

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Augusto João Piratelli
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Luiz O. Machado
24/6/92

AUGUSTO JOAO PIRATELLI



**ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE BEIJA-FLORES EM
DUAS ESPÉCIES DE HIPPEASTRUM HERB. (CARYLLIDACEAE)
NA REGIÃO DE ATIBAIA, ESTADO DE SÃO PAULO**

Dissertação apresentada ao Curso
de Pós-Graduação em Ecologia do
Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas
(UNICAMP) para a obtenção do título
de Mestre em Biologia (Ecologia)

ORIENTADOR: PROF. DR. LUIZ OCTAVIO MARCONDES MACHADO

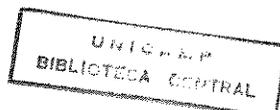
CO-ORIENTADORA: JULIE HENRIETTE ANTOINETTE DUTILH

CAMPINAS, SP

1992

P665e

17084/BC



Dedico este trabalho aos meus pais, Antonio e Marlene, por todo o apoio que sempre me deram; e à Fatima, que esteve comigo nestes últimos tempos.

"Não há ave mais pequena, nem mais graciosa, mais dinâmica e mais admirável que o beija-flor.

De tamanho pequeno, pequeníssimo, por vezes até quase do porte de um besouro ou pouco mais, esta miniatura de ave encerra tão particular encanto e se reveste de tão surpreendentes cores que ficamos extasiados e perplexos à primeira vez que temos o prazer de olhá-la."

Curico Santos

"A natureza e propriedade dessa avezinha é tal que não dura mais que as flores das plantas de cujo mel vive, quando estas caem, a ave se firma com o biquinho nos troncos das árvores e, por seis meses fica imóvel até que renasçam as flores, o que se confirma com muitas testemunhas inteiramente seguras."

Macgreve

AGRADECIMENTOS

Este trabalho só tornou-se possível devido a inestimável colaboração das seguintes pessoas e instituições, às quais agradeço:

Prof. Dr. Luiz Octavio M. Machado, pela orientação, por todas as sugestões, pela confiança profissional em mim depositada, pelo estímulo ao meu desenvolvimento científico e pela amizade que cultivamos.

Julie Dutilh, por todo o esforço, dedicação e interesse na co-orientação, amizade e pela ativa participação em todas as etapas do trabalho.

Profs. Drs. João Semir e Wesley R. Silva, pelo interesse, apoio e participação na pré-banca.

Profs. Drs. Paulo Sérgio Oliveira, Jacques Vielliard e Wesley R. Silva, pelas valiosas sugestões durante o transcorrer do estudo, em especial na elaboração do plano de trabalho.

Profs. Drs. Ivan e Marlies Sazima, pelas críticas e sugestões sempre objetivas, fundamentais para o desenvolvimento deste estudo.

Profs. Drs. Paulo Eugênio de Oliveira (UF Uberlândia) e Jacques Vielliard, pela importante participação na pré banca.

Prof. Dr. George Shephard e Héliida N. Borges, pelo auxílio na microscopia de fluorescência.

Prof. Dr. Antonio Carlos Grabrielli, pela fotomicroscopia.

Maria Eugênia C. Amaral, pela revelação das fotos com equipamento para ultravioleta.

Paulo Moutinho, pela identificação das formigas

Prof. Dr. Keith S. Brown, pela identificação dos lepidópteros.

João Augusto A. M. Neto, pela identificação da maior parte do material botânico e Luis Carlos Bernacci e Prof. Dr. João Semir, pela identificação de parte do material botânico.

Astrid Caldas e Fatima C. M. Pina-Rodrigues pela assessoria estatística, e Paulo de Marco e Priscila, pelas consultorias estatísticas nos momentos mais críticos de desespero e pânico.

Prof. Dr. Mário de Vivo (USP- Rib. Preto) pelo apoio constante na minha vida acadêmica.

Fatima, pela companhia nas noites gélidas de observações, pelas inúmeras caronas e incentivo diário ao meu trabalho, mesmo por telefone.

Luciano, pela carona, quase fundindo o motor do seu Passatão nos morros de Atibaia.

Bel, pelo radinho de pilha.

Claudio P. Alves, pela confecção da capa desta Tese.

Sr. Luís Albino e família, pelo apoio e acolhida em Atibaia durante os trabalhos de campo.

Padre Nicolau, pelo uso de suas dependências durante a coleta de dados em Atibaia.

Departamento de Botânica da UNICAMP, em especial aos laboratoristas Iara Bressan, Sebastião H. Militão Jr., João Carlos Galvão e Maria Odeti F. Pedrossanti, pelo uso de seus laboratórios e equipamentos.

Departamento de Zoologia pelo uso de suas dependências e equipamentos; e aos funcionários deste Departamento, pela dedicação e simpatia, em especial à Leonor, Maria Antonia (Tó), Silvana, seu João, seu Mário, seu Otávio e pessoal da secretaria (Luís, Sandra, Tatiana e Vilson).

CNPq, pela bolsa concedida

FAPESP, pela bolsa concedida nos últimos seis meses e, acima de tudo, pelo profissionalismo e respeito para com o bolsista.

Aos amigos Ana, Bel, Eder, Fabinho, Fernando, Fridão, Helinho, Jary, João, Leandro, Luciano, Mirão, Mônica, Oscar, Renata, Rina, Sônia Buck, Sandrinha, Sebaka, Suzaninha e Vanilde, cuja convivência foi um estímulo constante.

A todos aqueles que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste estudo.

"AGRADECIMENTO" ESPECIAL

Ao governo federal, pelo apoio incansável à pesquisa, o que só foi possível graças a honestidade, austeridade e seriedade de sua excelência, esposa (e Maltas) e ministros (inexíveis), e pelas verbas astronômicas dedicadas ao ensino, transformando os bolsistas em verdadeiros "marajás".

ÍNDICE

INTRODUÇÃO.....	1
CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDOS.....	7
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
1. As plantas.....	12
1.1. Descrição do material de estudos.....	12
1.2. Biologia floral.....	12
1.3. Reprodução.....	16
2. Os beija-flores.....	18
3. Outros visitantes.....	19
4. Fenologia.....	19
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	20
1. As plantas.....	20
1.1. <i>Hippeastrum atibaya</i>	21
1.2. <i>Hippeastrum psittacinum</i>	21
2. Biologia floral.....	25
2.1. Eventos florais.....	25
2.2. Receptividade do estigma.....	27
2.3. Viabilidade do pólen.....	28
2.4. Mecanismos de atração de polinizadores e recursos....	32
2.4.1. Odor.....	32
2.4.2. Cores.....	33
2.4.3. Reflexão de luz ultravioleta.....	34
2.4.4. Néctar.....	37
3. Reprodução.....	44
3.1. Sistemas de cruzamento.....	44
3.2. Crescimento dos tubos polínicos.....	47
4. Os beija-flores.....	52
4.1. <i>Thalurania glaucopis</i>	54
4.2. <i>Phaethornis pretrei</i>	65
4.2. <i>Leucochloris albicollis</i>	70
4.1. <i>Chlorostilbon aureoventris</i>	70

5. Fatores que afetam o comportamento dos beija-flores.....	72
5.1. Morfologia.....	72
5.2. Seleção sexual.....	78
5.3. Vigilância.....	79
5.4. Morfologia floral.....	82
5.5. Recursos florais.....	84
5.6. Competição com insetos.....	85
6. Demais visitantes.....	86
6.1. Insetos.....	89
6.1.1. Abelhas.....	89
6.1.2. Borboletas.....	90
6.1.3. Formigas.....	93
6.1.4. Outros.....	93
6.2. Visitantes noturnos.....	93
7. Fenologia.....	94
8. Consequências para a polinização.....	100
8.1. Eficiência na polinização.....	100
8.2. Isolamento reprodutivo.....	105
CONCLUSÕES.....	108
RESUMO.....	111
ABSTRACT.....	113
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	115

ÍNDICE DAS FIGURAS

FIGURA	PÁGINA
1. Curvas de temperatura e pluviosidade.....	8
2. Vista do Parque Florestal do Itapetinga.....	10
3. Vista parcial de um afloramento rochoso.....	11
4. <i>Hippeastrum atibaya</i>	23
5. <i>Hippeastrum psittacinum</i>	24
6. Pólen de <i>H. psittacinum</i> corado com carmim acético.....	31
7 Fotografia em ultravioleta de <i>H. atibaya</i> e <i>H. psittacinum</i> ..	36
8. Disponibilidade de néctar em <i>H. atibaya</i> e <i>H. psittacinum</i> ..	38
9. Concentração de açúcar no néctar de <i>H. atibaya</i> , e <i>H. psittacinum</i> ao longo do dia.....	43
10. Papilas estigmáticas de <i>H. atibaya</i> com grãos de pólen germinando.....	51
11. Tubos polínicos de <i>H. atibaya</i> no canal estilar.....	51
12. Percentual de visitaçãõ de beija-flores à <i>H. atibaya</i> e <i>H. psittacinum</i>	53
13. <i>Thalurania glaucopsis</i> em aproximação vertical à flor de <i>Hippeastrum atibaya</i>	56
14. <i>T. glaucopsis</i> em aproximação horizontal à flor de <i>Hippeastrum atibaya</i>	58
15. Visita de <i>T. glaucopsis</i> macho a <i>H. atibaya</i>	58
16. Visita de <i>T. glaucopsis</i> macho a <i>H. psittacinum</i>	60
17. Número de flores visitadas por visita de <i>T. glaucopsis</i>	63
18. Número de visitas seguidas à mesma flor por <i>T. glaucopsis</i> ..	63
19. Visitas de <i>T. glaucopsis</i> a <i>Hippeastrum atibaya</i> e <i>H. psittacinum</i> ao longo do dia.....	64
20. Visitas de <i>Phaethornis pretrei</i> a <i>H. atibaya</i> ao longo do dia.....	66
21. Visitas de <i>P. pretrei</i> a <i>H. psittacinum</i> ao longo do dia....	66

22. <i>Phaethornis pretrei</i> visitando flor de <i>H. psittacinum</i>	67
23. Visitas seguidas à mesma flor por <i>P. pretrei</i>	69
24. Número de flores visitadas por visita de <i>P. pretrei</i>	69
25. Visitas de <i>Leucochloris albicollis</i> a <i>H. atibaya</i> ao longo do dia.....	71
26. Visitas de <i>Chlorostilbon aureoventris</i> a <i>H. atibaya</i> ao longo do dia.....	71
27. <i>Thalurania glaucopis</i> macho em postura de vigilância.....	81
28. Visita de <i>Phoebis philea</i> a <i>H. atibaya</i>	92
29. Variação no número de visitas de beija-flores a <i>H.</i> <i>atibaya</i> e <i>H. psittacinum</i> ao longo do período de floração..	97

INTRODUÇÃO

Os beija-flores (Trochilidae) formam um grupo presumivelmente monofilético, com mais de 100 gêneros e 300 espécies distribuídas nas Américas, tendo sua maior diversidade nos trópicos (BROWN & BOWERS, 1985). O centro de evolução e dispersão situa-se provavelmente nas florestas subtropicais e temperadas dos Andes, da Colômbia até o Peru, onde se encontra atualmente o maior número de espécies (SNOW & SNOW, 1980).

O principal item da dieta de um beija-flor adulto é o néctar, que é ingerido por capilaridade associada a movimentos da língua (KINGSOLVER & DANIEL, 1983), embora a origem desta família estaria ligada a um ancestral insetívoro (GRANT & GRANT, 1968). A alimentação à base de néctar é um hábito relativamente comum entre as aves (WESTERKAMP, 1990), sendo os troquilídeos o grupo mais especializado para este alimento (SNOW, 1981).

Esta dieta é complementada por pequenos artrópodos, capturados em voo ou quando da visita às flores (REMSEM *et alii*, 1986). A procura por estes artrópodos teria sido o primeiro motivo pelo qual os troquilídeos ancestrais procurariam flores. A partir daí, estaria montado o cenário evolutivo que permitiu a adaptação para a alimentação de néctar (GRANT & GRANT, 1968).

O comportamento alimentar dos beija-flores está muitas vezes associado a processos coevolutivos com as plantas que visitam, podendo este comportamento determinar, em parte, os padrões ecológicos encontrados nas comunidades vegetais (WADDINGTON, 1983).

Comunidades de beija-flores foram estudadas nas América Central por FEINSINGER (1976); WOLF *et alii* (1976) e FEINSINGER (1978), tendo sido estabelecidas relações entre a morfologia, energética, recursos e estratégias utilizadas e as plantas que visitavam. Nos Andes Colombianos, SNOW & SNOW (1980) estabeleceram relações semelhantes, sugerindo inclusive alterações nos padrões fenológicos das plantas visitadas por beija-flores em consequência do comportamento destas aves.

A eficiência na polinização seria aumentada por adaptações florais que facilitassem a localização e o acesso ao néctar pelos polinizadores, bem como o transporte do pólen por estes animais. No caso de plantas polinizadas por beija-flores, estas adaptações estariam relacionadas à coloração e adequação de sua morfologia em função do bico destas aves (STEBBINS, 1970).

Estas características foram sintetizadas e descritas por FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) como síndrome de ornitofilia. Como principais características desta síndrome são destacadas as cores vivas, dureza dos tecidos, ausência de odor, néctar abundante e pobre em açúcares, antese diurna, grande distância entre os órgãos reprodutivos e a fonte de néctar.

No Brasil, RUSCHI (1949) foi um dos pioneiros nos estudos ecológicos sobre os beija-flores, fornecendo informações (ainda que gerais) sobre área de vida, alimentação e polinização.

SAZIMA (1978) estudou diversas espécies de Velloziaceae na Serra do Cipó, Minas Gerais, verificando a ocorrência de oito espécies ornitófilas. No mesmo local, SAZIMA (1981) analisou duas espécies de *Pavonia* (Malvaceae), constatando a ornitofilia e a efetiva participação dos beija-flores na polinização destas espécies.

Na Serra do Mar, no sudeste brasileiro, SNOW & TEIXEIRA (1982) observaram sete espécies de beija-flores alimentando-se em flores de 16 espécies vegetais. Na mesma região, SNOW & SNOW (1986), encontraram seis espécies de Trochilidae alimentando-se em 25 espécies vegetais.

Em *Ipomoeae hederifolia* (Convolvulaceae), MACHADO & SAZIMA (1987) verificaram a predominância da ornitofilia. Características de ornitofilia foram também encontradas em *Vellozia leptopetala* (SAZIMA & SAZIMA, 1990).

Em uma mata urbana no sudeste brasileiro, BUZATO (1990) estudou a ornitofilia em *Mendoncia velloziana* (Acanthaceae), registrando as visitas de 4 espécies de troquilídeos.

Embora nenhum caso de ornitofilia tenha sido relatado na família Amaryllidaceae, descrições morfológicas (BLOSSFELD, 1979; DUTILH, 1987 e 1989) e observações preliminares sugerem que o gênero *Hippeastrum* possui várias espécies cujas flores podem ser

associadas a esta síndrome de polinização.

São poucos os estudos sobre ecologia da reprodução nesta família (eg. DAFNI & WERKER, 1982; BROYLES & WYATT, 1981), sendo baseados principalmente em trabalhos de laboratório (CIAMPOLINI *et alii*, 1990), o mesmo ocorrendo para Liliaceae, uma família próxima (eg. BANKS, 1980; BRANTJES & BOS, 1980, DAFNI & DUKAS, 1986; FRITZ-SHERIDAN, 1988).

A família Amaryllidaceae é originária da África e América do Sul, tendo se dispersado quando estes continentes ainda estavam próximos (RAVEN & AXELROD, 1974), apresentando limites taxonômicos pouco definidos e problemas genéricos e de delimitação de várias espécies (DUTILH, 1987).

O gênero *Hippeastrum* ocorre no Brasil com 40 espécies, sendo a maioria endêmica da grande Bacia Amazônica, que seria o centro de dispersão do gênero (ELLENBECKER, 1975). Duas delas, *H. atibaya* (J. DUTILH, inédito¹) e *H. psittacinum* ocorrem em simpatria na região de Atibaia (SP) e adjacências, formando populações de milhares de indivíduos, distribuídas em rochedos (DUTILH, 1987).

1. O gênero *Hippeastrum* apresenta divergências de nomenclatura, já que alguns autores consideram *Amaryllis* como epíteto genérico (TRAUB, 1970). O parecer do Bureau Internacional de Taxonomia Vegetal considerou *Hippeastrum* como nome válido (DANDY & FOSBERG, 1954). A combinação correta para *Hippeastrum* da espécie *Amaryllis atibaya* porém, ainda não foi publicada.

Hippeastrum atibaya cresce em locais com acúmulo de matéria orgânica, em afloramentos rochosos com intensa exposição ao sol. Além da região de Atibaia, esta espécie foi sinalizada em dois outros locais na Serra da Mantiqueira, próximo à fronteira entre Minas Gerais e São Paulo, sendo que estes dados não foram ainda confirmados (J. Dutilh, com. pess.). De qualquer maneira, a distribuição desta espécie parece ser bastante restrita.

Hippeastrum psittacinum cresce em locais de vegetação esparsa, campos rupestres, cerrados ou matas próximas a estes ambientes, ocorrendo do centro-sul da Bahia até a Argentina (DUTILH, 1987).

Várias espécies do gênero *Hippeastrum* têm utilização comercial, dado seu valor ornamental. Populações de *H. atibaya* e *H. psittacinum* têm sido bastante dilapidadas na região de Atibaia em áreas não protegidas legalmente. Mesmo áreas protegidas são constantemente degradadas pela ação antrópica, por meio de queimadas ou retirada de árvores, fazendo com que o ambiente natural de *H. atibaya* e *H. psittacinum* esteja ameaçado.

O risco seria maior ainda para *H. atibaya*, dada a sua distribuição mais restrita, uma vez que as espécies endêmicas podem ser mais susceptíveis à perda de sua variabilidade genética natural (KOUCKBERG & RABINOWITZ 1985).

Um estudo sobre o comportamento alimentar dos beija-flores que visitam flores de *H. atibaya* e *H. psittacinum*, bem como da biologia reprodutiva destas plantas, possibilitaria uma melhor compreensão desta relação, vindo a contribuir para o manejo e conservação destes grupos, além de obter dados para um melhor entendimento sobre a sua história evolutiva.

Este trabalho teve como objetivos reconhecer as espécies de beija-flores que visitam *Hippeastrum atibaya* e *Hippeastrum psittacinum*, estudando seu comportamento alimentar e verificando quais atuam como polinizadores. Conhecer aspectos da biologia floral de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum* e identificar outros visitantes às flores detectando como interagem com as plantas e com os beija-flores.

CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDOS

O município de Atibaia localiza-se na região fisiográfica do estado de São Paulo descrita como Planalto Atlântico, sub-região da Mantiqueira, entre os meridianos $46^{\circ}25'$ e $46^{\circ}45'$ O e paralelos $23^{\circ}00'$ e $23^{\circ}15'S$ (CARVALHO *et alii*, 1975). A cidade localiza-se a 744 m de altitude e possui uma extensão territorial de 491 km^2 (AQUINO, 1989).

O relevo é apalachiano, trabalhado por novos ciclos de erosão, sendo caracterizado por um periplano bastante dissecado. As cristas apalachianas fazem parte dos primeiros contrafortes da Serra da Mantiqueira, localizando-se principalmente nas partes sul e leste do município, recebendo a denominação de serras. Dentre estas, a Serra do Itapetinga, com altitudes variando de 1000 a 1300 m, onde é comum a ocorrência de matações de granito e afloramentos rochosos (CARVALHO *et alii*, 1975).

O clima da região, segundo a classificação de Koeppen, é intermediário entre Cwa e Cwb, com verões chuvosos e temperaturas abrandadas pela altitude e invernos relativamente secos, enquadrando-se no clima tropical de altitude (BERNARDES, 1951 *apud* CARVALHO *et alii*, 1975).

O mês mais frio e normalmente mais seco é julho, enquanto os mais quentes e chuvosos são normalmente dezembro e janeiro (figura 1).

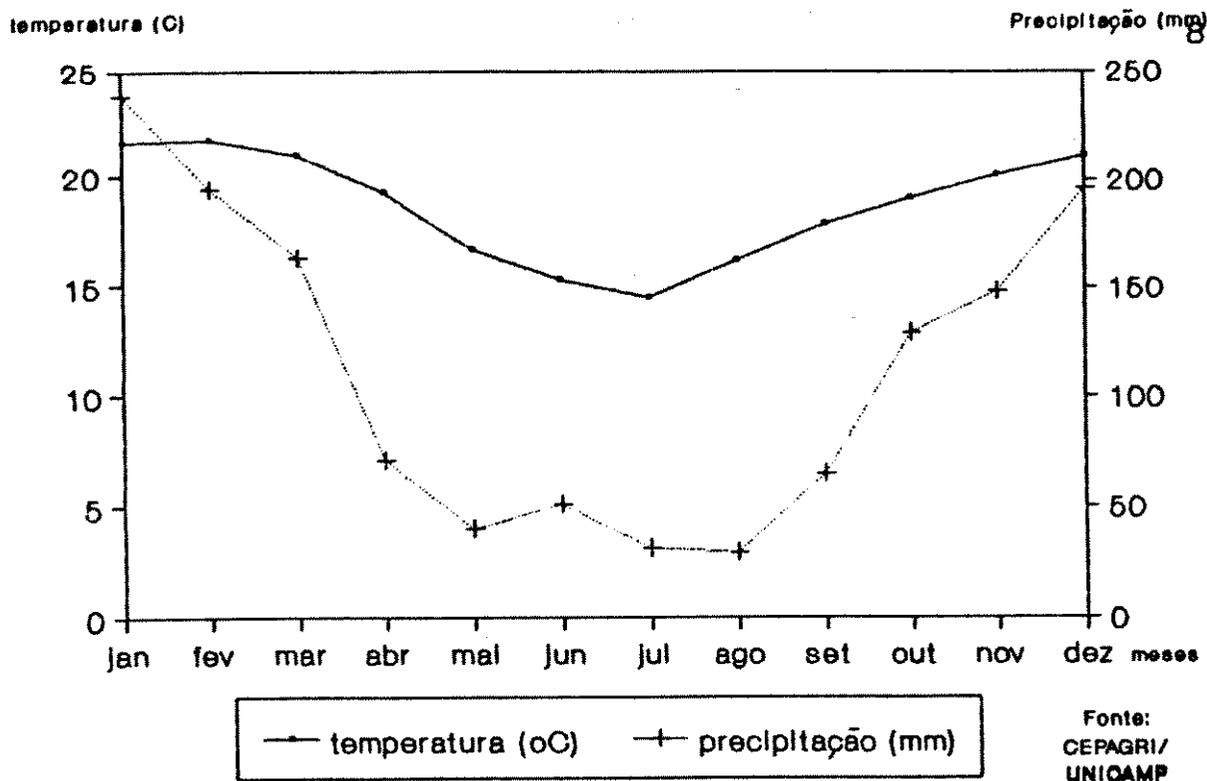


Figura 1. Curvas de temperatura e pluviosidade registradas no município de Atibaia, SP, durante o ano de 1988.

