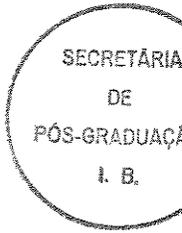


**ESTUDO COMPARATIVO DE FLORES POLINIZADAS POR
BEIJA-FLORES EM TRÊS COMUNIDADES DA MATA ATLÂNTICA NO
SUDESTE DO BRASIL**



SILVANA BUZATO

ORIENTADORA: Prof^ª. Dr^ª. Marlies Sazima

CO-ORIENTADOR: Dr. Ivan Sazima

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

CAMPINAS - 1995

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a)

Silvana Buzato

aprovada pela Comissão Julgadora.

12/12/95 Marlies Sazima

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
V.	3788e
N.º DO B.O.	28411
PPCC	667/96
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	6.3/09/96
N.º CPD	C.M.000911663-5

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

Buzato, Silvana
B988e Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores
em três comunidades da Mata Atlântica no Sudeste do Brasil
/ Silvana Buzato. -- Campinas, SP : [s.n.], 1995.

Orientadores : Marlies Sazima, Ivan Sazima.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

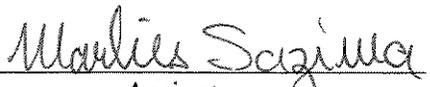
1. Mata Atlântica. 2. Polinização. 3. Fenologia. 4. Flores.
5. Beija - flor. I. Sazima, Marlies. II. Sazima, Ivan.
III. Universidade Estadual Campinas. Instituto de Biologia.
IV. Título.

Campinas, 12 de dezembro de 1995

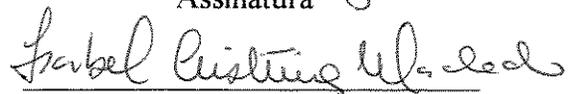
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

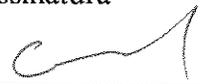
Profª Dra. Marlies Sazima (Orientadora)


Assinatura

Dra. Isabel Cristina S. Machado


Assinatura

Dr. George J. Shepherd


Assinatura

Dr. Ivan Sazima


Assinatura

Dr. Volker Bittrich

Assinatura

SUPLENTES:

Dr. Paulo Eugênio A.M. de Oliveira


Assinatura

Dr. Wesley Rodrigues Silva

Assinatura

APROVADA

Aos meus pais, René e Luzia, que sempre me apoiaram e ensinaram a persistir, proporcionando-me a estabilidade emocional necessária para este tipo de trabalho.

Agradecimentos

À Marlies e ao Ivan Sazima, por cuidarem da minha formação profissional durante estes anos, acompanhando-me em sonhos que, por algumas vezes, pareciam impossíveis;

Ao Prof. Stefan Vogel, pelo carinho com que me recebeu na Alemanha e por compartilhar seus conhecimentos em biologia floral;

Aos Profs. Isabel Cristina S. Machado, Ivan Sazima e Volker Bittrich, pelo recorde na leitura da tese e valiosas sugestões apresentadas durante a pré-banca;

À Yara Bressan e ao Sr. Otávio C. Oliveira, pela amizade e preciosa ajuda no trabalho de laboratório e de campo;

Aos pesquisadores, A. Chautems, J. Cowley, J.H.A. Dutilh, S.A.P. Godoy, Y.B. Harley, A. Krapovickas, E.M.C. Leme, G.P. Lewis, J. Semir, G. Shepherd, J.R. Stehmann, A.O. Vieira, M.G.L. Wanderley, pela identificação das espécies vegetais e W.C.A. Bokermann e A.C. Araújo, pela medidas de algumas espécies de beija-flores.

À Esmeralda Z. Borghi, pelo primoroso acabamento artístico dos desenhos;

Ao Instituto Florestal, por permitir o acesso as áreas do Parque Estadual de Campos do Jordão (através das pessoas J.E. Melo Neto e M.J. Robim) e Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha (J.L. Carvalho). A G.L. Ferraz e R. Freitas por me permitir trabalhar nas terras, em Caraguatatuba, sob seus cuidados;

Ao CNPq, CAPES-DAAD, FAPESP, FAEP-UNICAMP, pelos auxílios concedidos;

Aos meus queridos amigos de todos os dias, por saberem me ouvir.

