido ao seu comportamento de visita foi considerada como a espécie dominante da comunidade.

Comparações com outros estudos com enfoque semelhante permitiram concluir que a estrutura da guilda de plantas ornitófilas estudada foi semelhante a outros estudos realizados em mata atlântica no sudeste do Brasil, corroborando a riqueza de plantas ornitófilas apontada para este ecossistema.

INTRODUÇÃO

Estudos detalhados acerca dos polinizadores associados a um grupo de plantas são essenciais para o entendimento da estrutura e organização não só de um conjunto determinado de organismos, mas também para o conhecimento do seu papel na manutenção das comunidades vegetais (Bawa, 1990; Corbet, 1997). Além disso, estes estudos são importantes para apoiar programas de manejo e conservação da biodiversidade de áreas fragmentadas (Bawa, 1990; Allen-Wardell *et al.*, 1998; Proctor *et al.*, 1996). Estudos acerca dos efeitos da fragmentação de ecossistemas naturais apontam como conseqüências a redução de habitats, aumento do isolamento, extinção local de espécies, e mudanças ou quebra de processos ecológicos como polinização, dispersão, predação, alterações microclimáticas, levando a desequilíbrios na estrutura de comunidades de plantas e animais (Saunders *et al.*, 1991; Rathcke e Jules, 1993; Aizen e Feinsinger, 1994; Murcia, 1995; Kearns e Inouye, 1997; Ranta *et al.*, 1998; Renner, 1998, e referências citadas por estes autores).

Investigações sobre guildas de polinização, as quais são caracterizadas como um conjunto de espécies não necessariamente relacionadas taxonomicamente, mas que utilizam os mesmos polinizadores (Vogel, 1990; Simberloff e Dayan, 1991), constituem eficiente meio de se entender a dinâmica de processos ecológicos em ecossistemas

naturais (e.g. Brown e Bowers, 1985; Rathcke e Jules, 1993; Kress e Beach, 1994; Renner, 1998), bem como possibilitam analisar os efeitos da fragmentação destes ecossistemas por meio de comparações entre estudos de diferentes fragmentos.

A polinização por beija-flores é encontrada em grande número de famílias vegetais (Proctor *et al.*, 1996), podendo abranger 10 a 15% das espécies de angiospermas de uma determinada área de floresta tropical (Feinsinger, 1983a; Linhart *et al.*, 1987; Kress e Beach, 1994), sendo este o maior grupo de polinizadores vertebrados de plantas neotropicais (Bawa, 1990), constituído por ca. 320 espécies (Sick, 1997). No Brasil são registradas ca. 80 espécies, das quais ca. 30 ocorrem na região nordeste e ca. 20 em Pernambuco (Grantsau, 1989; Farias *et al.*, 1995; Sick, 1997).

Entre os estudos que enfocam as interações entre plantas e beija-flores de uma dada comunidade podem ser citados os de Stiles (1975), Feinsinger (1976), Wolf *et al.* (1976), Des Granges (1979), Snow e Snow (1972, 1980), Kodric-Brown *et al.* (1984), Feinsinger *et al.* (1987), Neil (1987) e Arizmendi e Ornelas (1990), todos na América Central e nos Andes. No Brasil, estudos semelhantes foram realizados por Snow e Teixeira (1982), Snow e Snow (1986), Sazima *et al.* (1995, 1996), Araújo (1996) e Buzato *et al.* (2000). Pioneiros no Brasil, estes estudos, realizados no sudeste do país, têm chamado a atenção para a necessidade de novas observações no sentido de se conhecer estes processos em outros ecossistemas e regiões brasileiras, e o estabelecimento de comparações com outras áreas não só no Brasil, mas neotropicais em geral (v. também Sazima *et al.*, 1999).

Para o nordeste do Brasil, observações acerca da polinização por beija-flores em contexto de comunidade são inexistentes (Machado e Lopes, 2001). Até mesmo estudos

de caso abordando espécies ornitófilas são raros (v. Machado e Lopes, 1998, 2001 para revisão).

Tendo em vista a grande diversidade de tipos vegetacionais no Brasil, entretanto, ameaçada pela fragmentação decorrente de crescentes devastações, como é o caso da reduzida extensão da Mata Atlântica Brasileira, hoje com menos de 6% da extensão original (Dean, 1996; Viana *et al.*, 1997; Tabarelli, 1998; Ranta *et.al*, 1998; Morellato e Haddad, 2000; Prance *et al.*, 2000; Silva e Tabarelli, 2000), estudos abordando comunidades animais e vegetais são extremamente importantes. Estas investigações permitem o conhecimento das interações mutualísticas existentes nas comunidades, as quais são responsáveis, na maioria dos casos, pelo sucesso adaptativo das espécies, populações e manutenção das próprias comunidades (Corbet, 1997; Kearns e Inouye, 1997; Kearns *et al.*, 1998).

No presente trabalho apresentamos o estudo sobre a guilda de plantas ornitófilas em um fragmento de mata atlântica no nordeste do Brasil (com flora semidecidual), fornecendo informações acerca da florística da área, biologia da polinização e fenologia das espécies, bem como sobre o comportamento e fenologia dos beija-flores ocorrentes na comunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo, florística e fenologia

As observações de campo foram feitas durante o período de maio/1997 a janeiro/1999 e de agosto a dezembro/1999, na Estação Ecológica do Tapacurá, Município de São Loureço da Mata, Pernambuco (08º01'S, 35º11'W) (Fig. 1). A estação possui ca.

776 ha (Fernandes, 1997), sendo que 394 ha correspondem a um lago decorrente do represamento do Rio Tapacurá (barragem) e o restante (382 ha) a áreas florestadas e capoeiras (Coelho, 1979; Azevedo Júnior, 1990). Estas áreas localizam-se no entorno do lago e constituem remanescentes de mata atlântica do tipo "Floresta Estacional Semidecidual das Terras Baixas" ("mata seca") (Vasconcelos-Sobrinho, 1971; Veloso *et al.*, 1991), sendo os maiores fragmentos os da Mata do Toró, Mata do Camucim e Mata do Alto da Buchada (Azevedo Júnior, 1990; Fernandes, 1997; Monteiro da Cruz, 1998). A altitude, na área de estudo, varia de 110 a 230 m acima do nível do mar (FIDEM, 1987). O clima apresenta forte sazonalidade, com duas estações bem definidas: verão (seco – setembro a fevereiro) (Fig. 2A) e inverno (chuvoso – março a agosto) (Fig. 2B). A temperatura e precipitação médias anuais são de, respectivamente, 24ºC e 1300,9 mm (930,1-1688,7 mm em 27 anos) (SUDENE, 1990; FIDEM, 2000; Braga, 2001). Nos anos em que foi realizado o estudo, a precipitação foi de 1359,3, 564,5 e 627,94 mm, respectivamente em 1997, 1998 e 1999 (COMPESA - Estação localizada na Barragem do Tapacurá) (Fig. 3), tendo sido 1998 o ano com a menor precipitação que se tem registro (pelo menos desde 1933).

Durante o período de observações foram realizadas excursões quinzenais com duração de 3 a 5 dias cada, totalizando 1260 horas de trabalho de campo. Durante as excursões eram percorridas trilhas existentes nas Matas do Camucim e do Alto da Buchada (ca. 6 km), no interior e na borda. Foram registradas e coletadas espécies vegetais, situadas até 10 m de altura (cf. Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000), com atributos florais associados à síndrome de polinização por beija-flores, de acordo com Faegri e Pijl (1979), Endress (1994) e Proctor *et al.* (1996).

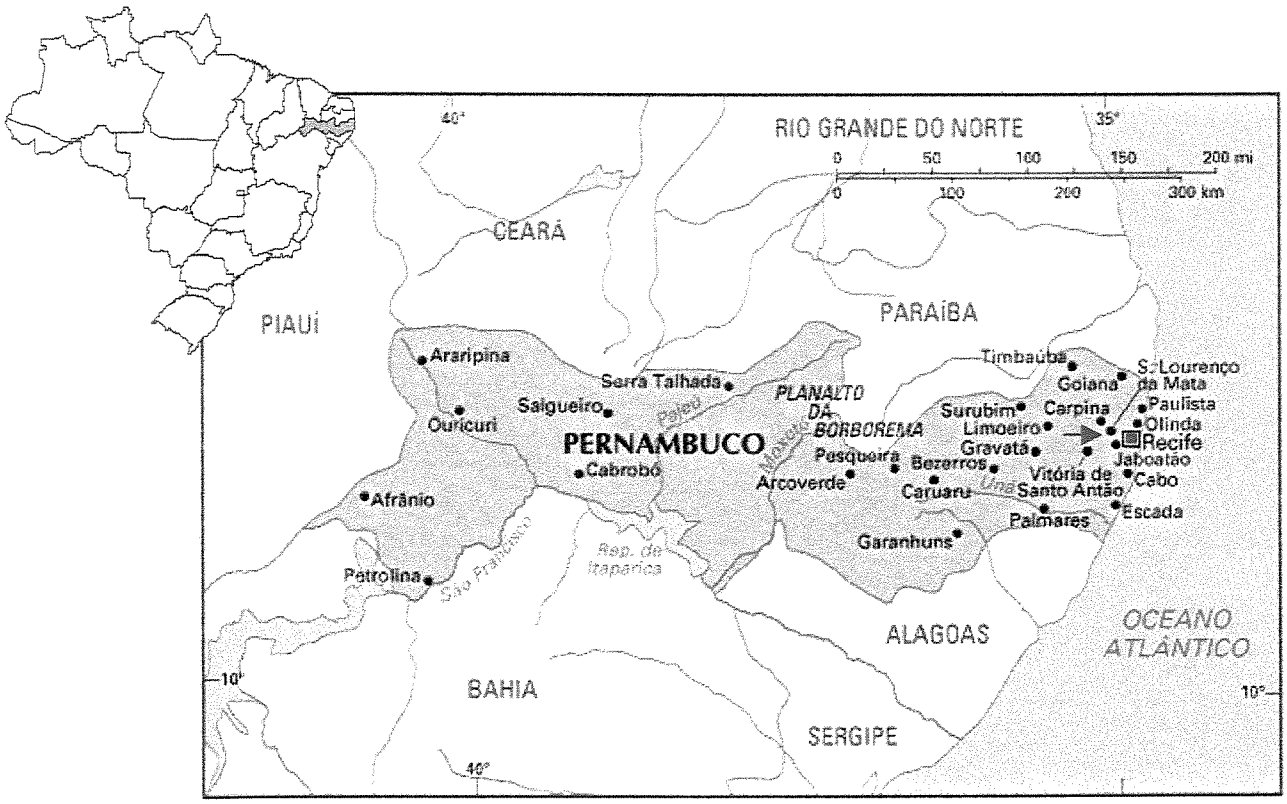


FIG. 1. Localização da área de estudo (seta) - Fonte de dados básicos do mapa de Pernambuco:http://www.escolas.trendnet.com.br.

FIG. 2. Vista geral da vegetação da Estação Ecológica do Tapacurá no período seco (A) e chuvoso (B).

A

B

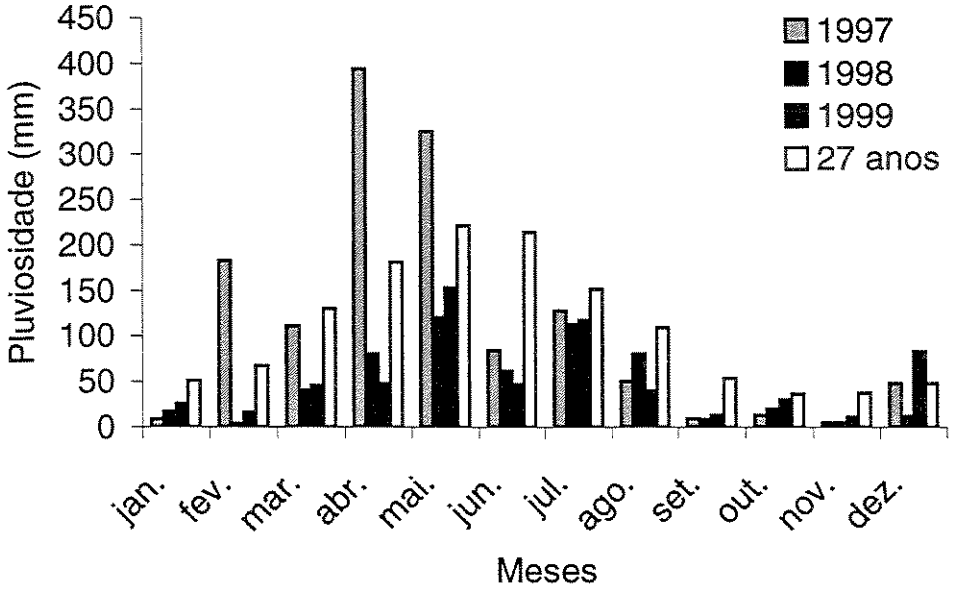


FIG. 3. Pluviosidade média mensal na Estação Ecológica do Tapacurá no período de estudo (1997 a 1999) e em 27 anos (Fonte de dados básicos: SUDENE, 1990; COMPESA - Posto Tapacurá, 2000).

A fenologia de floração das espécies estudadas foi acompanhada a cada visita, no sentido de identificar os padrões de floração de acordo com Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994).

Morfologia e biologia floral

Foram feitos registros sobre os caracteres gerais das espécies, morfologia, tamanho, cor e duração das flores, número e disposição das peças florais, disposição das flores nas inflorescências, número de flores abertas/dia, horário e seqüência de antese.

Para medidas florais foram utilizadas flores frescas e considerados o comprimento interno ("efetivo") do tubo da corola (Wolf *et al.*, 1976; Buzato *et al.*, 2000), excluindo lobos livres, e o diâmetro da abertura da corola. Foram calculadas a média e o desvio padrão para as medidas de cada espécie. A partir de flores fixadas em álcool 70% foi feita análise morfológica detalhada.

As medições de concentração de açúcares no néctar foi feita com auxílio de refratômetro de bolso (Atago® - 0-50% e 28-62%) e o volume foi medido utilizando-se micro-seringas (Hamilton® - 5, 10 e 25µl). Para ambos procedimentos foram utilizadas de três a 12 flores, de dois a cinco indivíduos diferentes, ensacadas um dia antes da antese, sendo as medidas feitas sempre em torno de quatro horas após o início da antese. Foram calculadas a média e o desvio padrão para as medidas de cada espécie.

Para verificação da existência de relação entre o comprimento da corola e o volume de néctar das espécies estudadas, como proposto por Arizmendi e Ornelas (1990), foi feita uma análise de correlação de Spearman, utilizando-se o Software Systat 10.

Visitantes às flores

Os registros acerca do comportamento dos visitantes às flores foram feitos a partir de observações visuais diretas ou com auxílio de binóculos (Lehner, 1979; Sazima *et al.*, 1995, 1996), em horários variados do dia, complementados pela análise de fotografias. Foram feitos registros referentes à freqüência, duração, horário e resultado das visitas (polinização ou pilhagem), além da permanência ou não da ave nas proximidades dos indivíduos que estavam sendo visitados, interações entre indivíduos da mesma espécie ou de outras espécies de beija-flores e local de deposição de pólen no corpo do visitante e de contato com o estigma das flores (Des Granges, 1978; Arizmendi e Ornelas, 1990; Sazima *et al.*, 1995, 1996; Buzato *et al.*, 2000).

Durante parte do tempo das observações de campo (ca. 274h), as visitas foram monitoradas e contabilizadas, tendo sido registrados o número de avistamentos de cada espécie de beija-flor, bem como o número de flores visitadas nos indivíduos que estavam sob observação. Para este procedimento, cada espécie de planta foi observada por no mínimo 7½ h.

De acordo com a freqüência e o comportamento de visita os beija-flores foram classificados como polinizadores ou pilhadores e como territoriais ou atuando em rondas alimentares ("trap-lines") (cf. Stiles, 1975; Feinsinger, 1976; Des Granges, 1978; Arizmendi e Ornelas, 1990). Além disso, foi verificado o papel desempenhado pelos beija-flores na comunidade de acordo com as proposições de Feinsinger e Colwell (1978).

As identificações dos beija-flores foram feitas no campo ou por análises de fotografias sendo confirmadas por comparação com as ilustrações em Grantsau (1989) e Sick (1997) e com as peles depositadas no Museu de Zoologia da USP e no Departamento de Zoologia da UFPE. As medidas de peso corporal e do comprimento do

bico (=medida do culmen exposto *sensu* Grantsau, 1989) das espécies registradas foram retiradas de Grantsau (1989).

Material botânico

Material botânico de cada espécie estudada foi coletado, identificado por especialistas e depositado no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco (Herbário UFP) como espécimes-testemunho.

RESULTADOS

Representatividade das espécies, hábito e atributos florais

Durante o período de observações foram registradas 27 espécies ornitófilas na comunidade estudada, tendo sido feitas observações em mais duas espécies provavelmente primariamente adaptadas à polinização por borboletas ou outros insetos, mas que apresentaram alguns atributos ornitófilos e receberam visitas freqüentes e eficientes de beija-flores. Dentre as 29 espécies estudadas, 15 são dicotiledôneas, distribuídas em 11 famílias, e 14 monocotiledôneas, pertencentes a seis famílias, totalizando 17 famílias e 25 gêneros (Tabela 1).

Bromeliaceae foi a família com maior riqueza de espécies polinizadas por beija-flores constituindo 27,6% (8 spp.) do total de espécies. As famílias Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Leguminosae, Rubiaceae e Orchidaceae foram representadas, cada uma delas, por duas espécies e as demais famílias por apenas uma (Tabela 1).

TABELA 1. Características das 29 espécies estudadas na Estação Ecológica do Tapacurá-PE.

Espécies de plantas	Hábito	Cor da flor[a]	Tipo floral[b]	Local de deposição do pólen/polínia no beija-flor
Acanthaceae				
Ruellia cearensis Lindau	arbusto decumbente	rosa choque	tubo	fronte e vértice
Alstroemeriaceae				
Bomarea salsilloides (Mart.) M. Roem.	liana	rosa e verde	campânula	bico
Amaryllidaceae				
Hippeastrum stylosum Herb.	erva	rosa	campânula	flancos, asas, cauda
Bignoniaceae				
Lundia cordata A. DC.	liana	vermelho-alaranjado e rosa-choque[c]	tubo	mento
Bromeliaceae				
Aechmea fulgens Brongn.	facultativo[d]	lilás/vermelho	tubo	bico
Aechmea muricata (Arruda) L.B. Sm.	facultativo[e]	branca e lilás	tubo	bico, mento, fronte
Aechmea tomentosa Mez.	facultativo[d]	amarela/vermelha	tubo	bico, mento, fronte
Billbergia morelii Brongn.	epífita	verde e vinho/ vermelha	tubo	vértice ou garganta
Bromelia plumieri (E. Morren) L. B.Sm.	terrestre	lilás ou roxa/vermelha	tubo	bico, mento, fronte
Portea leptantha Harms.	facultativo[d]	laranja	tubo	bico, mento, fronte
Tillandsia gardneri Lindl.	epífita	rosa/rosa	tubo	bico
Tillandsia stricta Soland. ex Sims.	epífita	azul/rosa	tubo	bico
Combretaceae				
Combretum fruticosum (Loefl.) Stuntz	liana	verde ou amarela ou vermelha[f]	pincel	fronte, mento, bico, garganta
Convolvulaceae				
Ipomoea hederifolia L.	liana	vermelha	tubo	fronte ou garganta
Ipomoea quamoclit L.*	liana	rosa	tubo	fronte ou garganta
Costaceae				
Costus spiralis (Jacq.) Roscoe.	erva	rosa/vermelha	tubo	fronte
Cucurbitaceae				
Psiguria triphylla (Miq.) C. Jeffrey	liana	rosa	tubo	bico
Wilbrandia glaziovii Cogn.*	liana	laranja	tubo	bico
Heliconiaceae				
Heliconia psittacorum L.f.	erva	laranja/verm.-alaranjada	tubo	fronte
Leguminosae				
Erythrina velutina Willd	árvore	laranja-avermelhado	goela	vértice
Mucuna sloanei Fawc. e Rendle	liana	amarela	estandarte	garganta[g]
Lobeliaceae				
Centropogon cornutus (L.) Druce	erva	rosa choque	tubo	vértice
Marcgraviaceae				
Schwartzia brasiliensis Choisy	liana	vermelha	flor: aberta; infl.: pincel	fronte, vértice, mento, garganta
Orchidaceae				
Epidendrum cinnabarinum Salzm.	epífita	verm.-alaranjada	tubo	bico[g]
Stenorrhynchos lanceolatus (Aubl.) Rich ex Spreng.	erva	vermelha ou branca	tubo	bico
Rubiaceae				
Hamelia patens Jacq.	arbusto	verm.-alaranjada	tubo	bico
Manettia cordifolia Mart.	liana	vermelha	tubo	fronte, mento
Rutaceae				
Erythrochiton brasiliensis Nees e Mart.	arbusto	branca/vermelha	tubo	fronte, mento
Sterculiaceae				
Helicteres macropetala Juss.	arbusto	laranja ou vermelha[c]	tubo	asas, flancos, abdômen, cauda

[a]Cor do cálice ou brácteas após barra; [b]*Sensu* Faegri e van der Pijl (1979); [c]Flores do primeiro e segundo dias, respectivamente; [d]Principalmente terrestre; [e]Principalmente epífita; [f]Flores do primeiro, segundo e quarto dias, respectivamente; [g]Baseado no tamanho e disposição dos estames; *Provavelmente primariamente adaptadas à polinização por borboletas ou outros insetos.

Com relação ao hábito (Fig. 4) as espécies, em sua maioria (64,3%), são epífitas (Fig. 4B), epífitas facultativas ou lianas (Fig. 4C, D), seguidas pelas terrestres de hábito herbáceo (17,9%, Fig. 4 A, E), arbustivo (14,3%, Fig. 4F) ou arbóreo (3,5%) (Tabela 1, Fig. 5).

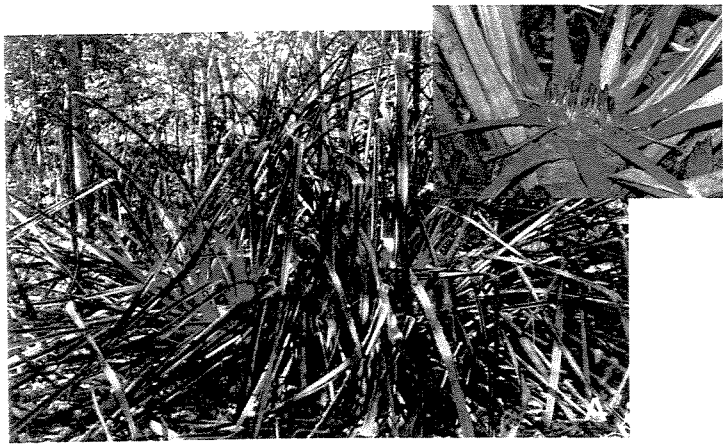
A maioria das espécies apresentou flores vermelhas, vermelho-alaranjadas ou cor-de-rosa (55,2%), do tipo tubo (79,3%) (Tabela 1), com corola cujos comprimentos variaram de 10,7 ± 1,0 mm (*Helicteres macropetala*) a 55,1 ± 1,4 mm (*Billbergia morelii*) (Tabela 2), sendo a média do comprimento floral da guilda estudada de 31,4 ± 14,8 mm. A largura da abertura da corola variou de 1,2 ± 0,3 mm (*Tillandsia gardneri*) a 24,6 ± 1,1 mm (*Bomarea salsilloides*), sendo em média 4,9 ± 5,8 mm (Tabela 2).

A concentração de açúcares no néctar variou de 10,2 ± 0,3% (*Lundia cordata*) a 46,8 ± 0,3% (*Hippeastrum stylosum*), sendo em média de 24,6 ± 8,0%, e o volume de 2,5 ± 0,4µl a 97,4 ± 0,5µl, respectivamente em *Hamelia patens* e *Hippeastrum stylosum*, sendo em média de 30,7 ± 26,0 µl (Tabela 2).

Comparando o comprimento da corola e o volume de néctar das flores das espécies estudadas observa-se uma correlação positiva entre estes dois atributos (r_s= 0,691; P<0,01) (Fig. 6).

Na maioria das espécies o néctar é armazenado no fundo do tubo da corola, junto ao receptáculo. Em *Schwartzia brasiliensis*, *Stenorrhynchos lanceolatus* e *Bomarea salsilloides*, entretanto, o néctar é armazenado, respectivamente, em pequenas conchas extra-florais, na base do labelo ou na base de cada uma das três tépalas internas.

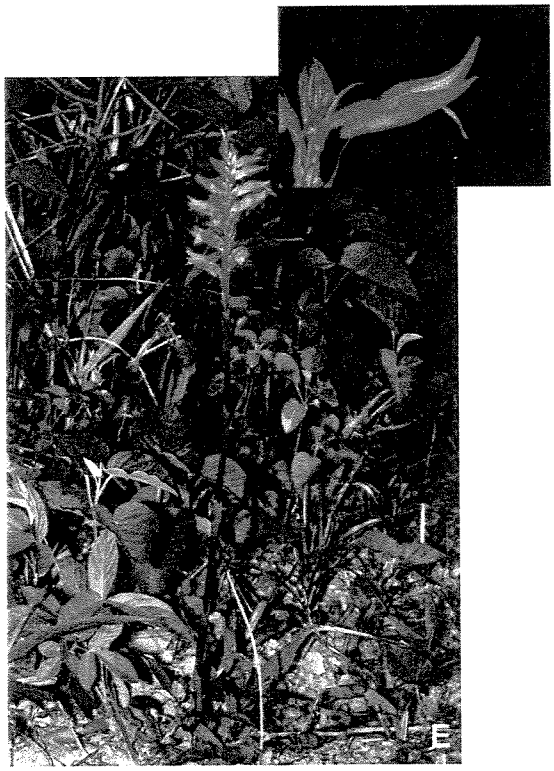
FIG. 4. Hábito e detalhe da flor/inflorescência de espécies polinizadas por beija-flores na Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco - *Bromelia plumieri* (A); *Billbergia morelii* (B); *Portea leptantha* (C); *Combretum fruticosum* (D); *Stenorrhynchos lanceolatus* (E) e *Erythrochiton brasiliensis* (F).