O Parque Florestal do Itapetinga, área onde se realizou o estudo, situa-se nas encostas da Serra do Itapetinga, a 11 km do centro da cidade, com uma extensão de 244 ha (Figura 2).

A cobertura vegetal original foi retirada quase que totalmente para a produção de carvão e posteriormente para a cultura cafeeira. A vegetação secundária cobre atualmente quase toda a área do Parque (AQUINO, 1988).

A vegetação local classifica-se como mata semidecídua de altitude, com fisionomia predominantemente florestal e estrato herbáceo diversificado. Foram registradas 415 espécies vegetais, distribuídas em 99 famílias. Nos afloramentos rochosos, o solo é raso e a floresta cede lugar a formações campestres (MEIRA-NETO *et alii*, 1989).

A família mais abundante é Myrtaceae, seguida de Euphorbiaceae, Lauraceae e Fabaceae; sendo que Lauraceae Mimosaceae e Myrtaceae possuem a maior abundância relativa. (GROMBONE *et alii*, 1990).

Os estudos foram realizados principalmente em três afloramentos rochosos. O afloramento onde há maior ocorrência de *H. atibaya* apresenta área contínua máxima de cerca de 118 x 70 m. Este afloramento possui grande área com exposição direta ao sol, com vários pontos onde já existe formação de solos. A altitude varia de 1100 a 1153 m (figura 3).

Separado deste afloramento por uma faixa de mata com aproximadamente 20 m de largura, situa-se outro afloramento rochoso, onde concentra-se uma população de *H. psittacinum*, com medidas de cerca de 72,4 m x 30 m. Neste local, observa-se a existência de um processo mais avançado de formação de solo, sendo mais sombreado.

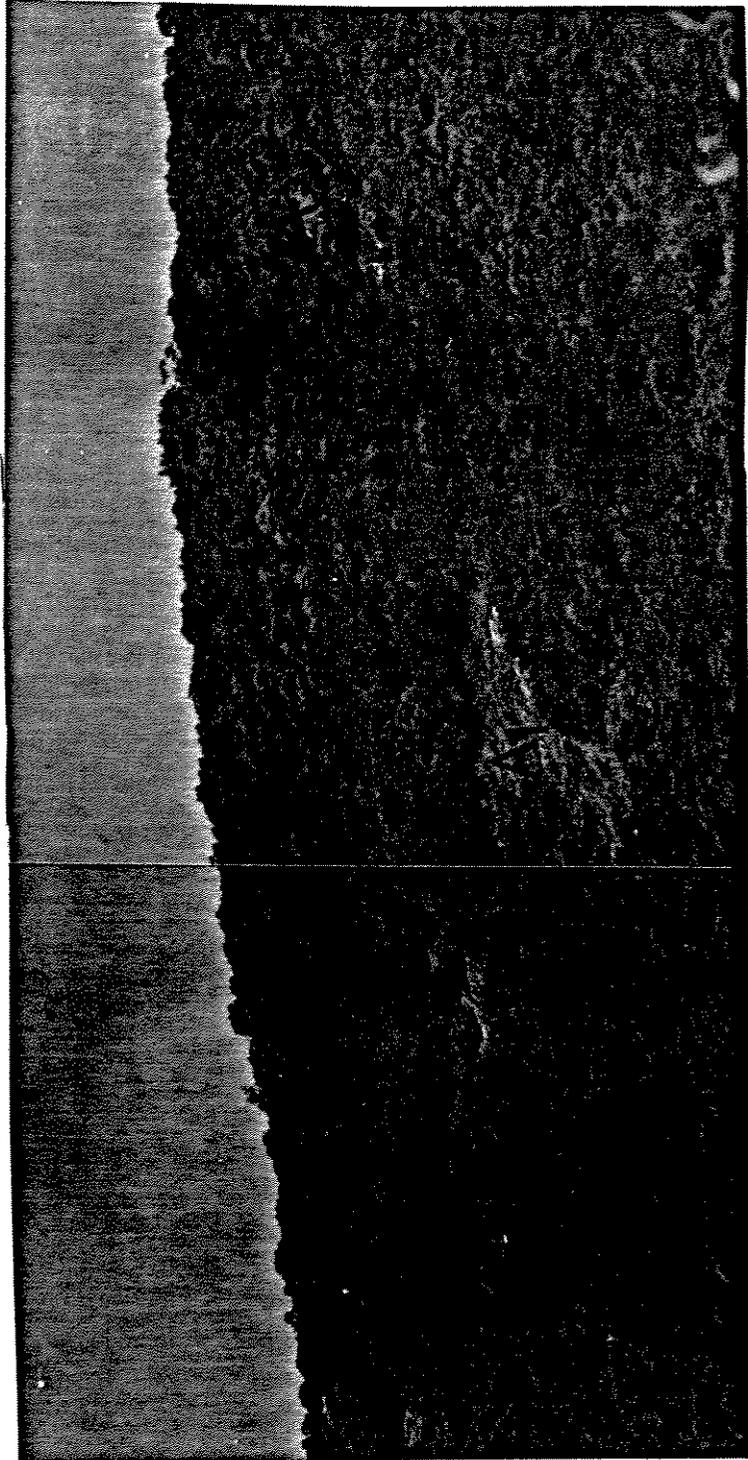


Figura 2. Vista parcial do Parque Florestal do Itapetinga, mostrando a localização de dois afloramentos rochosos (A1 e A2) no interior da mata.

Um terceiro afloramento, situado a aproximadamente 2000 m dos dois primeiros, a uma altitude inferior, com área máxima contínua de 110 x 59 m, possui grande superfície com exposição direta ao sol e pouco solo formado. É mais plano e mais seco que os dois primeiros. Este afloramento possui uma população de *H. atibaya* nas áreas mais ensolaradas e uma população de *H. psittacinum* sob as árvores circundantes.



Figura 3. Vista parcial do afloramento rochoso no interior da mata do Parque Florestal do Itapetinga, onde ocorre a maior população de *Hippeastrum atibaya* (A1 na figura anterior).

MATERIAL E MÉTODOS

1. As plantas

1.1. Descrição do material de estudos

As plantas foram descritas a partir de observações no campo e relatos já existentes na literatura (DUTILH, 1987).

1.2. Biologia floral

1.2.1. Eventos florais

O número de flores por indivíduo, horário de antese, duração das flores e período de floração foram obtidos através de observações diretas no campo.

1.2.2. Receptividade do estigma

As papilas estigmáticas foram mergulhadas em Sudam III e em água oxigenada, conforme técnicas descritas por ARRUDA & SAZIMA (1988). Diversas amostras foram obtidas ao longo do dia, durante todo o período em que a flor permanecia aberta.

Investigou-se também a relação entre eventos florais, como posicionamento e abertura do estigma com a receptividade deste último, conforme BROYLES & WYATT (1991).

1.2.3. Viabilidade do pólen

O pólen, colhido sempre de pelo menos três anteras por flor, foi depositado sobre lâminas, corado com carmin acético, coberto com lamínula e vedadas. Posteriormente, as lâminas foram levadas ao laboratório e analisadas ao microscópio óptico comum, contando-se 1000 grãos em cada lâmina. O pólen, quando viável, incorpora o corante em seu citoplasma (RADFORD *et alii*, 1974).

Dez colheitas de pólen foram efetuadas para cada espécie em cada uma das seguintes condições: (a) ao abrir das anteras; (b) quando da máxima oferta, ou seja, quando todas as anteras se abriam e; (c) quando restava pouco pólen nas anteras. Estas condições foram associadas à idade das flores.

O teste de significância para avaliação dos três estádios de oferta de pólen foi o Qui-Quadrado. A viabilidade do pólen para as duas espécies foi analisada usando-se o delineamento experimental inteiramente casualizado com 30 repetições e os dados transformados em \log_n (VIEIRA & HOFFMANN, 1989).

1.2.4. Mecanismos de atração e recursos

(a) Odor

A existência de odor foi verificada pelo acondicionamento da flores em recipientes fechados (BUZATO, 1990).

A presença de glândulas de odor foi detectada através do teste de vermelho neutro 1:1000 (VOGEL, 1983).

(b) Reflexão de luz ultravioleta

Verificada por meio de fotografias em preto e branco (filme Kodak Plus-X Pan), com a utilização de um filtro de vidro Reichardt para luz visível, que no espectro de 200 a 700nm permitia a transmitância apenas da luz ultravioleta, na faixa de comprimento de onda de 300 a 400nm, com pico de 75% em 357nm. A fonte de luz foi oriunda de um flash Sunpak auto zoom 3000 com rebatedor de alumínio, regulado para emitir disparos de 4.150 lux. As flores foram fotografadas a uma distância de 45 cm. (AMARAL, 1992).

Nas fotografias feitas com este equipamento, as áreas escuras representam regiões de absorção, e as claras, de reflexão de ultravioleta.

(c) Néctar

Retirado através de seringas graduadas, com agulhas, que eram inseridas na base do perigônio, onde se forma a câmara nectarífera, sem que se perfurarassem os tecidos. Determinou-se o volume de néctar presente em cada flor e a concentração de açúcar no néctar, através de um refratômetro manual.

Em cada espécie, foi realizado um total de 60 amostragens, em flores tomadas ao acaso, sendo cinco em cada intervalo de 1 hora, das 0600h às 1800h. As amostras foram obtidas nos meses de abril a julho, setembro e novembro, entre 1989 e 1991, anotando-se sempre a temperatura e a umidade relativa do ar, medidas com um termômetro de bulbos seco e úmido.

Os dados médios de cada espécie foram submetidos à análise estatística empregando-se o teste de Qui-Quadrado. Os dados de concentração de açúcar no néctar foram transformados em raiz quadrada (PIMENTEL GOMES, 1982) e analisados segundo o delineamento inteiramente casualizado com 5 repetições.

1.3. Reprodução

1.3.1. Sistemas de cruzamento

Através de cruzamentos controlados (SAZIMA & MACHADO, 1983), comparou-se a eficiência da autopolinização com a polinização cruzada e polinização natural (tabela 1). Para a análise estatística, utilizou-se o teste de Qui-Quadrado e Qui-Quadrado corrigido pelo índice de correção de Yates, quando o esperado foi menor que 5 (SOKAL & ROHLF, 1981). Para cada tratamento, foram utilizados 20 indivíduos de cada espécie, e o sucesso reprodutivo foi verificado pela formação de frutos. Em caso de sacos perfurados por insetos, desprezou-se o resultado e repetiu-se o tratamento.

1.3.2. Crescimento dos tubos polínicos

Flores distribuídas ao acaso foram polinizadas manualmente e ensacadas. Entre 6 a 61 horas depois fixou-se o material em etanol 96% e ácido acético (3:1).

A seguir, o estilete foi montado em lâmina e uma pequena parte do material corado com carmim acético e azul de toluidina. A maior parte do material, entretanto, foi corado com o corante proposto por LEWIS (1979), composto por 2 ml de verde rápido 1% aquoso, 2 ml de fucsina ácida 1% aquoso, 40 ml de ácido láctico e 46 ml de água.

Parte do material foi também preparado para observação em microscopia de fluorescência conforme MARTIN (1959).

Tabela 1. Tratamentos empregados para os testes dos sistemas de reprodução de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum*.

TRATAMENTO	PROCEDIMENTO
Polinização cruzada	Emasculação das flores seguida de polinização controlada, utilizando-se pólen de outros indivíduos e mantendo-se as flores ensacadas desde antes da antese com sacos de papel impermeável.
Autopolinização	Os botões florais foram ensacados e, quando se abriram, polinizados com pólen da própria flor.
Controle	As flores foram apenas marcadas nos pedúnculos, tendo sido deixadas expostas aos visitantes durante toda sua vida.

2. Os Beija-Flores

Seis dias por mês, entre abril e agosto de 1991 foram dedicados exclusivamente à observações naturalísticas contínuas (*sensu* LEHNER, 1979), com auxílio de binóculos e documentação fotográfica.

As observações ocorreram sempre desde as primeiras horas do dia até o crepúsculo vespertino, somando aproximadamente 145 horas de observações em cada espécie vegetal, e um total de cerca de 290 horas de observações. Concomitantemente, a cada visita observada, registrou-se a temperatura e a umidade relativa do ar. O comportamento dos visitantes foi descrito segundo os domínios de regularidade propostos por DRUMMOND (1981). A identificação dos beija-flores foi confirmada por meio de guia de campo de GRANTSAU (1988).

Medidas e pesos dos beija-flores visitantes, obtidas da literatura (RUSCHI, 1982a e 1982b; GRANTSAU, 1988), foram comparados com as medições das flores obtidas por J. DUTILH (não publicado). A partir daí, foi feita uma análise sobre os possíveis fatores que estariam afetando o comportamento dos troquilídeos, bem como das consequências para as plantas.

3. Outros visitantes

Um estudo através de observações diretas, documentação fotográfica e coleta com puzá foi realizado, para que se obtivessem as informações a respeito dos insetos que visitam as flores em questão, (identificação, diversidade e comportamento), bem como do papel destes como visitantes, os recursos procurados e como procedem para consegui-los.

Adicionalmente, foram realizadas também três noites de observações nas duas espécies, com auxílio de lanternas elétricas com filtro vermelho, somando cerca de 15 horas para cada espécie.

4. Fenologia

Nas duas espécies de *Hippeastrum*, foi feito um acompanhamento da época de floração durante 1990 e 1991. Para as demais espécies vegetais que ocorrem nos afloramentos rochosos e circunvizinhanças, e que tinham características de síndrome de polinização por aves, ou foram efetivamente visitadas por beija-flores, o acompanhamento foi realizado em 1991. Desta maneira foi verificada a possível existência de alimento disponível para os beija-flores ao longo do ano, baseado em observações e dados de literatura.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. As plantas

A floração de ambas as espécies tem duração de seis a oito meses, iniciando-se normalmente em meados para fins de março e terminando em fins de agosto para meados de outubro.

Os indivíduos são encontrados em clones, sendo que em *H. atibaya* pode existir uma variação muito grande na época de florescimento de cada indivíduo dentro de cada clone: em *H. psittacinum*, verifica-se uma sincronia maior no florescimento em cada clone (DUTILH, não publicado). As flores da primeira espécie são normalmente encontradas em manchas mais espalhadas nos afloramentos rochosos.

Geralmente, cada indivíduo de *H. atibaya* e *H. psittacinum* produz dois escapos por ano, simultâneos ou não, com duas flores por escapo. Foram encontrados também, mais raramente, escapos com três ou quatro flores. As flores duram de quatro a cinco dias.

As duas espécies em estudo foram descritas por DUTILH (1987) em sua revisão do gênero *Hippeastrum*.

1.1. *Hippeastrum atibaya*

Bulbos com a região do colo alongada. Folhas verde-claro, ligeiramente canaliculadas na base, planas na maior parte de sua extensão; as margens são cartilaginosas e esbranquiçadas, o ápice é arredondado.

As flores são normalmente horizontais e eretas, abertas e com tubo curto. O paraperígno é esverdeado e caloso. As tépalas são estreitas, com base verde-amarelada e ápice agudo. Margem e ápice alaranjados, com estrias vermelhas mais escuras principalmente na região central em direção ao ápice (figura 4).

Os estames possuem filetes avermelhados no ápice e anteras arroxeadas antes de abrir. O pólen é amarelo forte. O estilete tem o mesmo comprimento ou é pouco maior que a flor, sendo avermelhado no ápice e com estigma trífido. Possui um razoável índice de reprodução vegetativa, formando grupos de plantas (clones).

1.2. *Hippeastrum psittacinum*

Os bulbos possuem a região do colo bem desenvolvida. As folhas são canaliculadas e com ápice quase arredondado, podendo apresentar uma pequena margem cartilaginosa pouco evidente. O escapo tem normalmente duas flores, podendo raramente apresentar três ou quatro, de posição horizontal a quase eretas, de forma campanulada, mais fechadas e com tubo curto.

As tépalas são de cor branco-esverdeada a creve esverdeado, com ou sem estrias. A parte inferior é púrpura e pode apresentar, principalmente próximo às margens apicais, áreas avermelhadas ou alaranjadas. Os filetes têm o mesmo comprimento das tépalas, sendo o estilete saliente e com estigma trifido. As anteras antes da abertura são de cor creme a lilás. O paraperigno é caloso, esbranquiçado, pouco ou mais evidente (figura 5). Apresenta baixa taxa de reprodução vegetativa.



Figura 4. *Hippeastrum atibaya*



Figura 5. *Hippeastrum psittacinum*

2. Biologia floral

2.1. Eventos florais

Os eventos na vida das flores foram bastante semelhantes nas duas espécies. Ficaram caracterizadas duas fases, a primeira masculina, que se inicia com a abertura das anteras, e posteriormente uma fase feminina, com o posicionamento e abertura do estigma, sendo estas espécies protândricas. As duas fases no entanto, geralmente se sobrepõem, ou seja, normalmente quando o estigma se abre, ainda existe pólen nas anteras.

A antese floral se iniciou normalmente à tarde, em horários muito variáveis. Em dias muito quentes, era comum inclusive a antese pela manhã. Vários autores verificaram que o início da antese floral em diversas espécies era determinado por fatores físicos, como fotoperíodo, temperatura e composição do solo (WASER, 1979).

O número de flores aumentou progressivamente a partir de março, ocorrendo o pico da floração das duas espécies em julho, mês este caracterizado normalmente pelos menores índices pluviométricos e mais baixas temperaturas (vide figura 1). O número de flores em *H. atibaya* manteve-se mais ou menos igual em agosto para depois diminuir. Em *H. psittacinum*, a floração decresceu a partir de agosto. Desta forma, pode-se inferir que a floração de *H. atibaya* e *H. psittacinum* estaria associada a baixas umidades relativas e temperaturas e dias curtos.

Na tabela 2 são apresentados resumidamente os principais eventos na vida das flores e suas respectivas durações em ambas as espécies.

Tabela 2. Eventos na vida das flores de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum* e suas idades aproximadas (horas), contadas a partir da antese floral.

EVENTOS	IDADE APROXIMADA DA FLOR (H)
início fase masculina	4 - 18
máxima oferta de pólen	22 - 30
posicionamento do estigma	20
início da fase feminina	35
início da oferta de néctar	0
fim da oferta de néctar	80

Logo no início da antese, já havia néctar disponível. VOGEL (1983) considera a disponibilidade de néctar no início da antese um evento comum. Esta oferta precoce de néctar pode ser um recurso utilizado pelas plantas para "acostumar" os visitantes com o alimento disponível, aumentando a possibilidade de que, quando houver pólen e o estigma estiver receptivo, os polinizadores efetivamente visitem as flores.

Em *H. atibaya*, a tépala inferior era geralmente a primeira a se abrir, seguida pelas laterais inferiores ou, mais raramente, pelas laterais superiores. Em *H. psittacinum* as tépalas se abriam normalmente todas ao mesmo tempo, de modo que o perigônio da flor em início de antese se assemelhasse a um tubo.

As anteras, no entanto, só começavam a se posicionar e abrir no dia seguinte, perto do meio dia. Nos dias mais quentes, entretanto, este evento podia ocorrer no mesmo dia da antese, poucas horas depois. Era o início da fase masculina. A abertura das anteras era longitudinal e dava-se sequencialmente, o que seria uma estratégia para oferecer pólen por um tempo maior (FAEGRI & VANDER PIJL, 1979). A oferta máxima de pólen ocorria ainda neste dia, quando todas as anteras se abriam.

No terceiro dia a oferta de pólen já era menor, dependendo da incidência dos visitantes. Neste dia, o estigma se posicionava e começava a abrir, iniciando-se a fase feminina.

No quarto dia, o estigma permanecia aberto, com as tépalas dando sinais de senescência. No quinto, o estigma e as tépalas já começavam a ficar secos e retorcidos. A produção de néctar aparentemente findava nesta fase.

2.2. Receptividade do estigma

O teste com Sudam III não se mostrou eficiente na determinação da receptividade do estigma, já que os lobos estigmáticos de flores das duas espécies sempre adquiriam coloração avermelhada quando tratadas com este corante.

Os testes com água oxigenada também não determinaram o momento a partir do qual o estigma se mostrava receptivo, uma vez que todos os estigmas borbulavam em contacto com este produto, gerando dúvidas quanto a sua eficiência para estas espécies.

A existência de eventos mecânicos (posicionamento e abertura dos lobos estigmáticos) parecem oferecer evidências mais seguras quando ao momento do início da receptividade. BROYLES & WYATT (1991) também assumiram que em *Zephyranthes atamasco* (Amaryllidaceae), o estigma tornava-se receptivo quando os lobos estigmáticos eram rebatidos em direção ao estilete.

Também por características físicas, acredita-se que o estigma deixe de estar receptivo no quinto dia de vida da flor. Nesta fase da flor, o estigma se encontrava normalmente bastante desidratado e retorcido, aparentemente não oferecendo condições de germinação para os grãos de pólen que ali fossem depositados.

2.3. Viabilidade do pólen

Os grãos de pólen de *H. atibaya* e *H. psittacinum* têm forma elíptica, monossulcada e com simetria bilateral, semelhante ao verificado por MEEROW & DEHGAN (1988) em outros três gêneros de Amaryllidaceae (figura 6).

Desde o início da deiscência das anteras, os grãos de pólen das duas espécies já se encontram viáveis em sua maioria (tabela 3). As amostragens realizadas em três fases de oferta de pólen

mostraram que a viabilidade não diminuiu sensivelmente com a idade, permanecendo viável em sua maioria durante todo o tempo em que é oferecido.

O teste de X^2 mostrou que não houve diferenças significativas ao nível de 1% quanto à viabilidade de pólen nos três estádios de oferta de pólen para as duas espécies estudadas.