Em especial, Edú e Ronaldo, Antonia, Ruth, Maria José, Carla e Carina, pela família maravilhosa, que me acolhe e me apoia durante todos os momentos, e a querida amiga Valéria por todo carinho e companheirismo.

Conteúdo

Resumo	i
Abstract	iv
Lista de Figuras	vii
Lista de Tabelas	xi
1. Introdução	01
2. Material e Métodos	05
2.1 Áreas de estudo	05
2.2 Composição florística e Fenologia	08
2.3 Biologia floral	11
2.4 Beija-flores visitantes - composição, ocorrência e comportamento	12
3. Resultados e Discussão	14
3.1 Composição florística	14
3.2 Fenologia	22
3.3 Recursos florais	32
3.4 Morfologia floral e Biologia da polinização	37
3.4.1 Bromeliaceae	42
3.4.2 Heliconiaceae	44
3.4.3 Fabaceae e Lamiaceae	48
3.4.4 <i>Buddleja brasiliensis</i> , uma “concessão” da melitofilia?	51
3.4.5 <i>Sophronitis mantiqueirae</i> : um caso de mimetismo de flores ornitófilas?	52
3.4.6 <i>Norantea brasiliensis</i> : um caso indiscriminado de ornitofilia	54
3.4.7 As flores de <i>Siphocampylus</i> e <i>Abutilon</i> polinizadas por beija-flores e morcegos	56
3.5 Subconjuntos florais	59
3.6 Beija-flores visitantes: composição e comportamento	68
3.7 Flores e beija-flores nas comunidades de Mata Atlântica do sudeste brasileiro	72
3.8 Considerações finais	74
4. Referências	76

Resumo

Este estudo apresenta informações sobre o conjunto de flores ornitófilas e sua relação com beija-flores, em três localidades de Mata Atlântica (uma na baixada, Caraguatatuba, e duas em regiões montanhosas, Cunha e Campos do Jordão) no estado de São Paulo. Os principais aspectos abordados no estudo foram composição florística, fenologia, biologia floral e variedade de atributos florais das espécies nativas, polinizadas por beija-flores. Além disto, foram também observadas a composição e a ocorrência de beija-flores, bem como seu comportamento ao visitar as flores. Estas informações foram coletadas com a finalidade de conhecer os fatores envolvidos na polinização por beija-flores no sudeste do Brasil, região com conhecimento fragmentado e deficiente sobre a interação entre flores e beija-flores. O número de plantas nativas polinizadas por beija-flores, encontradas nas três comunidades é de oitenta e duas espécies, distribuídas em vinte e quatro famílias e quarenta e quatro gêneros. Poucas espécies ornitófilas estão representadas em cada família ou gênero, sendo exceção Bromeliaceae, que possui 30% das espécies ornitófilas. A maior riqueza de espécies ocorre na mata de altitude em Cunha, porém há indícios de que a mata de baixada possa ter maior riqueza de espécies devido ao grande número de espécies de Bromeliaceae nesta localidade. Pelos valores do índice de similaridade de Jaccard, calculado para as três comunidades de flores ornitófilas, existe similaridade entre as comunidades de matas de altitude localizadas na Serra do Mar (Cunha) e Serra da Mantiqueira (Campos do Jordão) e ambas são bem diferentes da comunidade de flores na mata de baixada em Caraguatatuba (Serra do Mar). Há predominância do hábito epífita entre as espécies ornitófilas, sendo esta tendência ao epifitismo fortemente influenciada pela riqueza de espécies de Bromeliaceae e Gesneriaceae nesta formação florestal. O padrão fenológico sequencial e contínuo é o que predomina para a comunidade ornitófila das três localidades. Porém, nas localidades situadas na Serra do Mar não ocorre sazonalidade no padrão de floração, florescendo metade das espécies na estação seca e metade na estação chuvosa. Na Serra da Mantiqueira as espécies ornitófilas parecem refletir a sazonalidade climática da região, florescendo 70% das espécies na estação chuvosa. Além das Bromeliaceae, mais cinco famílias na mata de baixada (Costaceae,