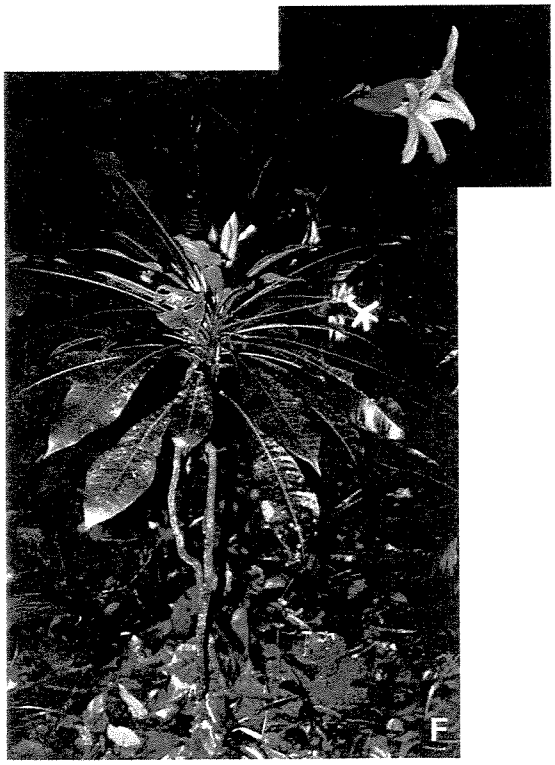


B

C

D


E


F

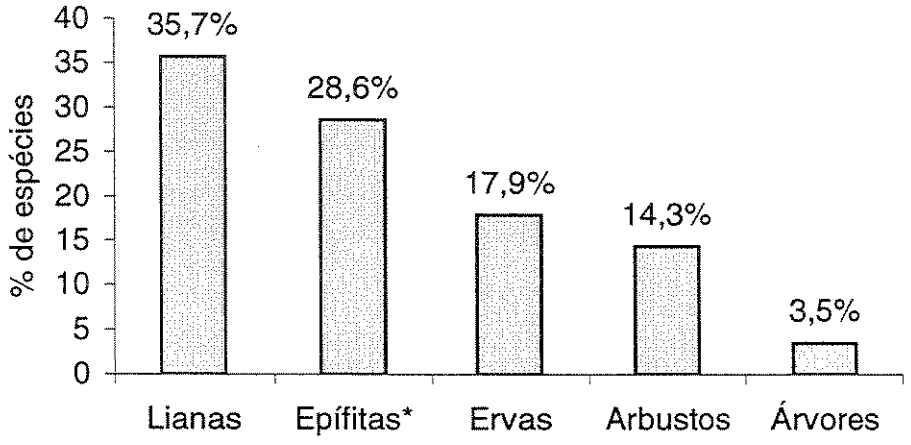


FIG. 5. Percentual de espécies ornitófilas de acordo com o hábito na Estação Ecológica do Tapacurá-PE (N=28; *Bromelia plumieri* não foi incluída devido ao fato de seu hábito ser do tipo terrestre; *incluindo epífitas facultativas).

TABELA 2. Características florais de 25 espécies polinizadas por beija-flores na Estação Ecológica do Tapacurá-PE.

Espécies de plantas	Nº flores/ indiv./dia	Comprimento efetivo da corola[a] (mm) (x ± s.d.)	Diâmetro da abertura da corola (mm) (x ± s.d.)	Concentração açúcares no néctar (%) (x ± s.d.)	Volume de néctar (µl) (x ± s.d.)
Acanthaceae					
Ruellia cearensis	3-16	41,8 ± 1,8 (n=5)	4,5 ± 0,5 (n=5)	24,0 ± 0,7 (n=4)	15,0 ± 1,2 (n=4)
Alstroemeriaceae					
Bomarea salsilloides	7-11	37,2 ± 1,3 (n=5)	24,6 ± 1,1 (n=5)	29,0 ± 4,6 (n=5)	6,0 ± 0,6 (n=4)
Amaryllidaceae					
Hippeastrum stylosum	2-6	49,0 ± 2,9 (n=4)	21,8 ± 1,5 (n=4)	15,1 ± 0,1(n=4); 46,8 ± 0,3 (n=3)[b]	97,4 ± 0,5 (n=5)
Bignoniaceae					
Lundia cordata	80-150	45,6 ± 1,7 (n=11)	7,3 ± 0,5 (n=9)	10,2 ± 0,3 (n=9); 10,6 ± 0,5 (n=10)[b]	55,8 ± 6,1(n=9); 48,0 ± 10,1 (n=10)[b]
Bromeliaceae					
Aechmea fulgens	1-4	20,0 ± 1,4 (n=9)	1,7 ± 0,3 (n=13); 3,5 ± 0,5 (n=6)[c]	29,8 ± 1,5 (n=8)	10,6 ± 3,0 (n= 5)
Aechmea muricata	1-12	31,7 ± 1,7 (n=4)	3,0 ± 0,2 (n=5)	36,5 ± 5,5 (n=9)	41,0 ± 5,3 (n=6)
Aechmea tomentosa	2-9	30,9 ± 2,5 (n=10)	4,1 ± 0,1 (n=10)	28,5 ± 0,8 (n=7)	65,0 ± 9,0 (n=5)
Billbergia morelii	1-5	55,1 ± 1,4 (n=18)	6,1 ± 0,3 (n=5)	32,5 ± 1,0 (n=6)	16,0 ± 1,4 (n=6)
Bromelia plumieri	5-20	54,9 ± 5,8 (n=26)	3,8 ± 1,0 (n=11)	32,0 ± 4,8 (n=10)	46,0 ± 6,0 (n=10)
Portea leptantha	4-30	24,5 ± 3,4 (n=11)	1,8 ± 0,3 (n=11); 3,1 ± 0,1 (n=10)[c]	29,1 ± 2,6 (n=6)	23,9 ± 10,3 (n=5)
Tillandsia gardneri	1-3	17,1 ± 0,4 (n=5)	1,2 ± 0,3 (n=5)	24,4 ± 1,5 (n=4)	3,5 ± 1,0 (n=3)
Tillandsia stricta	2-4	18,0 ± 1,0 (n=5)	1,3 ± 0,2 (n=5)	26,5 ± 0,8 (n=5)	3,2 ± 0,3 (n=4)
Combretaceae					
Combretum fruticosum	45-102[d]	13,8 ± 0,2 (n=20)	3,9 ± 0,4 (n=20)	10,4 ± 0,6 (n=6)	36,5 ± 1,3 (n=6)
Convolvulaceae					
Ipomoea hederifolia	2-16	28,7 ± 0,8 (n=7)	2,2 ± 0,3 (n=3)	30,4 ± 2,1 (n=3)	13,7 ± 1,5 (n=3)
Ipomoea quamoclit	3-20	25,6 ± 0,4 (n=5)	1,8 ± 0,2 (n=4)	25,5 ± 0,5 (n=4)	12,8 ± 1,0 (n=4)
Costaceae					
Costus spiralis	1-2	53,0 ± 1,2 (n=4)	5,0 ± 0,8 (n=4)	29,7 ± 8,1 (n=5)	24,0 ± 6,4 (n=5)
Cucurbitaceae					
Psiguria triphylla	1-5	15,0 ± 0,7 (n=5)	1,6 ± 0,2 (n=5)	23,3 ± 0,3 (n=5)	58,5 ± 2,1 (n=5)
Wilbrandia glaziovii	1-4	15,0 ± 0,2 (n=3)	1,7 ± 0,1 (n=3)	22,2 ± 0,3 (n=3)	-
Heliconiaceae					
Heliconia psittacorum	1-3	52,1 ± 1,4 (n=5)	-	22,9 ± 3,6 (n=5)	67,3 ± 9,8 (n=5)
Lobeliaceae					
Centropogon cornutus	2-12	37,4 ± 1,0 (n=5)	-	22,6 ± 2,5 (n=5)	23,6 ± 2,1 (n=5)
Orchidaceae					
Stenorrhynchos lanceolatus	2-9	19,3 ± 1,6 (n=10)	6,2 ± 0,5 (n=5)	24,4 ± 4,7 (n=12)[e] 22,4 ± 5,2 (n=9)[e]	10,3 ± 2,2 (n=5)[e] 9,5 ± 1,7 (n=4)[e]
Rubiaceae					
Hamelia patens	5-22	11,5 ± 1,3 (n=4)	1,7 ± 0,3 (n=4)	14,0 ± 0,7 (n=5)	2,5 ± 0,4 (n=5)
Manettia cordifolia	2-20	36,9 ± 0,8 (n=5)	5,1 ± 0,6 (n=3)	22,3 ± 1,8 (n=3)	6,3 ± 0,8 (n=4)
Rutaceae					
Erythrochiton brasiliensis	1-2	41,3 ± 2,2 (n=5)	4,2 ± 0,4 (n=5)	24,6 ± 1,7 (n=5)	67,7 ± 0,3 (n=5)
Sterculiaceae					
Helicteres macropetala	> 150	10,7 ± 1,0 (n=8)	2,1 ± 0,2 (n=4)	20,3 ± 4,6 (n=5)	7,7 ± 0,6 (n=5)

[a]*Sensu* Wolf *et al.*, 1976; [b]Valores referentes ao primeiro e segundo dia de antese; [c]Valores após visitas; [d]Nº flores/inflorescência/dia; [e]Valores para indivíduos com flores vermelhas e indivíduos com flores brancas.

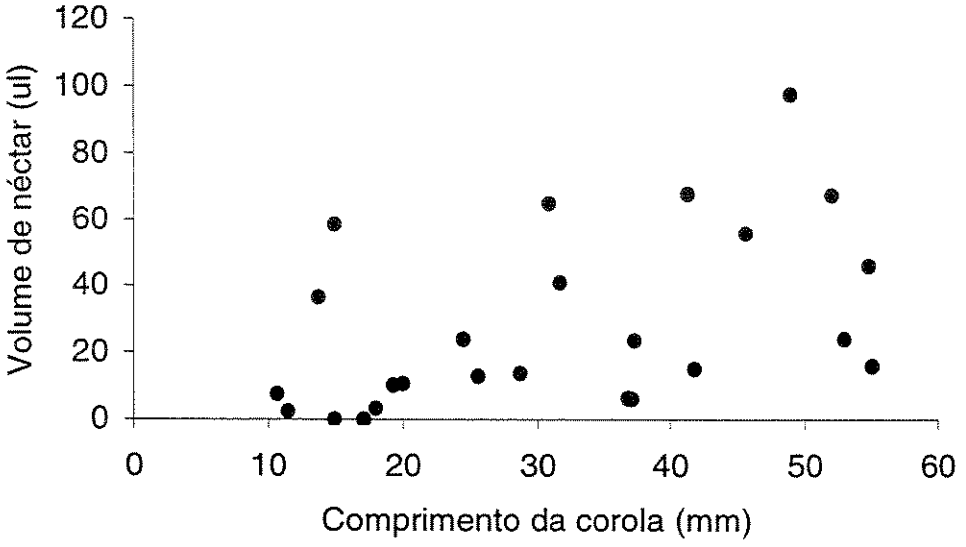


FIG. 6. Relação entre o comprimento da corola e o volume de néctar de 25 espécies polinizadas por beija-flores na Estação Ecológica do Tapacurá (correlação de Spearman *sensu* Arizmendi e Ornelas 1990, $r_s = 0{,}691$; $P < 0{,}01$).

Os nectários das dicotiledôneas foram, em sua maioria, do tipo disco, sendo tricomáticos (localizados na superfície interna da corola) em *Lundia cordata* e extra-florais em *Schwartzia brasiliensis*. Nas monocotiledôneas, os nectários foram carpelares (e.g. septais), na maioria das espécies, sendo tepalóides em *B. salsilloides* ou localizados nas laterais da base do labelo, como em *S. lanceolatus.*

A antese floral iniciou-se, na quase totalidade das espécies, ao amanhecer, exceto em *Aechmea fulgens*, cuja antese tem início por volta das 12:30-13:00h. A duração da flor foi, em geral, de ca. 12h., existindo espécies cujas flores duraram 2, 4, 6 ou mais dias, a exemplo de *Centropogon cornutus, Erythrochiton brasiliensis, Helicteres macropetala, Lundia cordata* (2 dias), *Stenorrhynchos lanceolatus* (2 dias, quando polinizada; 5-8 quando não polinizada), *Combretum fruticosum* (4 dias), *Schwartzia brasiliensis* (6 dias); *Bomarea salsilloides* e *Hippeastrum stylosum* (6 ou mais dias). Em algumas espécies a antese perdurou somente até o meio da manhã, como foi o caso de *Ruellia cearensis* (de 04:30 às 10:30h), ou até o início ou meio da tarde, como em *Psiguria triphylla* (05:00-12:30h), *Aechmea muricata* (06:00-13:00h), *Costus spiralis* (05:00-14:00h), *Bromelia plumieri* (07:00 -15:30h) e *Portea leptantha* (05:30-15:30h).

Quanto ao número de flores em antese, por indivíduo, por dia, este variou de 1 a >150 (Tabela 2), sendo que na grande maioria das espécies uma unidade de polinização era constituída por uma flor e em outras a inflorescência atuou como unidade de polinização, como por exemplo em *C. fruticosum* (Fig. 4C) e *S. brasiliensis*.

Fenologia

Foi acompanhada a fenologia de floração de 25 das 29 espécies estudadas. *Mucuna sloanei, Epidendrum cinnabarinum, Ipomoea quamoclit* e *I. hederifolia* não foram

incluídas nos registros fenológicos devido ao fato de não terem sido feitas observações nestas espécies durante toda a floração.

A grande maioria das espécies (91,7%) estava em floração no período de chuvas (março a agosto), sendo que destas, 70,8% tiveram pico de floração neste período (Fig. 7). Entretanto havia espécies floridas ao longo do ano, tendo sido outubro, novembro e dezembro, os meses com menor número de espécies floridas simultaneamente (7, 4 e 6 espécies, respectivamente), enquanto que maio (15 espécies), junho (14) e julho (12) foram os meses com maior número de espécies floridas (Fig. 8). Com relação à duração do período de floração, havia espécies que floresceram por apenas dois meses, como foi o caso de *Hippeastrum stylosum*, *Stenorrhynchos lanceolatus*, *Wilbrandia glaziovii*, *Psiguria tryphilla*, *Lundia cordata*, *Combretum fruticosum* e *Ruellia cearensis*, espécies que floresceram por mais de seis meses (*Hamelia patens*, *Bromelia plumieri*, *Heliconia psittacorum* e *Erythrochiton brasiliensis*) e espécies que floresceram, não continuamente, mas com vários picos ao longo de quase todo o ano, a exemplo de *Helicteres macropetala* (Fig. 7). *Aechmea fulgens*, *A. muricata*, *A. tomentosa*, *Bromelia plumieri* e *Portea leptantha* apresentaram floração marcadamente seqüencial, com alguns indivíduos, de uma dada espécie, iniciando a floração, à medida que outros, da mesma espécie, finalizavam. Foi observado que *Mucuna sloanei* e *Ruellia cearensis* não floresceram em 1998.

Beija-flores: espécies, atributos florais associados, freqüência e comportamento de visita

Foram registradas oito espécies de beija-flores visitantes às flores da comunidade estudada: *Glaucis hirsuta*, *Phaethornis pretrei*, *P. ruber* (Phaethornithinae), *Amazilia fimbriata*, *Chlorestes notatus*, *Chlorostilbon aureoventris*, *Eupetomena macroura* e *Heliactin cornuta* (Trochilinae).

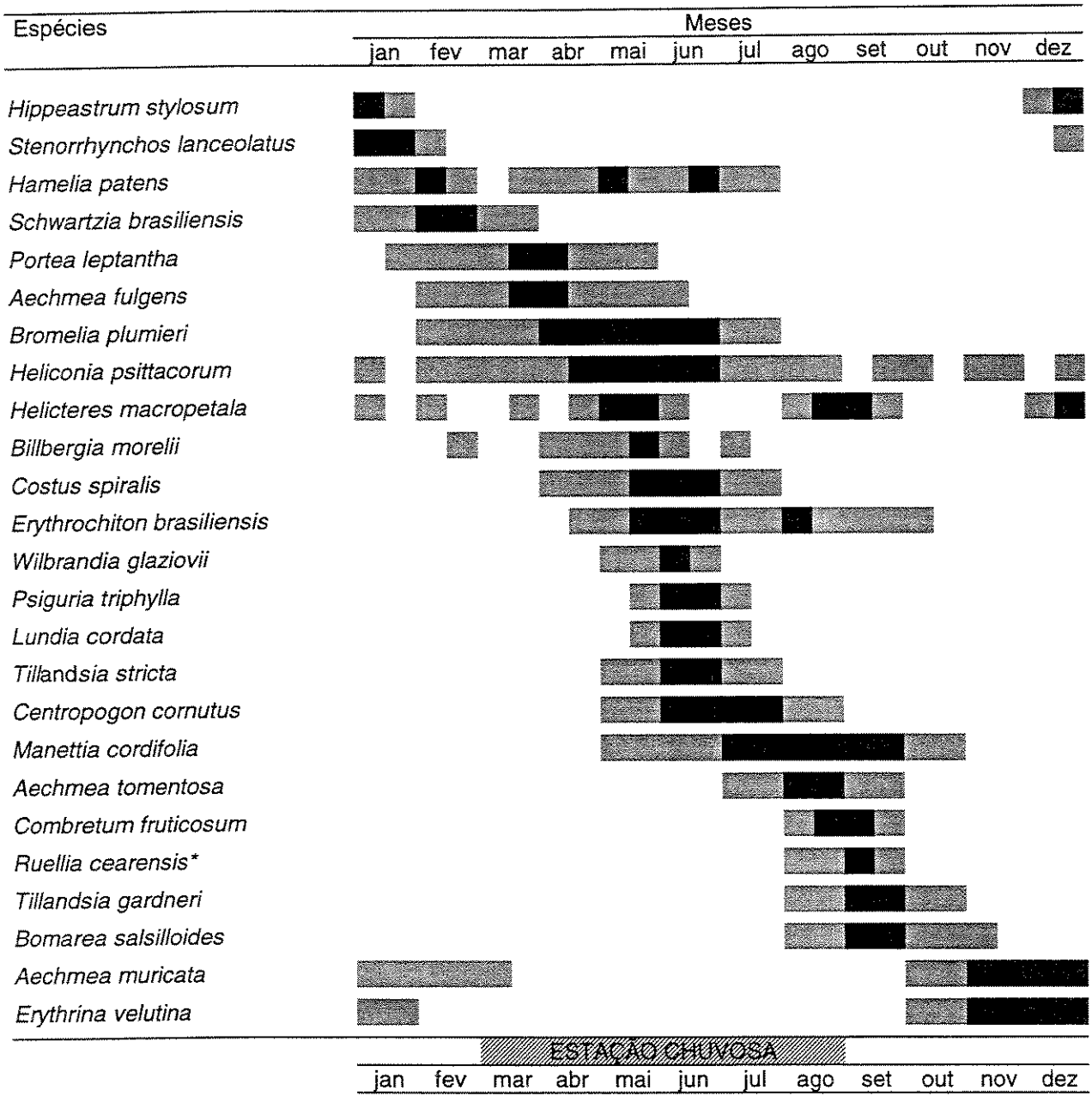


FIG. 7. Fenologia de floração de 25 espécies estudadas na Estação Ecológica do Tapacurá-PE no período de maio/1997 a janeiro/1999 e agosto a dezembro/1999 (picos de floração em preto; *não floresceu em 1998 e 1999).

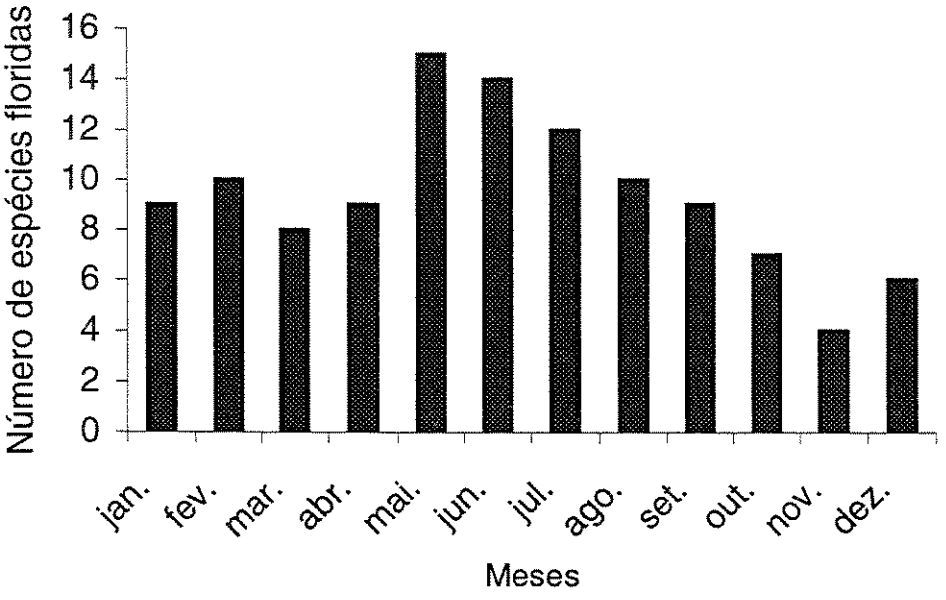


FIG 8. Número de espécies ornitófilas floridas ao longo do ano na Estação Ecológica do Tapacurá (n=25).

Dentre as espécies de beija-flores, *G. hirsuta*, *P. ruber* e *A. fimbriata* foram as mais abundantes, ocorrendo ao longo de todo o ano na comunidade estudada. As demais espécies foram vistas em períodos restritos do ano, visitando flores de poucas espécies (Tabela 3), como foi o caso de *Heliactin cornuta* (janeiro), *Eupetomena macroura* (fevereiro a junho e novembro), *Phaethornis pretrei* (maio e junho), *Chlorestes notatus* (junho e agosto a novembro) e *Chlorostilbon aureoventris* (agosto a fevereiro).

O comprimento da corola das espécies polinizadas por *G. hirsuta* variou de 10,7 ± 1,0 mm (*Helicteres macropetala*) a 55,1 ± 1,4 mm (*Billbergia morelii*), sendo em média de 40,5 ± 13,4 mm (Tabelas 2, 3). Quanto a largura da abertura da corola, esta variou de 2,1 ± 0,2 mm a 6,1 ± 0,3, exatamente nas mesmas espécies citadas acima (*H. macropetala* e *B. morelii*), sendo em média 4,2 ± 1,2 mm. Com relação à concentração de açúcares e o volume de néctar estes variaram, respectivamente, de 20,3 ± 4,6% (*H. macropetala*) a 36,5 ± 5,5% (*Aechmea muricata*) e de 7,7 ± 0,6 µl (*H. macropetala*) a 67,7 ± 0,3 µl (*Erytrochiton brasiliensis*), sendo em média de 26,9 ± 5,2% e 34,5 ± 24,0 µl (Tabelas 2, 3).

O comprimento da corola das flores visitadas legitimamente pelos demais Phaethornithinae, variou de 10,7 ± 1,0 mm (*H. macropetala*) a 54,9 ± 5,8 mm (*B. plumieri*), sendo em média 29,9 ± 15,1 mm no caso de *Phaethornis ruber* e 45,6 ± 1,7 mm (*Lundia cordata*) a 54,9 ± 5,8 mm (*Bromelia plumieri*), sendo em média 50,3 ± 6,6 mm para *P. pretrei* (Tabelas 2, 3).

Com relação à largura da abertura da corola esta variou, para as flores visitadas por *P. ruber*, de 1,2 ± 0,3 mm (*Tillandsia gardneri*) a 24,6 ± 1,1 mm (*Bomarea salsilloides*), sendo em média 5,9 ± 7,5 mm, enquanto que entre as flores visitadas por *P. pretrei* esta variou de 3,8 ± 1,0 mm (*Bromelia plumieri*) a 7,3 ± 0,5 mm (*Lundia cordata*), sendo em

média 5,6 ± 2,5 mm (Tabelas 2, 3). A concentração de açúcares e o volume de néctar das flores visitadas por estas espécies foram, em média, respectivamente, de 26,0 ± 6,2 % e 31,2 ± 30,2 µl nas flores visitadas por *P. ruber* e 21,1 ± 15,4 % e 50,9 ± 6,9 µl nas visitadas por *P. pretrei.*

Quanto às espécies visitadas pelos Trochilinae, o comprimento da corola também variou de 10,7 ± 1,0 mm (*Helicteres macropetala*) a 54,9 ± 5,8 mm (*Bromelia plumieri*), sendo em média 28,8 ± 14,0 mm, semelhante ao observado para *P. ruber.* O mesmo aconteceu com a largura da abertura da corola (1,7 mm - *Wilbrandia glaziovii* e *Aechmea fulgens*, a 24,6 mm - *Bomarea salsilloides*, sendo em média 5,9 ± 7,2 mm) e com a concentração de açúcares e o volume de néctar, os quais foram, em média, 23,7 ± 7,0 % e 36,6 ± 28,8 µl (Tabelas 2, 3).

A maioria das espécies teve suas flores visitadas por mais de uma espécie de beija-flor (Tabela 3). *Centropogon cornutus*, *Hamelia patens, Manettia cordifolia* receberam visitas de apenas uma espécie de beija-flor, enquanto que as flores de *Helicteres macropetala* foram visitadas por até cinco. Algumas espécies foram visitadas por duas espécies de beija-flor, sendo entretanto polinizadas apenas por uma, como foi o caso de *Billbergia morelii* (Fig. 4B, 9A) e *Ruellia cearensis,* as quais foram visitadas por *Glaucis hirsuta*, que atuou como polinizador efetivo e *Phaethornis ruber*, que, devido ao longo comprimento da corola, pilhava as flores destas espécies. Espécies como *Erythrina velutina*, *Combretum fruticosum* e *Schwartzia brasiliensis* foram visitadas também por espécies de aves que não somente Trochilideos, entre elas *Coereba flaveola* (Emberizidae-Coerebinae). Outras, como *Helicteres macropetala*, *Stenorrhynchos lanceolatus*, *Psiguria triphylla* e *Ipomoea quamoclit,* tiveram suas flores visitadas também por borboletas. As borboletas atuaram como pilhadoras em *H. macropetala*, devido ao

longo comprimento do androginóforo, e em *S. lanceolatus*, por não removerem nem depositarem polínias, sendo polinizadoras de *P. triphylla* e *I. quamoclit*. Em *P. triphylla*, entretanto, as visitas de borboletas (*Heliconius erato*) foram menos freqüentes que as dos beija-flores, considerados como os principais polinizadores (Tabela 3). *Wilbrandia glaziovii*, com flores hipocraterimorfas, amarelas e sem odor, apesar de não apresentar atributos florais estritamente ornitófilos, foi observada sendo visitada somente por *Amazilia fimbriata*.