A viabilidade média do pólen não apresentou diferenças significativas a 5% entre as duas espécies, e os baixos coeficientes de variação encontrados (segundo PIMENTEL GOMES, 1987, coeficientes de variação maior do que 20% indicam heterogeneidade dos dados¹) demonstram a homogeneidade desta característica (tabela 4).

Considerando que a oferta de pólen foi sempre relacionada com a idade da flor, infere-se que, no que diz respeito à viabilidade do pólen, a polinização pode ser efetuada com a mesma eficiência em qualquer estágio da vida das flores. Mesmo flores senescentes que ainda não tenham tido seu pólen totalmente removido, podem contribuir para a reprodução destas espécies.

¹ O valor de 20% para o coeficiente de variação é aqui utilizado como parâmetro de comparação; lembrando-se que este valor é empregado principalmente em estudos agrônomicos, com material melhorado (PIMENTEL GOMES, 1987).

Tabela 3. Número de lâminas analisadas (N) e valores médios de percentagem de viabilidade de pólen em *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum* relacionados com pólen disponível nas anteras.

OFERTA DE PÓLEN	<i>H. atibaya</i>		<i>H. psittacinum</i>	
	N	VIAVEIS (\bar{x})	N	VIAVEIS (\bar{x})
antese de anteras	10	94,5%	10	96,2%
máxima oferta	10	96,3%	10	97,7%
fim oferta	10	92,5%	10	97,5%
χ^2	19,55 **		2,08 **	

** - significativo a 1%

Tabela 4. Percentagem média de pólen viável em *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum*, tamanho das amostras e coeficientes de variação (CV)

	% viabilidade	n	CV(%)
<i>H. atibaya</i>	94,38	30	8,19
<i>H. psittacinum</i>	97,17	30	3,3
F	9,17 *		

* = significativo a 5%



Figura 6. Pólen de *Hippeastrum psittacinum* corado com carmin acético, mostrando grãos viável (V) e não-viável (N). Aumento 40x1,25. Foto de A. C. Gabrielli.

2.4. Mecanismos de atração e recursos

2.4.1. Odor

Não foi constatada a existência de odor aparente nas flores das duas espécies em condições naturais, seja durante o dia ou à noite. As flores mantidas em recipientes fechados também não acumularam odor.

A superfície das tépalas de ambas as espécies não apresentaram diferenças em sua coloração natural após o tratamento com vermelho neutro. Desta forma, os dados sugerem que *H. atibaya* e *H. psittacinum* provavelmente não apresentam glândulas odoríferas, e que o odor provavelmente não é um mecanismo de atração nestas plantas.

Assim sendo, os polinizadores destas espécies vegetais não necessitariam de senso olfativo desenvolvido para localizá-las. Em quirópteros, este órgão do sentido é bastante importante na busca de alimento (SAZIMA & SAZIMA, 1975). Também muitos insetos, como abelhas e mariposas se orientam pelo odor produzido pelas flores, e nestes invertebrados, o odor parece ser mais importante do que para os vertebrados (FAEGRI & VAN DER PILJ, 1979; BRANTJES & BOS, 1980).

Na verdade, a produção de odor seria mais importante para atração a longas distâncias; quando o visitante se encontra próximo à flor, ele poderia se orientar por outros órgãos do sentido que não o olfato, como por exemplo, a visão.

2.4.2. Cores

As duas espécies de *Hippeastrum* estudadas possuem tonalidades avermelhadas (vide figuras 4 e 5).

A cor avermelhada é considerada como uma característica das flores ornitófilas (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). As cores vivas como o vermelho ou laranja já foram consideradas inclusive como o principal atrativo para as aves (RUSCHI, 1953; BAKER, 1963), já que além de bons sinalizadores para estes vertebrados, seriam inconspícuas para a maioria dos insetos (GRANT, 1966; RAVEN, 1972).

Flores ornitófilas geralmente apresentam padrões de coloração uniformes (eg. SAZIMA, 1978; MACHADO & SAZIMA, 1987; BUZATO, 1990). Nas duas espécies de *Hippeastrum* aqui estudadas, as tonalidades avermelhadas são alternadas com tons branco-esverdeados e/ou púrpura.

2.4.3. Reflexão de luz ultravioleta

As fotografias com equipamento apropriado para luz ultravioleta confirmaram o padrão básico encontrado normalmente em flores tubulares (GULDBERG & ATSATT, 1975), de absorção no centro e reflexão nas bordas (figura 7). GULDBERG & ATSATT (*op. cit.*) amostraram nove gêneros de Amaryllidacea, concluindo que 55% possuem flores que refletem ultravioleta, caracterizando segundo eles, uma propensão nesta família à reflexão de ultravioleta.

Nas duas espécies de *Hippeastrum*, verificou-se a existência de padrões longitudinais de alternância de absorção e reflexão de luz ultravioleta, formando estruturas que podem ser associadas à guias florais visuais (KEVAN, 1978). Tais estruturas são mais evidentes em *H. psittacinum*, o que ocorre também com a luz visível ao olho humano.

Além disso, nota-se pela figura 7 que o paraperígnio das duas flores reflete este comprimento de luz, tornando-se uma estrutura bastante evidente, contrastando com a região escura de absorção onde se encontra. Esta estrutura pode ser comparada aos "guias de língua" que AMARAL (1992) verificou nas Bignoniaceae que estudou, servindo, segundo esta autora, de atrativo para abelhas e borboletas.

O comprimento de luz ultravioleta seria visualizado principalmente por insetos (EISNER *et alii*, 1969). Segundo MANNING (1956) e DAUMER (1956, *apud* GULDBERG & ATSATT, 1975),

existem respostas comportamentais de abelhas a flores que apresentam padrões de cores caracterizados por áreas centrais de absorção de ultravioleta cercadas por áreas de reflexão.

A visualização de ultravioleta por borboletas parece ser tão importante que muitas espécies apresentam inclusive uma grande variedade de padrões de reflexão e absorção nas asas (SILBERGLIED, 1979). Em Pieridae (ex.: *Phoebis* spp), é comum o dimorfismo sexual baseado em padrões de absorção e reflexão de ultravioleta pelas asas (SILBERGLIED, 1979).

Entre as aves, WRIGHT (1972) verificou que o pombo doméstico (*Columba livia*) apresentou respostas positivas em relação à luz ultravioleta. HUTH (1972, *apud* SILBERGLIED, 1979) e GOLDSMITH (1980) constataram a sensibilidade de beija-flores a este comprimento de luz.

Desta forma, embora flores polinizadas por aves normalmente não tenham guias de néctar ou outras características formadas por reflexão de ultravioleta (EISNER *et alii*, 1969) é possível que os beija-flores também se orientem por estes padrões, uma vez que a reflexão de UV faz com que as flores se destaquem mais do meio, que em geral absorve UV (FROHLICH, 1976).

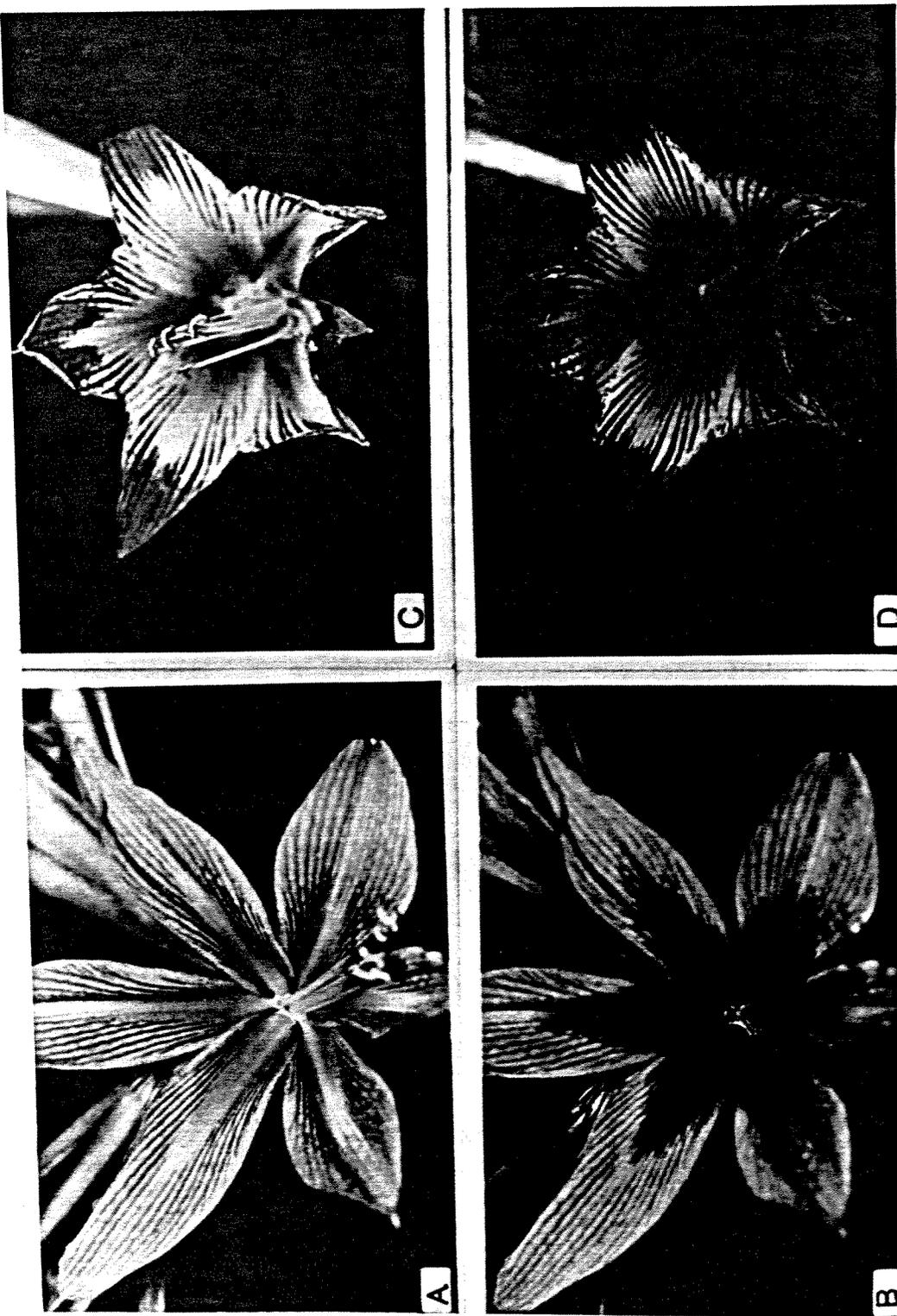


Figura 7. Flores de *Hippeastrum atibaya* fotografadas (A) sem filtro para luz ultravioleta; (B) com filtro para ultravioleta; comparadas com flores de *H. psittacinum* (C) sem filtro para ultravioleta e (D) com filtro para ultravioleta. Fotomontagem do autor a partir de fotos de Fabio Fantazzini, reveladas por Marla E. C. Amaral.

2.4.4. Néctar

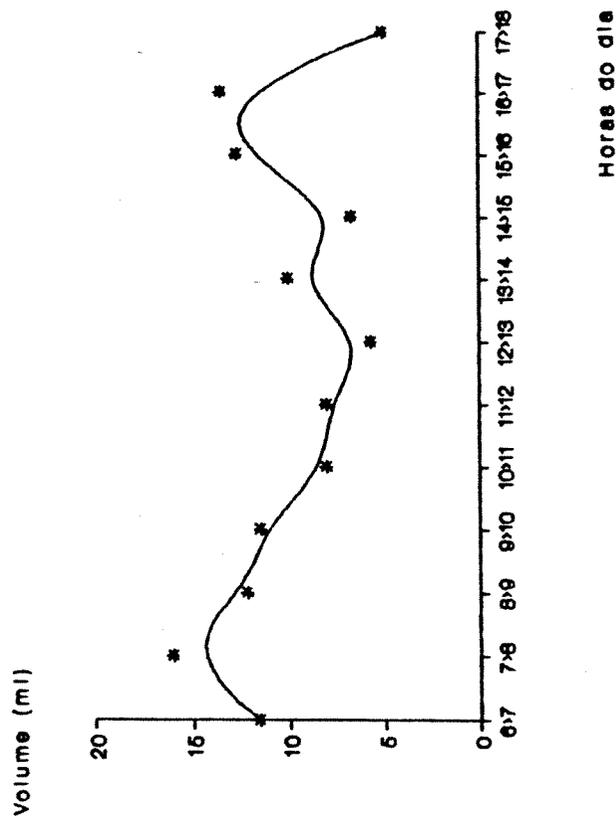
O néctar é considerado o atrativo que melhor selecionaria os visitantes (STILES, 1978), sendo segundo VOGEL (1983), o principal recurso floral. Sua produção envolve alocação de energia por parte das plantas (GILL, 1988; PYKE, 1991).

(a) Disponibilidade

Nas duas espécies de *Hippeastrum* verificou-se que o néctar disponível variou bastante ao longo do dia (figuras 8A e 8B), o que é demonstrado pelo alto coeficiente de variação encontrados para as duas espécies (tabela 5). Esta variação provavelmente está associada a fatores como remoção por visitantes, evaporação e reabsorção pelas plantas (VOGEL, 1983).

REAL & RATHCKE (1991) estudaram a produção individual de néctar em flores ensacadas de *Kalmia latifolia*, quando verificaram que o volume por flor variou mais do que a concentração de açúcar, relacionando assim o volume com as visitas observadas.

(B)



(A)

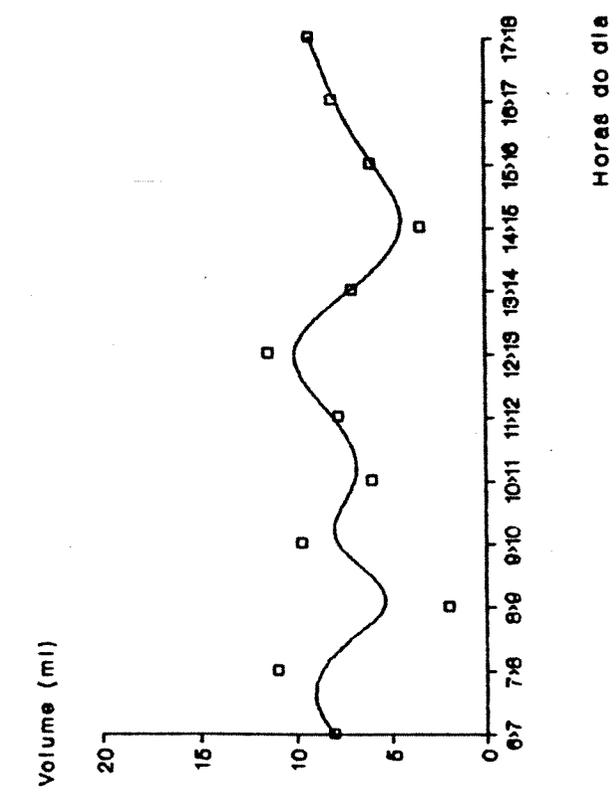


Figura 8. Disponibilidade de nectar (ml) ao longo do dia em (A) *Hippeastrum atibaya* e (B) *Hippeastrum psittacinum*

Tabela 5. Disponibilidade média (ml) de néctar de flores não ensacadas de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum*, tamanho das amostras (n) e coeficientes de variação (CV).

	volume (\bar{x})	n	CV(%)*
<i>H. atibaya</i>	7,93	43	60,69
<i>H. psittacinum</i>	10,34	42	61,71

* - CV = desvio padrão/media x 100

(b) Concentração de açúcar

Os valores encontrados para concentração de açúcar no néctar das flores das duas espécies estão dentro dos que FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) consideram para a síndrome de ornitofilia (tabela 6).

Em ambos os casos, foi verificado um coeficiente de variação maior que 20%, evidenciando certa heterogeneidade dos dados. Esta heterogeneidade pode ser explicada pelos seguintes fatores:

- as amostragens foram realizadas ao longo do dia todo, sob temperaturas e umidades relativas do ar diferentes.
- as amostras foram colhidas em vários meses, tendo sido abrangido dias com condições climáticas bem distintas.
- a idade das flores não foi padronizada; foram amostradas desde flores jovens até aquelas em senescência.
- a existência de uma possível variação individual dentro de cada espécie.

Tabela 6. Concentração média de açúcar no néctar de *H. atibaya* e *H. psittacinum*, número de amostras (n) e coeficientes de variação (CV).

	% açúcar néctar (\bar{x})	n	CV(%)
<i>H. atibaya</i>	16,29	60	27,2
<i>H. psittacinum</i>	16,67	60	25,1

Os valores de concentração de açúcar no néctar das espécies estudadas estão também próximos aos encontrados para outras espécies vegetais brasileiras polinizadas por beija-flores (tabela 7).

Pela tabela 7, observa-se que a concentração de açúcar de flores ornitófilas normalmente é baixa, quando comparada por exemplo, com a entomofilia (FAEGRI & VAN DER PIJK, 1979). Esta característica foi associada por BAKER (1975) à necessidade de fecundação cruzada; as aves seriam obrigadas a visitar um maior número de flores para satisfazerem suas necessidades energéticas. Além disso, néctar pobre em açúcares é pouco viscoso, permitindo aos beija-flores uma rápida ingestão.

De acordo com BOLTEN & FEINSINGER (1978), a baixa concentração de açúcar no néctar de flores ornitófilas seria uma maneira de diminuir a incidência de insetos pilhadores sem deixar de atrair beija-flores, apesar de, conforme verificaram em laboratório, as necessidades energéticas dos beija-flores tenderem a selecionar concentrações mais altas.

Tabela 7. Valores de concentrações de açúcar no néctar de algumas espécies vegetais brasileiras associadas à síndrome de ornitofilia.

ESPÉCIE	% AÇUCAR (\bar{x})	AUTOR
<i>Pavonia malvaviscoides</i>	14	SAZIMA (1981)
<i>P. montana</i>	19	
<i>Vellozia leptopetala</i>	10	SAZIMA & SAZIMA (1990)
<i>Ipomoea hederifolia</i>	29	MACHADO & SAZIMA (1987)
<i>I. quamoclit</i>	26	
<i>Mutisia coccinia</i>	23	SAZIMA & MACHADO (1983)
<i>Vriesea ensiformis</i>	26,1	ARAUJO & FISHER (1990)
<i>Pavonia bahiensis</i>	17,5	PIRATELLI (1990)
<i>Dahlstedtia pinnata</i>	20,4	SNOW & SNOW (1986)
<i>Fuchsia regia</i>	16,4	
<i>Jacobina carnea</i>	23,9	
<i>Manettia cordifolia</i>	22,3	
<i>Alstroemeria campaniflora</i>	17,2	
<i>Barbacenia involucrata</i>	24,0	SAZIMA (1978)
<i>Barbacenia flava</i>	20,0	
<i>Vellozia leptopetala</i>	10,0	

CALDER (1979) ponderou que o néctar poderia também suprir o balanço hídrico dos beija-flores, daí flores ornitófilas possuem néctar diluído.

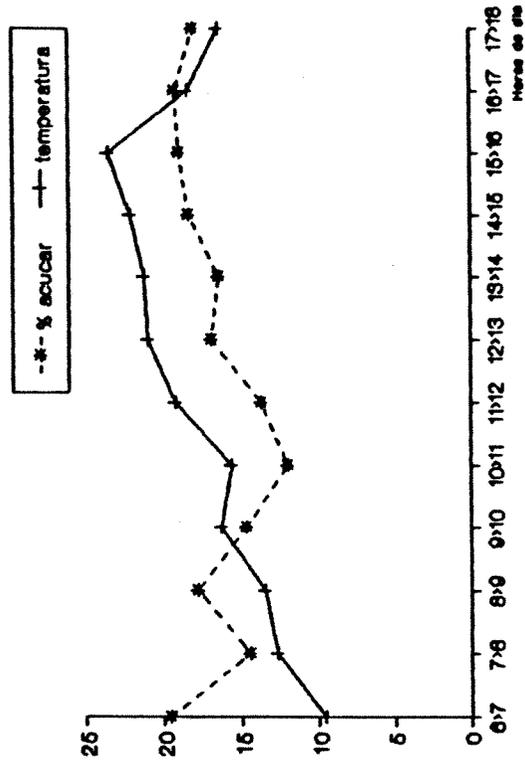
Estas três hipóteses foram criticadas por PYKE & WASER (1981), sem que no entanto tivessem apresentado uma hipótese alternativa. Segundo estes autores, existe uma tendência de diminuição da concentração de açúcar no néctar a medida em que aumenta o tamanho corporal do polinizador.

Na verdade, as hipóteses de BAKER (1975) e BOLTEN & FEINSINGER (1978) parecem plausíveis e, dentro do campo da especulação, podem ser aplicadas. A hipótese de CALDER (1979) seria de uso mais restrito à regiões áridas como os desertos norte-americanos.

As figuras 9A e 9B demonstram a variação da concentração de açúcar no néctar das duas espécies de *Hippeastrum* ao longo do dia. Entretanto, não existem diferenças significativas a nível de 5% nesta característica em *H. atibaya* ($F = 3,29$) e em *H. psittacinum* ($F = 0,11$).

Um teste de X^2 mostrou que também não existem diferenças significativas ao nível de 1% na concentração de açúcar no néctar ao longo do dia entre as duas espécies ($X^2 = 3,36$). Esta semelhança na concentração de açúcar pode ser devido à proximidade filogenética entre as duas espécies, pressão de polinização ou ainda à hibridação, causando introgressão.

(B)



(A)

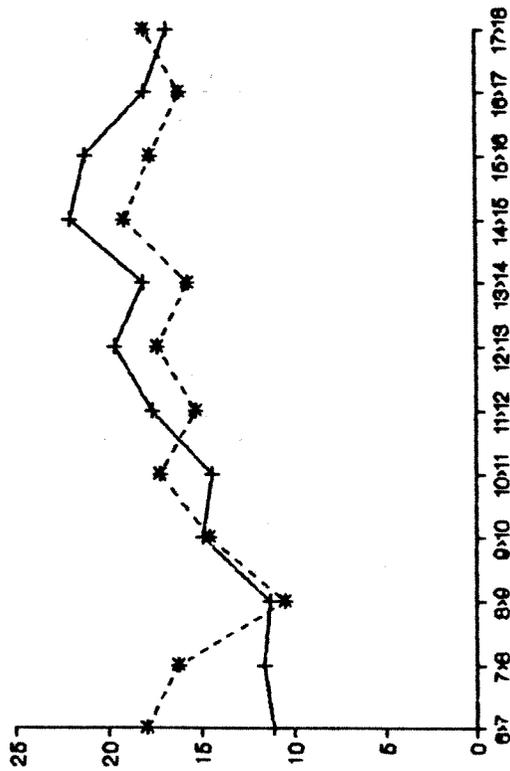


Figura 9. Variação na concentração de açúcar no néctar de (A) *Hippeastrum atibaya* e (B) *H. psittaculum* e da temperatura ambiente ao longo do dia.