Fabaceae, Heliconiaceae, Lobeliaceae e Marcgraviaceae) e quatro nas matas de altitude (Fabaceae, Lobeliaceae, Malvaceae e Onagraceae) possuem espécies que constituem as principais fontes de néctar para os beija-flores ao longo do ano. A média da concentração de açúcares e volume de néctar das flores ornitófilas é de 23.3% e 19.5%, respectivamente. A mata de baixada em Caraguatatuba possui valores ligeiramente maiores de concentração de açúcares no néctar que os encontrados nas de altitude, e esta maior concentração provavelmente está sendo influenciada pela maior riqueza de espécies de Bromeliaceae, que apresentam néctar mais concentrado. Não foram encontradas grandes diferenças de concentração e volume de néctar, entre as matas de baixada e de altitude como o encontrado para outras regiões neotropicais. As diferenças na constituição do néctar são associadas a importância de Trochilinae e Phaethorninae na polinização das flores nas comunidades de altitude e baixada, respectivamente. A “ausência” de diferenças na qualidade e quantidade de néctar pode estar relacionado a influência de Phaethorninae nas três comunidades aqui estudadas. Existe vários tipos florais entre as flores ornitófilas das três comunidades, porém a maioria possui flores tubulares, consequência de 60% das flores ornitófilas pertencerem a Subclasse Asteridae. A variedade no formato e no tamanho da corola das flores ornitófilas influencia nos locais de deposição de pólen no corpo do beija-flor, sendo o pólen da maioria das espécies colocado principalmente sobre o bico do beija-flor, fato relacionado ao predomínio de flores tubulares e a disposição das anteras no interior do tubo. Em função de diferenças na frequência de visita às flores, pelas espécies de beija-flores, foram definidos subconjuntos florais para cada comunidade ornitófila. Na mata de baixada foram estabelecidos dois subconjuntos florais, um associado a *Ramphodon naevius* e outro a *Phaethornis ruber* e *Thalurania glaucopis* fêmea, ao passo que na mata de altitude foram definidos quatro subconjuntos florais, cada um deles associado as espécies mais comuns de beija-flores nestas comunidades que são *Phaethornis eurynome*, *Leucochloris albicollis*, *Clytolaema rubricauda* e *Stephanoxis lalandi*. O maior subconjunto floral está associado a *R. naevius* que domina os recursos na mata de baixada e o menor subconjunto floral está associado a *C. rubricauda*, que explora os recursos florais ricos na mata de altitude. *P. eurynome* e *L. albicollis* possuem grande sobreposição na utilização do recurso floral, apesar de *P. eurynome* ser o polinizador

exclusivo de várias espécies. Os setes beija-flores comuns às localidades estudadas desempenham cinco funções na comunidade: generalista, territorial, rondas de alto ganho, rondas de baixo ganho, parasita de território. As comunidades aqui estudadas podem ser vistas como ricas em número de espécies ornitófilas, mas nem tanto em beija-flores, em especial nas duas comunidades montanhosas. Os Phaethorninae podem ser considerados os principais polinizadores nestas comunidades, tendo participação em ca. de 80% da polinização das espécies ornitófilas, tanto na mata de baixada como na mata de altitude. A sobreposição na utilização de recurso pelos beija-flores Phaethorninae e Trochilinae pode ser interessante para as plantas ornitófilas, uma vez que a ausência de uma das espécies de beija-flores poderia ser compensada pela outra.