Com relação ao comportamento de visita dos beija-flores, *Glaucis hirsuta* apresentou comportamento tipicamente de "traplining", com rondas de alto ganho (Tabelas 3, 4), não defendendo territórios e visitando espécies com flores esparsas, com longas corolas.

Phaethornis ruber, dependendo da espécie de planta visitada, apresentou comportamento de visita desde o tipo "traplining" de baixo ganho, até territorial, parasita de território e generalista (*sensu* Feinsinger e Colwell, 1978), como pode ser visto nas Tabelas 3 e 4. Atuou ainda como pilhador em várias espécies efetivamente polinizadas por *G. hirsuta* (Tabela 3), devido ao longo comprimento da corola dessas flores.

Os trochilíneos apresentaram variados comportamentos de forrageamento, atuando como generalistas, territorial ou em rondas de baixo ganho (Tabelas 3, 4). *Amazilia fimbriata*, único trochilíneo registrado durante todo o ano, apresentou comportamento de visita principalmente territorial, apesar de agir em rondas de baixo ganho ou até como generalista, dependendo da espécie que estava sendo visitada (Tabelas 3, 4).

Phaethornis ruber e *A. fimbriata*, em muitos casos, sobrepuseram-se no uso de néctar ao visitarem flores de uma mesma espécie (Tabela 3).

TABELA 3. Número de visitas e comportamento das espécies de beija-flores à 27 espécies estudadas na Estação Ecológica do Tapacura, PE (número de avistamentos seguido pelo número de flores visitadas, entre parênteses).

Espécies de plantas[1]	Beija-flores[1]								Tempo observ.*
	Am. fim.	*Ch. not.*	*Ch. aur.*	*Eu. mac.*	*Gl. hir.*	*He. cor.*	*Ph. pre.*	*Ph. rub.*	
Aechmea fulgens	37 (740) TP/TR[2]							48 (960) TP	16h45min
Aechmea muricata					51 (596) TP			36 (393) TP/TR	32h40min
Aechmea tomentosa	2 (24) OC				43 (672) TP			3 (27) OC	10h
Bilbergia morelii					19 (90) TP			4 (28) PI	13h20min
Bomarea salsilloides		20 (156) TP						15 (123) TP	21h
Bromelia plumieri				21 (136) TR	26 (260) TP		2 (18) OC	4 (40) OC	19h10min
Centropogon cornutus					8 (70) TP				8h
Combretum fruticosum		X[3]	X						-
Costus spiralis					12 (24) TP			4 (6) OC	15h10min
Erythrina velutina		X TP/PI*	X TP/PI*	X TR?					-
Erythrochiton brasiliensis	1 (1) OC				8 (12) TP			2 (2) OC	13h30min
Hamelia patens								9 (43) TP	9h20min
Heliconia psittacorum					X TP			X PI	-
Helicteres macropetala	8 (120) TR/PI*	3 (48) OC	4 (60) OC		2 (42) OC			24 (360) TP/PI*	14h30min
Hippeastrum stylosum	36 (116) TR					1 (2) OC		2 (8) OC	11h40min
Ipomoea hederifolia	X OC?			X TP					-
Ipomoea quamoclit	X OC?								-
Lundia cordata	12 (178) TP			16 (256) TP			1 (10) OC	12 (240) PI	15h40min
Manettia cordifolia					7 (42) TP				8h20min
Schwartzia brasiliensis			X	X					-
Portea leptantha	45 (612) TP/TR							73 (735) TP/TR	26h20min
Psiguria triphylla	21 (105) TR	2 (10) OC							7h30min
Ruellia cearensis					9 (41) TP			8 (21) PI	8h
Stenorrhynchos lanceolatus	11 (58) TR					9 (135) TP		12 (83) TP	23h30min
Tillandsia gardneri								X	-
Tillandsia stricta								X	-
Wilbrandia glaziovii	X								-
Nº spp. em que atuou como polinizador freqüente e efetivo§	8	3	3	5	10	1	0	9	
Nº spp. em que houve sobreposição no uso de recursos com demais visitantes efetivos§	5	3	3	4	2	1	0	6	
Total de horas em que as visitas foram contabilizadas*									274h25min

*Tempo em que as visitas foram monitoradas e contabilizadas, não constituindo o total de horas de observações de visitas em cada espécie; [1]Plantas e beija-flores listados em ordem alfabética - abreviaturas das espécies de beija-flores: ***Am. fim.***: *Amazilia fimbriata*; ***Ch. not.***: *Chlorestes notatus*; ***Ch. aur.***: *Chlorostilbon aureoventris*; ***Eu. mac.***: *Eupetomena macroura*; ***Gl. hir.***: *Glaucis hirsuta*; ***He. cor.***: *Heliactin cornuta*; ***Ph. pre.***: *Phaethornis pretrei*; ***Ph. rub.***: *Phaethornis ruber*; [2]TP: "Traplining"; TR: Territorial; OC: Visitas ocasionais; PI: Pilhador de néctar em todos os registros; PI*: Pilhador em algumas visitas; X:- foram observadas visitas a flores da espécie, porém não foram contados os registros; § Excluindo as espécies nas quais as visitas foram ocasionais.

TABELA 4. Espécies de beija-flores observadas na Estação Ecológica do Tapacurá, com respectivos pesos corporais e comprimentos dos bicos (medidas a partir de Grantsau, 1989), fidelidade e papel desempenhado na comunidade estudada.

Beija-flores	Peso corporal (g)	Comprimento do bico[1] (mm)	Fidelidade à comunidade estudada[2]	Papel na comunidade estudada[3]
Phaethornithinae				
Glaucis hirsuta	7,0-9,0	31,5-35,0	Principal	Rondas de alto ganho
*Phaethornis pretrei**	7,0	35,0	Secundário	---
Phaethornis ruber	2,0	24,0	Principal	Rondas de baixo ganho; generalista; parasita de território[4]
Trochilinae				
Amazilia fimbriata	4,0	21,0	Principal	Territorial[5, 6]
Chlorestes notatus	3,0-4,0	17,0-20,0	Secundário	Rondas de baixo ganho[6]
Chlorostilbon aureoventris	3,5-3,8	19,3-20,0	Secundário	Generalista
Eupetomena macroura	6,0-9,0	21,0-23,0	Secundário	Territorial[7]
Heliactin cornuta	2,5	14,0-14,5	Secundário	Rondas de baixo ganho

*Visto somente em três ocasiões (v. Tabela 3), ocasional na comunidade; [1]Comprimento do culmen exposto *sensu* Grantsau (1989) - Bico curto - culmen total < 25 mm; bico longo - culmen total ≥ 28 mm, *sensu* Feinsinger *et al.* (1987); [2]*sensu* Feinsinger e Colwell (1978): Principal - visto durante todo o ano na comunidade estudada; Secundário - visto somente em alguns períodos do ano (v. texto); [3]*sensu* Feinsinger e Colwell (1978); [4]Atuou também como territorial em *Aechmea muricata* e *Portea leptantha*; [5]Agiu em rondas de baixo ganho em *Aechmea fulgens* e *Portea leptantha*, quando fora de pico de floração, e em *Lundia cordata*; [6]Atua também como generalista (v. Tabela 3); [7]Visitou flores de *Lundia cordata* e *Ipomoea hederifolia* em rondas de baixo ganho.

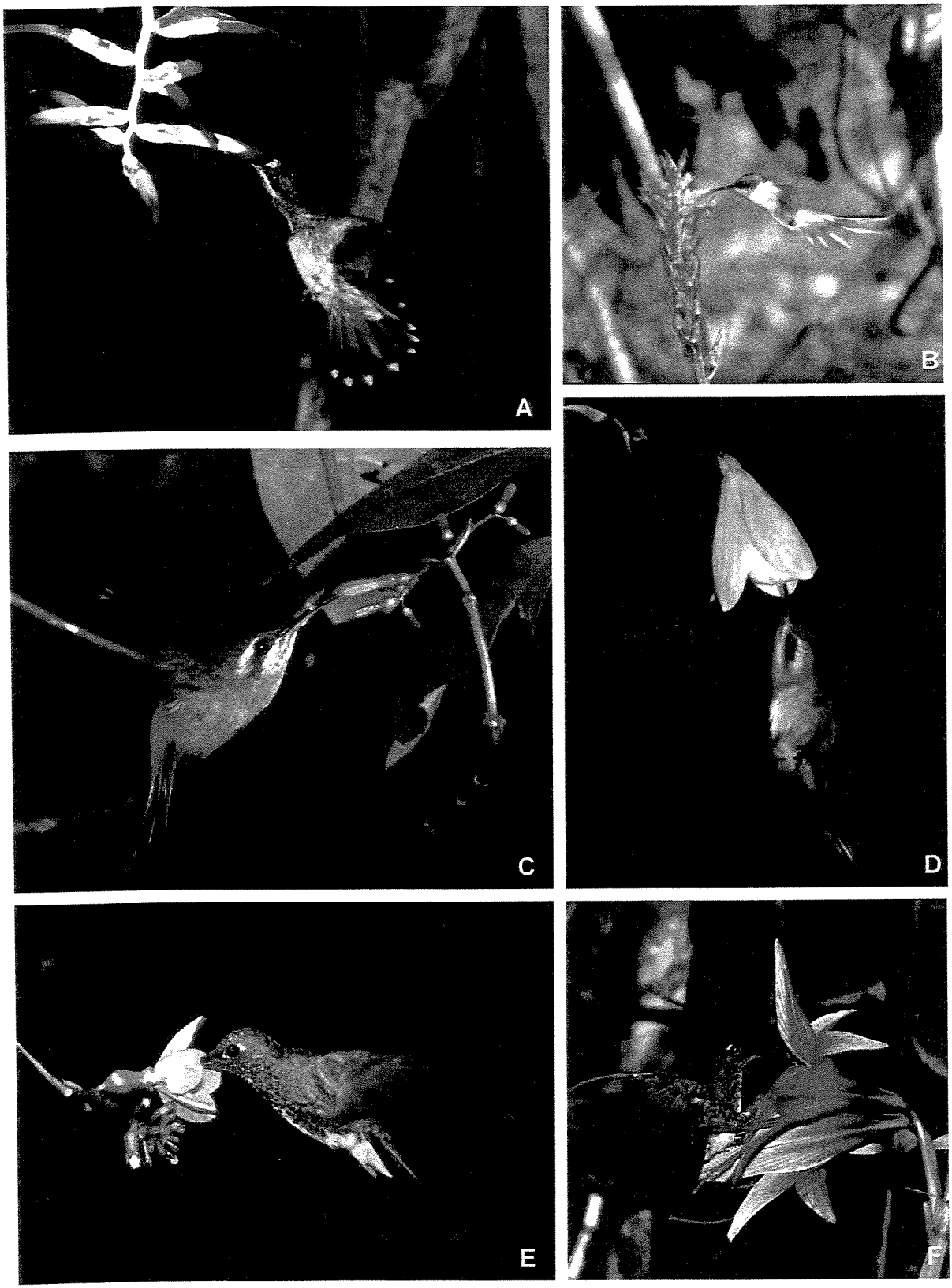
Heliactin cornuta, registrado somente em duas espécies (Tabela 3), somente foi observado comportando-se em rondas alimentares (Tabela 4).

Chlorestes notatus, *Chlorostilbon aureoventris* e *Eupetomena macroura* foram observados visitando flores de poucas espécies, em geral sobrepondo-se no uso de recursos com outros Trochilinae e/ou Phaethornithinae (Tabela 3).

Phaethornis pretrei foi visto visitando poucas flores de apenas duas espécies e devido à baixa freqüência de visitas na comunidade, não pôde ser enquadrado na classificação de Feinsinger e Colwell (1978).

O bico dos beija-flores foi o local de deposição de pólen mais freqüente, tendo sido observado que em 14 (48,3%) das 29 espécies de plantas estudadas o pólen foi depositado exclusivamente no bico (Fig. 9B-E), ou no bico e em outras partes do corpo como fronte e mento (Tabela 1). Com exceção de *Bomarea salsilloides* e *Combretum fruticosum*, as demais 12 espécies, cujo local de deposição de pólen no beija-flor foi o bico, apresentaram flores do tipo tubo (Tabela 2). Entretanto, das 23 espécies com flores tubulosas, em apenas 12 a deposição de pólen se deu no bico (ou bico e outras partes do corpo) dos beija-flores (Tabela 1). Deposição de pólen no vértice e/ou na garganta foi também observada para um elevado percentual de espécies (27,6%), a exemplo do que ocorre com *Billbergia morelii* (Fig. 9A), *Ruellia cearensis* e *Centropogon cornutus*, entre outras espécies. Asas, flancos e cauda, foram locais onde a deposição de pólen ocorreu menos freqüentemente (6,9%), tendo sido registrado somente em flores de *Hippeastrum stylosum* (Fig. 9F) e *Helicteres macropetala.*

FIG. 9. Visitas de beija-flores a espécies ocorrentes na Estação Ecológica do Tapacurá - *Glaucis hirsuta* em flor de *Billbergia morelii* (A); Flor de *Stenorrhynchos lanceolatus* sendo visitada por *Heliactin cornuta* (B); *Phaethornis ruber* visitando flores de *Hamelia patens* (C) e *Bomarea salsilloides* (D); *Amazilia fimbriata* em flores de *Psiguria tryphilla* (E) e *Hippeastrum stylosum* (F).


A
B
C
D
E
F

DISCUSSÃO

Riqueza de espécies ornitófilas, composição florística e hábito

O número de espécies que compõem a guilda de espécies ornitófilas da Estação Ecológica do Tapacurá (27 spp.) foi semelhante ao encontrado em estudos com o mesmo enfoque em outros remanescentes da mata atlântica brasileira (cf. Sazima *et al.*, 1995, 1996; Araújo, 1996, Buzato *et al.*, 2000) e áreas neotropicais em geral (Tabela 5). Comparado com alguns estudos (cf. tabela 5: Toledo, 1975; Wolf *et al.*, 1976; Feinsinger, 1976; Snow e Teixeira, 1982; Snow e Snow, 1986; Arizmendi e Ornelas, 1990; Kodric-Brown *et al.*, 1984) o número de espécies ornitófilas registrado nesta área de estudo foi expressivamente maior, demonstrando a riqueza de espécies ornitófilas em áreas de mata atlântica comentada por Buzato *et al.* (2000).

As espécies da guilda estudada pertencem a diversos gêneros e famílias, sendo cada gênero representando por não mais que três espécies, tendo sido registrado, em geral, uma espécie de cada gênero e poucos gêneros de cada família. Este tipo de composição florística, com a ocorrência de poucas espécies de variadas famílias, é observado em vários outros estudos de comunidades de plantas ornitófilas, independente do tipo vegetacional e altitude (cf. Snow e Snow, 1972, 1980, 1986; Wolf *et al.*, 1976; Snow e Teixeira, 1986; Feinsinger *et al.*, 1987; Arizmendi e Ornelas, 1990; Sazima *et al.*, 1995, 1996; Vasconcelos e Lombardi, 2000; Buzato *et al.*, 2000). Sazima *et al.* (1996) e Buzato *et al.* (2000) referem-se a este tipo de padrão como sendo comum e, provavelmente, representa uma tendência em floras polinizadas por beija-flores.

TABELA 5. Estudos enfocando guildas de polinização por beija-flores, com respectivo local, tipo vegetacional, número de espécies ornitófilas e de beija-flores registrados.

Referências	Local	Tipo vegetacional (altitude)[1]	Nº spp. ornitófilas	Nº spp. beija-flores
Este estudo	São Lourenço da Mata, PE, Brasil	Mata atlântica semidecidual (110-230m)	27	8
Araújo (1996)	Picinguaba, SP, Brasil	Mata atlântica perenifólia e Mangue	25	12
Arizmendi e Ornelas (1990)	Chamela, Jalisco, México	Floresta torpical seca (decidual e semidecidual) (30-500m)	12	6
Buzato *et al.* (2000)	Campos do Jordão, SP, Brasil	Mata atlântica semidecidual e Floresta de Araucária (1400-1600m)	30	6
	Cunha, SP, Brasil	Mata atlântica semidecidual (1000-1100m)	37	8
	Caraguatatuba, SP, Brasil	Mata atlântica perenifólia sub-húmida (50-100m)	40	11
Feinsinger (1976)	Monteverde, Costa Rica	Floresta chuvosa montana (1320-1540m)	15*	14
Feinsinger *et al.* (1985)	Arima Valey, Trinidad	Vegetação insular	19	11
	Tobago	Vegetação insular	15	5
Feinsinger *et al.* (1987)	Monteverde, Costa Rica	Floresta tropical úmida montana (1320-1540m)	22	10
Kodric-Brown *et al.* (1984)	Porto Rico	Floresta semidecidual (nível do mar); Floresta perenifólia (250m); Floresta montana perenifólia (750m)	13	3
Linhart *et al.* (1987)	Monteverde, Costa Rica	Floresta chuvosa montana (1300-1800m)	38	-
Murray *et al.* (1987)	Monteverde, Costa Rica	Floresta chuvosa montana	33	-
Sazima *et al.* (1995)	Caraguatatuba, SP, Brasil	Mata atlântica perenifólia (5-90m)	34	>6
Sazima *et al.* (1996)	Campos do Jordão, SP, Brasil	Floresta montana e Floresta de Araucária (1540-1600m)	23	6
Snow e Snow (1972)	Arima Valley, Trinidad	Floresta tropical e Savana (120-550m)	58*	12
Snow e Snow (1980)	Cerro Carare, Colombia	Floresta temperada montana (2300-2500m)	22	12
Snow e Teixeira (1982)	Paranapiacaba (Serra do Mar), SP e Serra dos Órgãos, RJ, Brasil	Florestas tropicais montanas (800-1400m)	15*	7
Snow e Snow (1986)	Boracéia, SP, Brasil	Mata atlântica úmida (800-900m)	16	7
Toledo (1975)	Los Tuxtlas, Vera Cruz, México	Floresta tropical úmida (165-530m)	18	11
Vasconcelos e Lombardi (2001)	Cadeia do Espinhaço, MG, Brasil	Campo rupestre (> 1000m)	32	10
Wolf (1970)	Guanacaste Province, Costa Rica	Floresta tropical seca (11-45m)	17*	9
Wolf *et al.* (1976)	Cerro de la Muerte, Costa Rica	Floresta tropical montana (2950-3200m)	13	4

[1] Tipo vegetacional conforme mencionado pelos autores; *Incluindo espécies não ornitófilas.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

Com relação à composição florística da área de estudo, a família mais representativa em número de espécies foi Bromeliaceae, que contribuiu com quase 30% da flora ornitófila. Vários são os estudos que mencionam esta família como sendo, em geral, responsável por um elevado percentual de espécies ornitófilas, pelo menos em áreas de mata atlântica, a exemplo do encontrado por Snow e Snow (1986), Fischer (1994), Araújo (1996), Sazima *et al.* (1995, 1996), Buzato *et al.* (2000). Nosso dados, não só com relação ao número de espécies, mas também pelos atributos florais como concentração e volume de néctar, corroboram com a proposição de Buzato *et al.* (2000), de que esta seja a mais importante família com representantes ornitófilos de áreas de mata atlântica, agora não somente no sudeste do Brasil, mas também no nordeste.

Quanto às demais famílias representadas neste estudo, pudemos verificar que somente Leguminosae (Fabaceae), Orchidaceae e Rubiaceae foram representadas, cada uma delas, por duas espécies ornitófilas, sendo as demais representadas por apenas uma espécie ornitófila, uma vez que apesar de Convolvulaceae e Cucurbitaceae estarem listadas com duas espécies cada, apenas uma de cada família é realmente, estritamente, ornitófila. De acordo com a composição florística de outros estudos em áreas de mata atlântica ao nível do mar, além de Bromeliaceae e Rubiaceae, as famílias Gesneriaceae e Heliconiaceae, normalmente constam com várias espécies ornitófilas (cf. Buzato *et al.*, 2000). Na Estação Ecológica do Tapacurá não foram registrados representantes ornitófilos de Gesneriaceae, e apenas uma espécie de Heliconiaceae (*Heliconia psittacorum*). Realmente, o estado de Pernambuco, e em geral o nordeste do Brasil, não é referido como sendo um local com riqueza de representantes de Gesneriaceae (A. Chautems, com pess.). Na área de estudo, p. ex., foi registrado somente um representante de Gesneriaceae, *Drymonia serrulata*, uma espécie provavelmente quiropterófila. De fato,

dois são os centros de dispersão de Gesneriaceae nos Neotrópicos, o principal nos Andes, entre Colombia e Equador, com mais de 500 espécies ocorrendo em altitudes que variam entre 500 e 2500 m, e o outro no sudeste do Brasil, com ca. 120 espécies, também a maior parte alcançando 2000 m (A. Chautems, com pess.). Espécies ornitófilas de Gesneriaceae ocorrentes em Pernambuco são conhecidas apenas em áreas acima de 250m, sendo, algumas delas, *Sinningia nordestina* (Chautems *et al.*, 2000), *Dalbergaria sanguinea*, *Drymonia coccinea* e *Nematanthus* sp. nov. "*albus*" (J. Siqueira, com. pess.). Seria interesante um estudo das espécies de Gesneriaceae ocorrentes em Pernambuco, não somente as ornitófilas, devido aos padrões de distribuição da família.

Em termos de florística de guildas de plantas ornitófilas, algumas famílias como Bromeliaceae, Gesneriaceae, Rubiaceae, Heliconiaceae, Acanthaceae e Alstroemeriaceae, entre outras, estão, em geral, representadas em várias das comunidades estudadas, outras aparecem em apenas um ou poucos estudos, como por exemplo: Asteraceae (Buzato *et al.*, 2000; Vasconcelos e Lombardi, 2001), Cactaceae (Brown e Kodric-Brown, 1979; Arizmendi e Ornelas, 1990), Caprifoliaceae, Caryophyllaceae, Polemoniaceae, Ranunculaceae (Brown e Kodric-Brown, 1979), Combretaceae (Arizmendi e Ornelas, 1990; neste estudo), Convolvulaceae, Cucurbitaceae e Rutaceae (neste estudo), Melastomataceae (Snow e Snow, 1980), Solanaceae (Buzato *et al.*, 2000), Symplocaceae (Feinsinger *et al.*, 1987), Tropaeolaceae (Wolf. *et al.*, 1976), Verbenaceae e Velloziaceae (Vasconcelos e Lombardi, 2001). Algumas dessas famílias de fato apresentam poucos representantes ornitófilos e/ou ocorrem em altitudes ou tipos vegetacionais restritos.

A maior parte das espécies estudadas constituiu-se de lianas, epífitas ou epífitas facultativas, concordando com o referido por vários autores para guildas de plantas

ornitófilas (Snow e Snow, 1986; Arizmendi e Ornelas, 1990; Sazima *et al.*, 1996; Buzato, 2000), entretanto Wolf *et al.* (1976) e Feinsinger *et al.* (1987) registraram maior percentual de arbustos entre espécies ornitófilas, enquanto que Toledo (1975) e Vasconcelos e Lombardi (2001) apontaram um maior percentual de ervas.

Características florais

O fato da maioria das espécies estudadas terem apresentado flores vermelhas, vermelho-alaranjadas ou cor-de-rosa, tendo sido o tipo tubo o mais freqüente está de acordo com o esperado para uma comunidade de plantas ornitófilas (e.g. Sazima *et al.*, 1995, 1996; Buzato *et al.*, 2000).

De acordo com o comprimento do tubo da corola, as espécies foram separadas em dois sub-grupos conforme Feinsinger *et al.* (1987) e Buzato *et al.* (2000): flores com corola curta (comprimento do tubo ≤ 25 mm) e com corola longa (comprimento do tubo > 25 mm). A maioria das espécies apresentou corola longa (ca. 60%), sendo principalmente visitadas por beija-flores de bico longo (culmen externo ≥ 28 mm), como *Glaucis hirsuta,* enquanto que as com corola curta foram visitadas quase que exclusivamente por beija flores com bicos curtos (culmen externo < 25 mm), a exemplo de *Amazilia fimbriata*, *Chlorestes notatus*, *Chlorostilbon aureoventris*, *Eupetomena macroura* e *Heliactin cornuta*, situação semelhante à observada por Linhart *et al.* (1987) e Feinsinger *et al.* (1987). Não foram registradas espécies de beija-flores com comprimento de bico mediano (culmen externo 25-27 mm). *Phaethornis ruber*, cujo bico mede 24 mm, sendo portanto considerada uma espécie com bico curto de acordo com a proposição de vários estudos (cf. Feinsinger *et al.*, 1987; Linhart *et al.*, 1987), comportou-se, entretanto, como uma espécie de bico mediano-longo ao visitar, legitimamente, várias espécies com corola longa, muitas delas

visitadas por *G. hirsuta*. *Eupetomena macroura*, também de bico curto, foi registrado visitando espécies de corola longa como *Bromelia plumieri, Ipomoea hederifolia* e *Lundia cordata*. Algumas das espécies de corola longa foram visitadas exclusivamente por beija-flores de bico curto, como *Bomarea salsilloides* e *I. hederifolia*. Vale a pena ressaltar, entretanto, que estas espécies apresentaram néctar muito pouco concentrado ou com reduzido volume, não sendo atrativas para beija-flores de rondas de alto ganho como é o caso de *G. hirsuta*. Exemplos como estes ilustram que uma combinação de fatores, que não somente o comprimento da corola, são determinantes para se inferir os visitantes.