3. Reprodução

3.1. Sistemas de cruzamento

Os dados obtidos para ambas as espécies são apresentados na tabela 8.

Tabela 8. Resultados dos cruzamentos controlados em *H. atibaya* e *H. psittacinum*. C/ FR = com frutos; S/ FR = sem frutos.

TRATAMENTO	<i>H. atibaya</i>			<i>H. psittacinum</i>		
	C/FR	S/FR	Total	C/FR	S/FR	Total
Autopoliniz.	7 35%	13 65%	20 100%	12 60%	8 40%	20 100%
Pol. cruzada	19 95%	1 5%	20 100%	16 80%	4 20%	20 100%
Controle	2 10%	18 90%	20 100%	4 20%	16 80%	20 100%

O teste de X^2 evidenciou a existência de diferenças significativas entre os tratamentos nas duas espécies (*H. atibaya*: $X^2 = 30,67$ e $P < 0,001$; *H. psittacinum*: $X^2 = 15,00$ e $P = 0,001$).

Pelo teste de X^2 , verificou-se que em *Hippeastrum atibaya* a formação de frutos foi significativamente diferente entre autopolinização e polinização cruzada ($X^2_{cor} = 13,297$; $P < 0,001$) e entre polinização cruzada e controles ($X^2_{cor} = 25,664$; $P < 0,001$). Entre autopolinização e controles, não houve diferença

significativa na formação de frutos ($X^2_{cor} = 2,294$; $P = 0,13$). Os resultados evidenciam a maior eficiência da polinização cruzada sobre os demais cruzamentos.

Em *H. psittacinum*, o teste de X^2 indicou diferenças significativas entre autopolinização e controle ($X^2_{cor} = 5,104$; $P = 0,024$) e entre polinização cruzada e controle ($X^2_{cor} = 12,100$; $P = 0,001$), não se verificando no entanto, diferenças entre autopolinização e polinização cruzada ($X^2_{cor} = 1,071$; $P = 0,301$).

Em ambas as espécies, foi verificada a formação de frutos na autopolinização, sendo que em *H. psittacinum*, este cruzamento parece ser tão eficiente quanto a fecundação cruzada.

Em *Stenbergia clusiana* (Amaryllidaceae), foi verificado que a autofecundação é bem menos importante que a fecundação cruzada para a produção de frutos (DAFNI & WERKER, 1982). Em *Zephyranthes atamasco* (Amaryllidaceae), BROYLES & WYATT (1991) obtiveram taxas de formação de frutos elevadas (78,26%) em autopolinizações, revelando a elevada taxa de autocompatibilidade nesta espécie.

A autopolinização seria um mecanismo que reduziria a competição por polinizadores, pois as plantas dependeriam menos destes animais (LEVIN, 1971). Além disso, pode funcionar como um mecanismo que garantiria a reprodução da espécie quando houvesse problemas com a fecundação cruzada.

Espécies vegetais tropicais autoincompatíveis normalmente se utilizam de polinizadores que percorrem longas distâncias (JANZEN, 1971), sendo de se esperar nestas espécies, flores mais especializadas, uma vez que a perda de pólen durante o transporte é maior (OLIVEIRA & SAZIMA, 1990).

Com base nestas informações, a autocompatibilidade verificada nas duas espécies de *Hippeastrum* estudadas sugerem então pouca especialização em relação a seus polinizadores, além de ser um mecanismo que diminuiria a competição por polinizadores entre elas.

Com relação à produção de frutos, verificou-se uma baixa relação frutos/flores (0,1 e 0,2 frutos/1 flor em *H. atibaya* e *H. psittacinum*, respectivamente). Segundo JOHNSTON (1991), este evento é comum em espécies vegetais hermafroditas.

HORVITZ & SCHEMSKE (1988) analisaram as teorias propostas para explicar o baixo número de frutos normalmente observados em relação às flores produzidas, teorias estas que são baseadas em eventos como predação, genética, fertilização e evolução. A produção de frutos dependeria então de fatores que agem em vários estádios desenvolvimentais, como a polinização e herbivoria de tecidos reprodutivos. Todos estes fatores agiriam mutuamente, e o excesso de flores favoreceria a função feminina, mantendo ovários "de reserva" (reserve-ovary model) e compensando taxas elevadas de mortalidade (ÉHRLÉN, 1991).

O elevado número de flores destruídas pelas abelhas *Trigona* parece estar contribuindo para a baixa taxa de formação de frutos observada nas duas espécies de *Hippeastrum* aqui estudadas. Outro fator pode ser a nível de fertilização, relacionado com os polinizadores. Ambas as hipóteses serão discutidas detalhadamente adiante.

3.2. Crescimento dos tubos polínicos

Dos corantes utilizados para o estudo do crescimento dos tubos polínicos, o que produziu melhores resultados foi o proposto por LEWIS (1979). Os outros corantes (carmin acético e azul de toluidina) não mostraram resultados satisfatórios, tendo acarretado perda de parte do material.

A microscopia de fluorescência também não foi uma técnica com bons resultados. Em uma espécie de *Lilium*, foi verificado que as paredes dos tubos polínicos apresentavam uma constituição celulósica diferente do que se conhece para a maioria das plantas (ESAU, 1960). Considerando-se que *Lilium* e *Hippeastrum* são grupos próximos, existe a possibilidade de que diferenças químicas da parede do tubo polínico expliquem a não fluorescência na metodologia padrão utilizada para as duas espécies de *Hippeastrum*.

Os resultados obtidos apenas sugerem que os tubos polínicos crescem na mesma proporção nas duas espécies de *Hippeastrum* estudadas (tabela 9). Os dados sugerem também que possivelmente existe crescimento mais rápido de tubos polínicos oriundos de polinização cruzada do que os de autopolinização. Para uma avaliação mais efetiva, no entanto, recomenda-se uma maior amostragem.

A velocidade de crescimento entretanto, pode variar em função da possível existência de flores mais autocompatíveis que outras, o que estaria associada à variação genética individual. Os tubos que crescem mais rápido não podem ser considerados geneticamente superiores antes que se façam experimentos mostrando a hereditariedade desta característica (CHARLESWORTH, 1988).

Tabela 9. Crescimento dos tubos polínicos (cm) de *Hippeastrum atibaya* e *Hippeastrum psittacinum* com tempo (horas) após polinização.

Autopol.	<i>H. atibaya</i>	1,0	1,6	4,3	2,2	11,5
	<i>H. psittacinum</i>	1,2	2,8	-	2,5	11,4
Pol. cruz.	<i>H. atibaya</i>	0,7	1,5	6,0	2,9	-
	<i>H. psittacinum</i>	1,5	3,6	-	-	12,9

O crescimento de tubos polínicos nas duas espécies em autopolinizações não deve ser usado como fator excludente da incompatibilidade. ASCHER & PELOQUIN (1966) verificaram que em *Lilium longiflorum* (Liliaceae) existe crescimento de tubos polínicos com pólen compatível ou incompatível, apenas que os últimos crescem mais lentamente.

Os tamanhos dos tubos polínicos estão obviamente associados ao tamanho do estilete das flores analisadas. Como será discutido mais detalhadamente adiante, DUTILH (não publicado) analisou comprimento dos estiletos das duas espécies, obtendo médias de 12,63cm e 12,47cm para *H. atibaya* e *H. psittacinum*, respectivamente, verificando que esta característica é bastante homogênea nas duas populações estudadas.

Os estigmas de ambas as espécies possuem papilas, principalmente na parte interna, onde os grãos de pólen começam a germinar (figura 10). Após 13 horas, já verifica-se o início do crescimento dos tubos polínicos, avançando pelo estilete a um pouco abaixo das papilas. Depois de 24 horas, os tubos encontram-se bem evidentes no canal estilar (figura 11).

Após 61 horas, os tubos chegam nas proximidades do ovário, não tendo sido observados tubos no seu interior. A fertilização do óvulo provavelmente ocorre mais de 61 horas após a polinização, não tendo sido possível observar neste estudo a ocorrência das primeiras divisões do zigoto e as possíveis diferenças que poderiam haver neste estágio entre a autopolinização e a polinização cruzada e entre as duas espécies.

CRUZAN (1989) constatou que em *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae), os primeiros tubos polínicos alcançavam o ovário após 24 horas, aumentando em número até 72 horas, após o que poucos novos tubos alcançavam a base do estilete. Em *Vellozia squamata* (Velloziaceae), OLIVEIRA et alii (1991) sugeriram que entre o desenvolvimento dos tubos polínicos até sua completa penetração no ovário, pode se passar uma semana.

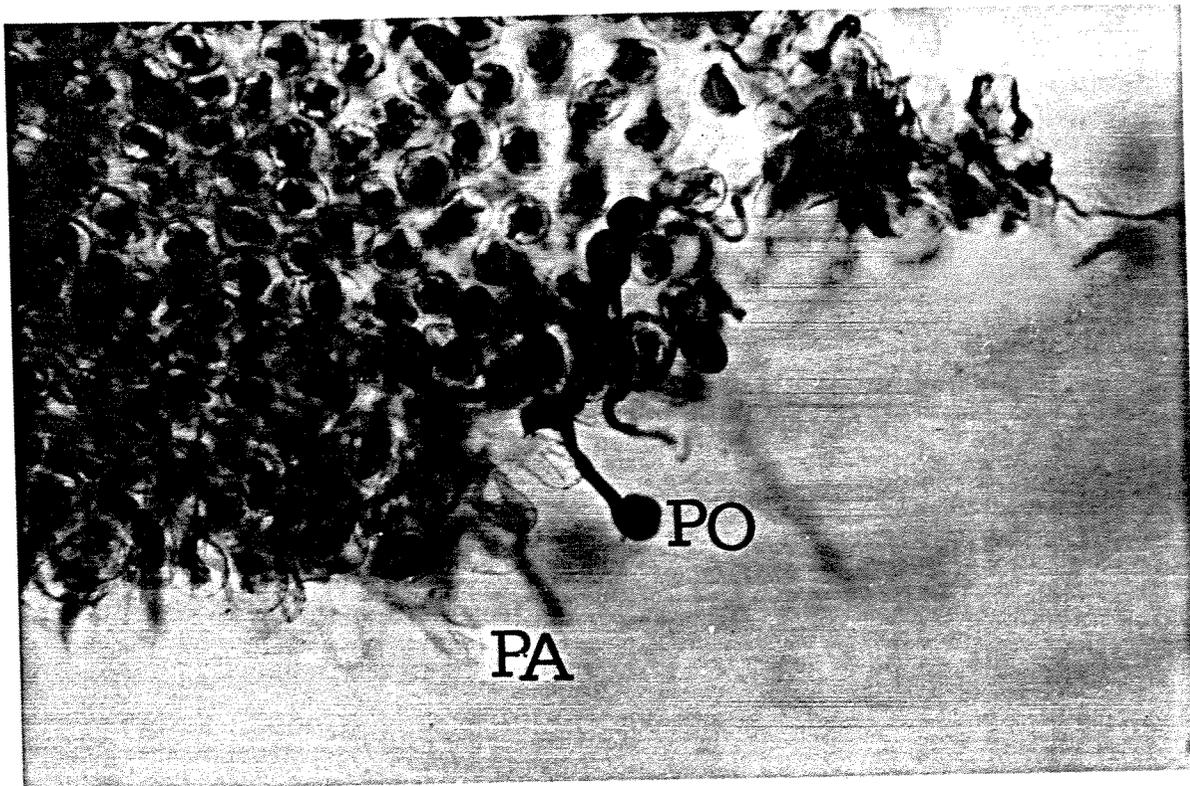


Figura 10. Papilas estigmáticas (PA) de *Hippeastrum atibaya*, com grãos de pólen (PO) de fecundação cruzada germinando após 13 horas. Aumento 6,3x1,25. Foto de A. C. Gabrielli.



Figura 11. Tubos polínicos no canal estilar de *Hippeastrum atibaya* 24 horas após autopolinização. Aumento 16x1,25. Foto de A. C. Gabrielli .

4. Os beija-flores

Os visitantes foram definidos como animais que se dirigem a uma flor em busca de um recurso qualquer (INOUYE, 1980). Destes, os mais comuns e que contactam frequentemente anteras e estigma enquanto se alimentam, são conhecidos como polinizadores primários (LINHART, 1973).

Visitantes não polinizadores são denominados pilhadores primários (*nectar robbing*), quando danificam os tecidos florais durante as visitas, provavelmente exercendo maior influência negativa no sucesso reprodutivo das plantas; ou furtadores (*nectar thieving*), que pilham o néctar sem danificarem as flores (INOUYE, 1980).

Thalurania glaucopsis foi o principal visitante às flores das duas espécies, representando respectivamente 78% e 80% das visitas de beija-flores observadas. *Leucochloris albicollis* e *Chlorostilbon aureoventris* somente visitaram *H. atibaya*. *Phaethornis pretrei* visitou muito pouco as flores de *H. atibaya*, tendo concentrado suas visitas em *H. psittacinum* (figuras 12A e 12B).

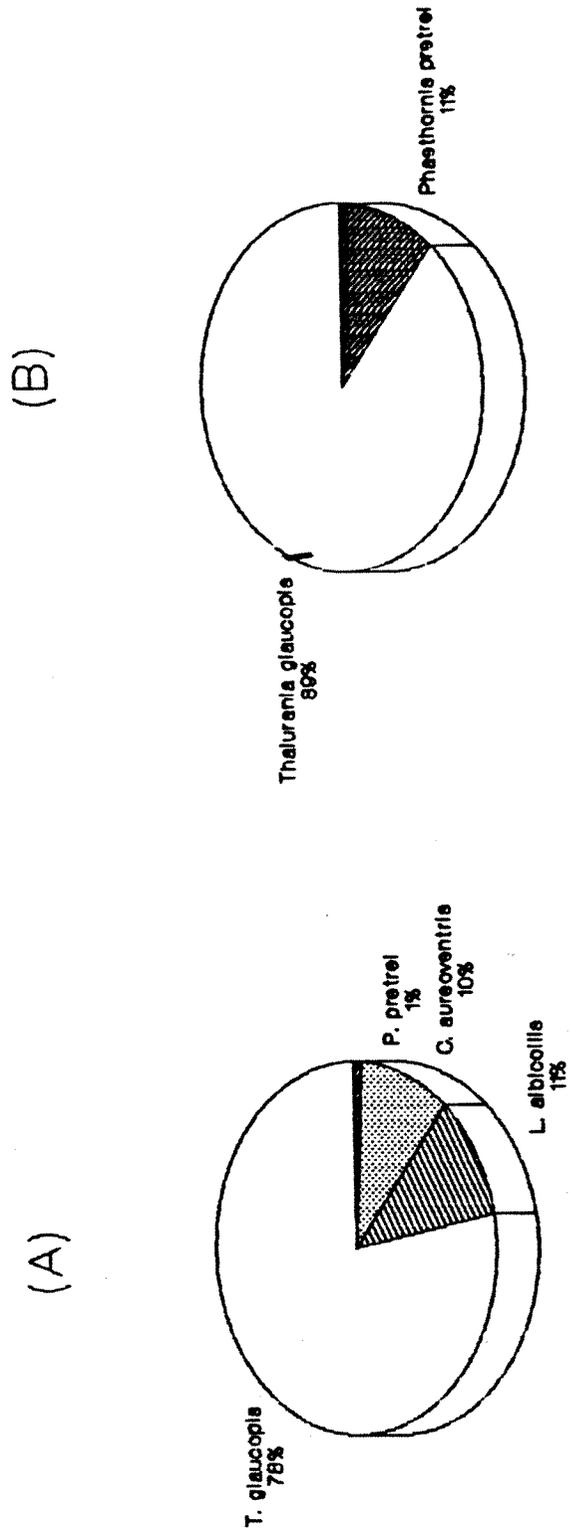


Figura 12. Percentual de visitas de belja-flores a (A) *Hippeastrum atibaya* e (B) *Hippeastrum psittacinum*

4.1. *Thalurania glaucopis*

As visitas a *H. atibaya* ocorreram de uma maneira geral, das seguintes formas:

(a) Aproximação vertical

O indivíduo aproximava-se por cima da flor e, em voo adejado, mantendo o corpo e a cauda em posição quase vertical, manobrava diversas vezes, realizando com o corpo movimentos parciais de rotação em relação a um eixo antero-posterior imaginário, passando desde a frente até a cauda. Simultâneos a estes movimentos, eram efetuados avanços e recuos.

A seguir, o Trochilidae orientava-se para a flor, inclinando-se em relação ao solo, de modo que um eixo que o atravessasse, passando desde a frente até as rectrizes centrais, formaria com o escapo da flor um ângulo próximo de 45° . A aproximação dava-se frontalmente, sendo a cauda mantida no mesmo plano em relação ao resto do corpo e a cabeça levemente erguida.

O corpo também podia ser posicionado paralelamente em relação ao solo, o que ocorria quando o indivíduo estava bem próximo à flor. Neste caso, a cauda e a cabeça ficavam orientadas para cima, enquanto o deslocamento do corpo dava-se de cima para baixo (figura 13).

Finalmente, a ave esticava o pescoço e, mantendo a mesma inclinação em relação à flor, introduzia seu bico na câmara nectarífera. Neste momento, a extremidade da cauda entrava normalmente em contato com anteras e estigma, podendo deste modo receber ou depositar pólen. O pólen acumulado na cauda do indivíduo da figura 13 portanto provavelmente é desta espécie vegetal. O pólen da cabeça dificilmente seria desta planta.

Depois disso, havia um recuo, ainda mantendo a mesma inclinação do corpo, quando então podia visitar mais de uma vez a mesma flor, outra flor do mesmo escapo, ou flores de outros indivíduos.



Figura 13. *Thalurania glaucopsis* macho em aproximação vertical à flor de *Hippeastrum atibaya*. Notar a presença de pólen no topo da cabeça e na extremidade da cauda, sendo este último provavelmente de *H. atibaya* (ver texto para discussão).

(b) Aproximação horizontal

O beija-flor aproximava-se da flor em vôo direto a uma altura do solo que correspondia a altura da abertura do perigônio da flor a ser visitada. O corpo era mantido em posição praticamente horizontal, de modo que um eixo antero-posterior formaria com o escapo da flor um ângulo de quase 90° ; a cabeça era movimentada para cima e a cauda voltada ligeiramente para baixo, permanecendo em movimentos aparentemente laterais (figura 14).

Chegando à flor, o Trochilidae agarrava-se com os pés em uma das tépalas laterais inferiores, apoiando-se nesta tépala. A cabeça permanecia no mesmo plano do corpo e a cauda era movimentada para cima cerca de 45° com o eixo antero-posterior. As asas permanciam vibrando.

O beija-flor esticava então o pescoço e provavelmente introduzia o bico na câmara nectarífera e sorvia o néctar. Neste momento, a cauda entrava em contato com as anteras (figura 15) e o estigma, quando estes se encontravam devidamente posicionados, ocorrendo desta forma a polinização. A permanência do beija-flor no perigônio era bastante reduzida, durando cerca de um segundo ou menos.

A seguir, o visitante recuava e podia dirigir-se à outra flor do mesmo escapo, flores próximas, pousar em ramos ou abandonar o local.



Figura 14. *Thalurania glaucopsis* macho em aproximação horizontal à flor de *Hippeastrum atibaya*.



Figura 15. Visita de *Thalurania glaucopsis* macho à flor de *Hippeastrum atibaya*. Notar a cauda em contato com as anteras e os pés agarrados à uma tépala.

As visitas a *Hippeastrum psittacinum* ocorreram frequentemente (90% das vezes) em voo adejado sob a flor, introduzindo o bico entre a base das tépalas mais inferiores.

Durante as visitas, que podiam durar de 1 a 4 segundos, sua postura podia variar da seguinte maneira:

(a) O corpo era mantido em posição quase vertical em relação ao solo, com a cauda no mesmo plano do corpo ou, menos frequentemente, voltada para a direção do escapo. A ave levantava a cabeça e esticava o pescoço, introduzindo assim seu bico na flor e provavelmente sorvendo o néctar.

(b) O corpo permanecia em posição inclinada em relação ao solo, formando com este um ângulo próximo de 60° . Nesta situação, a cabeça era movimentada para cima e o bico ficava em posição quase paralela às tépalas inferiores (figura 16).

(c) Pousando no interior do perigônio. Este comportamento foi raramente observado (10% das visitas) e, neste caso, havia um pouso nas tépalas laterais. Ao sair, podia eventualmente contactar anteras e estigma com os flancos ou asas.

As visitas podiam ser intercaladas por rápidos pousos em ramos próximos. O pouso em ramos próximos eram mais facilmente observados nas horas mais quentes do dia, quando esta espécie podia permanecer até 30 minutos em postura de pouso.



Figura 16. Visita de *Thalurantha glaucopsis* (macho) à *Hippeastrum psittacinum*. Observa-se nesta foto que a flor visitada encontra-se em local sombreado.

Os comportamentos descritos foram observados nos machos; as fêmeas visitaram bem menos intensamente as duas espécies de *Hippeastrum*, tendo suas visitas representado 2,94% das visitas de *T. glaucopsis* a *H. atibaya* e 9,73% a *H. psittacinum*. As visitas das fêmeas foram principalmente do tipo aproximação horizontal.

Foram registradas 164 visitas deste beija-flor às duas espécies, tendo visitado em média cerca de duas flores por visita e de uma a duas vezes a mesma flor. Suas visitas ocorreram a uma temperatura média de 19,5°C e umidade relativa de 79,2%. O maior número de visitas foi registrado no período das 0900 às 1100 h.

Em cada visita a *H. atibaya* e *H. psittacinum*, *T. glaucopsis* visitou preferencialmente de uma a três flores (figura 17). Na maioria das vezes, a mesma flor foi visitada seguidamente principalmente até quatro vezes (figura 18).