Abstract

This study brings an analysis of information concerning the relationships between a group of ornitophilous flowers and hummingbirds, carried out at three rainforest sites in the state of São Paulo, the sites are Caraguatatuba, a coastal lowland rainforest, and two highland rainforests: Cunha and Campos do Jordão. The study has its main focus on floristic composition, phenology, floral biology, and diversity of floral attributes of ornitophilous native flowers. Additionally, this study assesses the composition, occurrence and behaviour of hummingbirds. The motivation for the gathering and study of such comprehensive information is the improvement of knowledge on pollination by hummingbirds and the complementation of otherwise fragmented data on flower-hummingbird interactions in rainforests of southeastern Brazil. The number of native species pollinated by hummingbirds found in the three communities is eighty two, distributed in twenty four families and forty four genera. Few ornitophilous species are represented in each family or genera, except for Bromeliaceae that represents 30% of the ornitophilous species. In this study, the greatest richness of species occurs in the highland forests of Cunha, but there is evidence that lowland forests might have greater richness of species, due to the presence of a large number of Bromeliaceae in these lowland areas. The computation of the Jaccard index for these three sites shows similarity between the highland communities of Cunha (Serra do Mar) and Campos do Jordão (Serra da Mantiqueira); furthermore, the similarity index shows that the highland sites differ in floristic composition from the lowland site of Caraguatatuba (Serra do Mar). There is a predominance of epiphyte habits among ornitophilous species; such tendency to epiphytism is strongly encouraged by the richness of species of Bromeliaceae and Generiaceae in this florestal formations. The sequential and continuous phenologic pattern predominates for the ornitophilous community of the three sites, but the flowering patterns of the species located at Serra do Mar are not subject to sazonality. In the Serra da Mantiqueira the ornitophilous species seem to follow the climatic sazonality of the region. In addition to Bromeliaceae, nine other families represent the main source of nectar for

hummingbirds along the year; five families occur in coastal lowland sites (Costaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Lobeliaceae, and Marcgraviaceae) and four families are found in highland sites (Fabaceae, Lobeliaceae, Malvaceae, and Onagraceae). The average sugar concentration and volume of nectar for ornithophilous flowers is 23.3% and 19.5%, respectively. The lowland rainforest of Caraguatatuba exhibits slightly larger concentrations of sugar in the nectar than those measured for the highland forests. The greater concentration is probably a consequence of greater richness of species of Bromeliaceae which produce thicker nectar. The studies carried out so far do not show any significant differences between the sugar concentration and volume of nectar of the lowland and highland forests; in contrast to what has been reported for other neotropical regions. Such difference can be linked to the importance of Trochilinae and Phaethorninae as pollinators of highland and lowland flowers, respectively. This absence of qualitative and quantitative differences in nectar can be related to the influence of Phaethorninae in the three communities studied. There are several floral types among the ornithophilous flowers of the three communities, the majority has tubular flowers, a consequence of 60% of ornithophilous flowers belonging to the subclass Asteridae. The diversity of corolla shapes and sizes in ornithophilous flowers plays an important role in determining where pollen is deposited on the body of the pollinator. Most of the pollen is deposited on the bill of the hummingbird; this fact is related to the predominance of tubular flowers and to the position of the anthers inside the tube. The definition of floral subgroups for each ornithophilous community is a function of the frequency of visits to flowers by hummingbirds. Two floral subgroups have been established for the lowland forest, one is associated to *Ramphodon naevius*, and the other is associated to *Phaethornis ruber* and the female of *Thalurania glaucopis*; four floral subgroups have been defined for the highland forests, each one is associated to hummingbirds regularly found in these forests sites: *Phaethornis eurynome*, *Leucochloris albicollis*, *Clytolaema rubricauda*, and *Stephanoxis lalandi*. The largest floral subgroup is associated to *R. naevius* that dominates resources in lowland sites and the smallest subgroup is linked to *C. rubricauda* that exploits rich floral resources of highland sites. *P. eurynome* and *L. albicollis* show a considerable overlapping in their use of floral resources, even though *P. eurynome* is the exclusive pollinator of

some species. The seven hummingbird species found in the studied sites perform five functions in the community: generalist, territorial, low-reward trapliner, high-reward trapliner, and territory parasite. The communities studied can be considered rich in number of ornitophilous species, and moderately rich in hummingbirds, specially in the highland communities. The Phaethorninae can be considered the main pollinator in these communities, having a participation of approximately 80% as pollinator of ornitophilous flowers in both lowland and highland forests. The overlapping in resource use exhibited by hummingbirds Phaethorninae and Trochilinae can be advantageous to flowers as it translates in a redundancy of pollinators, that is, pollination is potentially guaranteed even when one of them is absent.