A concentração de açúcares no néctar foi em média 24,6 ± 8,0%, tendo variado de 10,2 ± 0,3% a 46,8 ± 0,3%, estando, a faixa de variação, de acordo com o encontrado por Sazima *et al.* (1995, 1996) e Buzato *et al.* (2000) e um pouco acima do extremo (34%) apontado por Baker (1975) e também por outros autores (Snow e Snow, 1980, 1986; Snow e Teixeira, 1982; Cruden *et al.*, 1983) para "flores de beija flores". O volume de néctar variou de 2,5 ± 0,4µl a 97,4 ± 0,5µl, sendo em média 30,7 ± 26,0 µl, tendo sido observada correlação positiva com o comprimento da corola, semelhante ao registrado por Arizmendi e Ornelas (1990), diferindo, entretanto, do encontrado por Baumberger (1987) e Buzato (1995).

Na maioria das espécies as flores tiveram duração de um dia, tendo sido registrado, entretanto, que 34,5% das espécies (10 spp.) apresentaram flores com mais de um dia de duração, algumas durando até mais de 6 dias (*Hippeastrum stylosum* e *Bomarea salsilloides*, por exemplo). Stiles (1978a) menciona que em florestas úmidas, praticamente todas as espécies ornitófilas (*s. str.*, flores de beija-flores) possuem flores que duram somente um dia. No mesmo estudo, Stiles sugere ainda que em maiores altitudes as flores de beija-flores durariam mais dias. Apesar da presença de flores de um dia ser uma

característica comum em guildas de ornitofilia, a escassez de dados quantitativos nos variados estudos não permitem generalizações quanto a relação entre duração floral e ecossistema. Neste estudo, uma área com floresta semidecidual e um pouco acima do nível do mar, flores mais duradouras contribuíram com mais de 1/3 das espécies da guilda.

O local de deposição de pólen mais freqüente no corpo dos beija-flores foi o bico, estando de acordo com o registrado em outros estudos com enfoque semelhante (cf. Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000). Entretanto, apesar da deposição de pólen no bico estar diretamente relacionada com flores tubulosas (das 14 espécies que depositam pólen no bico - ou no bico e em outras partes do corpo dos beija-flores - 12 eram tubulosas) em apenas 12 das 23 espécies com flores tubulosas o pólen é depositado no bico. Nas 11 demais espécies Tubiflorae a deposição de pólen no corpo dos beija-flores foi na fronte, mento, vértice e/ou garganta, tendo sido observado que estas espécies apresentaram, na grande maioria, tubos muito longos. Deste modo, a deposição de pólen no bico está relacionada não somente a flores tubulosas, mas também a tubos curtos.

A abertura da corola, como fator isolado, não exerceu papel no local de deposição de pólen, uma vez que flores com largo diâmetro da entrada da corola, como *Bomarea salsilloides* e *Hippeastrum stylosum*, apresentaram diferentes locais de deposição de pólen devido ao comprimento da corola, que na primeira era curto e na segunda longo. Outro exemplo da não interferência da largura da abertura da corola no local de deposição de pólen foi *Stenorrhynchos lanceolatus* e *Billbergia morelii*, ambas com ca. 6,0 mm de abertura da corola, diferindo, porém, grandemente no comprimento do tubo, que em *S. lanceolatus* foi de ca. 19,0 mm e *B. morelii* de ca. 55,0 mm, e consequentemente no local de deposição do pólen, bico e vértice/garganta, respectivamente.

Analisando o número de flores por indivíduo e a quantidade de néctar oferecida por flores como sugerido por Feinsinger e Colwell (1978) e Buzato *et al.* (2000), observam-se na comunidade estudada os quatro tipos florais propostos por estes autores. Um número igual de espécies apresentou flores do tipo "esparsas (dispersas) e ricas em néctar" (< 30 flores/indivíduo/dia, ≥ 20 µl néctar/flor) e do tipo "esparsas e moderadamente ricas em néctar" (< 30 flores/indivíduo/dia, < 20 µl néctar/flor), cada tipo representado por 10 spp. (43,5%; n=23 v. Tabela 2). Apenas duas espécies apresentaram flores do tipo "agrupadas e ricas" (≥ 30 flores/indivíduo/dia, ≥ 20 µl néctar/flor), enquanto que apenas uma espécie teve flores "agrupadas e moderadas" (≥ 30 flores/indivíduo/dia, < 20 µl néctar/flor). Este padrão difere do encontrado por Buzato *et al.* (2000) onde ca. 60% das espécies se enquadravam no tipo "ricas e esparsas". Assim como em Sazima *et al.* (1995, 1996) e Buzato *et al.* (2000), as espécies de Bromeliaceae podem ser consideradas como uma das principais fontes de néctar para os beija-flores, juntamente com os representantes de Costaceae, Heliconiaceae e Lobeliaceae.

Um último atributo floral a ser discutido é a orientação das flores, se horizontais, pendentes, inclinadas para cima ou para baixo. Snow e Snow (1980) referem-se a orientação da corola como sendo "um bom indicador do grau de adaptação de uma flor à polinização por beija-flores". Exemplificam com três espécies de *Palicourea* (Rubiaceae) sugerindo que a com corola pendente seja "mais especializada" e as com corolas horizontal e entre horizontal e pendente sejam as "menos especializadas", associando a orientação ao comprimento e cor da corola. Entretanto, a caracterização de uma flor como "especializada" deveria considerar além do comprimento da corola, demais atributos florais como concentração e volume de néctar, proteção contra pilhagem e vários outros aspectos da biologia floral. No presente estudo, ao contrário do encontrado por Snow e

Snow (1980), algumas das espécies exclusivamente visitadas por beija-flores de rondas de alto ganho, como *Glaucis hirsuta*, apresentaram flores inclinadas para cima como *Ruellia cearensis* e *Centropogon cornutus*. Além destas espécies, *Heliconia psittacorum* e a maioria das Bromeliaceae, também visitadas principalmente por *G. hirsuta*, apresentaram orientação semelhante, com flores inclinadas para cima. Também ao contrário do observado por Snow e Snow (1980) *Helicteres macropetala*, cujas flores são inclinadas para baixo, foi visitada em sua maioria por espécies de beija-flores territoriais ou generalistas, o mesmo tendo sido observado em *Bomarea salsilloides*, que apesar de ter flores completamente pendentes foi visitada por beija-flores de rondas de baixo ganho.

Fenologia

De acordo com os dados fenológicos a guilda de espécies ornitófilas apresentou floração contínua (*sensu* Newstrom *et al.*, 1994), tendo sido registrada a ocorrência de seqüencialidade nos picos de floração das espécies, também observada por Buzato *et al.* (2000) em outras comunidades de mata atlântica. A ocorrência de espécies florescendo ao longo do ano, potencializada pela seqüencialidade de picos de floração, é fundamental para a manutenção das espécies de beija-flores na comunidade (Feinsinger, 1978)

Apesar de terem sido registradas espécies ornitófilas floridas em todos os meses, observou-se certa sazonalidade levando-se em conta o número de espécies floridas em cada estação. A maior parte das espécies floresceu e/ou teve o pico de floração na estação chuvosa. Vários são os estudos que referem-se à sazonalidade na floração em guildas de ornitofilia (cf. Toledo, 1975; Wolf, 1970; Wolf *et al.*, 1976; Koptur *et al.*, 1988; Buzato *et al.*, 2000), principalmente em florestas secas (Koptur *et al.*, 1988), como é o caso da Estação Ecológica do Tapacurá. Entretanto, enquanto que alguns estudos

apontam a estação chuvosa como apresentando maior riqueza de espécies floridas (v. Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000, este estudo), outros registraram a época seca com maior número de espécies em flor (cf. Wolf, 1970; Toledo, 1975; Stiles, 1978b; Arizmendi e Ornelas, 1990), independente de se tratarem de florestas úmidas ou secas. Esta aparente falta de um padrão de floração determinado para florestas secas ou úmidas, pelo menos no que diz respeito a guildas de ornitofilia, é apontada por Buzato *et al.* (2000).

A maioria das espécies apresentou padrão de floração do tipo anual de acordo com Newstrom *et al.* (1994), com um único pico de floração. De fato, este padrão de floração é típico de espécies polinizadas por beija-flores (Stiles, 1978b). *Mucuna sloanei* e *Ruellia cearensis* não floresceram em 1998, o que indicaria floração do tipo supra-anual. Entretanto, um quarto ano de observação seria necessário para confirmar este dado, que até então é atribuído somente ao fato da baixa pluviosidade registrada neste ano, a mais baixa em mais de 50 anos. *Hamelia patens* e *Helicteres macropetala* apresentaram floração do tipo sub-anual, com mais de um ciclo por ano, esta última florescendo freqüentemente após curtos períodos de chuva. Somente uma espécie, *Heliconia psittacorum*, apresentou padrão de floração do tipo contínuo, *sensu* Newstrom *et al.* (1994), com apenas curtos períodos sem flor.

Em nível de espécie observou-se que a maioria das Bromeliaceae apresentaram floração seqüencial, fato registrado também por Araújo *et al.* (1993) e Fischer (1994).

Beija-flores

Das oito espécies de beija-flores registradas na comunidade estudada, seis constam das listagens de Coelho (1979) e Azevedo Júnior (1990). *Chlorestes notatus* e

Heliactin cornuta, observadas neste estudo, não haviam sido mencionadas para a área, enquanto que *Anthracothorax nigricollis, Chrysolampis mosquitus e Polytmus guainumbi*, referidas para o local de estudo, não foram registradas.

Vinte e duas espécies de beija-flores são citadas para o estado de Pernambuco (Farias *et al.*, 1995), sendo encontradas 14 num remanescente de mata atlântica perenifólia no perímetro urbano de Recife (Farias *et al.*, 1995; Azevedo Júnior *et al.*, 1998). Comparando o número de espécies de beija-flores encontrados nesta área de estudo com o observado em outros estudos (cf. Tabela 5), podemos dizer que este equipara-se ao registrado para demais áreas de mata atlântica, mesmo com maiores altitudes, e outras áreas neotropicais, inclusive áreas conhecidamente ricas em beija-flores como a Costa Rica (cf. Tabela 5).

Três espécies foram observadas ao longo de todo o ano na comunidade estudada: *Glaucis hirsuta*, *Phaethornis ruber* e *Amazilia fimbriata*, sendo consideradas como polinizadores efetivos de, respectivamente, 10, nove e oito espécies.

Glaucis hirsuta (Phaethornithinae) devido ao seu comportamento de visita foi considerada como a espécie "organizadora" da guilda. De acordo com Feinsinger e Colwell (1978), uma determinada comunidade vegetal apresenta de fato, em geral, uma única espécie residente com comportamento de forrageamento do tipo "trapliner" de alto ganho, a qual é responsável pelas visitas à maioria das espécies com flores com corolas longas e ricas em néctar. Sazima *et al.* (1995) registraram também um Phaethornithinae (*Ramphodon naevius*) como espécie residente e dominante em uma área de mata atlântica, igualmente de terras baixas, no sudeste do Brasil.

Phaethornis ruber atuou como pilhador em várias espécies legitimamente visitadas por *G. hirsuta*, mas apesar de comportar-se em alguns casos como generalista, e em

outros como pilhador, esta espécie foi responsável pela polinização de nove espécies, tendo sido, inclusive, o único polinizador de *Hamelia patens*, *Tillandsia stricta* e *T. gardneri*. Esta espécie de beija-flor foi observada em apenas uma das comunidades de mata atlântica estudadas por Buzato *et al.* (2000), sendo sua participação na polinização da guilda considerada pequena, apesar de ressaltado pelos autores que *P. ruber* foi o único polinizador de algumas espécies. Na comunidade estudada a participação desta espécie pode ser considerada como importante uma vez que o número de espécies polinizadas por este beija-flor foi equivalente ao registrado para *G. hirsuta.*

Phaethornis ruber sobrepôs-se no uso de recursos com *Amazilia fimbriata*, a exemplo de *Aechmea fulgens*, *Portea leptantha*, *Stenorrhynchos lanceolatus*, *Helicteres macropetala* e *Hippeastrum stylosum*. Exemplos de Phaethornithinae sobrepondo-se no uso de néctar com Trochilinae são raros (Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000), mas devido ao fato do pequeno tamanho corporal e do comprimento do bico de *P. ruber*, este Phaethornithinae utiliza recursos semelhantes aos utilizados pela maioria dos Trochilinae.

As demais espécies de beija-flores, como *Eupetomena macroura*, *Chlorestes notatus* e *Chlorostilbon aureoventris*, não foram polinizadores exclusivos de nenhuma espécie, visitando flores, em alguns casos, de espécies também visitadas ou por *A. fimbriata* ou por *P. ruber*, e, em outros, sobrepondo-se no uso de recursos.

Heliactin cornuta, espécie com comportamento migratório (K. Schuchmann, com. pess.), não havia sido previamente registrada para a localidade estudada. Esta espécie foi registrada em apenas dois meses do ano (dez. e jan.), visitando flores de apenas duas espécies, sendo considerada entretanto como importante polinizador de *Stenorrhynchos lanceolatus.*

Phaethornis pretrei por não ter atuado como polinizador efetivo de nenhuma espécie, tendo sido visto visitando poucas flores de duas espécies, em apenas um dos anos de estudo, não apresentou uma função claramente perceptível na comunidade estudada, não sendo possível enquadrá-lo na classificação proposta por Feinsinger e Colwell (1978).

Além das visitas às espécies ornitófilas, algumas espécies de beija-flores - *Amazilia fimbriata* (*A.f.*), *Chlorostilbon aureoventris* (*C.a.*), *Chlorestes notatus* (*C.n.*), *Eupetomena macroura* (*E.m.*) e, principalmente, *Phaethornis ruber* (*P.r.*) - foram observadas visitando flores de espécies com outras síndromes de polinização, a exemplo das visitas registradas em *Inga* sp. (Leguminosae com flores quiropterófilas visitadas também por *A.f.* e *P.r.*); *Dioclea* sp. e *Caesalpinia ferrea* (*P.r.*) (Leguminosae entomófilas); *Bakeridesia pickelii* (*C.n.*) (Malvaceae quiropterófila), *Cryptanthus* spp. (*P.r*) e *Hohenbergia ramageana* (*C.a., E.m., P.r.*) (Bromeliaceae entomófilas); *Calathea cylindrica* (*P.r.*), *C. pilosa, Hylaeanthe* sp. e *Stromanthe tonckat* (*A.f., P.r.*) (Marantaceae entomófilas).

Algumas das espécies de plantas constantes deste estudo foram observadas em outras localidades recebendo visitas de outras espécies de beija-flores/agentes de polinização. Variações na composição de polinizadores de uma determinada espécie de planta ocorrente em diferentes locais podem ser bastante significativas (Herrera, 1988; Robertson e Wyatt, 1990; Armbruster e Steiner, 1992; Lopes e Machado, 1998) como conseqüência de variações climáticas, fisionomias vegetais e faunas locais, entre outros fatores. Comparando os dados registrados para algumas espécies deste estudo com os apontados para as mesmas espécies ocorrentes em outras localidades observa-se que, em alguns casos, além dos registros dos visitantes, dados acerca da biologia floral e fenologia também variaram. Dentre as espécies estudadas em outras áreas estão

Combretum fruticosum (Gryj *et al.*, 1990; Bernardello *et al.*, 1994; Quirino e Machado, 2001), *Costus spiralis* (Buzato *et al.*, 2000), *Hamelia patens* (Feinsinger, 1976, 1978), *Heliconia psittacorum* (Feinsinger, 1983b; Dobkin, 1987; Neves, 2000), *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit* (Machado e Sazima, 1987), *Manettia cordifolia* (Buzato *et al.*, 2000), *Schwartzia brasiliensis* (Sazima *et al.* 1993; Pinheiro *et al.*, 1995), *Stenorrhynchos lanceolatus* (Catling, 1987; Singer e Sazima, 2000) e *Tillandsia stricta* (Buzato *et al.*, 2000; Alves *et al.*, 2000).

Apesar do crescente interesse por estudos de guildas de polinização nos últimos anos, algumas regiões brasileiras carecem de toda e qualquer informação neste aspecto. Comparações com outros remanescentes de mata atlântica do sudeste do Brasil, e áreas neotropicais em geral, permitem concluir que a comunidade estudada é rica em espécies ornitófilas, sendo Bromeliaceae a família mais representativa. Dados acerca da estrutura e organização da comunidade corroboram os registros de Sazima *et al.* (1995, 1996) e Buzato *et al.* (2000) para o sudeste do Brasil e reiteram as sugestões de realizações de novos estudos feitas por estes autores, no sentido de permitir o entendimento de processos evolutivos e de manutenção de floras ornitófilas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos Drs. Ivan Sazima e Marlies Sazima (Unicamp) pela sugestão, incentivo e apoio para realização deste estudo, bem como pelas grandiosas discussões; Dr. Stefan Vogel (Univ. Viena) e Dra. Silvana Buzato (USP) pelas valiosas discussões; Drs. Ivan Sazima e Karl Schuchmann (Univ. Bonn) pela gentileza na identificação dos beija-flores; Aos Taxonomistas Drs. João Semir, Jorge Tamashiro, Julie Dutilh, João Luiz

Moreira (Unicamp), Leonardo Felix, Karla Norie Arns (UFRPE), José Alves Siqueira Filho, Marccus Alves (UFPE), Gardene Sousa (UFPI), Paul Maas (NYBG), Walter Till (Univ. Viena), Sheila Profice (J. Bot. Rio de Janeiro) e Lúcia Lohmann (MOBOT) pelas identificações do material botânico; Ao Prof. Marco Antônio Andrade e ao Sr. Paulo Martins (Estação Ecológica do Tapacurá-EECT) por permitirem que este trabalho fosse desenvolvido em área sob sua administração, bem como pelo apoio logístico; ao Sr. Edinaldo Mendes da Silva pela valiosa ajuda em praticamente todas as excursões ao campo. Aos colegas Emerson Lucena, George Baracho, Leonardo César de Melo, Luciana Teixeira e Raquel Carvalho, pela companhia no campo. À Capes (A. Lopes), ao CNPq (I. Machado) e à FACEPE, cujo apoio financeiro foi fundamental para a realização deste trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aizen M, Feinsinger P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**: 330-351.

Allen-Wardell G, Bernhardt P, Bitner R, Burquez A, Buchmann S, Cane J, Cox PA, Dalton V, Feinsinger P, Ingram M, Inouye D, Jones CE, Kennedy K, Kevan P, Koopowitz H, Medellin R, Medellin-Morales S, Nabhan PN. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* **12:** 8-17.

Alves MAS, Rocha CFD, Van Sluys M, Bergallo HG. 2000. Guilda de beija-flores polinizadores de quatro espécies de Bromeliaceae de mata atlântica da Ilha Grande, RJ, Brasil: composição e taxas de visitação. In: Alves MAS, Silva JMC, Van Sluys M,

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Bergallo HG, Rocha CFD, eds. *A ornitologia no Brasil - pesquisa atual e perspectivas.* Rio de Janeiro: Editora da UFRJ, 171-185.

Araújo AC, Fischer EA, Sazima M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista brasileira Botanica* **17:** 113-118.

Araújo AC. 1996. *Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo.* Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Arizmendi MC, Ornelas JF. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* **22:** 172-180.

Armbruster WS, Steiner KE. 1992 Pollination ecology of four *Dalechampia* species (Euphorbiaceae) in Northern Natal, South Africa. American Journal of Botany **79:** 306-313.

Azevedo Júnior SM. 1990. A Estação Ecológica do Tapacurá e suas aves. In: Azevedo Jr. SM, ed. *IV Encontro Nacional de Anilhadores de Aves.* Recife: Imprensa Universitária, Universidade Federal Rural de Pernambuco, 92-99.

Azevedo Júnior SM, Coelho, AGM, Larrazabal, ME, Neves, RML, Telino Júnior, WR. 1998. Conservação e diversidade das aves da Reserva Ecológica de Dois Irmãos. In: Machado IC, Lopes AV, Pôrto KC, orgs. *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil).* Recife: Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente do Estado de Pernambuco e Editora Universitária-UFPE, 241-250.

Baker HG. 1975. sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* **7:** 37-41.

Baumberger R. 1987. *Floral structure, coloration, and evolution of bird-pollinated plants: correlation with functional traits in nectarivorous birds.* PhD. Dissertation Philosophischen Fakultät II, Zürich.

Bawa KS. 1990. Plant-pollinator interactions in a tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21:** 399-422.

Bernardello L, Galetto L, Rodriguez IG. 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* **114:** 293-308.

Braga RAP. 2001. *Gestão Ambiental da Bacia do Rio Tapacurá - Plano de Ação.* Recife: Editora Universitária da UFPE.

Brown JH, Bowers MA. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk* **102:** 251-269.

Brown JH, Kodric-Brown A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* **60:** 1022-1035.

Buzato S. 1995. *Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no Sudeste do Brasil.* Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Buzato S, Sazima M, Sazima I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* **32:** 824-841.

Catling, P. M. 1987. Notes on the breeding systems of *Sacoila lanceolata* (Aublet) Garay (Orchidaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74:** 58-68.

Chautems A, Baracho GS, Siqueira-Filho JA. 2000. A new species of *Sinningia* (Gesneriaceae) from northeastern Brazil. *Brittonia* **52:** 49-53.

Coelho AGM. 1979. As aves da Estação Ecológica de Tapacurá, Pernambuco. *Notulae Biologicae* **2:** 1-18.

Corbet SA. 1997. Role of pollinators in species preservation, conservation, ecosystem stability and genetic diversity. *Acta Horticultural* **437:** 219-229.

Dean W. 1996. *A ferro e fogo - A história e a devastação da Mata Atlântica Brasileira.* São Paulo: Companhia das Letras.

Des Granges J-L. 1978. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. *Living bird* **17:** 199-236.

Dobkin DS. 1987. Synchronous flower abscission in plans pollinated by hermit hummingbirds and the evolution of one-day flowers. *Biotropica* **19:** 90-93.

Endress PK. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge: Cambridge University Press.

Faegri K, van der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology.* London: Pergamon Press.

Farias GB, Brito MT, Pacheco GL. 1995. Lista preliminar das aves do Estado de Pernambuco. Recife: Observadores de Aves de Pernambuco (Publicação Técnica nº 1).

Feinsinger P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* **46:** 257-291.

Feinsinger P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* **48:** 269-287.

Feinsinger P. 1983a. Coevolution and Pollination. In: Futuyma, DJ, Slatkin M, eds. *Coevolution.* Massachusetts: Sinauer Associates, 282-310.

Feinsinger P. 1983b. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbird. *Biotropica* **15:** 48-52.

Feinsinger P, Beach JH, Linhart YB, Busby WH, Murray KG. 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. *Ecology* **68:** 1294-1305.

Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18:** 779-795.

Feinsinger P, Swarm LA, Wolfe JA. 1985. Nectar-feeding birds on Trinidad and Tobago: comparison of diverse and depauperate guilds. *Ecological monographs* **55:** 1-28.

Fernandes MLB. 1997. Unidades de Conservação do domínio da Mata Atlântica. In: Lima AR, Capobianco JPR, orgs. *Mata Atlântica: avanços legais e institucionais para sua conservação.* São Paulo: Documentos do ISA (Instituto Socioambiental) nº 04.

FIDEM. 1987. *Região Metropolitana do Recife - Reservas Ecológicas* - Série Desenvolvimento Urbano e Meio Ambiente. Recife: Alcântara Promoções e Publicidade S/A.

FIDEM. 2000. *Plano de Ação Regional- Programa Governo nos Municípios.* Recife: Companhia Editora de Pernambuco.

Fischer EA. 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, Campinas.

Gentry AH. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6:** 64-68.

Grantsau R. 1989. *Os beija flores do Brasil.* Rio de Janeiro: Expressão e Cultura.

Gryj E, del Rio, CM, Baker, I. 1990. Avian pollination and nectar use in *Combretum fruticosum* (Loefl.). *Biotropica* **22:** 266-271.

Herrera CM. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* **35:** 95-125.

Kearns CA, Inouye DW. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* **47:**297-307.

Kearns C, Inouye DW, Waser NM. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annaul Review of Ecology and Systematics* **29:** 83-112.

Kodric-Brown A, Brown J, Byers GS, Gori DF. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* **65:** 1358-1368.

Koptur S, Harber WA, Frankie GW, Baker HG. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **4:** 323-346.

Kress WJ, Beach JH. 1994. Flowering plant reproductive systems. In: McDade LA, Bawa KS, Hespenheide HA, Hartshorn GS, eds. *La Selva – Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest.* Chicago: The University of Chicago Press, 161-182.

Lehner PN. 1979. *Handbook of ethological methods.* New York: Garland STPM Press.

Linhart YB, Feinsinger P, Beach JH, Busby WH, Murray KG, Zuchowski Pounds, W, Kinsman S, Guindon CA, Kooiman M. 1987. Disturbance and predictability of flowering patterns in bird-pollinated cloud forest plants. *Ecology* **68:** 1696-1710.

Lopes AV, Machado, IC. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **213:** 71-90.

Machado IC, Lopes AV. 1998 A polinização biótica e seus mecanismos na Reserva Ecológica de Dois Irmãos. In: Machado IC, Lopes AV, Pôrto KC, orgs. *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil).* Recife: Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente do Estado de Pernambuco e Editora Universitária-UFPE, 166-187.

Machado IC, Lopes AV. 2001. A Polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão do estado atual do conhecimento In: Tabarelli M, Silva JMC., orgs. *Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco.* Recife: Secretaria de Ciência Tecnologia e Meio-Ambiente do Estado de Pernambuco, Fundação Joaquim Nabuco e Editora Massangana, 583-596.

Machado ICS, Sazima M. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). *Revista Brasileira de Biologia* **47:** 425-436.

Monteiro da Cruz, MAO. 1998. Dinâmica reprodutiva de uma população de saquis-do-nordeste (*Callithrix jacchus*) na Estação Ecológica do Tapacurá-PE. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Morellato LPC, Haddad CFB. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* **32:** 786-792.

Murcia C. 1995. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schelhas J, Greenberg R, eds. *Forest patches in tropical landscapes.* Londo: Island Press, 19-36.

Murray KG, Feinsinger P, Busby WH, Linhart YB, Beach JH, Kinsman S. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology* **68:** 1283-1293.