As flores das duas espécies de *Hippeastrum* foram utilizadas de maneira diferente por *T. glaucopsis* (figura 19). Pela manhã, este beija-flor visitou mais intensamente *H. atibaya*, alcançando seu pico de visitaçãõ às duas espécies entre 0900h e 1000h. À tarde, as flores de *H. psittacinum* foram as mais visitadas.

A frequência de visitas à *H. atibaya* diminuiu no período da tarde. Como esta frequência se manteve constante em *H. psittacinum* (tabela 10), conclui-se que no período da tarde, o número de visitas à esta última espécie foi maior que à *H. atibaya*.

Uma possível explicação para este evento seria a temperatura ambiente que, sendo maior à tarde, levaria este beija-flor a forragear em áreas mais sombreadas, onde ocorrem em maior quantidade, os indivíduos de *H. psittacinum*.

Tabela 10. Número de visitas de *Thalurania glaucopis* a flores de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum* nos períodos da manhã e tarde.

Horário	<i>H. atibaya</i>	<i>H. psittacinum</i>
0600 - 1200h	40	51
1200 - 1800h	23	50
χ^2	3,99 *	

* - Significativo a 5%

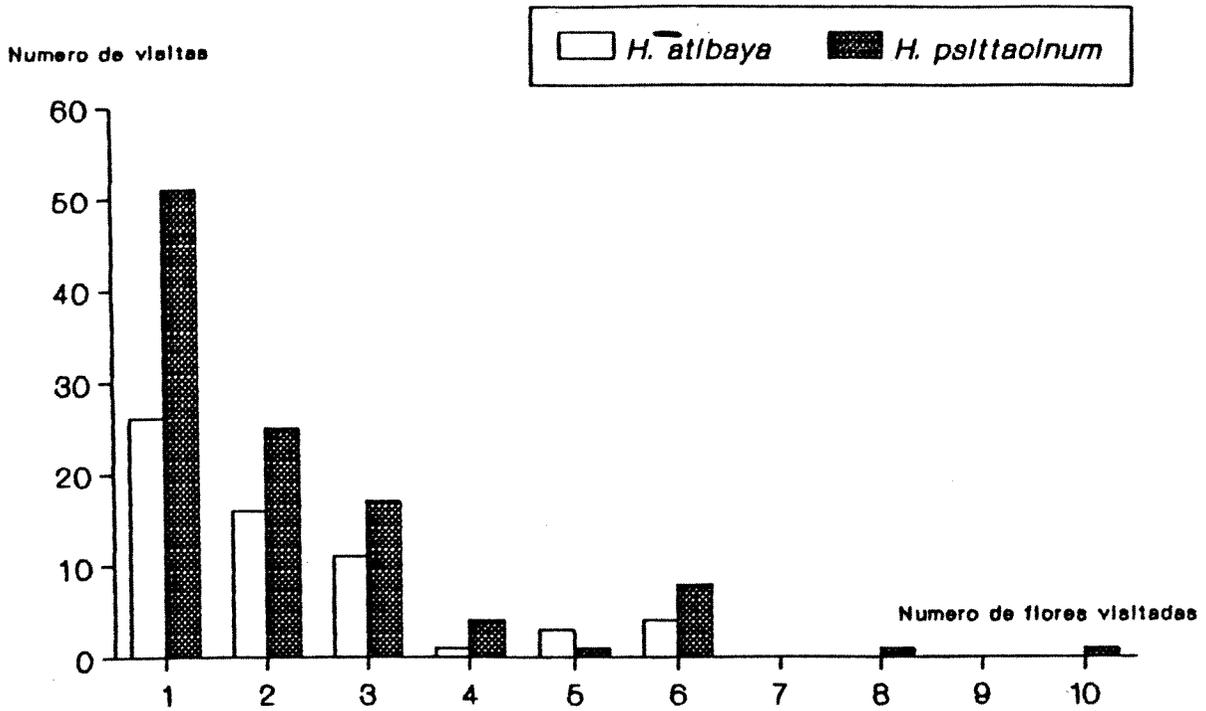


Figura 17. Numero de flores visitadas em cada visita de *Thalurania glaucopsis*.

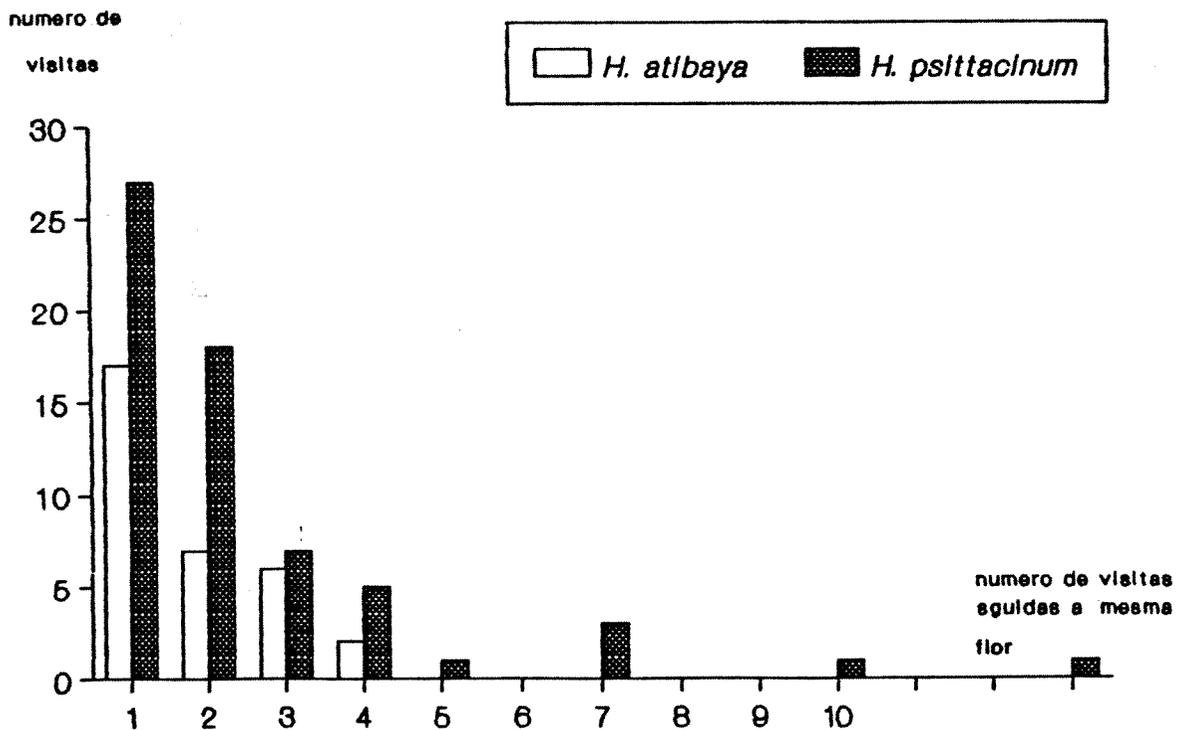


Figura 18. Visitas seguidas a mesma flor por *Thalurania glaucopsis*.

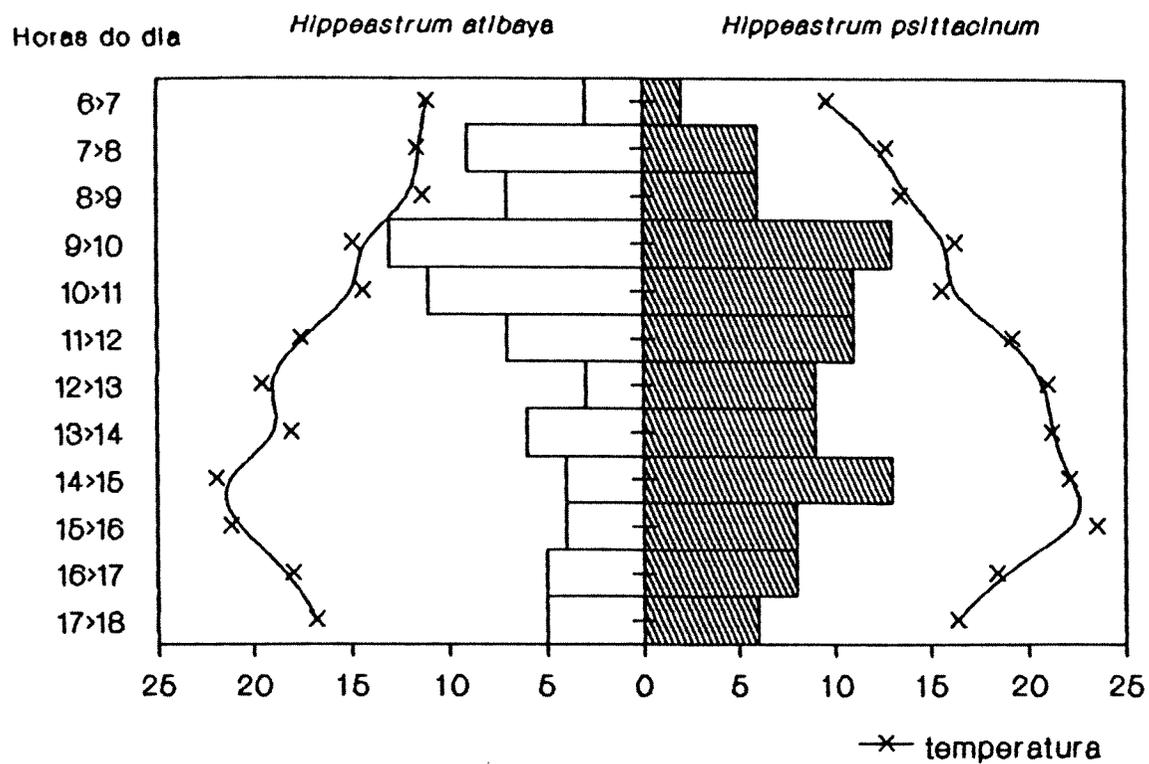


Figura 19. Visitação de *Thalurania glaucopsis* a *Hippeastrum albaya* e *Hippeastrum psittacinum* ao longo do dia, relacionada com temperatura ambiente.

4.2. *Phaethornis pretrei*

Este beija-flor realizou poucas visitas à *H. atibaya* (figura 20), o que pode ser explicado pelo fato de *H. atibaya* ser uma espécie encontrada principalmente em locais bem expostos ao sol. *Phaethornis pretrei* por sua vez, vive em locais sombreados no interior ou bordas de matas (SICK, 1985), poucas vezes expondo-se nas áreas de maior insolação nos afloramentos rochosos.

Em *H. psittacinum* este troquilídeo concentrou suas visitas no período da tarde, após o meio dia, não tendo visitado estas flores pela manhã (figura 21), embora tenha sido visto próximo a elas no alvorecer.

Em suas visitas a *H. psittacinum*, este beija-flor aproximava-se em vôo rápido e adejava defronte a uma flor orientado para ela. Em seguida, ainda em vôo, penetrava parcialmente no perigônio, onde podia pousar em uma das tépalas laterais inferiores, esticando o pescoço e provavelmente introduzindo o bico na câmara nectarífera. Neste momento, contactava anteras e estigma com os flancos do corpo e/ou a asas voltadas para as estruturas reprodutivas da flor (figura 22).

As visitas eram bastante rápidas, durando geralmente menos de um segundo. No entanto, através de avanços e recuos rápidos, podia visitar seguidamente uma mesma flor por até 18 vezes, sendo comum várias visitas seguidas a uma mesma flor (figura 23).

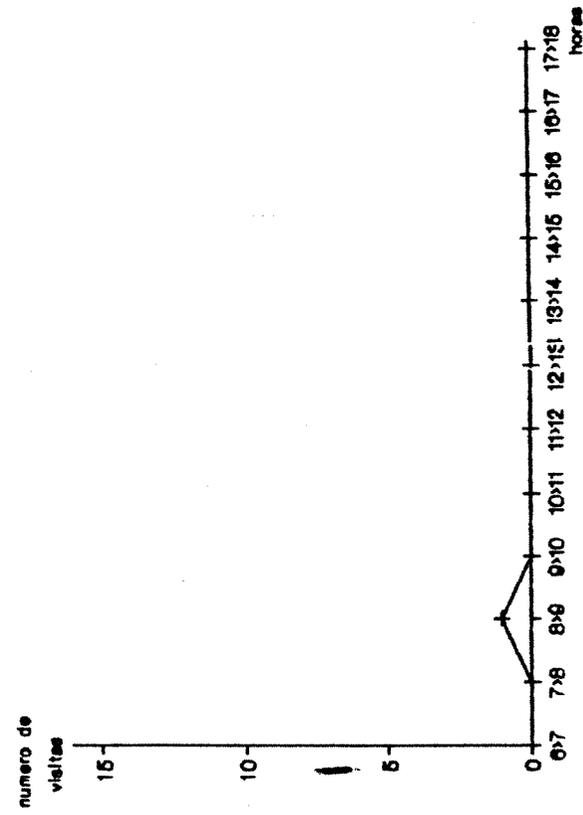


Figura 20. Visitas de *Phaethornis pretrei* a *Hippeastrum atibaya* ao longo do dia

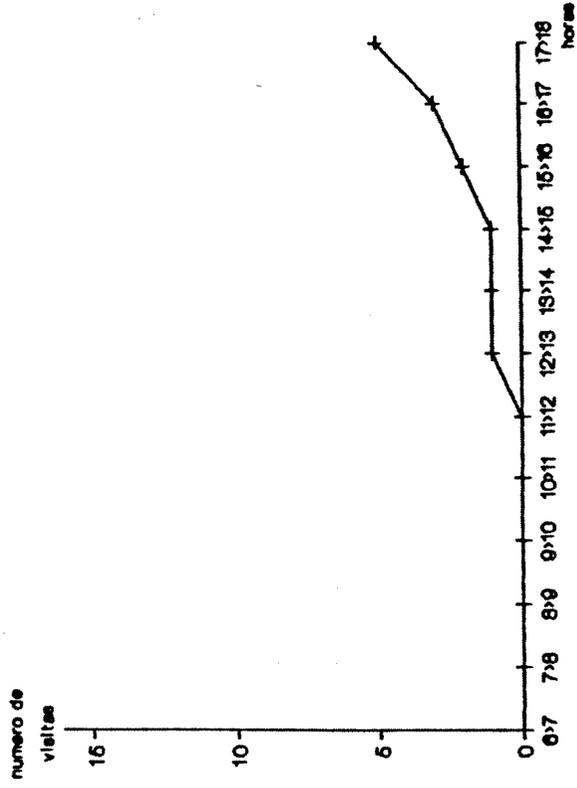


Figura 21. Visitas de *Phaethornis pretrei* a *Hippeastrum psittacinum* ao longo do dia.



Figura 22. *Phaethornis pretrei* visitando flor de *Hippeastrum psittacinum*. Observar que neste caso, a asa entra em contato com os órgãos reprodutivos da flor. Outras vezes, os flancos do corpo é que fazem este contato. Desenho de Luís Fernando R. M. Aguiar.

Nestes recuos, muitas vezes permanecia um breve instante (um segundo, no máximo) em voo adejado, a uma distância de cerca de duas vezes o tamanho da flor, onde vocalizava e executava movimentos laterais com a cabeça, ficando o corpo de inclinado a quase horizontal em relação ao solo.

A seguir, normalmente visitava a outra flor do mesmo escapo ou flores próximas de modo semelhante, para depois abandonar o local. Várias flores foram normalmente inspecionadas a cada visita, sendo o mais comum, de uma a três flores (figura 24).

SAZIMA (1981) observou visitas de *Phaethornis pretrei* a duas espécies de *Pavonia* (Malvaceae). Nestas plantas, este beija-flor visitava as flores ao longo do dia todo, em intervalos longos. Suas visitas eram breves (dois segundos), podendo o seu bico ser inserido na mesma flor por duas ou três vezes consecutivas.

Em duas espécies de *Ipomoea* (Convolvulaceae), MACHADO & SAZIMA (1987) verificaram que as visitas de *P. pretrei*, como as dos demais beija-flores, duravam cerca de dois segundos, e várias flores eram visitadas antes que as aves deixassem o local ou pousassem em ramos.

Em *Mendoncia velloziana* (Acanthaceae), BUZATO (1990) constatou que *Phaethornis pretrei* e *Thalurania glaucopsis* exibiram comportamentos de visitaçãõ semelhantes, permanecendo cerca de dois segundos em cada flor, que era abordada uma única vez, e visitando várias flores antes de deixar o local.

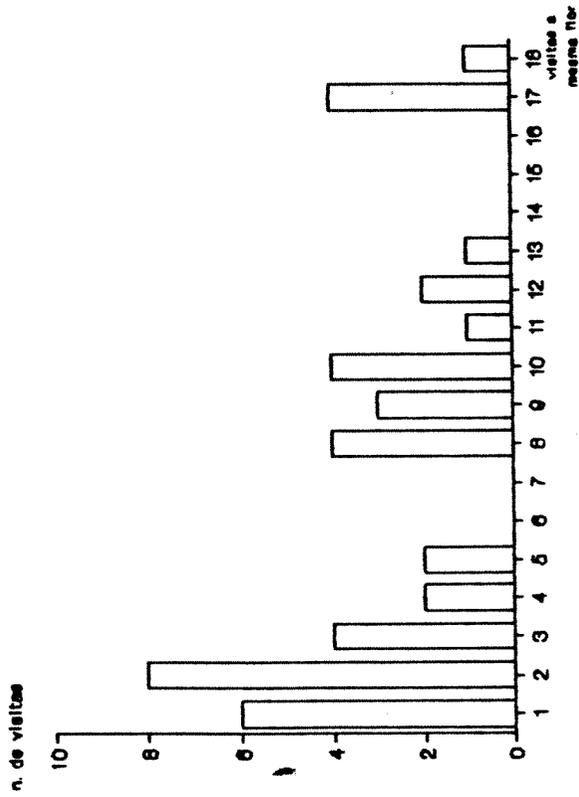


Figura 23. Numero de visitas seguidas a uma mesma flor por visita de *Phaethornis pretrei* a *Hippeastrum psittacinum*.

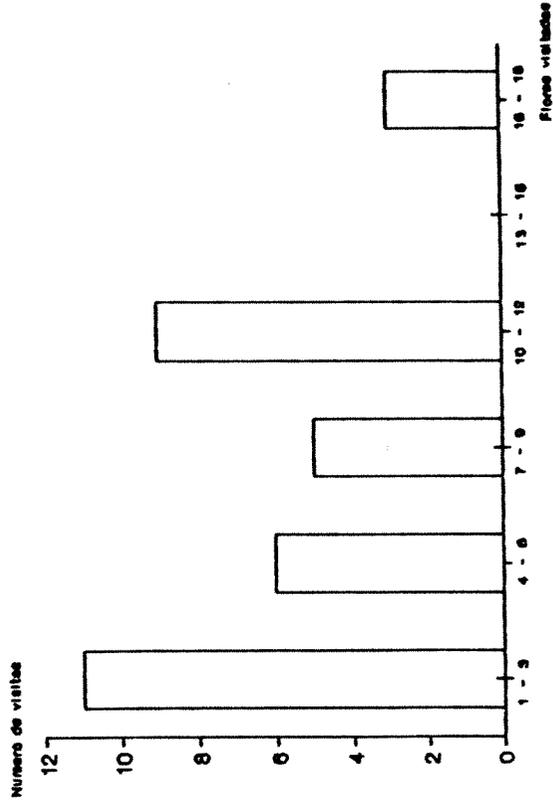


Figura 24. Numero de flores de *H. psittacinum* visitadas por visita de *P. pretrei*.

4.3. *Leucoclystus albicollis*

Este troquilídeo realizou poucas visitas às flores de *H. atibaya*, basicamente entre 1000 h e 1100 h e no final da tarde (figura 25). Quando o fazia, visitava várias vezes a mesma flor (até cinco vezes), sendo que entre cada visita, permanecia em voo adejado, inclinado em relação ao solo e orientado para a flor a uma distância de cerca de cinco vezes o tamanho da flor.

Este beija-flor entrava no perigônio para visitar, onde podia contactar anteras e estigma com a cauda ou asas. As visitas ocorreram em voo adejado ou, ocasionalmente, em pouso sobre uma das tépalas laterais. Não visitou flores de *Hippeastrum psittacinum*.

4.4. *Chlorostilbon aureoventris*

Este beija-flor visitou ocasionalmente as flores de *H. atibaya*, não tendo visitado *H. psittacinum*. Suas visitas foram semelhantes às do tipo aproximação horizontal descritas para *Thalurania glaucopis* e ocorreram aleatoriamente ao longo do dia (figura 26). Seu tamanho corporal menor, no entanto, fez com que o contato com os órgãos sexuais das flores fossem apenas esporádicos.

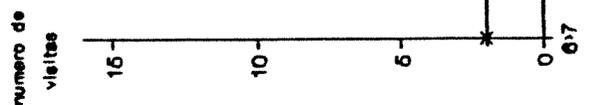


Figura 26. Visita de *Chlorostilbon aureoventris* a *H. atibaya* ao longo do dia.

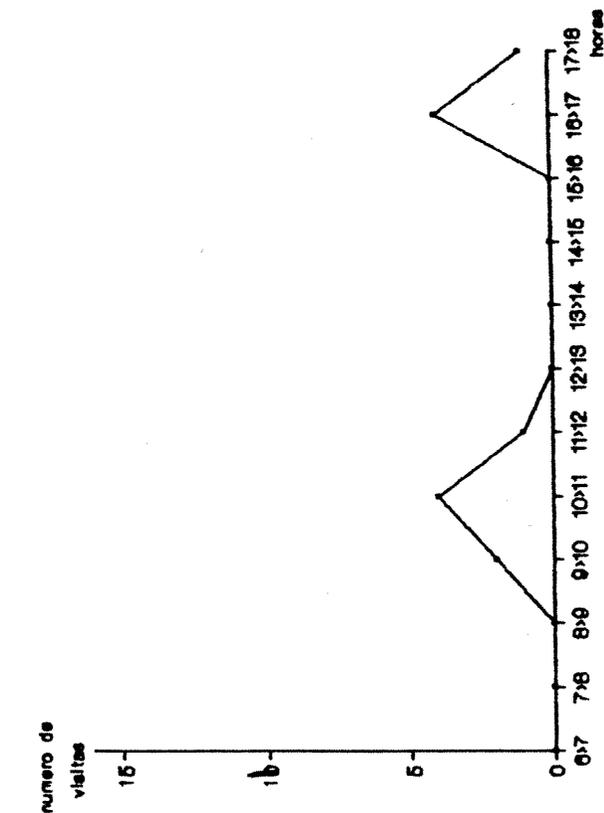


Figura 25. Visitas de *Leucochloris albicollis* a *Hippeastrum atibaya* ao longo do dia.