Lista de Figuras

- Figura 1:** Localização das três áreas de estudo, situadas nas Serras do Mar e da Mantiqueira, São Paulo, sudeste do Brasil: Caraguatatuba (litoral norte), Cunha e Campos do Jordão (regiões serranas). Modificado de Suchantke (1982)..... 6
- Figura 2:** Diagramas climáticos das áreas de estudo, para os anos de 1991 a 1994: Caraguatatuba (a), Cunha (b) e Campos do Jordão (c), segundo dados do Instituto Agrônomo, Instituto Florestal e Instituto de Meteorologia de São Paulo..... 7
- Figura 3:** Diagrama do perfil da vegetação para as três áreas de estudo, baseado em transectos de 3 X 50 m, mostrando a densidade da vegetação nos ambientes: fechado - interior de mata (a), intermediário - interior e borda de mata (b), aberto - clareira e brejo (c). Escala e distribuição das espécies são baseados em dados de campo. Escala: 10 mm correspondem a 1 m. 9
- Figura 4:** Nove espécies de flores polinizadas por beija-flores, encontradas em ambientes fechado (a), intermediário (b) e aberto (c). As localidades estudadas, Caraguatatuba, Cunha e Campos do Jordão estão ordenadas da esquerda para a direita. Note os hábitos epífita e herbáceo, que constituem maioria entre as espécies polinizadas por beija-flores. 10
- Figura 5:** Fenologia da floração de 33 espécies vegetais ornitófilas em mata de baixada na Serra do Mar, Caraguatatuba. A linha simples representa o período total da florada e a linha reforçada, o pico de floração. 23
- Figura 6:** Fenologia da floração de 28 espécies vegetais ornitófilas em mata de altitude na Serra do Mar, Cunha. A linha simples representa o período total da florada e a linha reforçada, o pico de floração..... 24
- Figura 7:** Fenologia da floração de 28 espécies vegetais ornitófilas em mata de altitude na Serra da Mantiqueira, Campos do Jordão. A linha simples representa o período total da florada e a linha reforçada, o pico de floração. 25

- Figura 8:** Distribuição do número de espécies e indivíduos em flor de plantas polinizadas por beija-flores, entre os anos de 1992 e 1993, nas localidades de Caraguatatuba (a), Cunha (b) e Campos do Jordão (c). 30
- Figura 9:** Relação entre comprimento da corola e volume de néctar das flores polinizadas por beija-flores, nas localidades de Caraguatatuba (a), Cunha (b) e Campos do Jordão (c). 34
- Figura 10:** Variação na deposição de pólen, pela mesma espécie de flor, em diversas espécies de beija-flores. De cima para baixo as flores de *Fuchsia regia* e *Billbergia distachia*, recebendo visitas de *Clytolaema rubicauda* e *Stephanoxis lalandi*, *Phaethornis eurynome* e *Leucochloris albicollis*, respectivamente. 41
- Figura 11:** Aspecto geral da planta e rosetas de *Nidularium*, seccionadas, mostrando o longo tubo floral. De cima para baixo: *N. innocentii* e *N. angustibracteatum*. 43
- Figura 12:** Flores de *Nidularium innocentii* visitadas por *Ramphodon naevius*, na mata de baixada em Caraguatatuba (a) e *N. marigoii* visitadas por *Phaethornis eurynome*, na mata de altitude em Campos do Jordão (b). 44
- Figura 13:** Posição das flores nas inflorescências de *Heliconia velloziana* (a), *H. angusta* (b) e *H. spathocircinata* (c). Note a posição não ressupinada da flor de *H. spathocircinata*. 46
- Figura 14:** Flores de *Heliconia velloziana* (a), *H. angusta* (b) e *H. spathocircinata* (c,d) polinizadas por *Ramphodon naevius* na mata de baixada. Note o modo de visita do beija-flor às flores de *H. spathocircinata*. 47
- Figura 15:** Flores de Fabaceae, do tipo estandarte, polinizadas por beija-flores. De cima para baixo, em sentido horário: *Camptosema scarlatinum*, *Collaea speciosa*, *Dahlstedtia pinnata* e *Erythrina speciosa*. 49
- Figura 16:** Flores do tipo goela representadas por *Salvia balaustina* e *S. arenaria* (de cima para baixo), sendo polinizadas, respectivamente, por *Phaethornis eurynome* e macho juvenil de *Stephanoxis lalandi*. 50