Neil DA. 1987. Trapliners in the trees: Hummingbird pollination of *Erythrina* Sect. *Erythrina* (Leguminosae-Papilionoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74:** 27-41.

Neves CB. 2000. *Polinização por beija-flores e partilha de polinizadores em duas espécies simpátricas de Heliconia (Heliconiaceae).* Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 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.

Pinheiro MCB, Ormond WT, Lima HA, Correia MCR. 1995. Biologia da reprodução de *Norantea brasiliensis* Choisy (Marcgraviaceae). *Revista Brasileira de Biologia* **55** (supplement 1): 79-88.

Prance GT, Beentje H, Dransfield J, Johns R. 2000. The tropical flora remains undercollected. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **87:** 67-71.

Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. *The natural history of pollination.* London: Harper Collins Publishers.

Quirino ZGM, Machado IC. 2001. Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **24:** 181-193.

Ranta P, Blom T, Niemelä J, Joensuu E, Siitonen M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* **7:** 385-403.

Rathcke BJ, Jules ES. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.

Real, L. 1983. *Pollination Biology.* Florida: Academic Press.

Renner SS. 1998. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. In: Newbery DM, Prins HHT, Brown ND, eds. *Dynamics of tropical communities.* Oxford: Blackwell Science, 339-360.

Robertson JL, Wyatt R. 1990. Evidence for pollination ecotypes in the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris. Evolution* **44:** 121-133.

Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5:** 18-32.

Sazima I, Buzato S, Sazima M. 1993. The bizarre inflorescence of *Norantea brasiliensis* (Marcgraviaceae): visits of hovering and perching birds. *Botanica Acta* **106**: 507-513.

Sazima I, Buzato S, Sazima M. 1995. The Saw-Billed Hermit *Rhamphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* **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:** 149-160.

Sazima M, Buzato S, Sazima I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* **83:** 705-712.

Sick H. 1997. *Ornitologia brasileira.* São Paulo: Editora Nova Fronteira.

Silva JMC, Tabarelli M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* **404:** 72-74.

Simberlof D, Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22:** 115-143.

Singer RB, Sazima M. 2000. The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spiranthinae) by hummingbirds in southeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **223:** 221-227

Snow BK, Snow DW. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *Journal of Animal Ecology* **41:** 471-485.

Snow BK, Snow DW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* **38:** 105-139.

Snow DW, Snow BK. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* **12:** 286-296.

Snow DW, Teixeira DL. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* **123:** 446-450.

Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology and huummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* **56:** 285-301.

Stiles FG. 1978a. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist* **18:** 715-727.

Stiles FG. 1978b. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* **10:** 194-210.

SUDENE. 1990. Dados pluviométricos do Nordeste - Estado de Pernambuco. Série Pluviométrica 6. Recife: Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste (SUDENE).

Tabarelli M. 1998. Dois Irmãos: O desafio da conservação biológica em um fragmento de floresta tropical. In: Machado IC, Lopes AV, Pôrto KC, orgs. *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil).* Recife: Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente do Estado de Pernambuco e Editora Universitária-UFPE, 311-323.

Toledo VM. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. *Biotropica* **7:** 63-70.

Vasconcelos MF, Lombardi JA. 2001. Hummingbirds and their flowers in the campos rupestres of Southern Espinhaço Range, Brasil. *Melopsittacus* **4:** 3-30.

Vasconcelos-Sobrinho J. 1971. *As regiões naturais de Pernambuco, o meio e a civilização.* Recife: Conselho de Desenvolvimento de Pernambuco.

Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal.* Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.

Viana VM, Tabanez AAJ, Batista JLF. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the brazilian Atlantic moist forest. In: Laurance WF, Bierregaard Jr. RO, eds. *Tropical Forest Remnants - Ecology, management, and conservation of fragmented communities.* Chicago: The University of Chicago Press, 351-365.

Vogel S. 1990. Radiacion adaptativa del sindrome floral en las familias neotropicales. *Boletin de la Academia Nacional de Ciencias de Cordoba* **59:** 5-30.

Wolf LL. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *The Condor* **72:** 1-14.

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **32:** 349-379.

2.2

Bromeliaceae ornitófilas em um fragmento de floresta tropical semidecidual, NE do Brasil: polinização e fenologia*

ARIADNA VALENTINA LOPES[1**], MARLIES SAZIMA[2] & ISABEL CRISTINA MACHADO[1]

[1]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife-PE, Brasil, 50372-970; [2]Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, C.P. 6109, Campinas-SP, Brasil, 13.081-970.

Título curto: Polinização e fenologia de Bromeliaceae ornitófilas

* Parte da Tese de Doutorado da primeira autora, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.

** Autor para correspondência

(Manuscrito a ser submetido para o Botanical Journal of the Linnean Society)

RESUMO

Foi estudada a polinização e a fenologia de floração das espécies ornitófilas de Bromeliaceae ocorrentes em um remanescente de mata atlântica, com flora semi-decídua, em Pernambuco, Nordeste do Brasil. Na comunidade estudada foram registradas oito espécies de Bromeliaceae ornitófilas: *Aechmea fulgens, A. muricata, A. tomentosa, Billbergia morelii, Bromelia plumieri, Portea leptantha* (Bromelioideae), *Tillandsia gardneri* e *T. stricta* (Tillandsioideae). As espécies floresceram e frutificaram seqüencialmente, havendo ao longo de todo o ano espécies em floração e em frutificação. O comprimento médio do tubo da corola das espécies estudadas foi 31,5 ± 15,5 mm. A concentração média de açúcares no néctar foi 29,9 ± 3,8% e o volume médio 29,4 ± 22,1µl. Verificou-se correlação positiva entre o comprimento da corola e o volume de néctar ($P<0,05$) e a concentração média de açúcares no néctar ($P<0,01$). Cinco espécies de beija-flores visitaram as flores das Bromeliaceae ao longo do ano, *Amazilia fimbriata, Eupetomena macroura* (Trochilinae), *Glaucis hirsuta, Phaethornis pretrei* e *P. ruber* (Phaethornithinae). *Glaucis hirsuta* visitou as espécies com flores de corola longa e com néctar mais concentrado. *Phaethornis ruber* visitou todas as oito espécies, atuando como pilhador em *Billbergia morelii*, enquanto que *P. pretrei* foi visto apenas duas vezes visitando flores de *Bromelia plumieri. Amazilia fimbriata* e *Eupetomena macroura* visitaram, respectivamente, flores de três e uma espécie, sempre sobrepondo-se no uso de recursos com outros beija-flores. O local, no corpo dos beija-flores, para deposição de pólen foi, em geral, o bico, a fronte e o mento, podendo o pólen de algumas espécies ser depositado ainda no vértice ou garganta. Considerando o elevado número de representantes ornitófilos, juntamente com os atributos florais como concentração e

volume de néctar, corroboramos a proposição de que esta seja a mais importante família dentre as que compõem a guilda de plantas polinizadas por beija-flores em áreas de mata atlântica, constituindo-se numa importante fonte de recursos para este grupo de polinizadores.

Palavras-chave: Bromeliaceae, *Aechmea*, *Billbergia*, *Bromelia*, *Portea*, *Tillandsia*, polinização, fenologia, beija-flores, ornitofilia, floresta tropical semidecidual, Nordeste do Brasil.

INTRODUÇÃO

A família Bromeliaceae, com 56 gêneros e mais de 2600 espécies, é amplamente distribuída nos Neotrópicos, apresentando uma única espécie na África, *Pitcairnia feliciana* (Smith & Till, 1998; Benzing, 2000). O leste do Brasil é considerado como o principal centro de dispersão da família (Smith, 1955), sendo encontrada grande riqueza de espécies na mata atlântica.

Apesar de serem encontradas espécies de Bromeliaceae polinizadas por aves, morcegos, abelhas, borboletas e outros insetos (Smith & Till, 1998 e referências citadas por eles), a grande maioria é polinizada por beija-flores (Harms, 1930, Benzing, 2000), sendo esta uma das poucas famílias de angiospermas onde a polinização por vertebrados predomina sobre a entomofilia (Sazima *et al.*, 1989). Vários estudos referem-se à família como responsável por uma média de 30% das espécies que compõem as guildas de ornitofilia em comunidades de florestas tropicais brasileiras (Araújo, 1996; Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000), constituindo-se assim como uma das principais

fontes de recursos para beija-flores (Snow & Snow, 1980; Snow & Teixeira, 1982; Araújo, 1996; I. Sazima *et al.*, 1995, 1996; Buzato *et al.*, 2000).

Embora seja crescente o número de estudos acerca da biologia da polinização de Bromeliaceae (v. Salas, 1973; Snow & Teixeira, 1982, M. Sazima *et al.*, 1989, 1995; Bernardello *et al.*, 1991; Araújo *et al.*, 1994; Fischer, 1994; Martinelli, 1997; Van Sluys & Stotz, 1995; I. Sazima *et al.* 1995, 1996; Siqueira-Filho, 1997; Sazima & Sazima, 1999; Kessler & Krömer, 2000; Siqueira-Filho & Machado, 1998, 2001), estes ainda são poucos de acordo com McWilliams (1974), Varassin & Sazima (2000) e Kessler & Krömer (2000), a maioria enfocando uma ou poucas espécies, muitos gêneros carecendo de observações detalhadas.

Neste estudo investigamos a polinização e a fenologia reprodutiva das espécies ornitófilas de Bromeliaceae ocorrentes em um remanescente de mata atlântica no Nordeste do Brasil objetivando conhecer a representatividade e a importância da família na guilda de plantas ornitófilas da comunidade estudada, bem como a biologia floral das espécies e o comportamento dos beija-flores visitantes.

MATERIAL E MÉTODOS

LOCAL DE ESTUDO

O estudo de campo foi realizado na Estação Ecológica do Tapacurá, Pernambuco (08º01'S, 35º11'W), durante o período de maio/1997 a janeiro/1999 e de agosto a dezembro/1999, tendo integrado uma investigação detalhada acerca da guilda de plantas ornitófilas do referido local de estudo (cf. A. Lopes & I. Machado, em prep.).

A estação possui ca. 776 ha (Fernandes, 1997), dos quais 382 ha constituem áreas florestadas e capoeiras (Coelho, 1979; Azevedo Júnior, 1990) e 394 ha

correspondem a um lago decorrente do represamento do Rio Tapacurá (Barragem do Tapacurá). A vegetação é do tipo mata atlântica semidecidual (Vasconcelos Sobrinho, 1970). A altitude varia de 110 a 230 m (FIDEM, 1987) acima do nível do mar e o clima apresenta forte sazonalidade, sendo o inverno, chuvoso, de março a agosto e o verão, seco, de setembro a fevereiro. A temperatura e precipitação médias anuais são de, respectivamente, 24ºC e 1300,9 mm (SUDENE, 1990; FIDEM, 2000; Braga, 2001). Nos anos em que foi realizado o estudo, a precipitação foi de 1359,3, 564,5 e 627,94 mm, respectivamente em 1997, 1998 e 1999 (COMPESA - Estação localizada na Barragem do Tapacurá), tendo sido 1998 o ano com a menor precipitação que se tem registro (pelo menos desde 1933).

Durante o período de observações foram realizadas excursões quinzenais com duração de 3 a 5 dias. A cada excursão eram percorridas trilhas (ca. 6km) existentes em dois dos fragmentos de mata da estação (Matas do Camucim e do Alto da Buchada), incluindo o interior e a borda da mata. Foram registradas, coletadas e estudadas as espécies de Bromeliaceae ornitófilas (*sensu* Faegri & Pijl, 1979, Endress, 1994 e Proctor *et al.*, 1996).

Material botânico de cada espécie estudada foi coletado, identificado por especialistas e depositado no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco (Herbário UFP) como espécime-testemunho.

HÁBITO E CARACTERÍSTICAS FLORAIS

Foram feitas observações acerca do hábito e características gerais das espécies, morfologia, cor e tamanho das flores, número de flores abertas por inflorescência/dia, horário, seqüência e duração da antese, concentração de açúcares e volume de néctar.

As medidas florais foram feitas a partir de flores frescas, sendo verificados o diâmetro da abertura da corola e o comprimento interno ("efetivo") do tubo (Wolf *et al.*, 1976; Buzato *et al.*, 2000). Foram calculadas a média e o desvio padrão para as medidas de cada espécie.

A verificação da concentração de açúcares e do volume de néctar foi feita, respectivamente, com auxílio de refratômetros de bolso (Atago® - 0-50% e 28-62%) e micro-seringas (Hamilton® - 5, 10 e 25µl). Para isto foram ensacados botões um dia antes da antese. As medidas foram feitas em 4 a 10 flores de indivíduos diferentes, ca. 4 horas após o início da antese. Foram calculadas a média e o desvio padrão para as medidas de cada espécie.

Foi testada a ocorrência de relação entre o comprimento da corola e o volume de néctar das espécies estudadas (*sensu* Arizmendi & Ornelas, 1990), bem como entre o comprimento da corola e a concentração de açúcares no néctar, através de análise de correlação de Spearman, utilizando-se o Software Systat 10.

FENOLOGIA

A fenologia reprodutiva das espécies estudadas foi acompanhada a cada visita, no sentido de identificar os padrões de floração de acordo com e Newstrom *et al.* (1994). Para os registros de emissão do escapo floral, desenvolvimento dos botões, período de antese floral e desenvolvimento dos frutos, foram marcados 10 indivíduos de cada espécie (com exceção de *Billbergia morelli*, que teve somente 4 indivíduos registrados na área).

VISITANTES FLORAIS

As observações acerca do comportamento dos visitantes às flores foram feitos em vários horários do dia, tendo sido as espécies observadas com e sem o auxílio de binóculos (Lehner, 1979; I. Sazima *et al.*, 1995, 1996). Análises de fotografias auxiliaram na complementação das descrições dos comportamentos de visita. Foram registrados aspectos referentes à freqüência, duração, horário e resultado das visitas, além de permanência ou não da ave nas proximidades da espécie em questão. Além disso, foram verificadas a ocorrência de interações com indivíduos da mesma espécie ou de outras espécies de beija-flores e local de deposição de pólen no corpo do visitante e de contato com o estigma das flores (Des Granges, 1978; Arizmendi & Ornelas, 1990; Sazima *et al.*, 1995, 1996; Buzato *et al.*, 2000).

De acordo com a freqüência e o comportamento de visita os beija-flores foram classificados como polinizadores ou pilhadores e como territoriais ou atuando em rondas alimentares (cf. Stiles, 1975; Feinsinger, 1976; Des Granges, 1978; Arizmendi & Ornelas, 1990). Além disso, foi verificado o papel desempenhado pelos beija-flores na comunidade de acordo com as proposições de Feinsinger & Colwell (1978).

Algumas visitas foram monitoradas e contabilizadas, tendo sido registrados o número de avistamentos de cada espécie de beija-flor, bem como o número de flores visitadas nos indivíduos que estavam sob observação. Para este procedimento, cada espécie em floração foi observada por no mínimo 10h.

As identificações dos beija-flores foram feitas no campo ou por análises de fotografias sendo confirmadas por comparação com as ilustrações em Grantsau (1989) e Sick (1997) e com as peles depositadas no Museu de Zoologia da USP e no

Departamento de Zoologia da UFPE. A medida do comprimento do bico (=medida do culmen exposto) das espécies registradas foram retiradas de Grantsau (1989).

RESULTADOS

HÁBITO E CARACTERÍSTICAS FLORAIS DAS ESPÉCIES

Foram registradas oito espécies ornitófilas de Bromeliaceae na comunidade estudada: *Aechmea fulgens, A. muricata, A. tomentosa, Billbergia morelii, Bromelia plumieri, Portea leptantha* (Bromelioideae), *Tillandsia gardneri* e *T. stricta* (Tillandsioideae). Somente *Bromelia plumieri* apresenta hábito exclusivamente terrestre, sendo, as demais, epífitas ou de hábito facultativo (Tabela 1).

As oito espécies estudadas apresentaram flores do tipo tubo com coloração vistosa (Tabela 1) e sem odor, podendo ser encontradas de 1 a ca. 30 flores por inflorescência/dia, dependendo da espécie (Tabela 2). O comprimento do tubo da corola variou de 17,1 ± 1,0mm, em *Tillandsia stricta*, a 54,9 ± 5,8mm, em *Bromelia plumieri* e 55,1 ± 1,4mm em *Billbergia morelii*, sendo em média 31,5 ± 15,5mm. O diâmetro da abertura da corola variou de 1,2 ± 0,3mm, em *Tillandsia gardneri*, a 6,1 ± 0,3mm, em *Billbergia morelii*, sendo em média 2,9 ± 1,7mm. De acordo com o comprimento da corola as espécies podem ser classificadas (*sensu* Feinsinger *et al.*, 1987 e Buzato *et al.*, 2000) como apresentando corola curta (≤ 25mm de comprimento) ou longa (> 25mm), estando a comunidade de Bromeliaceae ornitófilas da área de estudo representada por quatro espécies de cada categoria de tamanho (Tabela 2).

Com relação à orientação, as flores de *Aechmea spp.*, *Portea leptantha* e *Tillandsia spp.* são inclinadas para cima, enquanto que as flores de *Bromelia plumieri* são eretas e as de *Billbergia morelii* são horizontais.

Tabela 1. Características das Bromeliaceae ornitófilas da Estação Ecológica do Tapacurá-PE.

Espécies	Hábito	Cor da flor[a]	Tipo floral[b]	Período de antese (h)	Local deposição pólen no beija-flor[c]
Aechmea fulgens	facultativo[d]	lilás/vermelho	tubo	12:30-18:00	bico
Aechmea muricata	facultativo[e]	branca e lilás	tubo	06:00-13:00	bico, mento, fronte
Aechmea tomentosa	facultativo[d]	amarela/vermelha	tubo	05:00-17:00	bico, mento, fronte
Billbergia morelii	epífita	verde e vinho/ vermelha	tubo	05:30-17:30	vértice ou garganta
Bromelia plumieri	terrestre	lilás ou roxa/ vermelha	tubo	07:00-15:30	bico, mento, fronte
Portea leptantha	facultativo[d]	laranja	tubo	05:30-15:30	bico, mento, fronte
Tillandsia gardneri	epífita	rosa/rosa	tubo	05:30-15:00	bico
Tillandsia stricta	epífita	azul/rosa	tubo	05:00-15:00	bico

[a]Cor do cálice ou brácteas após a barra; [b]Segundo Faegri & Pijl (1979); [c]De acordo com Grantsau (1989); [d]Principalmente terrestre; [e]Principalmente epífita.

Tabela 2. Características florais das espécies ornitófilas de Bromeliaceae da Estação Ecológica do Tapacurá-PE.

Espécies de plantas	Nº flores/ indiv./dia	Comprimento efetivo da corola[a] (mm) (x ± s.d.)	Diâmetro da abertura da corola (mm) (x ± s.d.)	Concentração açúcares no néctar (%) (x ± s.d.)	Volume de néctar (µl) (x ± s.d.)
Aechmea fulgens	1-4	20,0 ± 1,4 (n=9)	1,7 ± 0,3 (n=13); 3,5 ± 0,5 (n=6)[b]	29,8 ± 1,5 (n=8)	10,6 ± 3,0 (n= 5)
Aechmea muricata	1-12	31,7 ± 1,7 (n=4)	3,0 ± 0,2 (n=5)	36,5 ± 5,5 (n=9)	41,0 ± 5,3 (n=6)
Aechmea tomentosa	2-9	30,9 ± 2,5 (n=10)	4,1 ± 0,1 (n=10)	28,5 ± 0,8 (n=7)	65,0 ± 9,0 (n=5)
Billbergia morelii	1-5	55,1 ± 1,4 (n=18)	6,1 ± 0,3 (n=5)	32,5 ± 1,0 (n=6)	16,0 ± 1,4 (n=6)
Bromelia plumieri	5-20	54,9 ± 5,8 (n=26)	3,8 ± 1,0 (n=11)	32,0 ± 4,8 (n=10)	46,0 ± 6,0 (n=10)
Portea leptantha	4-30	24,5 ± 3,4 (n=11)	1,8 ± 0,3 (n=11); 3,1 ± 0,1 (n=10)[b]	29,1 ± 2,6 (n=6)	23,9 ± 10,3 (n=5)
Tillandsia gardneri	1-3	17,1 ± 0,4 (n=5)	1,2 ± 0,3 (n=5)	24,4 ± 1,5 (n=4)	3,5 ± 1,0 (n=3)
Tillandsia stricta	2-4	18,0 ± 1,0 (n=5)	1,3 ± 0,2 (n=5)	26,5 ± 0,8 (n=5)	3,2 ± 0,3 (n=4)

[a]*Sensu* Wolf *et al.*, 1976; [b]Valores após visitas.

A antese foi diurna e com duração de no máximo 12h, em *Aechmea tomentosa* e *Billbergia morelii*, e no mínimo 5½h, em *A. fulgens* (Tabela 1). Com exceção de *A. fulgens*, cujas flores iniciam o processo de antese à tarde, às 12:30h, nas demais espécies a antese inicia-se ao amanhecer, às 05:00h ou no máximo até às 07:00h (Tabela 1), a senescência ocorrendo desde às 13:00h, em *A. muricata*, até às 18:00h, em *A. fulgens*.

A concentração de açúcares no néctar variou de 24,4 ± 1,5%, em flores de *Tillandsia gardneri*, a 36,5 ± 5,5%, em *Aechmea muricata*, sendo em média 29,9 ± 3,8%, enquanto que o volume de néctar variou de 3,2 ± 0,3µl, em *T. stricta*, a 65,0 ± 9,0µl, em *A. tomentosa*, sendo em média 29,4 ± 22,1µl (Tabela 2).

De acordo com os dados de comprimento da corola e volume de néctar verificou-se a ocorrência de correlação positiva entre estas duas variáveis (r_s=0,683; P<0,05), conforme pode ser visto na Figura 1. Também foi verificada correlação positiva (r_s=0,833; P<0,01) entre o comprimento da corola e a concentração de açúcares no néctar (Fig. 1).

Analisando o número de flores por indivíduo e a quantidade de néctar oferecida por flores observam-se dois dos quatro tipos florais propostos por Feinsinger & Colwell (1978) e Buzato *et al.* (2000) para plantas ornitófilas. *Aechmea muricata*, *A. tomentosa*, *Bromelia plumierii* e *Portea leptantha* apresentaram flores do tipo "esparsas (dispersas) e ricas em néctar" (< 30 flores/indivíduo/dia, ≥ 20 µl néctar/flor). As demais espécies, *A. fulgens*, *Billbergia morelii*, *Tillandsia gardneri* e *T. stricta* apresentaram flores do tipo "esparsas e moderadamente ricas em néctar" (< 30 flores/indivíduo/dia, < 20 µl néctar/flor). *Portea leptantha*, quando em pico de floração, aproxima-se do tipo "flores agrupadas e ricas" (≥

30 flores/indivíduo/dia, ≥ 20 µl néctar/flor), não ocorrendo espécie com flores do tipo "agrupadas e moderadas" (≥ 30 flores/indivíduo/dia, < 20 µl néctar/flor).

FENOLOGIA

Na comunidade estudada pôde-se verificar que, apesar da maioria das espécies (6) apresentarem picos de floração na estação chuvosa, há espécies ornitófilas de Bromeliaceae floridas ao longo do ano (Tabela 3). Em termos de comunidade de Bromeliaceae foi observada floração do tipo contínua (*sensu* Newstrom *et al.*, 1994), com espécies florescendo seqüencialmente (Tabela 3). Floração seqüencial foi observada também em nível de espécie, como em *Aechmea fulgens, A. muricata, A. tomentosa*, *Bromelia plumieri* e *Portea leptanhta*, com indivíduos iniciando a floração à medida que outros finalizavam. Com exceção de *Billbergia morelii*, que floresceu mais de uma vez no ano (Tabela 3), todas as demais espécies apresentaram floração do tipo anual. Com relação à duração da floração de cada espécie, esta variou de ca. 3 a 3½ meses (*Aechmea tomentosa*, *Billbergia morelii*, *Tillandsia* spp) a 5½-6 meses (*Bromelia plumieri* e *A. muricata*), com picos que variaram de 1 a 3 meses (Tabela 3). Observou-se também que há espécies em frutificação ao longo de todo o ano (Tabela 3).

VISITANTES FLORAIS

Foram observadas cinco espécies de beija-flores visitando as flores das espécies de Bromeliaceae na área de estudo: *Amazilia fimbriata*, *Eupetomena macroura* (Trochilinae), *Glaucis hirsuta*, *Phaethornis pretrei* e *P. ruber* (Phaethornithinae).