5. Fatores que afetam o comportamento dos beija-flores

Os beija-flores visitantes às duas espécies de *Hippeastrum*

demonstraram, conforme descrito, uma grande variação no seu comportamento de visitas. Esta variação pode ser associada ao fato de o comportamento alimentar ser um resultado de fatores intrínsecos (história evolutiva e experiência individual) e extrínsecos (ambiente) aos quais o animal responde (WADDINGTON, 1983), acarretando por sua vez, consequências ecológicas ou evolutivas (GORDON, 1991).

A exploração do néctar exige grande investimento energético por parte dos beija-flores, uma vez que se alimentam principalmente em voo adejado (FEINSINGER & CHAPLIN, 1975). Desta forma, considerando-se a evolução no sentido de maximizar a eficiência de forrageamento (MITCHELL, 1989), os custos energéticos determinarão em parte as estratégias de forrageamento e os habitats a serem ocupados (WOLF & HAINSWORTH, 1971).

5.1. Morfologia

O tamanho do corpo é um fator que influencia toda a biologia das aves nectarívoras, sendo responsável em parte, pela organização das comunidades vegetais onde se alimentam (BROWN *et alii*, 1978). As diferentes habilidades na exploração de flores

distintas seriam determinadas, segundo BROWN & BOWERS (1985), por fatores morfológicos como o bico (seleção de flores), o peso (requerimentos energéticos) e o tamanho da asa (aerodinâmica de voo).

Dentre os beija-flores que visitaram as duas espécies de *Hippeastrum* estudadas, *Phaethornis pretrei* é o que possui o bico mais comprido (tabela 11). Além disso, seu bico é ligeiramente curvo, e estas características provavelmente permitem que visite flores com corolas mais longas e tubulares, alcançando e explorando fontes de néctar inacessíveis para outros beija-flores.

Tabela 11. Medidas corporais (cm) e pesos (g) dos beija-flores visitantes a *Hippeastrum atibaya* e *Hippeastrum psittacinum*. CT = comprimento total.

ESPECIE	CT	BICO	ASA	CAUDA	PESO
<i>T. glaucopsis</i> ♂**	11,0	1,7	5,7	4,4	4,1
<i>T. glaucopsis</i> ♀**	9,9	1,9	5,5	3,6	4,0
<i>P. pretrei</i> *	16,5	2,9	6,0	7,0	5,6
<i>L. albicollis</i> ***	10,3	2,4	6,1	3,5	5,0
<i>C. aureov.</i> ♂**	8,7	1,9	5,3	3,2	3,9
<i>C. aureov.</i> ♀**	9,4	2,0	5,3	3,0	3,5

ONTE: * RUSCHI (1982a); ** GRANTSAU (1988); *** RUSCHI (1982b).

Os beija-flores com bicos longos e/ou curvos seriam mais adaptados a grupos particulares de flores. Neste caso, voariam a distâncias maiores e não defenderiam território. Já aqueles com bicos curtos seriam mais generalistas, visitando flores indiscriminadamente (SNOW, 1981).

O tamanho da asa e a relação envergadura de asa/peso corpóreo (disco de sustentação da asa - *wing disc loading*) estão relacionados à estratégia utilizada e ao balanço energético. Espécies com asas curtas e pequeno disco de sustentação da asa podem realizar manobras rápidas e desenvolverem altas velocidades, sendo preferencialmente territorialistas. Já aquelas com asas mais compridas percorrem distâncias maiores entre suas fontes de alimentação (FEINSINGER & CHAPLIN, 1975).

5.1.1. Territorialidade

O comportamento de defesa de território caracteriza-se por não ser espacialmente ou recurso - orientado e pelas interações agonísticas, que são iniciadas a partir de uma certa distância de intrusão (WOLF, 1978). A territorialidade é considerada uma maneira de "resolver" o problema da competição (HOWE & WESTLEY, 1988), e o tamanho do território seria determinado pela densidade de alimento e de competidores (CARPENTER, 1987).

A defesa de um território estaria relacionada com custos e benefícios, e deixaria de ser vantajosa quando existe recurso em abundância ou quando este recurso é escasso, fazendo com que o animal tenha um dispêndio de energia maior do que o ganho (COPENHAVER & EWALD, 1980).

No começo da floração das duas espécies vegetais aqui estudadas, os recursos seriam escassos (reduzido número de flores) e não valeriam a pena serem defendidos. No outro extremo, nos

meses de julho e agosto, auge da floração, estes recursos seriam abundantes. No meio termo, recursos em quantidades relativamente boas poderiam ser defendidos.

Foram verificados dois encontros agonísticos entre indivíduos de *T. glaucopsis* e um entre *T. glaucopsis* e *P. pretrei*, encontros que podem ser considerados eventuais e que não caracterizam a defesa de território, onde as interações agonísticas são frequentes (WOLF, 1978).

Mesmo beija-flores como *Thalurania glaucopsis* e *Chlorostilbon aureoventris*, que teoricamente possuem características morfológicas que lhes proporcionariam uma boa defesa de território (asas curtas e pequeno disco de sustentação de asa propiciando, entre outras, as manobras rápidas), em nenhum momento exibiram este comportamento.

BUZATO (1990) verificou que em *Mendoncia velloziana* (Acanthaceae), *T. glaucopsis* e *P. pretrei* também não defenderam território de alimentação. Na Serra do Mar no entanto, SNOW & SNOW (1986) observaram que os machos de *T. glaucopsis* eram bastante agressivos na defesa das plantas em cujas flores se alimentavam.

A ausência do comportamento territorial no presente estudo poderia ser explicada pelo fato de que como a defesa de território está associada à competição (HOWE & WESTLEY, 1988), este comportamento não seria interessante quando a pressão competitiva é fraca. É o que parece estar acontecendo na área de estudos. Uma evidência desta hipótese seria a relativamente baixa taxa de

visitação de beija-flores observada nas duas espécies de *Hippeastrum* (0,69 visitas/hora em *H. atibaya* e 0,80 visitas/hora em *H. psittacinum*).

A baixa pressão competitiva entre beija-flores poderia ser explicada por dois motivos:

(a) as flores de *Hippeastrum* foram pouco utilizadas pelos beija-flores, existindo outras fontes de alimento próximos. Não é o que parece estar ocorrendo. Apesar de existirem outras espécies ornitófilas próximas, elas aparentemente não se concentram em grandes manchas, que poderiam supostamente fornecerem grandes quantidades de recursos.

(b) a população de Trochilidae na área estudada seria pequena. Um estudo populacional poderia esclarecer de modo mais consistente este problema, mas esta parece ser uma hipótese razoável, principalmente em se considerando o pequeno número de espécies de beija-flores existentes na área do Parque¹.

1. Um levantamento avifaunístico preliminar (PIRATELLI, 1989) revelou a presença de 6 espécies de beija-flores na área estudada; *T. glaucopsis*, *P. pretrei*, *C. aureoventris*, *L. albicollis*, *Phaethornis eurinome* e *Eupetomena macroura*.

5.1.2. Rotas de Alimentação

Os beija-flores que não defendem territórios visitam fontes de néctar pequenas e espalhadas, em rotas de forrageamento que se repetem (NEILL, 1987). Estas rotas são denominadas *traplines*, e os beija-flores que as realizam normalmente têm asas e disco de sustentação da asa maiores (FEINSINGER & CHAPLIN, 1975)

Phaethornis pretrei apareceu nas plantas estudadas a intervalos irregulares e longos, o que pode caracterizá-lo como um *traplinner*. Este beija-flor, assim como *Leucochloris albicollis*, tem bico longo e curvo e asas grandes, podendo ser considerados como especialistas (SNOW, 1981), provavelmente percorrendo distâncias grandes e não necessariamente obedecendo circuitos regulares.

A territorialidade e as rotas de alimentação são estratégias que podem ser mescladas (J. Vielliard, com .pess.), resultando em um comportamento onde as duas estratégias não ficam bem claras. Provavelmente, é este o caso dos beija-flores visitantes às duas espécies de *Hippeastrum* estudadas.

5.2. Seleção sexual

Machos e fêmeas de *T. glaucopsis* utilizaram de maneira bastante diferente os recursos estudados (tabela 12). Enquanto os machos foram visitantes relativamente assíduos, tendo frequências de visitas/hora que podem ser consideradas altas quando comparadas com a frequência total dos beija-flores as fêmeas só apareceram ocasionalmente em *H. atibaya*, representando 9% das visitas desta espécie, e mais raramente ainda em *H. psittacinum* (2% das visitas da espécie).

Tabela 12. Frequências de visitas/hora de *Thalurania glaucopsis* macho e fêmea comparadas com visitas/hora total de beija-flores a *Hippeastrum atibaya* e *Hippeastrum psittacinum*.

	<i>H. atibaya</i>	<i>H. psittacinum</i>
Visitas/hora total	0,69	0,80
<i>T. glaucopsis</i> ♂	0,45	0,69
<i>T. glaucopsis</i> ♀	0,06	0,01

SNOW & SNOW (1986) verificaram diferenças nos hábitos alimentares de machos e fêmeas de *T. glaucopsis*, sendo que as fêmeas foram vistas mais vezes capturando insetos, enquanto os machos visitando flores.

Em *Thalurania furcata colombica*, AYALA (1986) concluiu que machos e fêmeas desta espécie também têm comportamento e hábitos alimentares diferentes.

O dimorfismo sexual seria favorecido por dois fatores (KREBS & DAVIES, 1987):

(a) machos e fêmeas explorariam nichos diferentes, diminuindo a competição intraespecífica. Neste caso, o dimorfismo seria mais comum em espécies monogâmicas, onde a pressão por acasalamento não seria tão importante.

(b) por seleção sexual, ou seja, machos maiores seriam favorecidos na competição por fêmeas, aumentando seu sucesso reprodutivo e determinando dimorfismos sexuais mais evidentes em espécies poligâmicas.

Os beija-flores com poucas excessões, são poligâmicos. Desta forma, o tamanho maior dos machos estaria associado ao sucesso em competição por acasalamentos (PAYNE, 1984). Portanto, as diferenças na forma e comportamento nos Trochilidae poderiam estar mais fortemente relacionadas à seleção sexual, o que no entanto não exclui a pressão competitiva por alimentos.

5.3. Vigilância

Durante suas visitas às flores estudadas, *T. glaucopsis*, *P. pretrei* e *L. albicollis* recuavam abruptamente e a uma distância considerável da flor e permaneciam alguns instantes em voo

adejado, movimentando lateralmente o corpo e/ou a cabeça (figura 27) e por vezes vocalizando. Este comportamento provavelmente está associado à vigilância.

Os beija-flores possuem poucos predadores, mesmo assim eles não teriam perdido a sensibilidade comportamental a predadores potenciais (LIMA, 1991). A vigilância estaria também associada ao comportamento exploratório (LIMA, 1987).

No neártico, os Trochilidae parecem não possuir "predadores naturais", e ocorrências de predação por insetos, anfíbios e aves parecem ser casuais (MILLER & GASS, 1985).

Nos neotrópicos, os beija-flores aparentemente possuem predadores mais efetivos. BEEBE (1950, *apud* MULLER & GASS, 1985) verificou que *Falco albogularis* (Aves: Falconiformes) atacava constantemente ninhos de 10 espécies de beija-flores, impondo taxas de mortalidade tais que influenciariam nas estratégias de forrageamento utilizadas por estas aves.

RUSCHI (1982a) considera *Glaucidium brasilianum* (Aves: Strigiformes) como o maior predador de beija-flores no Brasil. Segundo o autor, cobras e aranhas também são consideradas predadores e como exemplo, documentou a captura de *Thalurania glaucopsis* macho pela cobra *Liophis acuminata*.



Figura 27. *Thalurania glaucopsis* macho em postura de vigilância sobre flores de *Hippeastrum atibaya*.

5.4. Morfologia floral

Os beija-flores diferem no comportamento de forrageio conforme a morfologia floral e os padrões de floração das plantas que visitam (FEINSINGER *et alii*, 1979).

Uma análise da morfologia floral de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum*, realizada por DUTILH (não publicado) revela que as flores das duas espécies são morfologicamente diferentes (tabela 13).

Tabela 13. Médias do diâmetro horizontal (dh), diâmetro vertical (dv), área de abertura (aa), comprimento dos estames (es), estilete (et) e câmara nectarífera (cn), com coeficientes de variação entre parênteses (%) e nível de significância das diferenças (ns = não significativo) em flores de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum*. Comprimentos em cm e área de abertura em cm². Dados de DUTILH (não publicado).

	dh	dv	aa	es	et	cn
<i>H. atibaya</i>	14,93 (12,5)	17,26 (12,6)	257,69	11,14 (7,4)	12,63 (7,8)	1,24 (22,6)
<i>H. psittacinum</i>	11,81 (19,5)	9,79 (19,4)	115,61	11,11 (5,7)	12,47 (8,1)	2,23 (12,1)
significância	1%	1%	1%	n.s.	n.s.	1%

Verifica-se por estes dados que a área de abertura do perigônio de *H. atibaya* é significativamente maior que a de *H. psittacinum*. O perigônio desta última espécie, mais tubular, deve exercer maior pressão de seleção sobre seus polinizadores, permitindo o acesso legítimo ao néctar a beija-flores mais especializados, como é o caso de *Phaethornis pretrei*, que em 96% de suas visitas penetrou no perigônio.

Thalurania glaucopis, tendo bico mais curto, e sendo mais generalista, visitou as flores de *H. psittacinum* preferencialmente por fora (90% das vezes), tipicamente furtando néctar. A estratégia de forrageio deste beija-flor em *H. atibaya* foi diferente, penetrando normalmente no perigônio (o que ocorreu em 98% das visitas), bem mais aberta e possivelmente de acesso mais fácil.

Outra estratégia utilizada pelas aves ao visitar uma flor, e que também depende da morfologia floral, seria a de adejar ou pousar nesta flor. Flores adaptadas para receber visitantes em voo adejado teriam espaço livre o suficiente para manobras defronte a elas (WESTERKAMP, 1990), como é o caso das duas espécies de *Hippeastrum* aqui estudadas. No entanto, segundo o mesmo autor, os visitantes podem mesclar o pouso ao voo adejado, conforme observado nos beija-flores no presente estudo.

As estratégias utilizadas no forrageamento seriam aquelas que otimizariam o ganho energético dos animais (GORDON, 1991), e as estratégias mais vantajosas devem permanecer nas populações (MAYNARD SMITH, 1982).

5.5. Recursos florais

Evidências empíricas demonstram que o comportamento dos polinizadores é influenciado pelos padrões de recursos florais disponíveis. Normalmente, os polinizadores escolhem plantas mais constantes e com mais recursos a oferecer (REAL & RATHCKE, 1991).

Os recursos oferecidos por uma flor podem afetar o comportamento de seus polinizadores basicamente em três momentos, não mutuamente exclusivos: a frequência de visitas, durante cada visita e após as visitas (PYKE & WASER, 1981).

A concentração de açúcar no néctar não variou significativamente ao longo do dia ou entre as duas espécies vegetais estudadas, e este fator por si só provavelmente não influenciou a visitação dos beija-flores ao longo do dia nem determinou frequências de visitação ou comportamentos alimentares diferenciados às flores estudadas.

Durante suas visitas às flores das duas espécies de *Hippeastrum*, os beija-flores normalmente visitavam mais de uma vez a mesma flor, sendo o extremo o caso de *Phaethornis pretrei*, que chegou a visitar até 18 vezes a mesma flor. Em seguida, muitas

vezes a próxima flor visitada era a outra do mesmo escape; só então dirigiam-se a outras flores. Este comportamento poderia em parte ser explicado pela disponibilidade de néctar nas flores e pelo total de energia obtida, que segundo CARPENTER (1983), é determinada pelo volume e concentração de açúcar no néctar conjuntamente.

5.6. Competição com insetos

Os insetos podem competir com os beija-flores por néctar, e CARPENTER (1979) sugeriu que esta competição seria mais "difícil" para os troquilídeos do que a competição entre estas aves, dada a imprevisibilidade temporal, espacial e comportamental dos insetos, dificultando a coevolução de mecanismos competitivos eficientes.

As abelhas *Trigona* parecem estar afetando a taxa de visitação dos beija-flores, já que estas aves aparentemente evitavam flores com estas abelhas ou por elas danificadas.

Borboletas se alimentaram do néctar das flores estudadas, provavelmente competindo indiretamente com os beija-flores por este recurso. Relato deste tipo de processo competitivo foi feito por PRIMACK & HOWE (1975), concluindo que os beija-flores terminaram por expulsar as borboletas de sua área de forrageamento.

Outro exemplo encontra-se nos estudos de THOMAS *et alii* (1986), quando verificaram que uma espécie de beija-flor semiterritorialista (*Eupherusa eximia*) defendeu território em *Hamelia patens* (Rubiaceae) contra borboletas. Neste caso, os beija-flores abandonaram a área de estudos durante a época em que os lepidópteros eram mais ativos.

6. Demais visitantes

Nas tabelas 14 e 15 são apresentados os visitantes mais frequentes às flores de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum*, os recursos que procuram e seu comportamento (polinizadores, pilhadores, furtadores).

Tabela 14. Visitantes mais frequentes a *Hippeastrum atibaya*, recurso procurado e comportamento. PP - polinizador primário; PE - polinizador esporádico; F - furtador; PI - pilhador; H - herbívoro de tecidos florais.

ESPECIE	RECURSO	COMPORTAMENTO
-TROCHILIDAE		
<i>Thalurania glaucopsis</i> ♂	néctar	PP
<i>Thalurania glaucopsis</i> ♀	néctar	PE
<i>Phaethornis pretrei</i>	néctar	PE
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	néctar	PE
<i>Leucoclystis albicollis</i>	néctar	PE
-HYMENOPTERA - ABELHAS		
<i>Trigona</i> sp.	néctar pólen tecidos	PI
abelha1	pólen	F
<i>Xylocopa</i> sp.	néctar pólen tecidos	F
abelha2	néctar pólen	F
-LEPIDOPTERA		
<i>Phoebis neocypris</i>	néctar	PE
<i>Phoebis philea</i>	néctar	PE
<i>Noropsis hieroglyphica</i> (lagarta)	tecidos néctar	H,P
-HYMENOPTERA - FORMIGAS		
<i>Camponotus crassus</i>	néctar	F
ORTOPTERA		
ortóptero 1	tecidos	H

Tabela 15. Visitantes mais frequentes a *Hippeastrum psittacinum*, recurso procurado e comportamento. PP - polinizador primário; PE - polinizador esporádico; F - furtador; PI - pilhador; H - herbívoro de tecidos florais.

ESPECIE	RECURSO	POLINIZADOR ?
-TROCHILIDA		
<i>Thalurania glaucopsis</i> ♂	néctar	PE
<i>Thalurania glaucopsis</i> ♀	néctar	PE
<i>Phaethornis pretrei</i>	néctar	PP
HYMENOPTERA - ABELHAS		
<i>Trigona</i> sp.	néctar pólen tecidos	PI
abelha 3	pólen	?
<i>Xylocopa</i> sp.	néctar pólen tecidos	PE, FU
abelha 4	néctar pólen	FU
LEPIDOPTERA		
<i>Phoebis neocypris</i>	néctar	PP
<i>Phoebis philea</i>	néctar	PP
<i>Noropsis hieroglyphica</i> (lagarta)	tecidos néctar	H
HYMENOPTERA - FORMIGAS		
<i>Acromyrmex crassispinus</i>	néctar tecidos	PI
ORTOPTERA		
ortoptero 2	tecidos	H

6.1. Insetos

6.1.1. Abelhas

Abelhas do gênero *Trigona* (Hymenoptera, Apidae) visitam uma grande variedade de flores, perfurando-as em busca de néctar. Estas abelhas possuem mandíbulas, que são usadas também na defesa do alimento, agredindo inclusive polinizadores potenciais das plantas que visitam (SAZIMA & SAZIMA, 1989).

Este comportamento afeta a atividade dos polinizadores, reduzindo o número de visitas destes últimos (ROUBICK, 1982). SAZIMA & SAZIMA (1989) observaram interações agonísticas entre *Trigona* e *Xylocopa* em *Passiflora edulis*, onde esta última abelha eram polinizadora mais efetiva. Foi constatado que as primeiras agrediam as segundas, e que a visitação de *Xylocopa* diminuiu progressivamente com o aumento das interações agonísticas com *Trigona*. Como consequência, verificou-se uma drástica redução na produção de frutos na espécie vegetal estudada.

Nas espécies de *Hippeastrum* estudadas, *Trigona* procurava o néctar, entrando pela abertura do perigônio, sem perfurá-la. No entanto, destruía tecidos florais, como estames, estilete, tépalas e paraperígno. Em uma ocasião foi possível observá-las atacando *Phoebis*, que visitava *H. atibaya*. Esta borboleta abandonou o local após ser agredida.

Principalmente em *H. atibaya*, esta abelha possivelmente está causando a perda de um número bastante grande de flores. Este pode ser então um dos motivos pelos quais se verificou uma baixa relação fruto/flor. Seria interessante um estudo verificando o impacto destas abelhas no sucesso reprodutivo das plantas.

Xylocopa sp. (Hymenoptera, Anthophoridae) procurava néctar, pólen e também danificava tecidos florais nas duas plantas estudadas. Por vezes caminhava sobre as anteras e o estigma, vindo a se constituir em um polinizador ocasional.

As demais abelhas observadas coletavam o pólen, pousando nas anteras, raramente contactando o estigma.

6.1.2. Borboletas

A lagarta de *Noropsis hyeroglyphica* (Lepidoptera, Notodontidae) danificava bastante as flores de ambas as espécies, sendo comum encontrá-la principalmente em *H. psittacinum*.