- Figura 17:** Detalhe da flor de *Buddleja brasiliensis* (a), que possui atributos característicos à síndrome de melitofilia (cf. Faegri & van der Pijl, 1980) e inflorescência recebendo visita do macho de *Stephanoxis lalandi* (b), seu principal polinizador nas matas de altitude. 53
- Figura 18:** A flor de *Sophronitis mantiqueirae*, que pode representar um caso de mimetismo, entre as flores ornitófilas da comunidade de Campos do Jordão. 53
- Figura 19:** Inflorescência (a) e flor (b) de *Norantea brasiliensis* e os polinizadores, *Thalurania glaucopis* (c) e *Coereba flaveola* (d). 55
- Figura 20:** Indivíduos de *Siphocampylus sulfureus* com flores e frutos (a) e detalhe da flor (b). Note a fenda no tubo da corola (seta). 57
- Figura 21:** Visita do morcego *Anoura caudifer* (a) e do beija-flor *Leucochloris albicollis* (b) às flores de *Siphocampylus sulfureus*. Note o aumento da abertura do tubo da corola, devido ao deslocamento da pétala inferior, bem como os diferentes locais de deposição de pólen nos dois visitantes. 57
- Figura 22:** Vistas semi-lateral e frontal das flores de três espécies de *Abutilon*. Da esquerda para direita: *A. regnellii*, *A. aff. regnellii* e *A. rufinerve*. Note as aberturas dispostas radialmente na base das pétalas, pelas quais beija-flores e morcegos alcançam o néctar. 58
- Figura 23:** Na mesma flor de *Abutilon rufinerve*, visitas do morcego *Anoura caudifer* (a) durante a noite e da fêmea de *Clytolaema rubricauda* (b) na manhã seguinte. Note a mancha de pólen de *A. rufinerve* sobre o queixo do morcego. 58
- Figura 24:** Flores polinizadas pelo beija-flor *Ramphodon naevius* na mata de baixada em Caraguatatuba. *Dahlstedtia pinnata*, visitada por fêmea (a); *Centropogon cornutus*, que possivelmente representa o limite de curvatura da corola que este beija-flor consegue explorar (b); *Aechmea pectinata*, uma das flores de corola mais curta explorada por este beija-flor (c); *Nematanthus fritschii*, que possui longo pedúnculo floral, facilitando o acesso do beija-flor às flores (d). Note diferentes locais de deposição de pólen no corpo do beija-flor. 61

- Figura 25:** Flores polinizadas por fêmea de *Thalurania glaucopis*, na mata de baixada em Caraguatatuba. *Psychotria nuda* (a) possui corola curta e pode também ser polinizada pela borboleta *Heliconius ethilla*; *Mendoncia velloziana* constitui um caso especial de flor com anteras poricidas, polinizada por beija-flores. 64
- Figura 26:** Flores polinizadas pelos beija-flores *Phaethornis eurynome* e *Leucochloris albicollis*, ilustrando a sobreposição na utilização de recurso floral por Phaethorninae e Trochilinae, nas matas de altitude. Da esquerda para a direita, os beija-flores *P. eurynome* e *L. albicollis*, e de cima para baixo, as flores de *Canistrum cyathiforme*, *Aechmea nudicaulis* e *Mutisia campanulata*. 66
- Figura 27:** Flores de *Nematanthus fornix* visitadas por macho (a) e fêmea (b) de *Stephanoxis lalandi*. Esta é uma das poucas plantas de interior de mata, polinizadas por este beija-flor. 67
- Figura 28:** Flores polinizadas por *Phaethornis ruber*, na mata de baixada em Caraguatatuba. As flores de *Nematanthus fissus* depositam pólen na mandíbula (a) e as de *Mendoncia velloziana*, na região superior do bico (b), do beija-flor visitante. 71
- Figura 29:** *Phaethornis ruber* frequentemente visita as flores de modo ilegítimo, pilhando néctar, independentemente do tamanho do tubo da corola, longo em *Nematanthus fluminensis* (a) ou curto em *Nematanthus fissus* (b). 71