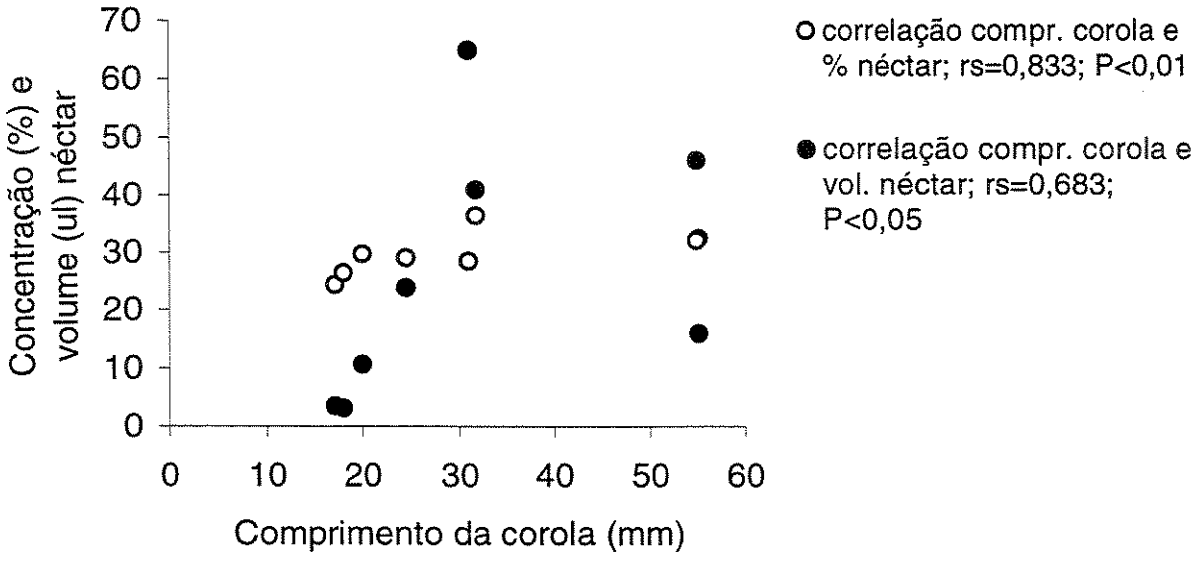
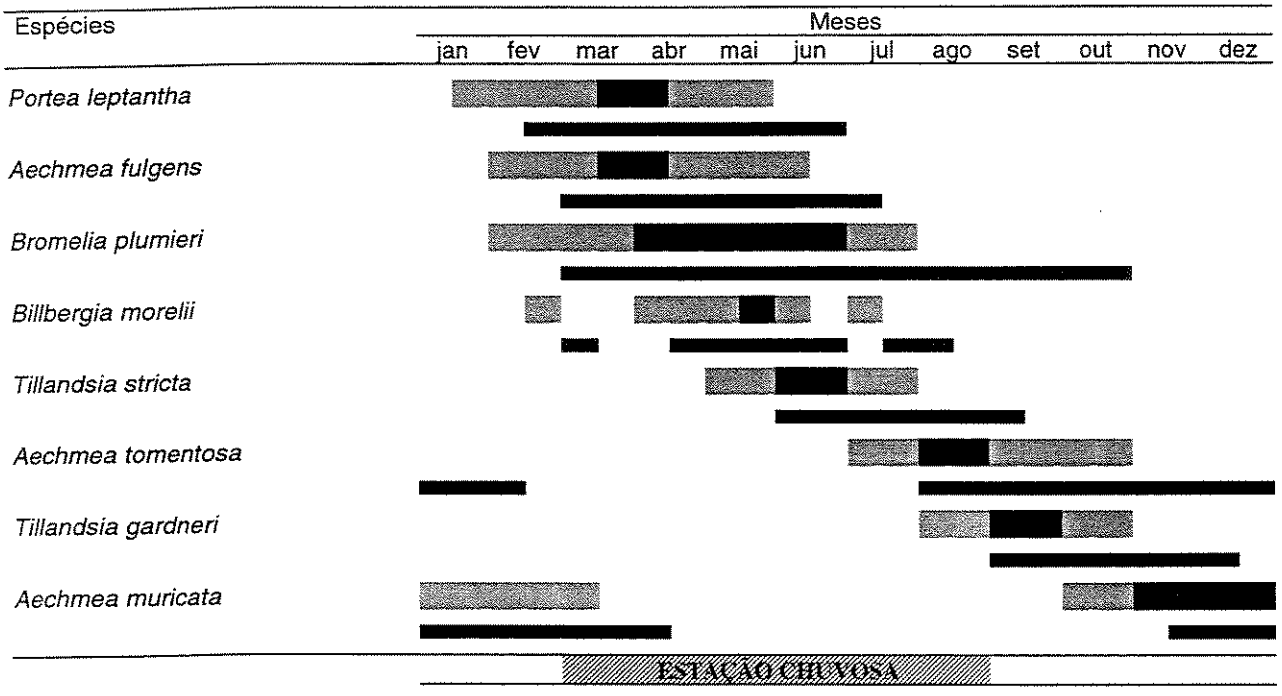


Figura 1. Relação entre o comprimento da corola e a concentração de açúcares no néctar e entre o comprimento da corola e o volume de néctar das flores das espécies ornitófilas de Bromeliaceae da Estação Ecológica do Tapacurá.

Tabela 3. Fenologia de floração e frutificação das espécies ornitófilas de Bromeliaceae ocorrentes na Estação Ecológica do Tapacurá-PE (floração - barras cinza e preto (pico); frutificação - barras pretas finas).



Glaucis hirsuta, com bico variando de 31,5 a 35mm de comprimento, foi o principal ou exclusivo polinizador das espécies com as corolas mais longas (31,7 ± 1,7mm a 55,1 ± 1,4mm), como *A. muricata*, *A. tomentosa*, *Billbergia morelii* e *Bromelia plumieri* (Tabelas 2 e 4; Fig. 2A, C, E, G), cujas corolas apresentaram em média 41,4 ± 16,0mm. Nestas espécies este beija-flor foi considerado como o polinizador principal (*A. muricata, A. tomentosa* e *Bromelia plumieri*) ou até exclusivo (*Billbergia morelii*), apresentando comportamento de visita do tipo rondas de alto ganho (*sensu* Feinsinger & Colwell, 1978), por visitar flores ricas em néctar e com alta concentração de açúcares (em média 37,7 ± 22,2µl e 30,5 ± 2,0%, Tabelas 2 e 4). O intervalo de cada bloco (turno) de visitas a indivíduos focais de *A. muricata* variou de 10/15 min a 30/35 min. Em *A. tomentosa* o intervalo foi de ca. 20 min, enquanto que ao visitar as flores de *Billbergia morelii* e *Bromelia plumieri* o intervalo entre cada turno de visitas variou, respectivamente, entre 15 a 40 min e 20 a 30 min.

Nas quatro espécies visitadas por *G. hirsuta*, *P. ruber* foi sempre observado visitando as flores, mas em baixa freqüência, com exceção de *A. muricata*, a qual foi bastante visitada por este beija-flor no final da floração de cada indivíduo, quando *G. hirsuta* já havia alterado suas rondas, excluindo esta planta de suas visitas. Neste caso *P. ruber* comportou-se como territorial. Eventualmente, *P. ruber* visitava flores de *A. muricata* em pico de floração, ocasião em que, quando surpreendido por *G. hirsuta*, era expulso, uma vez que *G. hirsuta* dominava todos os encontros com esta espécie. *Glaucis hirsuta* não foi observado visitando flores das outras quatro espécies de Bromeliaceae com corolas curtas (Tabela 2).

Phaethornis ruber (Fig. 2B, D, F, H), cujo bico mede 24mm, foi observado visitando flores de todas as espécies, atuando como polinizador na maioria delas, com exceção de

Billbergia morelii cujas flores foram somente pilhadas por este beija-flor (Tabela 4, Fig. 2F). Em algumas espécies *P. ruber* apresentou comportamento de ronda de baixo ganho (*Aechmea fulgens, Tillandsia gardneri* e *T. stricta*), enquanto que em outras comportou-se como polinizador ocasional (*A. tomentosa, Bromelia plumieri*), devido à baixa freqüência de visitas (Tabela 4). Comportamento territorial também foi observado nesta espécie ao visitar flores de *A. muricata*, tendo sido também registrada alteração comportamental dependendo da quantidade de recurso oferecido, como foi o caso das visitas às flores de *Portea leptantha*, onde este beija-flor se comportou como "trapliner" de baixo ganho ou como territorial (Tabela 4). Nas espécies visitadas em rondas (Tabela 4), os intervalos das visitas foram de 10 a 30min. Nas espécies em que atuou como territorial (Tabela 4) *P. ruber* visitava algumas flores dos indivíduos que compunham o seu território, pousando em seguida em ramos nas proximidades. Em visitas ocasionais ou quando parasitou território (*P. leptantha* visitada por *Amazilia fimbriata*) *P. ruber* visitava poucas flores, sendo expulso pelo indivíduo territorial (outro indivíduo da mesma espécie ou de outra) ou pelo "trapliner" visitante efetivo (*Aechmea muricata* visitada por *Glaucis hirsuta*).

Phaethornis pretrei (bico= 35mm) visitou apenas ocasionalmente (dois avistamentos) flores de *Bromelia plumieri*, não tendo sido registrado visitando flores de nenhuma outra espécie.

Amazilia fimbriata (bico= 21mm) e *Eupetomena macroura* (bico= 21-23mm), os dois trochilíneos visitantes às flores das Bromeliaceae da comunidade estudada, comportaram-se como "traplíners" de baixo ganho, territoriais ou como polinizadores ocasionais (Tabela 4). Nenhuma das espécies de Bromeliaceae recebeu visitas exclusivas destes beija-flores, havendo sempre sobreposição no uso de recursos com outros beija-flores (Tabela 4).

Figura 2. *Glaucis hirsuta* e *Phaethornis ruber* em flores de *Aechmea tomentosa* (A, B), *A. muricata* (C, D), *Billbergia morelii* (E, F) *e Bromelia plumieri* (G, H).

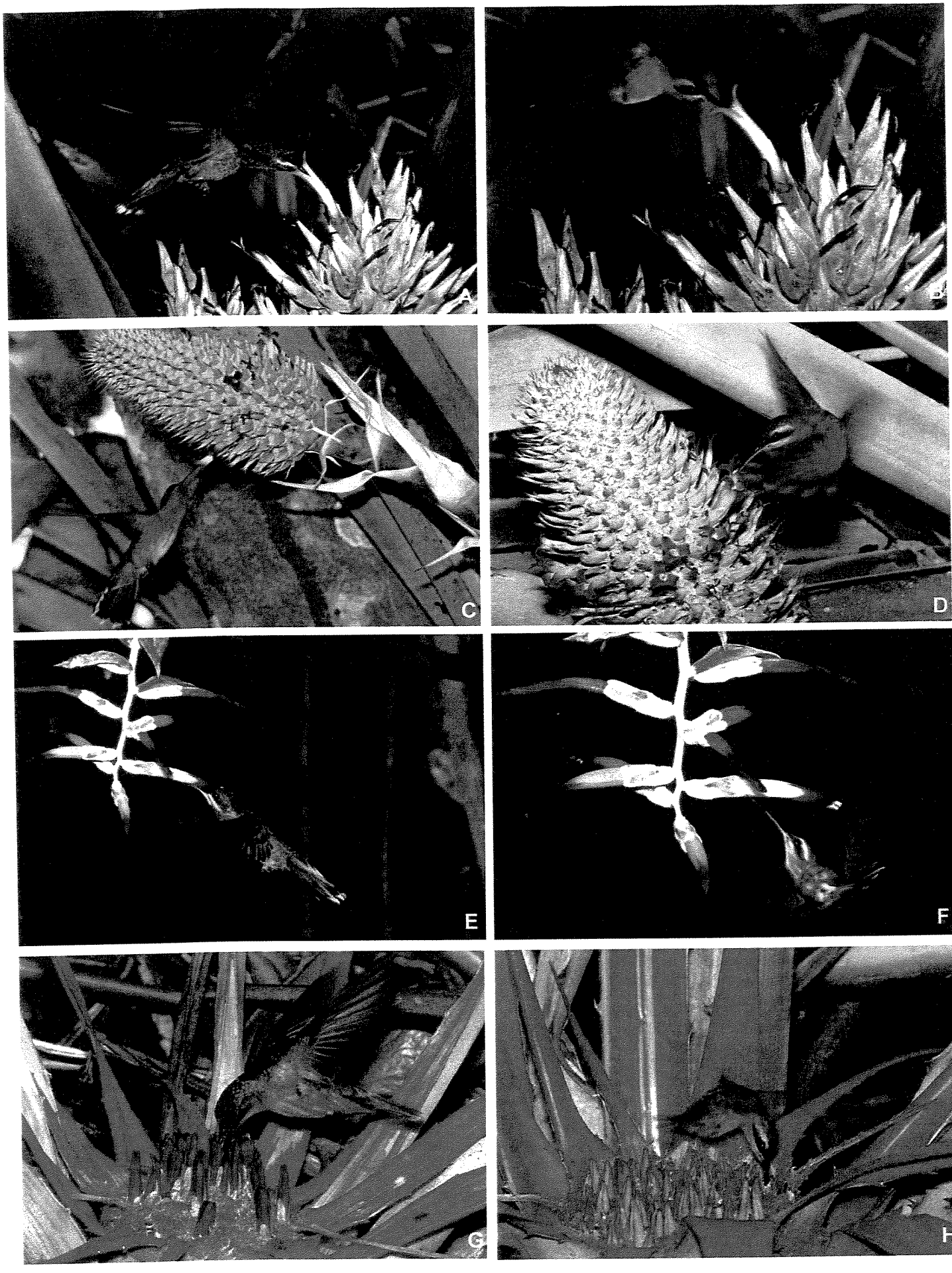

A
B
C
D
E
F
G
H

Tabela 4. Número de visitas e comportamento das espécies de beija-flores visitantes às Bromeliaceae na Estação Ecológica do Tapacurá-PE (número de avistamentos seguido pelo número de flores visitadas, entre parênteses).

Espécies de plantas	Espécies de beija-flores					Tempo observ.*
	A. fimbriata	*E. macroura*	*G. hirsuta*	*P. pretrei*	*P. ruber*	
Aechmea fulgens	37 (740) TP/TR[2]				48 (960) TP	16h45min
Aechmea muricata			51 (596) TP		36 (393) TP/TR	32h40min
Aechmea tomentosa	2 (24) OC		43 (672) TP		3 (27) OC	10h
Billbergia morelii			19 (90) TP		4 (28) PI	13h20min
Bromelia plumieri		21 (136) TR	26 (260) TP	2 (18) OC	4 (40) OC	19h10min
Portea leptantha	45 (612) TP/TR				73 (735) TP/TR	26h20min
Tillandsia gardneri					X	-
Tillandsia stricta					X	-
Total de horas em que as visitas foram contabilizadas*						**118h15min**

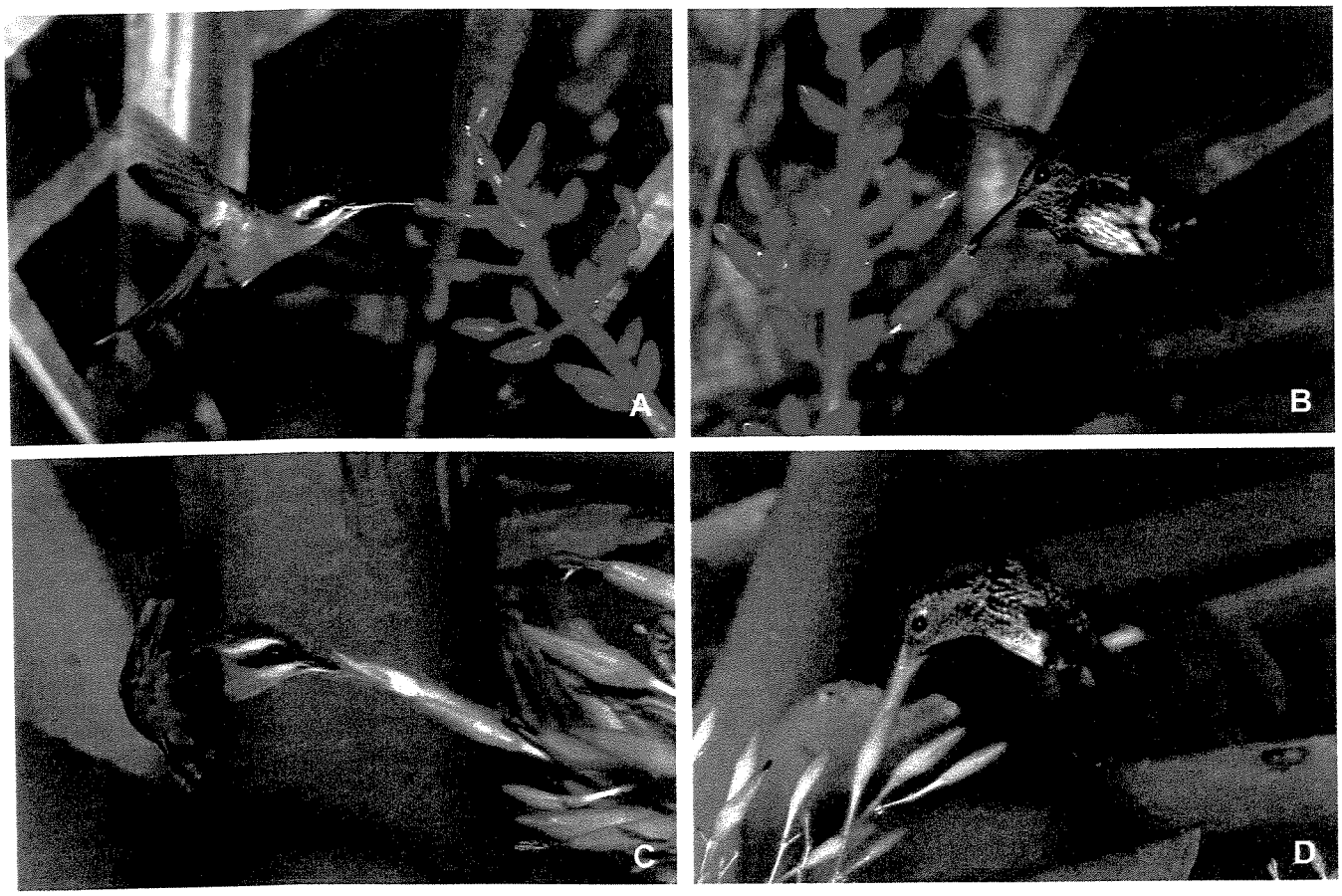
*Tempo em que as visitas foram monitoradas e contabilizadas, não constituindo o total de horas de observações de visitas em cada espécie; [1]TP: "Traplining"; TR: Territorial; OC: Visitas ocasionais; PI: Pilhador de néctar em todos os registros; X:- foram observadas visitas a flores da espécie, porém não foram contados os registros.

Amazilia fimbriata visitou flores de três espécies (Tabela 4), sobrepondo-se no uso de recursos com *P. ruber*, sendo, junto com *P. ruber*, um dos polinizadores principais das flores de *Aechmea fulgens* e *Portea leptantha* (Fig. 3). As visitas de *Amazilia fimbriata* e *Phaethornis ruber* às flores de *Aechmea tomentosa* foram ocasionais, tendo sido registradas apenas duas (Tabela 4). As visitas destes dois beija-flores às flores de *A. fulgens* eram feitas em rondas com intervalos não coincidentes, *Amazilia fimbriata* podendo alternar o comportamento para territorial no pico de floração. Alteração de comportamento "traplining" e territorial foi observada nas duas espécies ao visitarem flores de *Portea leptantha*, cada espécie de beija-flor dominando as flores de alguns indivíduos. Nas duas espécies em que *Amazilia fimbriata* atuou como polinizador efetivo (Tabela 4), o comprimento médio do tubo da corola foi 18,5 ± 2,1mm, sendo o volume e a concentração de açúcares no néctar, respectivamente, 10,6µl e 27,1 ± 3,9% (Tabela 2).

Eupetomena macroura visitou somente flores de *Bromelia plumieri* (Tabelas 1, 2), cujos indivíduos não eram procurados por *G. hirsuta*, o principal polinizador desta espécie. *Eupetomena macroura* atuou como territorial nesta espécie de Bromeliaceae, expulsando *Phaethornis ruber* quando este tentava parasitar o seu território.

Com relação ao local de aderência de pólen no corpo dos beija-flores (Tabela 1), em *Aechmea fulgens* e nas duas espécies de *Tillandsia* o pólen adere-se ao bico dos polinizadores, enquanto que em *A. muricata*, *A. tomentosa*, *Bromelia plumieri* e *Portea leptantha* o pólen adere-se ao bico, mento e fronte. Somente em *Billbergia morelii*, devido ao fato das flores serem zigomorfas, com estames agrupados e deslocados para cima (Fig. 2F), o pólen adere-se, em geral, ao vértice ou à garganta dos beija-flores, dependendo da maneira como o beija-flor introduzia o bico (Fig. 2E).

Figura 3. *Phaethornis ruber* e *Amazilia fimbriata* em flores de *Aechmea fulgens* (A,B) e *Portea leptantha* (C,D).


A
B
C
D

As visitas às flores de *Aechmea* spp., *Portea leptantha* e *Tillandsia* spp. eram feitas, em geral, no sentido acropétalo, ou seja, a flor mais basal do escapo floral era a primeira a ser visitada. Em *Billbergia morelii* as visitas ocorriam também de baixo para cima. Entretanto, as primeiras flores a serem visitadas eram as do ápice da inflorescência devido ao fato da inflorescência ser pêndula. Somente em *Bromelia plumieri*, cuja inflorescência é do tipo roseta (Fig. 2G, H), as visitas ocorriam da flor mais externa para a mais interna.

O comportamento de visita de uma dada espécie de beija-flor a uma determinada flor das espécies de Bromeliaceae foi semelhante, sendo as flores abordadas em vôo pairado. Somente em duas ocasiões *Amazilia fimbriata* foi visto pousando na inflorescência de *Portea leptantha*, para então tomar néctar.

Um único caso de pilhagem por beija-flores foi observado nas flores das Bromeliaceae ornitófilas, *P. ruber* atuando com pilhador nas flores de *Billbergia morelii*, retirando néctar pela base da corola (Fig. 2F).

Com relação a outros visitantes florais além dos beija-flores, dentre as espécies de Bromeliaceae estudadas somente *Portea leptantha* foi observada sendo visitada pela abelha *Exaerete smaragdina* (Euglossini) e por uma espécie de borboleta, as quais, devido às baixas freqüências de visitas, atuaram como polinizadores ocasionais. Entretanto, estes visitantes foram vistos sendo afugentados por *Amazilia fimbriata*, ao defender seu território.

DISCUSSÃO

RIQUEZA DE ESPÉCIES E CARACTERÍSTICAS FLORAIS

Na comunidade estudada as Bromeliaceae constituíram 27,6% da espécies que compõem a guilda de ornitofilia (A. Lopes & I. Machado, em prep.), sendo este percentual semelhante ao encontrado por Snow & Snow (1986), Araújo (1996), I. Sazima *et al.* (1995, 1996) e Buzato *et al.* (2000) em outras comunidades de mata atlântica.

O número de flores por indivíduo por dia foi em geral baixo, podendo, entretanto, atingir 30 flores. A estratégia de oferecer poucas flores a cada dia é uma das características associadas a visitas por polinizadores com comportamento "trapliner" (Feinsinger & Colwell, 1978).

A concentração média de açúcares no néctar das espécies estudadas (29,9 ± 3,8%) foi semelhante a encontrada por Fischer (1994), I. Sazima *et al.* (1995, 1996) e Buzato *et al.* (2000) para espécies ornitófilas em remanescentes de mata atlântica no sudeste do Brasil. A faixa de variação de concentração de açúcares no néctar (24,4-36,5%) enquadra-se nos dados de Baker (1975) para "flores de beija flores", estando um pouco abaixo da registrada por Bernardello *et al.* (1991) para seis espécies de Bromeliaceae da Argentina, polinizadas por beija-flores (25-48%).

A ocorrência de correlação positiva entre o comprimento da corola e o volume de néctar está de acordo com o observado para a comunidade ornitófila da área (A. Lopes & I. Machado, em prep.), sendo referida por Arizmendi & Ornelas (1990) para a guilda de plantas ornitófilas numa área de floresta seca no México. Buzato (1995), entretanto, não verificou esta correlação em comunidades de mata atlântica no sudeste do Brasil. Correlação positiva também foi observada entre o comprimento da corola e a concentração de açúcares no néctar. Fischer (1994) refere-se à ocorrência de néctar

mais concentrado nas Bromeliaceae de corola longa, tendo registrado também correlação positiva.

As duas categorias florais observadas quanto ao comprimento da corola apresentaram distintos polinizadores principais. As flores com corola longa sendo polinizadas principalmente, ou até exclusivamente (*Billbergia morelii*), por *Glaucis hirsuta*, as demais, com corola curta, tendo como polinizadores beija-flores de bico médio a curto (culmen externo < 25 mm de acordo com Feinsinger *et al.*, 1987), como *Amazilia fimbriata, Eupetomena macroura* e *Phaethornis ruber*. Situação semelhante foi observada por Sazima *et al.* (1996) e Buzato *et al.* (2000) em comunidades de Bromeliaceae no sudeste do Brasil.

De acordo com os tipos florais propostos por Feinsinger & Colwell (1978), metade das espécies apresentou flores esparsas e ricas em néctar, enquanto que as demais apresentaram flores esparsas e moderadamente ricas em néctar. Estes tipos florais refletem o comportamento do potencial polinizador. Como esperado as flores esparsas e ricas foram, em geral (com exceção de *Portea leptantha*), visitadas por *Glaucis hirsuta*, o qual atuou como "trapliner" de alto ganho (cf. Feinsinger & Colwell, 1978; Feinsinger *et al.*, 1987; Buzato *et al*, 2000). As espécies com flores esparsas e moderadamente ricas em néctar foram visitadas pelos beija-flores que atuaram como "trapliners" de baixo ganho, territoriais ou parasitas de território (*sensu* Feinsinger & Colwell, 1978).

Com relação à orientação floral (horizontais, pendentes, inclinadas para cima ou para baixo), Snow & Snow (1980) referem-se a este atributo como sendo "um bom indicador do grau de adaptação de uma flor à polinização por beija-flores". Como exemplo utilizam três espécies de *Palicourea*, sugerindo que a espécie com corola pendente seja mais "especializada" do que a com corola horizontal, associando ainda a orientação ao

comprimento e cor da corola. Entretanto, a caracterização de uma flor como "especializada" deveria considerar além do comprimento da corola, demais atributos florais como concentração e volume de néctar, proteção para evitar pilhagem, e vários outros aspectos da biologia floral. No nosso estudo, ao contrário do encontrado por Snow & Snow (1980), algumas das espécies exclusivamente visitadas por beija-flores de rondas de alto ganho, como *Glaucis hirsuta*, apresentaram flores inclinadas para cima como *Aechmea muricata* e *A. tomentosa*, além de eretas, como as flores de *Bromelia plumieri* ou ainda horizontais, como em *Billbergia morelii*. Nenhuma espécie apresentou flores pendentes, e mesmo as visitadas por beija-flores territoriais ou generalistas, apresentaram flores com a mesma disposição das visitadas por *Glaucis hirsuta*. Vários outros exemplos de visitas de beija-flores de rondas de alto ganho a flores eretas, inclinadas para cima e horizontais são referidos por Sazima *et al.* (1995, 1996) e Buzato *et al.* (2000).

FENOLOGIA

A estratégia fenológica das Bromeliaceae aqui estudadas favorece a existência de recursos para espécies de beija-flores ao longo de todo o ano.