Phoebis neocypris e *P. Philea* (Lepidoptera, Pieridae) adultas podiam ser vistas procurando néctar nas flores das duas espécies nas horas mais quentes do dia, ocorrendo sua maior atividade entre 1000h e 1400h. Em ambas, pousavam na entrada do perigônio e caminham em direção à câmara nectarífera, onde provavelmente introduziam a probóscide para sorverem o néctar. Após cerca de 30 segundos, recuavam andando, para reiniciarem o

movimento das asas e alçar vôo. Neste momento, podiam tocar com as asas as anteras e o estigma das flores.

Em *H. atibaya*, o pouso dava-se mais no interior do perigônio, em virtude de sua maior abertura, fazendo com que o contato com anteras e estigma fosse pouco frequente (figura 28). No entanto, em *H. psittacinum*, cujo perigônio é mais fechado, o contato das asas destas borboletas com os órgãos reprodutivos das flores foi mais frequente.

FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) destacam a proximidade entre as síndromes de ornitofilia e psicofilia, considerando como diferenças básicas, a ausência de odor, tubos não muito estreitos, anteras fixas, corola mais rígida e néctar mais concentrado como características restritas às flores ornitófilas.



Figura 28. *Phoebis philea* em flor de *Hippeastrum atibaya*. Neste momento, esta borboleta acabou de pousar e se dirige à fonte de néctar. Notar que não contactou anteras e estigma nesta visita, embora as anteras estejam posicionadas.

6.1.3. Formigas

Encontradas frequentemente em flores das duas plantas, adentravam a câmara nectarífera provavelmente em busca de néctar. Destruíam também tecidos florais, embora com menor intensidade.

6.1.4. Outros

Alguns ortópteros podiam eventualmente serem vistos comendo tecidos florais, possivelmente assim prejudicando a produção de frutos.

Uma espécie de aranha não identificada tecia por vezes sua teia dentro do perigônio de *H. psittacinum*, possivelmente capturando pequenos insetos que adentrassem à flor.

6.2. Visitantes noturnos

Nas relativamente poucas horas de observações noturnas, nenhum visitante foi avistado em *H. atibaya*. Uma única vez, observou-se a presença de um morcego próximo à uma flor de *H. psittacinum*, podendo ser considerada a possibilidade de visitas deste mamífero à esta flor.

A presença da cor branca em *H. psittacinum* poderia ser uma atrativo para visitantes noturnos, uma vez que o branco se destaca da vegetação à noite. Em *H. atibaya*, o vermelho é mais uniforme, em que pese a presença dos guias de néctar já discutidos, e é menos provável que receba visitas noturnas.

A ausência de odor é um fator que possivelmente torna estas duas espécies vegetais menos susceptíveis aos visitantes noturnos, já que para estes animais, a olfação é um órgão do sentido mais importante que a visão.

7. Fenologia

A época de floração seria determinada em parte pelos polinizadores, sendo o pico da florada associado a maior abundância destes animais (WASER, 1979). Desta forma, alterações na estrutura da fauna de polinizadores acarretariam variações no período de florescimento (WOLFE & BARRET, 1988).

Durante o ano de 1991, nove espécies vegetais com características de síndrome de ornitofilia ou que receberam visitas de beija-flores floresceram nos afloramentos rochosos e cercanias (tabela 16).

Os meses de junho até agosto apresentaram o maior número de espécies ornitófilas floridas. Concomitantemente, em julho e agosto verificou-se o pico de floração de *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum*. Estes eventos provavelmente estão relacionados com o aumento observado na frequência de visitas de beija-flores às duas espécies de *Hippeastrum* (figura 29). A redução no número de visitas em agosto a *H. psittacinum* provavelmente está relacionada à diminuição do número de flores desta espécie neste mês em relação ao mês anterior.

Relacionando-se o aumento observado no número de visitas com um aumento no número de indivíduos de cada espécie de beija-flor, pode-se inferir que haveria uma incidência maior de beija-flores aos afloramentos rochosos nesta época do ano.

SICK (1984) cita relatos de deslocamentos altitudinais de beija-flores ao longo do ano nas Serras do Mar e Mantiqueira, onde estas aves vivem em áreas mais baixas no outono. Além destes deslocamentos, existem pequenas migrações dentro da área onde vivem.

Desta maneira, o aumento do número de visitas de beija-flores durante o florescimento de *H. atibaya* e *H. psittacinum* poderia estar relacionado a uma variação no tamanho das populações das espécies de beija-flores visitantes na região dos afloramentos rochosos, e esta variação poderia ser explicada pelos deslocamentos realizados pelos troquilídeos.

numero de
visitas

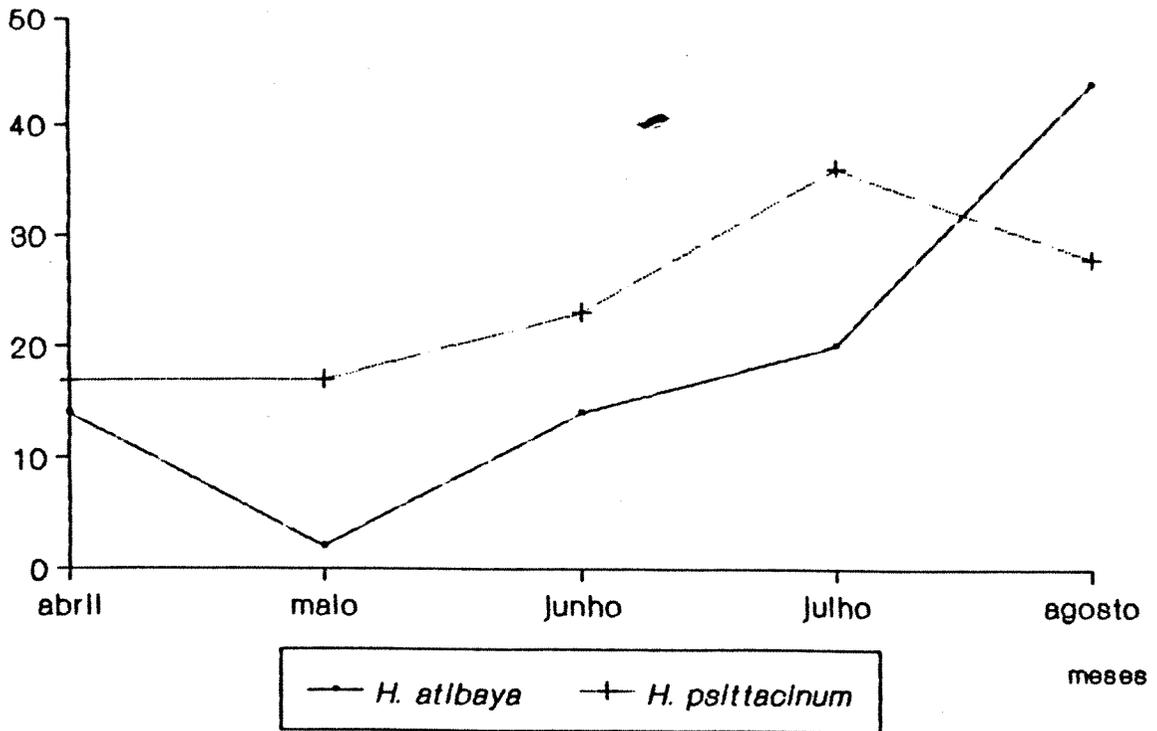


Figura 29. Variação no número de visitas de beija-flores a *Hippeastrum atibaya* e *H. psittacinum* ao longo do período de florescimento destas espécies vegetais.

Flores das bromélias *Pitcairnia* sp. e *Tilandsia* sp. foram visitadas por *Thalurania glaucopis* (principalmente pela fêmea) e *Phaethornis pretrei*. Na época de floração coincidente, estes beija-flores intercalaram suas visitas a flores de *Hippeastrum* com as destas espécies.

As flores de *Alstroemeria plantagina* foram visitadas por *Phaethornis pretrei* e *Thalurania glaucopis*, principalmente pela fêmea desta última espécie, o que pode estar relacionado ao tamanho do bico deste Trochilidae, relativamente mais curto. As flores desta Amaryllidaceae são alaranjadas e tubulares, dispendo de pouco néctar em cada flor, mas encontradas em grupos relativamente grandes.

Pyrostegia venusta, espécie tipicamente ornitófila, recebeu visitas regulares de *Leucochloris albicollis*, que parece exercer importante função como polinizador desta espécie na área de estudos.

Hippeastrum aviflorum floresce próximo às duas espécies estudadas, em locais onde existe solo pouco mais profundo e em condições de sombra. A floração desta espécie é explosiva e ocorre logo após ou coincide com a floração de *H. atibaya* e *H. psittacinum*, produzindo uma grande quantidade de flores próximas, por um período relativamente curto (um mês).

Esta planta foi visitada por *T. glaucopis* (macho) que, nas visitas observadas, mostrou algumas vezes comportamento semelhante ao observado em suas visitas a *H. psittacinum*, furtando néctar;

em outras visitas se comportou como em *H. atibaya*, não tendo sido possível determinar, nas poucas horas de observações, qual o comportamento mais frequente.

A abelha *Xylocopa* sp. procura néctar e pólen em *H. aviflorum*, existindo a possibilidade de, pelo modo como visita, e pela disposição dos elementos reprodutivos desta flor (mais agrupados), ter maior importância na polinização desta espécie vegetal.

Uma quarta espécie de *Hippeastrum*, *H. aulicum*, cresce como epífita ou sobre pedras com acúmulo de matéria orgânica, ocorrendo no interior da mata mais sombria e úmida, nos locais mais altos do Parque do Itapetinga, longe dos afloramentos rochosos. Floresce em maio e junho e recebe visitas de beija-flores.

Além das espécies vegetais constantes na tabela 16, entre maio e julho de 1990, floresceu nos afloramentos rochosos estudados *Pseudobombax grandiflorum*, espécie cujas flores podem ser associadas à quiropterofilia, mas que durante o dia foram muito visitadas por beija-flores, principalmente *Thalurania glaucopsis*, sendo provavelmente um recurso importante para os troquilídeos. Esta espécie vegetal não floresceu em 1991.

8. Consequências para a polinização

O sucesso da relação mutualística planta-polinizador depende basicamente de dois fatores, o comportamento de forrageamento do polinizador e a influência deste comportamento na transferência de pólen e fertilização de óvulos (HOWE & WESTLEY, 1988).

FEINSINGER (1983) propôs que, como para a planta é interessante que o polinizador percorra o maior número possível de indivíduos de sua espécie; e que pela teoria de forrageamento, os animais tenderiam a ser sedentários (dispendio mínimo de energia), esta relação mutualística seria então um balanço entre estas duas pressões seletivas.

8.1. Eficiência na polinização

A eficiência na polinização está associada a fatores morfológicos e ecológicos dos polinizadores (BROWN & BOWERS, 1985).

Um polinizador ótimo, segundo FEINSINGER (1983), é aquele que contacta anteras e estigma, move-se rapidamente entre as plantas e permanece constante às flores destas plantas, mesmo quando outras espécies estejam floridas.

As duas espécies estudadas têm longos períodos de floração, e nestes casos, as aves seriam polinizadores mais eficientes que os insetos, já que aqueles vertebrados poderiam memorizar a fonte de alimento de ano para ano (STILES, 1978).

Entre os beija-flores, os com bicos longos e/ou curvos, sendo mais especializados, e portanto mais fiéis às flores que visitam, teriam eficiência maior que aqueles cujos bicos sejam curtos, e que sejam mais generalistas (BROWN & BOWERS, 1985).

8.1.1. *Hippeastrum atibaya*

As características discutidas para as flores de *H. atibaya*, como a baixa concentração de açúcar no néctar, tecidos rígidos, cores vivas, ausência de odor, grande distância entre a fonte de néctar e os órgãos reprodutivos e a antese diurna, sugerem especialização para a polinização por aves.

Outras características como a existência de guias de néctar e guias de língua (embora não tão evidentes quanto em *H. psittacinum*, propõem a participação de insetos no seu processo de polinização. Porém, como já visto, os beija-flores parecem enxergar a luz ultravioleta, e também poderiam se aproveitar destes padrões de coloração para se orientarem.

Os machos de *Thalurania glaucopis* provavelmente são os principais polinizadores de *H. atibaya*. Apoiam esta inferência, sua participação no total de visitas de beija-flores a esta planta

(78% das visitas), sua frequência relativamente alta quando comparada com os outros troquilídeos (vide tabela 12) e a maneira como se comporta ao visitar estas flores, contactando anteras e estigmas.

O transporte de pólen na cauda dos beija-flores não parece ser um evento comum, embora SICK (1985) considere esta possibilidade. Este tipo de transporte não demonstra eficiência, uma vez que a cauda é facilmente alcançada pelo seu bico e, durante o comportamento de arrumar as penas (que executa normalmente em pouso), o pólen pode ser retirado e perdido.

Portanto, as várias flores visitadas em cada visita podem aumentar a possibilidade de transferência de pólen entre as plantas e diminuir a perda deste pólen. As visitas seguidas à mesma flor, provavelmente favorecem também a autopolinização.

As fêmeas de *Thalurania glaucopsis*, tendo um tamanho corporal menor, e realizando um número bastante reduzido de visitas, provavelmente têm pouca importância no processo de polinização desta espécie vegetal.

Leucochloris albicollis e *Chlorostilbon aureoventris* também teriam importância menor no processo de polinização desta espécie. *Leucochloris albicollis* concentrou-se mais nas flores de *Pyrostegia venusta*, enquanto *C. aureoventris* poucas vezes apareceu nos afloramentos rochosos.

Os insetos de uma maneira geral ou não atuaram como polinizadores ou o fizeram raramente. Abelhas grandes (ex. *Xylocopa* sp) e Pierídeos (ex. *Phoebis* spp.) seriam polinizadores eventuais.

A distribuição restrita de *H. atibaya* torna-a uma espécie bastante frágil, dependente de um grupo relativamente pequeno de polinizadores. A existência de autocompatibilidade e reprodução vegetativa, no entanto, seriam mecanismos que proporcionariam uma boa adaptação local.

8.1.2. *Hippeastrum psittacinum*

Paethornis pretrei, embora com uma frequência de visitas mais baixa a *H. psittacinum* do que *T. glaucopsis* (que nesta espécie é um furtador de néctar), percorre várias flores a cada visita, além de visitar seguidamente uma mesma flor, sempre contactando os órgãos reprodutivos destas flores. Desta forma, *P. pretrei* pode então ser considerado um polinizador primário de *H. psittacinum*.

O transporte de pólen por este beija-flor, conforme visto, dá-se normalmente pela parte anterior da cauda, asas e flancos do corpo, aumentando as possibilidades de transporte.

As borboletas *Phoebis* seriam mais importantes no processo de polinização de *H. psittacinum* do que de *H. atibaya*. Em *H. psittacinum*, sempre contactam anteras e estigma com as asas quando das visitas. Embora suas visitas não tenham sido

quantificadas, pode-se considerar que sua frequência de visitaçãõ foi alta, já que normalmente, entre 1000 h e 1500 h observava-se um grande número de indivíduos visitando constantemente estas flores.

Além do comportamento destes lepidópteros, os padrões de reflexão de ultravioleta das flores de *H. psittacinum*, associados à importância deste espectro de luz para os pierídeos endossam esta hipótese.

Hippeastrum psittacinum apresenta características das síndromes de ornitofilia e de psicofilia, o que poderia situá-la em um estágio intermediário entre as duas síndromes.

STEBBINS (1989) considera que a síndrome de ornitofilia pode evoluir a partir da psicofilia, mostrando vários casos de espécies próximas onde pode ter ocorrido esta derivação, entre elas algumas do gênero *Lilium*. Segundo o autor, este processo seria lento e gradual, não envolvendo alterações muito complexas e possibilitando a existência de diversas espécies vegetais que são polinizadas tanto por beija-flores como por borboletas.

Conforme já visto, o local onde se desenvolveu este estudo é coberto atualmente por mata secundária, e sua cobertura vegetal original foi retirada quase que totalmente. Assim sendo, é de se esperar que o cenário onde as espécies de *Hippeastrum* estudadas evoluíram não seja o mesmo que se observa atualmente. Nestas condições, a pressão seletiva exercida pelos polinizadores teria sido diferente da que ora existe.

Com base nestas considerações, é possível que o número relativamente pequeno de agentes polinizadores observados em *H. atibaya* e *H. psittacinum* possa também ser explicado pela degradação do ambiente original e êxodo de vários polinizadores, talvez mais eficientes.

8.2. Isolamento reprodutivo

As diferenças morfológicas entre as flores das duas espécies estudadas poderiam ser associadas à divergência de caracteres entre elas, uma vez que estariam competindo por polinizadores.

O diâmetro de abertura das corolas das flores das duas plantas provavelmente é um fator importante no isolamento reprodutivo, influenciando no comportamento dos beija-flores e das borboletas.

Os estames e estiletos não diferem significativamente em comprimento entre as duas espécies, mas como a disposição dos elementos reprodutivos é diferente (localizados mais no centro da abertura do perigônio em *H. psittacinum* e mais inferiormente em *H. atibaya*), a deposição do pólen no corpo do polinizador dá-se de uma maneira diferenciada, possivelmente diminuindo os cruzamentos entre as duas espécies.

Os padrões de coloração poderiam também funcionar como um mecanismo de isolamento, principalmente em se tratando dos insetos. JONES (1978) concluiu que em duas espécies simpátricas de

Cercidium (Caesalpinaceae), a coloração específica, em especial os padrões de reflexão de ultravioleta, funcionavam como uma barreira de isolamento efetiva, influenciando no comportamento de seus polinizadores, no caso abelhas.

No presente estudo, não ficou claro o papel destas diferenças de coloração e reflexão de ultravioleta no isolamento reprodutivo destas duas espécies, já que não se observou nenhuma resposta comportamental diferenciada dos polinizadores em relação a esta característica floral.

BANKS (1980) estudou duas espécies simpátricas de *Erythronium* (Liliaceae), verificando que a presença de híbridos era pequena, sugerindo a existência de isolamento reprodutivo através de preferência por microhabitats e especificidade de polinizadores.

Nas duas espécies de *Hippeastrum* aqui estudadas, a separação em microhabitats parece ser muito sutil, já que indivíduos das duas espécies chegam a crescer lado a lado, muito próximos para os polinizadores.

Inferese portanto, que poderia estar havendo entre as duas espécies de *Hippeastrum* um mecanismo de isolamento pré-zigótico (MAYR, 1977), baseado na morfologia floral e no comportamento dos polinizadores. Tal isolamento estaria mantendo baixa a população de híbridos, embora estes sejam viáveis (J. Dutilh, com. pess.).

A separação em microhabitats seria um mecanismo de isolamento pós-zigótico, se admitirmos que os híbridos sejam menos aptos a competirem com os parentais, dada a combinação de genes muito diferentes. Assim, alguns destes híbridos provavelmente estariam se estabelecendo em um outro microhabitat.

CONCLUSÕES

1. As duas espécies de *Hippeastrum* estudadas ocorrem em simpatria, tendo ambas períodos de floração relativamente longos e que se sobrepõem.

2. Existem muitas semelhanças no processo de antese floral e na duração das flores de *H. atibaya* e *H. psittacinum*. O posicionamento e abertura dos lobos estigmáticos foi associado ao início da receptividade do estigma. O pólen mostrou-se sempre viável, com percentagens de viabilidade similares entre as duas espécies, desde a antese até a senescência das flores.

3. As flores estudadas não exalam odor, tendo padrões de coloração e reflexão de luz ultravioleta em torno da região central da flor, onde se localiza a fonte de néctar. Existem também linhas longitudinais, que foram associadas a guias de néctar.

4. O néctar apresenta baixos percentuais de açúcares, que foram associados à síndrome de ornitofilia, com disponibilidade muito variável ao longo do dia.

5. A fecundação cruzada é o mecanismo de reprodução mais eficiente, sendo a autopolinização mais importante em *H. psittacinum*. Os tubos polínicos só chegam ao ovário depois de 61 horas após a polinização.

6. Foram observadas visitas de beija-flores, além de lepidópteros e outros insetos, mas com diferentes níveis de eficiência para a polinização das duas amarilidáceas.

7. Dos beija-flores que visitaram *H. atibaya* e *H. psittacinum*, *Thalurania glaucopis* foi o mais frequente em ambas, mostrando comportamento diferenciado para cada uma delas, caracterizando-se como o principal polinizador de *H. atibaya* e furtador de néctar em *H. psittacinum*.

8. *Phaethornis pretrei* utilizou-se principalmente do néctar de *H. psittacinum*, sendo visitante esporádico em *H. atibaya*. Pelo seu comportamento, foi caracterizado como o principal troquilídeo polinizador de *H. psittacinum*.

9. *Chlorostilbon aureoventris* e *Leucochloris albicollis* foram beija-flores que pouco visitaram as flores de *H. atibaya*, não tendo se utilizado de néctar de *H. psittacinum*. Foram considerados polinizadores eventuais de *H. atibaya*.

10. O comportamento de visitas dos beija-flores foi influenciado por uma série de fatores, entre eles, os relacionados à sua própria morfologia (tamanho do corpo, bico e asas), e por outros relacionados ao meio (morfologia e recursos florais, competição intraespecífica e com insetos e pressão de predação). Vários fatores estariam agindo ao mesmo tempo, determinando táticas de forrageamento que otimizariam o ganho energético.

11. Existem outras espécies vegetais que oferecem néctar para os beija-flores, apresentando um padrão de florescimento que assegura a existência de alimento (néctar) ao longo do ano todo.

12. O número de visitas de beija-flores às duas espécies de *Hippeastrum* estudadas aumentou nos meses onde estas duas apresentavam mais flores, o que coincidiu temporalmente com o maior número de espécies floridas nos afloramentos rochosos, havendo uma relação entre número de visitas e quantidade de flores disponíveis.

13. Os lepdópteros, principalmente borboletas do gênero *Phoebis* foram os insetos mais importantes para a polinização de *H. psittacinum*, cujo perigônio mais fechado fez com que o contacto das anteras e estigma com as asas destes pierídeos fossem um evento constante.

14. O isolamento reprodutivo destas duas espécies simpátricas de *Hippeastrum* parece ser consequência de vários fatores pré e pós-zigóticos que, agindo conjuntamente, garantem a sua eficiência. Estes fatores incluem tanto diferenças no comportamento dos visitantes em relação às duas espécies, aliadas às diferenças morfológicas dos visitantes e das flores, como mecanismos fisiológicos e diferenças ecológicas.