O fato de seis das oito espécies terem apresentado picos de floração na época chuvosa está de acordo com o observado para a guilda de plantas ornitófilas da área de estudo (A. Lopes & I. Machado, em prep.). Fischer (1994) também observou maior número de espécies de Bromeliaceae ornitófilas florescendo na época chuvosa.

Floração seqüencial em espécies de Bromeliaceae, conforme observada neste estudo, foi também registrada tanto em termos específicos quanto com relação à comunidade de bromélias por Araújo *et al.* (1994) e Fischer (1994). Este tipo de estratégia de floração foi referido por Stiles (1975) como sendo decorrente da competição

por polinizadores entre espécies simpátricas e morfologicamente semelhantes. A assincronia na floração intrapopulacional funciona ainda como um importante fator para a ocorrência de polinização cruzada, por forçar os polinizadores a visitarem flores de diferentes indivíduos (Linhart, 1973; Bawa 1983; Rathcke & Lacey, 1985)

Com relação ao período de floração, Snow & Teixeira (1982) referem-se às bromeliáceas como florescendo por curtos períodos, sem entretanto haver uma quantificação. No presente estudo foram registradas espécies florescendo por períodos que variaram de 3 a 6 meses, o que foi considerado por nós como longos períodos de floração. Estes intervalos foram também referidos como longos por Araújo *et al.* (1994), ao estudarem três espécies de *Vriesea* que floresceram por 4 a 6 meses.

Os picos de floração das quatro espécies visitadas por *G. hirsuta* não são coincidentes, com exceção de *Billbergia morelii* e *Bromelia plumieri*. Entretanto, a densidade populacional de *Billbergia morelii* é muito baixa, diferente do registrado para *Bromelia plumieri*. Além disso, uma vez que a deposição de pólen no corpo do beija-flor é realizada em locais completamente diferentes, não há contato entre os grãos destas espécies, não havendo portanto interferência estigmática. Fischer (1994) observou que as espécies de Bromeliaceae polinizadas por *Ramphodon naevius*, cujo local de deposição de pólen no corpo do beija-flor coincidia, apresentaram picos de floração distintos.

Apesar de florescerem no mesmo período, inclusive com picos de floração coincidentes, e terem tido os mesmos polinizadores, *Portea leptantha* e *Aechmea fulgens* apresentaram horários de antese diferentes (05:30-15:30h e 12:30-18:30h) de maneira que praticamente não há competição pelos beija-flores. Embora o pólen de ambas as espécies seja depositado no bico dos seus visitantes, a ocorrência de diferentes períodos de antese minimiza a transferência de pólen interespecífico. Além disso, devido a esta

diferença de horário de antese, com uma espécie com flores pela manhã e outra à tarde, os beija-flores visitantes contam com recursos ao longo do dia.

Semelhante à floração, foi observada também seqüencialidade na frutificação das espécies estudadas, conforme registrado por Fischer & Araújo (1995) para uma comunidade de Bromeliaceae ocorrente em mata atlântica no Sudeste do Brasil.

VISITANTES FLORAIS

A importância do néctar das flores de Bromeliaceae para os beija-flores ocorrentes na Estação Ecológica do Tapacurá é percebida quando se observa, além da floração ao longo de todo o ano, que cinco, das oito espécies de beija-flores registradas para a comunidade, visitaram flores de representantes ornitófilos desta família.

Glaucis hirsuta e *Phaethornis ruber* foram considerados como os principais polinizadores das Bromeliaceae ornitófilas da área de estudo. Em remanescentes de mata atlântica no Sudeste do Brasil, *Ramphodon naevius* foi considerado como dominante das flores de Bromeliaceae (v. Fischer, 1994; I. Sazima *et al.*, 1995, 1996; Buzato *et al.*, 2000), desempenhando papel análogo ao de *Glaucis hirsuta* no presente estudo.

Glaucis hirsuta visitou espécies com flores não agrupadas, corolas mais longas e mais ricas em néctar, estabelecendo rotas de visitas que incluem vários indivíduos e favorecem a polinização cruzada. *Phaethornis ruber*, visitante às flores de todas as espécies estudadas de Bromeliaceae, obteve recursos provenientes de flores de representantes desta família ao longo do ano, desempenhando variados papéis na polinização destas espécies. *Amazilia fimbriata*, espécie residente na área de estudo (juntamente com *G. hirsuta* e *P. ruber*), foi um importante polinizador de duas espécies (*Aechmea fulgens* e *Portea leptantha*), sendo considerado como um agente polinizador

efetivo. Os demais visitantes, *Eupetomena macroura* e *Phaethornis pretrei* devido à baixa freqüência de visitas foram considerados como polinizadores ocasionais. Este tipo de estruturação da guilda de Bromeliaceae ornitófilas foi também observado por Fischer (1994).

Foram observados vários graus de sobreposição no uso de recursos pelos polinizadores. Com exceção de *Billbergia morelii* que foi polinizada somente por *G. hirsuta*, e de *Tillandsia gardneri* e *T. stricta*, polinizadas somente por *P. ruber*, as demais espécies tiveram suas flores visitadas e polinizadas por mais de uma espécie de beija-flor. O deslocamento nos picos de floração, bem como à existência de relações de dominância, seja entre *G. hirsuta* e os demais visitantes às espécies por ele visitadas, seja entre *P. ruber* e *Amazilia fimbriata*, com as definições de territórios, são indicativos de que a guilda de Bromeliaceae ornitófilas da Estação Ecológica do Tapacurá apresenta-se ainda bem estruturada, apesar das fortes pressões decorrentes do isolamento e fragmentação da área, disposta como um arquipélago de mata atlântica em meio a vastas plantações de cana-de-açúcar.

Visitas de outros agentes de polinização às espécies ornitófilas de Bromeliaceae só foram observadas em *Portea leptantha*, que recebeu visitas de uma espécie de abelha e uma de borboleta. Alves *et al.* (2000) registraram visitas da ave *Coereba flaveola* (Emberizidae-Coerebinae), além de insetos, a flores de *Tillandsia stricta* numa área de mata atlântica no sudeste do Brasil. Esta ave foi anteriormente registrada visitando e polinizando flores de Bromeliaceae do gênero *Aechmea* em associação com beija-flores por Sazima & Sazima (1999). Varassin & Sazima (2000) registraram também alto percentual de visitas de borboletas a espécies ornitófilas de *Tillandsia*.

Outras três espécies de beija-flores registradas na área de estudo (*Chlorestes notatus*, *Chlorostilbon aureoventris* e *Heliactin cornuta*) não foram observadas visitando flores das Bromeliaceae ornitófilas (A. Lopes & I. Machado, em prep.). Este fato pode ser explicado pelo bico curto destas espécies, bem como pelo fato de não serem residentes, habitando a área da estação por curtos períodos do ano. Fato semelhante é apontado por Araújo *et al.* (1994) que, ao estudar a polinização de três espécies de *Vriesea*, detectou a presença de espécies de beija flores de bico curto que não visitavam as flores das respectivas espécies.

Considerando outras espécies de Bromeliaceae ocorrentes na área, mesmo que não ornitófilas, apenas *Chlorostilbon aureoventris* (dentre as três espécies de beija-flores que não visitaram Bromeliaceae ornitófilas) foi observado visitando flores de *Hohenbergia ramageana*, uma espécie com atributos florais entomófilos, visitada também por abelhas Euglossini (*Euglossa* sp.) e por várias espécies de borboletas, além de *Phaethornis ruber* e *Eupetomena macroura*, (A. Lopes, obs. pess.). Além de *H. ramageana*, espécies entomófilas de *Cryptanthus* foram também visitadas por *P. ruber* (A. Lopes & I. Machado, obs. pess., Siqueira-Filho & Machado, em prep.).

A ocorrência de duas espécies raras, conhecidas somente para o Estado de Pernambuco e Alagoas, como *Aechmea muricata* e *A. tomentosa* (Sousa & Wanderley, 2000, Siqueira-Filho, 2001), a primeira atualmente registrada em Pernambuco somente na área de estudo (Sousa & Wanderley, 2000) e em duas outras localidades, além de uma localidade em Alagoas (Siqueira-Filho, 2001), coloca este fragmento de mata atlântica como uma área prioritária para proteção no Estado. Na área de estudo as espécies parecem estar bem estabelecidas. Entretanto a pressão antrópica iminente,

mesmo em se tratando de uma área oficialmente protegida, pode levar ao desaparecimento das espécies, já alertado por Sousa & Wanderley (2000).

Considerando o elevado número de representantes ornitófilos, juntamente com os atributos florais como concentração e volume de néctar, corroboramos a proposição de Buzato *et al.* (2000), de que esta seja a mais importante família com representantes ornitófilos de áreas de mata atlântica, constituindo-se numa relevante fonte de recursos energéticos para os beija-flores.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Prof. Dr. Stefan Vogel (Univ. Viena) pelas valiosas discussões, bem como incentivo na realização deste trabalho. Prof. Dr. Ivan Sazima (Unicamp) pelo estímulo para abordagem do tema desde fase de projeto e pelas grandiosas discussões. Ainda ao Dr. Ivan Sazima e Dr. Karl Schuchmann pela gentileza na identificação dos beija-flores. Dr. Walter Till (Univ. Viena), MsC. Gardene Sousa (UFPI) e MSc. José Alves de Siqueira Filho (UFPE) pela cortesia na identificação das Bromeliaceae, bem como pelas longas discussões sobre a família. Sr. Paulo Martins (Estação Ecológica do Tapacurá-EECT) pela permissão para trabalhar em área sob sua administração. Sr. Edinaldo Mendes da Silva, pela valiosa ajuda em praticamente todas as excursões ao campo. MSc. Emerson Lucena, George Baracho, Leonardo César de Melo, Luciana Teixeira e Raquel Carvalho, pela companhia no campo. À Capes (A. Lopes), CNPq (I. Machado e M. Sazima) e à FACEPE pelo apoio financeiro, fundamentais para a realização deste trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alves MAS, Rocha CFD, Van Sluys M, Bergallo HG. 2000. Guilda de beija-flores polinizadores de quatro espécies de Bromeliaceae de mata atlântica da Ilha Grande, RJ, Brasil: composição e taxas de visitação. In: Alves MAS, Silva JMC, Van Sluys M, Bergallo HG, Rocha CFD, eds. *A ornitologia no Brasil - pesquisa atual e perspectivas.* Rio de Janeiro: Editora da UFRJ. 171-185.

Araújo AC, Fischer EA, Sazima M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista brasileira Botanica* **17:** 113-118.

Araújo AC. 1996. *Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo.* Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 69 pp.

Arizmendi MC, Ornelas JF. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* **22:** 172-180.

Azevedo Júnior SM. 1990. A Estação Ecológica do Tapacurá e suas aves. In: Azevedo Jr. SM, ed. *IV Encontro Nacional de Anilhadores de Aves.* Recife: Imprensa Universitária, Universidade Federal Rural de Pernambuco, 92-99.

Baker HG. 1975. sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* **7:** 37-41.

Benzing D. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation.* Cambridge: Cambridge University Press.

Bernardello LM, Galetto L, Juliani HR. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* **67:** 401-411.

Braga RAP. 2001. *Gestão Ambiental da Bacia do Rio Tapacurá - Plano de Ação.* Recife: Editora Universitária da UFPE.

Buzato S, Sazima M, Sazima I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* **32:** 824-841.

Coelho AGM. 1979. As aves da Estação Ecológica de Tapacurá, Pernambuco. *Notulae Biologicae* **2:** 1-18.

Endress PK. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge: Cambridge University Press.

Faegri K, van der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology.* London: Pergamon Press.

Feinsinger P, Beach JH, Linhart YB, Busby WH, Murray KG. 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. *Ecology* **68:** 1294-1305.

Feinsinger P, Colwell RK. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* **18:** 779-795.

Fernandes MLB. 1997. Unidades de Conservação do domínio da Mata Atlântica. In: Lima AR, Capobianco JPR, orgs. *Mata Atlântica: avanços legais e institucionais para sua conservação.* São Paulo: Documentos do ISA (Instituto Socioambiental) nº 04.

FIDEM 1987 *Região Metropolitana do Recife - Reservas Ecológicas* - Série Desenvolvimento Urbano e Meio Ambiente. Recife: Alcântara Prom. e Publicidade S/A.

FIDEM 2000. Plano de Ação Regional- Programa Governo nos Municípios. Recife: Companhia Editora de Pernambuco.

Fischer EA. 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, São Paulo. 83p.

Fischer EA, Araújo AC. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **11:** 559-567.

Galetto L, Bernardello L. 1992. Nectar secretion pattern and removal effects in six Argentinean Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Botanica Acta* **105:** 292-299.

Grantsau R. 1989. *Os beija flores do Brasil.* Rio de Janeiro: Expressão e Cultura.

Harms H. 1930. Bromeliaceae. In: Engler A, Prantl, K, eds. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Leipzig: W. Engelmann, 153-160.

Kessler M, Krömer T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes aming Bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant biology* **2:** 659-669.

Linhart YB. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia. American Naturalist* **107:** 511-523.

Martinelli G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de macaé de Cima. In: Lima HC, Guedes-Bruni RR, eds. *Serra de Macaé de Cima: Diversidade florística e conservação em Mata Atlântica.* Rio de Janeiro: Jardim Botânico, 213-250.

McWilliams EL. 1974. Evolutionary ecology In: Smith LB, Downs RJ, eds. *Pitcairnioideae (Bromeliaceae), Flora Neotropica Monograph 14.* New York: Hafner Press, 40-55.

Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 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.

Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. *The natural history of pollination.* London: Harper Collins Publishers.

Rathcke B, Lacey EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16:** 179-214.

Salas S. 1973. Una bromeliacea Costarricense polinizada por murcielagos. *Brenesia* **2:** 5-10.

Sazima I, Buzato S, Sazima M. 1992. O beija-flor *Phaethornis ruber* ao visitar flores: ajuste comportamental à disponibilidade do néctar. *Anais de Etologia* **10:** 202.

Sazima I, Buzato S, Sazima M. 1995. The Saw-Billed Hermit *Rhamphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. Journal of Ornithology **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:** 149-160.

Sazima I, Vogel S, Sazima M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Plant Systematics and Evolution* **168:** 167-179.

Sazima M, Buzato S, Sazima I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no Sudeste do Brasil. *Bromélia* **2:** 29-37.

Sazima M, Sazima I. 1999. The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* **77:** 47-51.

Sick H. 1997. *Ornitologia brasileira.* São Paulo: Editora Nova Fronteira.

Siqueira-Filho JA. 1997. Algumas considerações ecológicas e distribuição de *Canistrum aurantiacum. Bromélia* **4:** 23-27.

Siqueira-Filho JA. 2001. Bromélias em Pernambuco: Diversidade e aspectos conservacionistas In: Tabarelli M, Silva JMC, orgs. *Atlas da Biodiversidade de Pernambuco.* Recife: Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente do Estado de Pernambuco e Editora Massangana, 219-228.

Siqueira-Filho JA, Machado IC. 1998. Biologia floral de *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. *Bromélia* **5:** 3-13

Siqueira-Filho JA, Machado IC. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **15:** 279-293.

Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology and huummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* **56:** 285-301.

Smith LB. 1955. *The Bromeliaceae of Brazil.* Washington: Smithsonian Miscellaneous Collections, **126**:1-290.

Smith LB, Till W. 1998. Bromeliaceae. In: Kubitzki K, Huber H, Rudall PJ, Stevens PS, Stützel T., eds. *The families and genera of vascular plants- IV Flowering plants-Monocotyledons.* Berlin: Springer-Verlag, 74-99.

Snow BK, Snow DW. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *Journal of Animal Ecology* **41:** 471-485.

Snow BK, Snow DW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* **38:** 105-139.

Snow DW, Snow BK. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* **12:** 286-296.

Snow DW, Teixeira DL. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* **123:** 446-450.

Sousa GM, Wanderley MGL. 2000. *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae), no Estado de Pernambuco, Brazil. *Acta botanica brasilica* **14:** 77-97.

Van Sluys M, Stotz DF. 1995. Padrões de visitação a *Vriesea neoglutinosa* por beija-flores no Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Bromélia* **2:** 27-35.

Varassin IG, Sazima M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em mata altântica no Sudeste do Brasil. *Boletin do Museu de Biologia Professor Mello Leitão* **11/12:** 57-70.

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **32:** 349-379.

2.3

Substitutive nectaries in *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae): nuptial nectar in a genus lacking a functional disk*

(Nectários substitutivos em *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae): néctar nupcial em um gênero com disco nectarífero não funcional)

ARIADNA VALENTINA LOPES**[1], STEFAN VOGEL[2] and ISABEL CRISTINA MACHADO[1]

[1]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil, 50.372-970 and [2]Institut für Botanik der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030, Wien, Austria.

Running title: Substitutive nectaries in *Lundia* (Bignoniaceae).

Key-Words: Bignoniaceae, *Lundia*, pollination, trichomatic nectary, hummingbirds, tropical rain forest, northeastern Brazil.

*Part of the doctoral thesis of the first author, presented at Universidade Estadual de Campinas (São Paulo, Brazil).

****Correspondence:** Fax + 55 81 3271-8348, e-mail: avflopes@npd.ufpe.br

(Manuscrito submetido para publicação no periódico Annals of Botany)

RESUMO

A ecologia da polinização e a fenologia de floração de *Lundia cordata* A. DC. (Bignoniaceae) foram estudadas em dois remanescentes de mata atlântica no Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. O gênero *Lundia* é apontado como tendo principalmente flores de engano. Descrevemos pela primeira vez para o gênero nectários situados no tubo da corola. As flores de *L. cordata* são tubulosas, resupinadas e protândricas, durando dois dias. Há um disco nectarífero vestigial, não funcional, sendo o néctar secretado por tricomas glandulares distribuídos na superfície interna da corola. O néctar é armazenado na base da corola, ilustrando um caso de apresentação secundária. Os tricomas nectaríferos são multi-celulares e uniseriados. As flores de *L. cordata* foram visitadas por quatro espécies de beija-flores (*Amazilia fimbriata*, *Eupetomena macroura* e *Phaethornis ruber* e *P. pretrei*).

ABSTRACT

This paper reports for the first time corolla-borne nectaries in a species of the neotropical genus *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae). The floral biology, pollination ecology and flowering phenology of *Lundia cordata* were investigated at two remnants of tropical rain forest in northeastern Brazil. This species is a typically ornithophilous liana, with reddish, tubular, and scentless flowers. The flowers are resupinate, protandrous and last for two days. There is a vestigial non-functional perigynous disk and the nectar is secreted by glandular trichomes distributed along the internal surface of the corolla. The nectar is stored at the base of the corolla tube, thus showing secondary nectar presentation. The nectariferous trichomes are multi-cellular, uniseriate, with a basal cell (foot) rooting in the

epidermis, one neck cell, and a glandular head with 13 cells on average (9-17). Three species of hummingbirds (*Amazilia fimbriata*, *Eupetomena macroura* and *Phaethornis pretrei*) served as pollinators. *Phaethornis ruber*, *Xylocopa* bees, wasps and diurnal moths were considered nectar thieves.

INTRODUCTION

The pantropical family Bignoniaceae has about 800 species, ca. 110 genera, and is centred in the neotropics (Gentry, 1982; Takhtajan, 1996). In what concerns their pollination strategies, all of them are zoophilous (Gentry, 1974*a*, *b*), with bees being their major pollinators (Gentry, 1974*a*; Endress, 1994). Pollination by birds, bats, hawkmoths and butterflies also occur (Weber and Vogel, 1986; Gentry, 1990; Endress, 1994; Lohmann, 2001), with one occurrence of pollination by lemurs in Madagascar (Zjhra, 1998; Lohmann, 2001).

The flowers of the Bignoniaceae usually have a well-developed, nectariferous disk around the ovary; the nectar is released by stomatal sap-holes (Galetto, 1995). Some taxa, however, lack a functional disk, such as *Clytostoma*, *Cydista*, and *Phryganocydia* (Gentry, 1982; Lohmann, 2001), and *Lundia* (Schumann, 1897; Gentry, 1982). In these cases, pollinator attraction can take place by deceit (mimetism of nectariferous flowers) (Gentry, 1974*a*, *b*; Vogel, 1993; Lohmann, 2001).

The genus *Lundia* A. DC. comprises about 12 species (Gentry 1982; Mabberley 1987), and is distributed from southern Mexico to Brazil and Bolivia (Gentry, 1982). Absence of a floral disk is stated as a typical feature of this genus in all taxonomic descriptions (Bureau, 1868; Schumann, 1897; Kränzlin, 1921; Gentry 1980, 1982). The occurrence of nuptial nectar was mentioned by Gentry (1980), and ascribed to trichomes

around the base of the ovary. The few available studies regarding floral biology of *Lundia* spp. refer to nectarless flowers in *L. obliqua* Sond. (Amaral, 1992; Vogel, 1993). Deceptive floral attraction of *L. obliqua* by mimicry was supposed by Vogel (1993), who documented this species flowering intermingled with *Arrabidaea triplinervia* (Mart. ex DC.) Baill. ex Bur., its putative model. As the floral UV patterns of the two species turned out to differ considerably (Amaral, 1992), the specificity of this relationship has become doubtful and the mimetism of *L. obliqua* appears to be more generalized.

In this paper, we describe for the first time the presence of corolla-borne nectar in a species of *Lundia*. In particular, the floral biology, pollination ecology and flowering phenology of *L. cordata* A. DC. are investigated.

MATERIAL AND METHODS

Study sites

Observations were made from May to Jul. 1998 and in Aug. 1999 at the Estação Ecológica do Tapacurá - EECT (08º01'S, 35º11'W) and Brejo do Bituri (08º07'30"S, 34º52'30"W) situated, respectively, in the municipalities of São Lourenço da Mata and Brejo da Madre de Deus. Both are remnants of Atlantic forest in Pernambuco state, northeastern Brazil. The latter is a tropical semideciduous forest being 110-230 m a.s.l. and ca.55 km distant from the coast. The former is a tropical montane forest, ca. 800 m a.s.l., surrounded by Caatinga vegetation, thus constituting an island of evergreen forest (locally called "Brejo de Altitude"), ca. 250 km distant from the coast. The local average annual rainfall in both sites is about 1300 mm, with mean annual temperature of 24ºC (see Sales *et al.*, 1998 and FIDEM, 1987 for detailed descriptions of the study sites).

Procedures

Flower attributes and flowering phenology

Records were made on the morphology, size, colour, length of anthesis, number of flowers per inflorescence, and availability of nectar. Measurements of floral parts were based on 10 flowers. Nectar producing sites were verified by longitudinally sectioning previously bagged buds in pre-anthesis at about 0430 h a.m. Nectar volume and sugar concentration were measured also from previously bagged flowers using, respectively, micro-syringes (Hamilton, 5 and 10 µl), and a hand-held temperature compensated refractometer (Atago, 0-50%).

Data on flowering phenology were obtained in order to verify the blooming pattern according to Gentry (1974*a, b*) and Newstrom *et al.* (1994).

Voucher specimens of *Lundia cordata* were deposited in the Herbarium of the Universidade Federal de Pernambuco, Brazil (UFP), and in the Herbarium of the Institut für Botanik der Universität Wien, Vienna (WU).

Anatomy of the nectary

Anatomical observations of the nectariferous hairs were made from flowers fixed in ethanol 70% and formalin - acetic acid - ethanol (FAA) 70%. For light microscopy, corollas were embedded in Technovit 7100, cut with a Reichert-Jung-Microtome (7 µm), stained with toluidine blue and safranin, and mounted in Entellan. Density of nectar trichomes was determinated using a microscopical drawing attachment. Two representative square millimeters along the corolla tube were counted. For SEM, the selected material was critical-point dried, sputtered with gold, and viewed and photographed under a JEOL T 300 scanning electron microscope.

Visitor records

Floral visitors were observed directly and with binoculars from dawn (ca. 0430 h) to late afternoon (1730 h), both in the first and second day anthesis. Visits were monitored during ca. 40 h. Records on frequency of visits and behaviour of each visitor were made. The site of pollen deposition on the body of the visitors was recorded.

RESULTS

Flower attributes and flowering phenology

Lundia cordata is a liana with terminal, corymbose panicles (Fig. 1A) flowering from mid May to mid Jul. in the Reserva Ecologica do Tapacurá and from mid Jun. to Aug. in the Brejo do Bituri. Each patch at the study sites had about 25-30 inflorescences and 3-6 flowers at anthesis/inflorescence/day, thus 80-150 flowers per day.

The flowers are resupinate, hermaphrodite, tubular, scentless, and red-orange to vermilion on the first day of anthesis, turning pink on the second day. The effective length of the corolla tube (*sensu* Wolf *et al.*, 1976) is 45,6 ± 1,7 mm (n=11). Four stamens and one staminode are inserted in the corolla tube, leaning onto the topographically lower wall of the corolla and slightly exerted, as is the style (Fig.1A, B). The anthers are villous and the ovary is densely hispid. The cupular calyx is comparatively small (5 mm long, 3 mm broad), truncate, without extrafloral nectaries. Anthesis starts at about 0530 h a.m. The occurrence of protandry was detected, the male phase taking place during the first day of anthesis (when the bilamellate stigma is closed). The female phase occurs on the second day of anthesis, when the two lobes of the stigma are spread and the anthers have wilted. The sugar concentration of the nectar was 10,2 ± 0,3% (n=9) and 10,6 ± 0,5% (n=10), respectively in flowers of the first and second day of anthesis (8-14%). Sugar concentration

of nectar at bud phase had a similar range. The mean volume of nectar per flower (at 1000 h was about 55,8 ± 6,1 µl (n=9) on the first day, and 48,0 ± 10,1 µl (n=10) on the second day.

Anatomy of the nectary

The nectar was found to be secreted by glandular trichomes distributed over the internal surface of the corolla. The trichomes occur from the insertion of the filaments down to the base of the corolla tube (Figs. 1B, C and 2A). Nectar secretion starts in bud, on the day before anthesis. At the beginning of the secretion, the nectar appears in drops (Fig. 1B, C), which then fuse and flow toward the base of the corolla tube, where the fluid accumulates.

The nectariferous trichomes (Fig. 2C) are multi-cellular, uniseriate, with a basal cell (foot) rooting in the epidermis, one neck cell, and a glandular head with 13 cells, on average (9-17, n = 10) (Fig. 2B,C), the four central cells forming a tetrad, surrounded by the peripheral ones. Each trichome measures ca. 55 µm in height and the mean head diameter is ca. 40 µm. The distance between the hairs was irregular; their density amounted ca. 375/mm^2 at 5 mm under the insertion of the filaments on the corolla tube and ca. 585/mm^2 at the base of the corolla tube (the lowermost 5 mm). A disk-like structure (disk remnant) present at the base of the ovary (Fig. 2A) is non-secretory and no stomata (sap-holes) were found in it. Non-glandular hairs cover this structure and the ovary surface.

Floral visitors and pollinators.

At the study sites the flowers of *L. cordata* were legitimately visited only by hummingbirds: *Amazilia fimbriata*, *Eupetomena macroura* (in the EECT) and *Phaethornis pretrei* (in both sites). *Phaethornis ruber* was also registered visiting the flowers of *L.*

cordata. However, different from other species, *P. ruber* visited illegitimately, since nectar was taken by puncturing the base of the corolla tube (either primary or secondary thieves *sensu* Inouye, 1980). Bees (*Xylocopa* spp.), wasps, and diurnal moths were also observed robbing nectar through holes at the corolla base, acting as primary (bees) or secondary thieves (wasps and moths).

With respect to the behaviour of each hummingbird species, *P. pretrei* was considered to be a trapliner at the populations occurring in Brejo do Bituri, visiting flowers at regular intervals of 30-35 minutes. In Tapacurá, this species was seen just once, thus being an occasional visitor. *Eupetomena macroura*, despite being a mostly territorial species when visiting the other ornithophilous species at Tapacurá (Lopes *et al.*, in prep.), behaved as a trapliner when visiting the flowers of *L. cordata.* This species was observed from 0600 to 1700 h. *Amazilia fimbriata* also behaved as a trapliner but visited flowers mostly until 1300 h. The site of pollen deposition on the body of the legitimate visitors was the chin, according to the sternotribic placement of the anthers.

DISCUSSION

The flowers of *L. cordata* have typical ornithophilous attributes (*sensu* Faegri and Pijl, 1979). They possess orange to reddish tubes which are abundantly nectariferous (with low concentration of sugar); they lack a nectar guide and are scentless.

Flowering phenological pattern of *L. cordata* is of the annual type according to Newstrom *et al.* (1994), and seems to be in agreement with the *Cornucopia* type proposed by Gentry (1974*a, b*), by flowering for several weeks, and producing a large number of flowers per day. Gentry (1974*a, b*) also suggests that genera of the Bignoniaceae lacking a disk are normally associated with *Multiple-bang* flowering pattern. This is likely due to the lack of nectar production and the mimetic behaviour of these species "which are dependent

for pollination on exploratory visits by nectar-seeking bees" (Gentry 1974*a, b*). However, the phenological pattern of *L. cordata* and also the presence of floral (nuptial) nectar does not fit in the description of the *Multiple-bang* syndrome. There is no other study about the flowering phenological patterns of *Lundia* spp., thus generalizations are not possible to the whole genus. The flowering phenology of the mimetic species should also be followed in order to have a better idea of the phenological patterns in the genus.

The occurrence of strict protandry in *L. cordata* excludes spontaneous self-pollination. Moreover, as noted by Gentry (1990), nearly all neotropical Bignoniaceae are self- incompatible. Studies on reproductive systems of some species have demonstrated that the late acting self-incompatibility system seems to be quite widespread in the family (see Gibbs and Bianchi, 1999 and references therein). With respect to *Lundia* spp., just one species, *L. obliqua*, was investigated regarding the reproductive system (Amaral, 1992), late acting self-incompatibility taking place. In fact *L. cordata* showed a low (< 8%) fruit set under natural condition, thus suggesting the occurrence of self-incompatibility, field investigations being necessary to confirm this supposition. Low fruit-set in *Lundia* has also been noted by others (Amaral, 1992).

Gentry (1980) was the first to note, without naming a particular species, that floral nectar may occur in *Lundia*, produced by "... a dense ring of glandular trichomes around the base of the ovary". Gentry was likely referring to the pilosity which in *L. cordata* covers a perigynous ring-wall, that we interpret here as a rudimentary disk. We found that this structure and its hair cover were non-glandular and non-secretory. The true source of nectar, at least in *L. cordata,* are the glandular hairs of the corolla tube. More scattered glandular hairs occur on the inner corolla tube and filament-bases in many other Bignoniaceae. In *Campsis radicans* (L.) Seem. they even secrete small amounts of nectareous fluid, despite the flower having a well-developed, nectariferous disk (Vogel,

unpubl.). Such a condition may have preceded the reduction of the disk. Trichomatic glands are widespread in the Bignoniaceae, fulfilling a variety of functions. They often cover the interior of the calyx and form nuptial extrafloral nectaries on the outside of the calyx of many species.

The nectaries of *L. cordata* are considered substitutive in the sense of Vogel (1997), because they have evolved secondarily in a subgroup that has lost floral nectaries of another, non-homologous type. Secondary nectar presentation, or indirect availability of the nectar, was observed in the flowers of *L. cordata*, since the nectar is produced by trichomes distributed along the internal surface of the corolla and is accumulated in the base of the corolla tube. This strategy facilitates nectar removal by one or a few tongue licks.

Corolla-borne nectar was never referred to in *Lundia.* Our results call for new investigations of other *Lundia* species, but also of other diskless species of the Bignoniaceae: mostly *Clytostoma*, *Cydista* and *Phryganocydia*. Interestingly, *L. cordata* is likely the only species out of all of these genera that is bird-pollinated, most other species do not have ornithophilous characteristics and are likely bee pollinated (L. Lohmann, pers. comm.).

Bignoniaceae is most closely related to Scrophulariaceae (Takhtajan, 1996), where species lacking a disk but with nectariferous trichomes also occur. The four diskless genera of the Bignoniaceae (i.e., those mentioned above and *Lundia*) belong to the tribe Bignonieae, where all other genera have a nectariferous disk (Gentry, 1974*a*). A first phylogenetic analysis of Bignonieae based on the chloroplast gene ndhF (L. Lohmann, unpubl.), reveals that *Lundia* is derived within this tribe (and here being rather distant from the other diskless taxa). In addition, the tribe Bignonieae itself also has been shown to be derived within the family Bignoniaceae (Spangler and Olmstead, 1999). Since the basal

(and most of the advanced) tribes have nectariferous disks, as well as does the majority within Bignonieae, the absence of nectariferous disks in *Lundia* is an apomorphy of the genus. The nectar-sterile perigynous ring still found in the flower of *L. cordata* also indicates the former presence of a disk, suggesting a nectary loss. While many species of the genus appear to have achieved a deceptive syndrome, the re-appearance of nectar-production in *L. cordata* suggests that a reversal from deceit to reward has taken place in some taxa of *Lundia*.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Marlies Sazima Lúcia G. Lohmann (Missouri Botanical Garden) for fruitful discussions on Bignoniaceae, for permission to use unpublished data, for critically reviewing the manuscript, and for providing the taxonomic identification of the *Lundia* species; Paulo Martins (Universidade Federal Rural de Pernambuco-Brasil) for permission to work at the Estação Ecológica do Tapacurá (EECT); Dr. Ralf Buchner and Mag. Susanne Sontag (Institute of Botany, University of Vienna) for their help with LM and SEM preparations; Dr. Arthur Davis (University of Saskatchevan, Canada) for kindly improving our English; Edinaldo Mendes da Silva (EECT) for pleasant company and help in the field work; and the CAPES, CNPq, FACEPE and FBPN-MacArthur Foundation for essential financial support.

LITERATURE CITED

Amaral MEC do. 1992. *Ecologia floral de dez espécies da tribo Bignonieae (Bignoniaceae) em uma floresta semidecídua no município de Campinas, SP.* Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Bureau E. 1868. Revision des genres *Tynanthus et Lundia. Adansonia (Baillon), Recueil périodique d´observations botaniques* **8**: 270-294.

Endress PK. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge: Cambridge University Press.

Faegri K, Pijl L van der. 1979. *The principles of pollination ecology.* London: Pergamon Press.

FIDEM 1987. *Região Metropolitana do Recife - Reservas Ecológicas - Série Desenvolvimento Urbano e Meio Ambiente*, Recife: Alcântara Promoções e Publicidade S/A.

Galetto L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Plant Systematics and Evolution* **196**: 99-121.

Gentry AH. 1974a. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**: 728-759.

Gentry AH. 1974b. Flowering phenology diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68.

Gentry AH. 1980. Bignoniaceae part I (Crescentieae and Tourrettieae) In: *Flora Neotropica*. Monograph **25**. New York: New York Botanical Garden.

Gentry AH. 1982. Bignoniaceae In: Febres ZL de, Steyermark JA, eds. *Flora de Venezuela* **8**. Caracas: Ediciones Fundación Educación Ambiental.

Gentry AH. 1990. Evolutionary patterns in neotropical Bignoniaceae. In: Gottsberger G, Prance GT, eds. Reproductive biology and evolution of tropical woody angiosperms. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **55**: 118-129.

Gibbs PE, Bianchi MB. 1999. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany* **84**: 449-457.

Inouye DW. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* **61**: 1251-1253.

Kränzlin F. 1921. Bignoniaceae novae III. In: Fedde F, ed. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* **17**: 119-121.

Lohmann LG. 2001. Bignoniaceae. In: Henderson A, Mori S, eds. *Flowering plant families of Tropical America.* New York: New York Botanical Garden Press, in press.

Mabberley DJ. 1997. The Plant Book. Cambridge: Cambridge University Press.

Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 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.

Sales MF, Mayo SJ, Rodal MJN. 1998. *Plantas Vasculares das Florestas Serranas de Pernambuco - Um checklist da flora ameaçada dos Brejos de Altitude (Pernambuco - Brasil).* Recife: Imprensa Universitária-UFRPE.

Schumann K. 1897. Bignoniaceae. In: Engler A, Prantl K, eds. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* **IV, 3b.** Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 189-252.

Spangler RJ, Olmstead RG. 1999. Phylogenetic analysis of Bignoniaceae based on the cpDNA gene sequences rbcL and ndhF. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **86**: 33-46.

Takhtajan A. 1996. *Diversity and classification of Flowering plants.* New York: Columbia University Press.

Vogel S. 1993. *Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen.* Stuttgart: Akademie der wissenschaften und der Literatur, Mainz. Franz Steiner Verlag.

Vogel S. 1997. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives I. Substitutive nectaries. *Flora* **192**: 305-333.

Weber A, Vogel S. 1986. The pollination syndrome of *Deplanchea tetraphylla* (Bignoniaceae). *Plant Systematics and Evolution* **154**: 237-250.

Wolf LL, Stiles FG, Hainsworth FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **32**: 349-379.

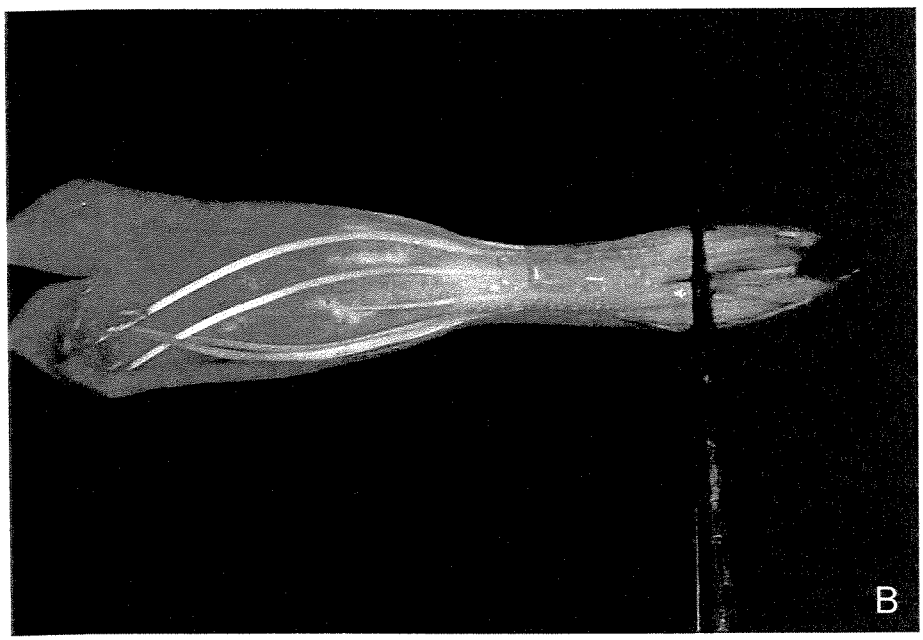
Zjhra M. 1998. *Phylogenetics, biogeography, and pollination ecology of endemic Malagasy Coleeae (Bignoniaceae).* PhD. Dissertation. University of Winsconsin, Madison.

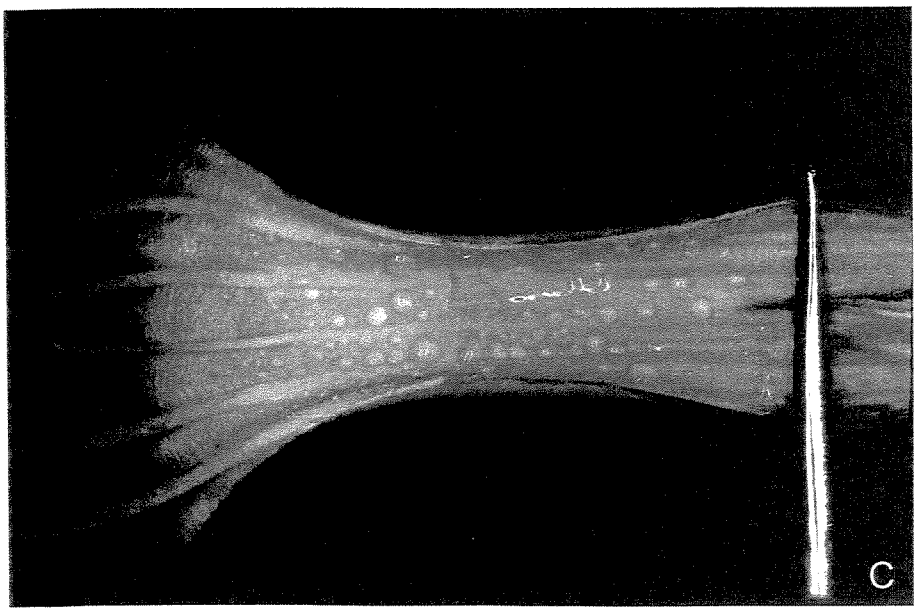
LEGEND TO THE FIGURES

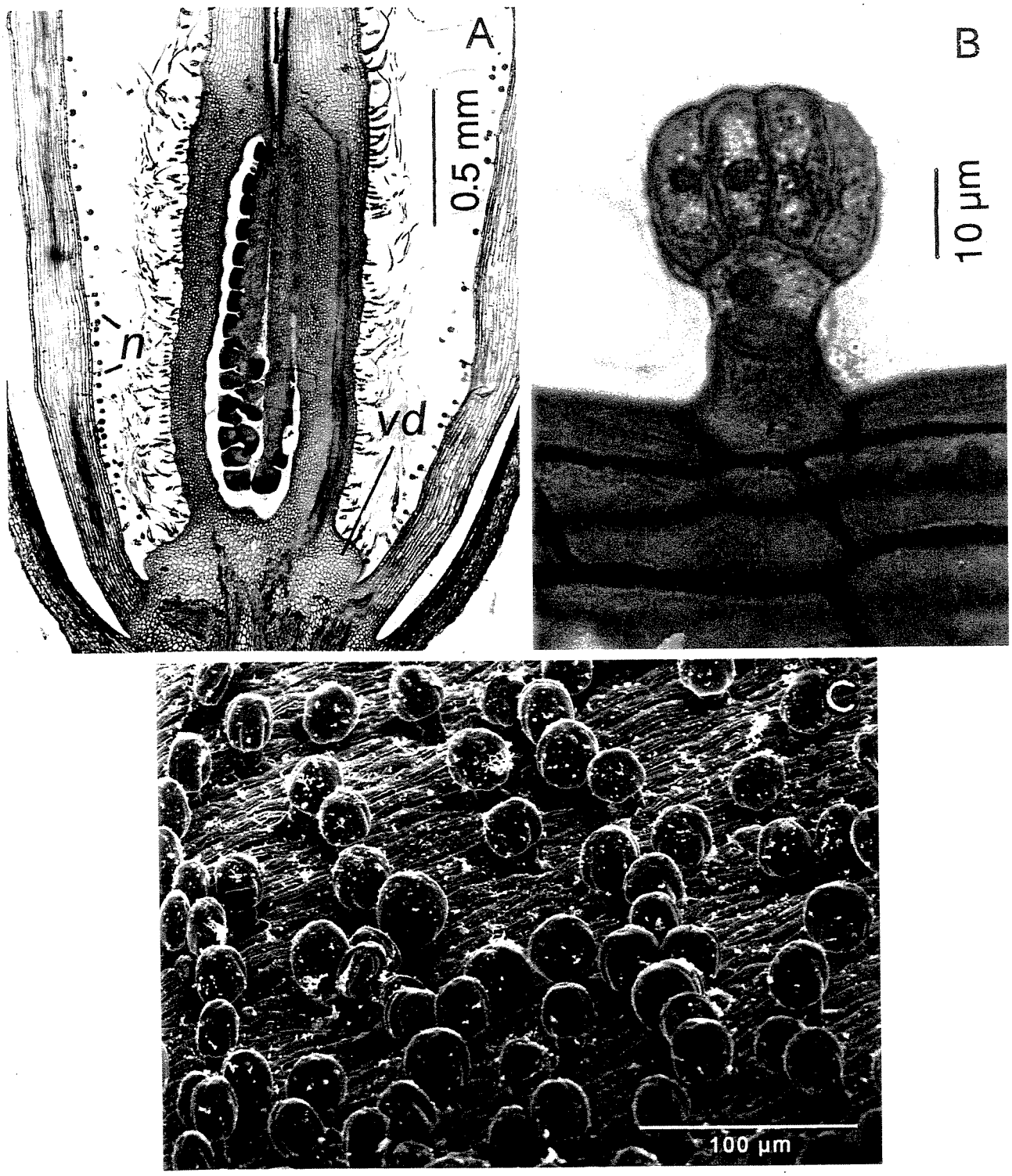
FIG. 1. A. Inflorescence of *Lundia cordata*; B-C. Details of the internal surface of the corolla with nectar droplets just before the anthesis.

FIG. 2. A. Longitudinal section of the basal portion of a *Lundia cordata* flower; B. Detail of a nectariferous trichome from the internal surface of the corolla; C. SEM view of the nectariferous trichome carpet (vd - vestigial disk; n - nectariferous trichome carpet).

A


B


C


A
0.5 mm
n
vd
B
10 µm
C
100 µm

3. CONCLUSÃO GERAL

A guilda de plantas ornitófilas da Estação Ecológica do Tapacurá

O número de espécies que compõem a guilda de espécies ornitófilas da Estação Ecológica do Tapacurá (27 spp.) foi semelhante ao encontrado em estudos com o mesmo enfoque em outros remanescentes da mata atlântica brasileira e áreas neotropicais em geral, apontados como ricos em espécies ornitófilas.

A família mais representativa em número de espécies foi Bromeliaceae, que contribuiu com quase 30% da flora ornitófila, fato mencionado também por vários estudos. O elevado percentual de espécies, juntamente com os atributos florais, como concentração e volume de néctar, indicam-na como a mais importante família com representantes ornitófilos de áreas de mata atlântica, agora não somente no Sudeste do Brasil, mas também no nordeste, conforme registramos aqui.

A maior parte constituiu-se de lianas, epífita ou epífitas facultativas. Um alto percentual de epífitas e lianas, em guildas de plantas ornitófilas, tem sido referido por vários autores.

A maioria das espécies apresentaram flores vermelhas, vermelho-alaranjadas ou cor-de-rosa, tendo sido o tipo tubo o mais freqüente, conforme esperado para uma comunidade de plantas ornitófilas.

A maioria das espécies apresentaram corola longa (ca. 60%), sendo principalmente visitadas por beija-flores de bico longo, como *Glaucis hirsuta,* enquanto que as com corola curta foram visitadas quase que exclusivamente por beija flores com bicos curtos, a exemplo de *Amazilia fimbriata*, *Chlorestes notatus*, *Chlorostilbon aureoventris*, *Eupetomena macroura* e *Heliactin cornuta.* Entretanto, consideramos que uma combinação de fatores, que não somente o comprimento da corola, são determinantes na

indicação dos visitantes uma vez que algumas das espécies de corola longa foram visitadas exclusivamente por beija-flores de bico curto.

Não foram registradas espécies de beija-flores com comprimento de bico mediano (culmen externo 25-27 mm). Entretanto, *Phaethornis ruber*, cujo bico mede 24 mm, comportou-se como uma espécie de bico mediano-longo ao visitar, legitimamente, várias espécies com corola longa, muitas delas visitadas por *G. hirsuta*.

A concentração de açúcares no néctar foi em média 24,6 ± 8,0%, tendo variado de 10,2 ± 0,3% a 46,8 ± 0,3%, estando esta faixa de variação de acordo com a encontrada por outros autores em outras comunidades de mata atlântica e um pouco acima do extremo (34%) apontado na literatura geral para "flores de beija flores".

O volume de néctar variou de 2,5 ± 0,4µl a 97,4 ± 0,5µl, sendo em média 30,7 ± 26,0 µl, tendo sido observada correlação positiva com o comprimento da corola.

Na maioria das espécies as flores tiveram duração de um dia, tendo sido registrado, entretanto, que 34,5% das espécies (10 spp.) apresentaram flores com mais de um dia de duração. Apesar da presença de flores de um dia ser uma característica comum em guildas de ornitofilia, a escassez de dados quantitativos nos variados estudos não permitem generalizações quanto a relação entre duração floral e ecossistema.

O bico foi o local de deposição de pólen mais freqüente no corpo dos beija-flores. Vários são os estudos que apontam esta característica como sendo comum em guildas de ornitofilia. Entretanto, apesar de termos observado que a deposição de pólen no bico está diretamente relacionada a flores tubulosas (das 14 espécies que depositam pólen no bico ou no bico e em outras partes do corpo dos beija-flores, 12 eram tubulosas), apenas 12 das 23 espécies com flores tubulosas, depositaram pólen no bico. Nas 11 demais espécies tubiflorae a deposição de pólen no corpo dos beija-flores se deu na fronte,

mento, vértice e/ou garganta, tendo sido observado que estas espécies apresentaram, na grande maioria, tubos muito longos. Deste modo, a deposição de pólen no bico pode ser relacionada não somente a flores tubulosas, mas sim a tubos curtos.

Com relação à abertura da corola, esta como fator isolado, não exerceu papel no local de deposição de pólen, uma vez que flores de diferentes espécies com largo diâmetro da entrada da corola apresentaram diferentes locais de deposição de pólen decorrente da variação no comprimento da corola.

Dados acerca da orientação das flores (horizontais, pendentes, inclinadas para cima ou para baixo) evidenciam que esta característica não é um bom indicador do grau de adaptação de uma flor à polinização por beija-flores, conforme mencionado na literatura.

Foram observadas espécies ornitófilas florescendo ao longo do ano, tendo sido verificada a ocorrência de seqüencialidade nos picos de floração das variadas espécies, fatores fundamentais para a manutenção das espécies de beija-flores na comunidade.

Apesar de terem sido registradas espécies ornitófilas floridas em todos os meses, a maior parte delas floresceu e/ou teve o pico de floração na estação chuvosa.

Foram observadas 8 espécies de beija-flores na comunidade estudada. Duas constituem novas citações para a área (*Chlorestes notatus* e *Heliactin cornuta*).

Três das espécies (*Glaucis hirsuta*, *Phaethornis ruber* e *Amazilia fimbriata*) foram registradas ao longo de todo o ano na comunidade (residentes), sendo as demais temporárias.

Comparando o número de espécies de beija-flores encontrados com o verificado em outros estudos, podemos dizer que este equipara-se ao registrado para demais áreas de mata atlântica, mesmo com maiores altitudes, e outras áreas neotropicais, inclusive áreas conhecidamente ricas em beija-flores como a Costa Rica.

Glaucis hirsuta foi considerada como a espécie dominante da comunidade devido ao seu comportamento de visita

Foram observados vários graus de sobreposição no uso de néctar comunidade, inclusive entre Phaethornithinae e Trochilinae.

Bromeliaceae ornitófilas: fenologia e polinização

Foram registradas oito espécies ornitófilas de Bromeliaceae (*Aechmea fulgens, A. muricata, A. tomentosa, Billbergia morelii, Bromelia plumieri, Portea leptantha Tillandsia gardneri* e *T. stricta*).

As espécies florescem seqüencialmente, havendo ao longo de todo o ano espécies em floração, semelhante ao observado em outras comunidades de Bromeliaceae no sudeste do Brasil.

Verificou-se correlação positiva entre o comprimento da corola e o volume e a concentração média de açúcares no néctar.

Cinco espécies de beija-flores visitaram as flores das Bromeliaceae ao longo do ano (*Amazilia fimbriata, Eupetomena macroura, Glaucis hirsuta, Phaethornis pretrei* e *P. ruber*).

Glaucis hirsuta visitou as espécies com flores mais longas e com néctar mais concentrado. *Phaethornis ruber* visitou todas as oito espécies, atuando como pilhador em *Billbergia morelii.*

Amazilia fimbriata e *Eupetomena macroura* visitaram, respectivamente, flores de três e uma espécie, sempre sobrepondo-se no uso de néctar com outras espécies de beija-flores.

A família Bromeliaceae foi considerada como uma das principais fontes de néctar para os beija-flores da comunidade.

Nectários substitutivos em *Lundia cordata* A. DC. (Bignoniaceae)

O néctar das flores de *Lundia cordata* é secretado por tricomas glandulares distribuídos na superfície interna da corola.

Há um disco nectarífero vestigial, não funcional.

Uma vez que a maioria das espécies do gênero parecem apresentar flores de engano, a presença de néctar em *L. cordata* sugere a ocorrência de uma reversão no gênero.

Três espécies de beija-flores (*Amazilia fimbriata*, *Eupetomena macroura* e *Phaethornis pretrei*) atuam como polinizadores da espécie.