RESUMO

Este trabalho teve como objetivos reconhecer as espécies de beija-flores que visitam *Hippestrum atibaya* e *H. psittacinum*; estudar seus comportamentos alimentares e verificar quais atuam como polinizadores; conhecer aspectos da biologia floral de *H. atibaya* e *H. psittacinu*; e investigar outros visitantes mais frequentes às plantas estudadas.

O estudo foi realizado no Parque Florestal do Itapetinga, município de Atibaia, SP (46°25' e 46°45'0 e 23°00' e 23°15' S.) O relevo é formado por cristas apalachianas, sendo comuns os matacões graníticos e afloramentos rochosos. A vegetação foi definida como mata semidecídua de altitude, com fisionomia florestal e estrato herbáceo diversificado.

Foram feitos estudos sobre os atrativos e recursos oferecidos pelas plantas (odores, padrões de coloração, pólen, néctar) e testados seus sistemas de reprodução. Os beija-flores foram estudados por observações naturalísticas e documentação fotográfica, o mesmo ocorrendo para os demais visitantes.

O processo de abertura das flores das duas espécies foi semelhante (antese diurna e protandria) e as flores duram de 4 a 5 dias. A concentração de açúcar no néctar foi em média, de 16.29% para *H. atibaya* e de 16.67% para *H. psittacinum*, e não variou significativamente ao longo do dia. O pólen esteve viável (94.38 e 97.17 %, para *H. atibaya* e *H. psittacinum*, respectivamente) desde o início da antese e enquanto permanecia nas flores.

As plantas são autopolinizáveis, embora produzam mais frutos por fecundação cruzada, e a relação fruto/flor foi bastante baixa.

Os beija-flores *Thalurania glaucopis*, *Leucochloris albicollis*, *Chlorostilbon aureoventris*, *Colibri serrirostris* e *Phaethornis pretrei* visitaram *H. atibaya*; enquanto *T. glaucopis* e *P. pretrei* visitaram *H. psittacinum*.

Thalurania glaucopsis foi o principal visitante às duas espécies vegetais, sendo polinizador legítimo de *H. atibaya* e pilhador de néctar em *H. psittacinum*. *Phaethornis pretrei*, o principal Trochilidae polinizador de *H. psittacinum* pouco visitou as flores de *H. atibaya*.

Dos demais visitantes, *Phoebis* spp. (Lepidoptera) parece ter importância na polinização de *H. psittacinum*, e pouca importância na reprodução de *H. atibaya*.

As diferenças comportamentais verificadas provavelmente estão associadas à diversos fatores, com morfologia floral e dos Trochilidae, competição e seleção sexual, e estas diferenças influenciam a polinização das duas plantas, acarretando um certo isolamento reprodutivo entre elas, mantendo baixa a população de híbridos e contribuindo para a coesão gênica dentro de cada espécie.

ABSTRACT

Behavioural Ecology of Hummingbirds in two *Hippestrum* Species (Amaryllidaceae) in the Region of Atibaia, São Paulo State, Southeastern Brazil.

Hippestrum atibaya and *Hippestrum psittacinum* hummingbird visitor species were identified and their feeding behaviour observed to establish potential pollination activity. Some aspects of the floral biology and other most frequent visitors to both flower species were also described.

This study was based on populations in the Parque Florestal do Itapetinga, Atibaia, São Paulo state ($46^{\circ}25'$ e $46^{\circ}45' 0$; $23^{\circ}00'$ e $23^{\circ}15' S$), southeastern Brazil. The relief is shaped by apalachian crests with granite rock outcrops. The vegetation was defined as altitudinal semideciduous forest, with forest physiognomy and varied herbaceous strata.

Floral elements of attraction and rewards studies were investigated (odours, colours, pollen, nectar) and the reproductive systems were tested. Hummingbirds were studied by naturalistic continuous observations and photographed. The same methodology was used for others visitors.

Anthesis was similar in both species (diurnal anthesis and protandry) and the flowers usually stayed alive for four or five days. Mean nectar sugar concentration was 16.29% for *H. atibaya* and 16.67% for *H. psittacinum*, and no significant variation was observed during the day. Pollen was viable (94.38% and 97.17% for *H. atibaya* and *H. psittacinum*, respectively) from anthesis through the whole permanence on the flowers.

Plants are self-compatible, although cross pollination is more efficient in *H. atibaya*. The fruit/flower relationship was very low.

Thalurania glaucopsis, *Leucochloris albicollis*, *Chlorostilbon aureoventris*, *Colibri serrirostris* and *Phaethornis pretrei* visited *H. atibaya*; while *T. glaucopsis* and *P. pretrei* visited *H. psittacinum*.

Thalurania glaucopsis was the two flower species most frequent visitor. It act behaving as pollinator in *H. atibaya* and nectar thief in *H. psittacinum*. *Phaethornis pretrei* was the principal pollinator of *H. psittacinum* and visited fewer *H. atibaya* flowers.

Considering the other visitors, *Phoebis* spp. (Lepidoptera) seems to be important for *H. psittacinum* pollination, but not for *H. atibaya*.

Behavioural differences are probably associate with many factors, like floral and hummingbird morphology, competition and sexual selection, and these differences are affecting the pollination of *H. atibaya* and *H. psittacinum*, causing a reproductive isolation between them, keeping the hybrids population small and collaborating to the genetic cohesion in each species.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMARAL, M.E.C. 1992. *Ecologia Floral de Dez Espécies da Tribo Bignoniaceae (Bignoniaceae), em uma Floresta Semidecídua no Município de Campinas, São Paulo*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 203 pp.
- AQUINO, C.C. 1989. *Parque Municipal: Estudo de Manejo, Implantação e Desenvolvimento*. Prefeitura Municipal de Atibaia, SP.
- ARAÚJO, A.C. & FISHER, E.A. 1990. Biologia floral e polinização de *Vriesea ensiformis* (Bromeliaceae) na E.E. Juréia-Itatins, SP. *Resumos do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Campinas, SP. Pg. 121.
- ARRUDA, V.L.V. & SAZIMA, M. 1988. Polinização e reprodução de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmeraceae), uma espécie anemófila. *Revta. Brasil. Bot.* 11: 113-122.
- ASCHER, P.D. & PELOQUIN, S.J. 1966. Effect of floral agind on the growth of compatible and incompatible pollen tubes in *Lilium longiflorum*. *Amer. J. Bot.* 53(1): 99-102.
- AYALA, A.N. 1986. Aspectos de la relacion entre *Thalurania furcata colombica* (Aves, Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. *Caldasia* 14: 549-562.
- BAKER, H.G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science* 139: 877-883.

- BAKER, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectar from hummingbirds flowers. *Biotropica* 7(1): 37-41.
- BANKS, J.A., 1980. The reproductive biology of *Erythronium propullans* Gray and sympatric populations of *E. albidum* Nutt. (Liliaceae). *Bull. Torrey Bot. Club* 107: 181-188.
- BLOSSFELD, H. 1979. Notes on an *Amaryllis* species from Brazil. *Plant Life* 35(2-4): 17-19.
- BOLTEN, A.B. & FEINSINGER, P. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10 (4): 307-309.
- BRANTJES, N.B & BOS, J.J. 1980. Hawkmoth behaviour and flower adaptation reducing self pollination in two liliflorae. *New Phytol.* 84: 139-143.
- BROWN, J.A. & BOWERS, M.A. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk* 102: 251-269.
- BROWN, J.H.; CALDER III, A. & KODRIC-BROWN, A. 1978. Correlates and consequences of body size in nectar feeding birds. *Amer. Zool.* 18: 687-700.
- BROYLES, S.B. & WYATT, R. 1991. The breeding system of *Zephyranthes atamasco* (Amaryllidaceae). *Bull. Torrey Bot. Club* 118: 137-140.
- BUZATO, S. 1990. *Ecologia da Polinização de duas espécies simpátricas de Mendoncia (Acanthaceae) na Região de Campinas, SP.* Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas. 64 pp.

- CALDER, W.A. 1979. On the temperature dependency of optimal nectar concentrations for birds. *J. Theor. Biol.* 78: 185-196.
- CARPENTER, F.L. 1979. Competition between hummingbirds and insects for nectar. *Amer. Zool.* 19: 1105-1114.
- CARPENTER, F.L. 1983. Pollination energetics in avian communities: simple concepts and complex realities. Cap. 10 in: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. (Eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Scientific and Academic Editions, New York. Pp. 215-234.
- CARPENTER, F.L., 1987. The study of territoriality: complexities and future directions. *Amer. Zool.* 27: 401--409.
- CARVALHO, A.; LEPSCH, I.F.; OLIVEIRA, J.B.; VALADARES, J. & ROTTA, C.L. 1975. Levantamento pedológico semidetalhado do município de Atibaia, SP. *Bragantia* 34(1): 1-59.
- CHARLESWORTH, D. 1988. Evidence for pollen competition in plants and its relationship to progeny fitness: a comment. *Am. Nat.* 132: 298-302.
- CIAMPOLINI, F.; SHIVANNA, K.R. & CRESTI, M. 1990. The structure and cytochemistry of the pistil of *Stenbergia lutea* (Amaryllidaceae). *Annals of Botany* 66: 703-712.
- COPENHAVER, C. & EWALD, P.W. 1980. Cost of territory establishment in hummingbirds. *Oecologia (Berl.)* 46: 155-160.
- CRUZAN, M.B. 1989. Pollen tube attrition in *Erythronium grandiflorum*. *Amer. J. Bot.* 76(4): 562-570.

- DAFNI, A. & DUKAS, R. 1986. Insect and wind pollination in *Urginea maritima* (Liliaceae). *Plant Syst. Evol.* 154: 1-10.
- DAFNI, A. & WERKER, E. 1982. Pollination ecology of *Stenbergia clusiana* (Kergawler) Spreng. (Amaryllidaceae). *New Phytol.* 91: 571-577.
- DANDY, J.E. & FOSBERG, F.R. 1954. The type of *Amaryllis belladonna* L. *Taxon* 3: 231-232.
- DRUMMOND, H. 1981. The nature and description of behaviour patterns. Cap.1 in: P.P. BATESON & P.H. KLOPFER (Eds.) *Perspectives in Ethology*. Plenum Press, New York. Pp 1-33.
- DUTILH, J.H.A. 1987. *Investigações Citotaxonômicas em Populações Brasileiras de Hippeastrum Herb.* Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas. 131 pp.
- DUTILH, J.H.A. 1989. Morphological variation in a population of *Hippeastrum Herb.* *Herbetia* 45(1 & 2): 152-155.
- EHRLÉN, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? a reserve-ovary model. *Am. Nat.* 138: 918-933.
- EISNER, T.; SILBERGLIED, R.E.; ANESHANSLEY, D. CARREL, J.E. & HOWLAND, H.C. 1969. Ultraviolet video-viewing: the television camera as an insect eye. *Science* 166: 1172-1174.
- ELLENBECKER, M. 1975. Geographical distribution of the Amaryllidaceae. *Pl. Life* 31: 37-49.
- ESAU, K. 1960. *Anatomy of Seed Plants*. Wiley International Edition, New York. 376 pp.

- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford. 244 pp.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monographs* 46: 257-291.
- FEINSINGER, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monographs* 48: 269-287.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. Cap. 13 in: FUTUYMA, D. & SLATKIN, M. *Coevolution*. Sinauer Associates Publishers. Sunderland. Pp. 282-310.
- FEINSINGER, P. & CHAPLIN, S.B. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategies in hummingbirds. *Amer. Natur.* 109(966): 217-224.
- FEINSINGER, P.; COWELL, R.K.; TERBORGH, J. & CHAPLIN, S.B. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics, and foraging ecology of tropical hummingbirds. *Amer. Natur.* 113(4): 481-497.
- FRITZ-SHERIDAN, J.K. 1988. Reproductive biology of *Erythronium grandiflorum* varieties *grandiflorum* and *candidum* (Liliaceae). *Amer. J. Bot.* 75(1): 1-14.
- FROHLICH, M.W. 1976. Appearance of vegetation in ultraviolet light: absorbing flowers, reflecting backgrounds. *Science* 194: 839-841.
- GILL, F.B. 1988. Effects of nectar removal on nectar accumulation in flowers of *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae). *Biotropica* 20(2): 169-171.

- GOLDSMITH, T.H. 1980. Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science* 207: 786-788.
- GORDON, D.M. 1991. Variation and change in behavioural ecology. *Ecology* 72(4): 1196-1203.
- GRANT, K.A. 1966. A hypothesis concerning the prevalence of red coloration in California hummingbird flowers. *Amer. Natur.* 100(911): 85-79.
- GRANT, K.A. & GRANT, V. 1968. *Hummingbirds and their Flowers*. Columbia University Press. 115 pp.
- GRANTSAU, R. 1988. *Os Beija-flores do Brasil*. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro. 233pp.
- GROMBONE, M.T.; BERNACCI, L.C.; MEIRA NETO, J.A.A.; TAMASHIRO, J.Y. & LEITÃO FILHO, H.F. 1990. Estrutura fitossociológica da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia, estado de São Paulo). *Acta Bot. Bras.* 4(2): 47-64.
- GULDBERG, L.D. & ATSATT, P.R. 1975. Frequency of reflection and absorption of ultraviolet light in flowering plants. *Am. Midl. Natur.* 93: 35-43.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology* 69 (1): 200-206.
- HOWE, H.F. & WESTLEY, L.C. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press, Oxford. 273 pp.
- INOUE, D.W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61(5): 1251-1253.

- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators. *Science* 171: 203-205.
- JOHNSTON, M.O. 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology* 74(2): 1500-1503.
- JONES, C.E. 1978. Pollinator constancy as a pre-pollination isolating mechanism between sympatric species of *Cercidium*. *Evolution* 32: 189-198.
- KEVAN, P.G. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: RICHARDS, A.J. (ed.). *The Pollination of Flowers by insects*. Academic Press, London. Pp. 51-78.
- KINGSOLVER, J.G. & DANIEL, T.L. 1983. Mechanical determinants of nectar feeding strategy in hummingbirds: energetics, tongue morphology, and licking behavior. *Oecologia (Berlin)* 60: 214-226.
- KOUCKBERG, A.R. & RABINOWITZ, D. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 447-479.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1987. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London. 389 pp.
- LEHNER, P. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press., New York. 403 pp.
- LEVIN, D. 1971. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26: 668-674.

- LEWIS, D. 1979. Sexual incompatibility in plants. *Studies in Biology* 110. Edward Arnold, London.
- LIMA, S.L. 1987. Vigilance while feeding and its relation to the risk of predation. *J. Theor. Biol.* 124: 303-316.
- LIMA, S.L. 1991. Energy, predators and the behaviour of feeding hummingbirds. *Evol. Ecol.* 5: 220-230.
- LINHART, Y.B. 1973 Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *Amer. Natur.* 107 (956): 511-523.
- MACHADO, I.C.S. & SAZIMA, M. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomoeae Hederifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). *Rev. Brasil. Biol.* 47(3): 425-436.
- MANNING, H. 1956. The effect of honey-guides. *Behaviour* 9: 114-139.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Techn.* 34: 125-128.
- MAYNARD SMITH, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge. 224 pp.
- MAYR, E. 1977. *Populações, Espécies e Evolução*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. 485 pp.

- MEIRA-NETO, J.A.; BERNACCI, L.C.; GROMBONE, M.T.; TAMASHIRO, J.Y. & LEITÃO FILHO, H. F. 1989. Composição florística da floresta semidescídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia, Estado de São Paulo). *Acta Bot. Bras.* 3(2): 51-74.
- MEEROW, A.W. & DEHGAN, B. 1988. Pollen morphology of the *Eucharideae* (Amaryllidaceae). *Amer. J. Bot.* 75(12): 1857-1870.
- MILLER, R.S. & GASS, C.L. 1985. Survivorship in hummingbirds: is predation important? *The Auk* 102: 175-178.
- MITCHELL, W.A. 1989. Informational constraints on optimally foraging hummingbirds. *Oikos* 55: 145-154.
- NEILL, D.A. 1987. Trapliners in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina* sect *erythrina* (Leguminosae: Papilionideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 27-41.
- OLIVEIRA, P.E.; GIBBS, P.E. & BIANCHI, M. 1991. Pollination and breeding system of *Vellozia squamata* (Liliales: Velloziaceae): a species of the brazilian cerrados. *Bot. Acta* 104: 392-398.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. & SAZIMA, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. *Pl. Syst. Evol.* 172: 35-49.
- PAYNE, R.B. 1984. Sexual selection, lek and arena behaviour, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithol. Monogr.* 33: 1-52.
- PIMENTEL GOMES, F. 1987. *Curso de Estatística Experimental*. Livraria Nobel S.A. São Paulo. 430 pp.

- PIRATELLI, A.J. 1989. Levantamento preliminar da avifauna do Parque Florestal do Itapetinga, município de Atibaia, SP. *Resumos do XVI Congresso Brasileiro de Zoologia*. João Pessoa, PB. Pg. 142.
- PIRATELLI, A.J. 1990. Interações entre beija-flores em *Pavonia bahiensis* (Malvaceae) e em *Paullinia* sp. (Sapindaceae). *Resumos do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Campinas, SP. Pg. 122.
- PRIMACK R.B. & HOWE, H.F. 1975. Interference competition between a hummingbird (*Amazilia tzacatl*) and skipper butterflies (Hesperiidae). *Biotropica* 7: 55-58.
- PYKE, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- PYKE, G. H. & WASER, N.M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13(4): 260-270. 1981.
- RADFORD, A.E.; DICKINSON, W.C.; MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row Publishers. 891 pp.
- RAVEN, P.H. 1972. Why are bird-visited flowers predominantly red? *Evolution* 26(4): 674.
- RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Mo. Bot. Gdn.* 61: 539-673.
- REAL L.A. & RATHCKE, B.J. 1991. Individual variation in nectar production and its effects on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72(1): 149-155.

- REMSEM, J.V.; STILES, F.G. & SCOTT, P.E. 1986. Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *The Auk* 103(3): 436-441.
- ROUBICK, D.W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating humminbirds on a tropical shrub. *Ecology* 63(2): 354-360.
- RUSCHI, A. 1949. A polinização realizada pelos trochilídeos, a sua área de alimentação e o repovoamento. *Boletim do Museu de Biologia Prof. Mello-Leitão* 2: 1-45.
- RUSCHI, A. 1953. A cor preferida pelos beija-flores. *Boletim do Museu de Biologia (Santa Teresa, Brasil)* 22: 1-5.
- RUSCHI, A. 1982a. *Aves do Brasil. Vol IV. Expressão e Cultura*, Rio de Janeiro. 452 pp.
- RUSCHI, A. 1982b. *Beija-Flores do Estado do Espírito Santo*. Editora Rios, São Paulo. 263 pp.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1989. Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e consequências para a polinização do maracujá (Passifloraceae). *Revta. Bras. Ent.* 33(1): 109-118.
- SAZIMA, M. 1978. *Biologia Floral de Espécies de Velloziaceae na Serra do Cipó, Minas Gerais*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 188 pp.
- SAZIMA, M. 1981. Polinização de duas espécies de *Pavonia* (Malvaceae) por beija-flores na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Rev. Brasil. Biol.* 41(4): 733-737.

- SAZIMA, M. & MACHADO, I.C.S. 1983. Biologia floral de *Mutisia coccinia* St. Hil. (Asteraceae). *Revta. Brasil. Bot.* 6(2): 103-108. 1983.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ciência e Cultura* 27(4): 405-416.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 103: 83-86.
- SICK, H. 1985. *Ornitologia Brasileira, Uma Introdução. Vol 1.* Editora da Universidade de Brasília, Brasília. 481 pp.
- SILBERGLIED, R.E. 1979. Communication in the ultraviolet. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 373-398.
- SNOW, D.W. 1981. Coevolution of birds and plants. In: FOREY, P.L. (ed.): *The Evolving Biosphere.* Brith. Mus. (N. H.). London. pp. 169-178.
- SNOW, D.W. & SNOW, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 38(2): 105-139.
- SNOW, D. W. & SNOW, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *Hornero* 12(4): 286-296.
- SNOW, D.W. & TEIXEIRA, D. L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *J. Orn.* 123: 446-450.

- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman, San Francisco. 859 pp.
- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation in angiosperms 1: pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326.
- STEBBINS, G.L. 1989. Adaptive shifts toward hummingbird pollination. In: BOCK, J. H. & LINHART, Y. B. (eds.). *The evolutionary ecology of plants*. Westview Press. Boulder, Colorado. Pp. 39-60.
- STILES, F. G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.* 18(4): 715-728.
- THOMAS, C.D.; LACKIE, P.M. ; BRISCO, M.J. & HEPPER, D.N. 1986. Interactions between hummingbirds and butterflies at a *Hamelia patens* Bush. *Biotropica* 18(2): 161-165.
- TRAUB, H.P. 1970. *An Introduction to Herbert's "Amaryllidaceae" 1837 and Related Works*. Lehre, Verlag von J. Craemer.
- VIEIRA, S. & HOFFMANN, R. 1989. *Estatística experimental*. Editora Atlas S.A. São Paulo.
- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. Cap. 15 in: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S. ; OSMOND, C.B. & ZIEGLER, H. (Eds.). *Physiological Plant Ecology III*. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 559-624.
- WADDINGTON, K.D. 1983. Foraging Behavior of pollinators. In: Real, L. (Ed.), *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando. Pp. 213-239.

- WASER, N.M. 1979. Pollination availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fougueria splendens*). *Oecologia* 39: 107-121.
- WASER, N.M. & REAL, L. A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281: 670-672.
- WESTERKAMP, C. 1990. Bird flowers: hovering versus perching exploitation. *Bot. Acta* 103: 366-371.
- WOLF, L.L. 1978. Agressive social organization in nectarivorous birds. *Amer. Zool.* 18: 765-778.
- WOLF, L.L. & HAINSWORTH, F.R. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52(6): 980-988.
- WOLF, L.L.; STILES, F.G. & HAINSWORTH, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45: 349-379.
- WOLFE, L.M. & BARRET, S.C.H. 1988. Temporal changes in the pollinator fauna of tristylous *Pontederia cordata*, an aquatic plant. *Can. J. Zool.* 66: 1421-1424.
- WRIGHT, A.A. 1972. The influence of ultraviolet-radiation on the pigeon's color discrimination. *J. Exp. Anal. Behav.* 17: 325-337.