Lista de Tabelas

Tabela 1: Lista das oitenta e duas espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores, encontradas nas três localidades estudadas, Caraguatatuba e Cunha (Serra do Mar) e Campos do Jordão (Serra da Mantiqueira), situadas na Mata Atlântica, sudeste do Brasil.....	15
Tabela 2: Trinta e quatro espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas em Caraguatatuba, Serra do Mar, e seus hábitos, coloração e formato das flores e locais de deposição de pólen no beija-flor.....	17
Tabela 3: Trinta e seis espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas em Cunha, Serra do Mar, e seus hábitos, coloração e formato das flores e locais de deposição de pólen no beija-flor.....	18
Tabela 4: Trinta e uma espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas em Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira, e seus hábitos, coloração e formato das flores e locais de deposição de pólen no beija-flor.....	19
Tabela 5: Medidas de quatro atributos florais em vinte e oito espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas na localidade de Caraguatatuba, sudeste brasileiro.....	26
Tabela 6: Medidas de quatro atributos florais em vinte e cinco espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas na localidade de Cunha, sudeste brasileiro.....	27
Tabela 7: Medidas de quatro atributos florais em vinte e sete espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas na localidade de Campos do Jordão, sudeste brasileiro.....	28

- Tabela 8:** Frequência de visitas de *Phaethornis ruber* e *Thalurania glaucopis* às flores de seis espécies ornitófilas, não dominadas por *Ramphodon naevius* (cf. I. Sazima et al., 1995), na mata de baixada em Caraguatatuba, Serra do Mar. O primeiro número refere-se à quantidade de visitas observadas e o segundo, entre parênteses, à sua frequência relativa (%). 64
- Tabela 9:** Frequência de visitas de quatro espécies de beija-flores sintópicos, às flores de 32 espécies ornitófilas em mata de altitude. Maioria das observações foi feita na localidade de Campos do Jordão. O primeiro número refere-se à quantidade de visitas observadas e o segundo, entre parênteses, à sua frequência relativa (%). 65
- Tabela 10:** Lista das quinze espécies de beija-flores registradas nas três localidades estudadas, Caraguatatuba e Cunha (Serra do Mar) e Campos do Jordão (Serra da Mantiqueira), situadas na Mata Atlântica, sudeste do Brasil. 70
- Tabela 11:** Comprimento do bico, massa corpórea e função principal na comunidade, em sete espécies de beija-flores comuns, encontradas nas três localidades estudadas, Caraguatatuba e Cunha (Serra do Mar) e Campos do Jordão (Serra da Mantiqueira), situadas na Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Funções na comunidade de acordo com Feinsinger & Colwell (1978). 70

1. INTRODUÇÃO

Os estudos sobre biologia da polinização, que têm como marco o trabalho de Sprengel (1793 **apud** Grant & Grant, 1968) devido à acuidade de informações nele contidas, passaram **por** diversas fases, caracterizadas por Baker (1983). Nas últimas décadas, os estudos **avançaram** e se diversificaram (q.v. Gottsberger, 1985, 1989, 1993, para maiores informações sobre trabalhos na área), tendo se beneficiado da integração de linhas de pesquisa **bem** definidas, como fenologia (Gentry, 1974; Bawa, 1983; Newstrom et al., 1994), comportamento de polinizadores (Hainsworth, 1973; Ewald & Williams, 1982; Montgomerie, 1984; Temeles & Roberts, 1993), biologia da adaptação (Grant & Grant, 1965; Vogel, 1968, 1969a, b, 1990; Endress, 1994) e reprodução (Bawa et al., 1985a; Gibbs, 1990; Oliveira et al., 1991; Gibbs & Bianchi, 1993).

Os estudos em biologia da polinização têm, reconhecidamente, fornecido padrões e modelos para elucidar parte das questões evolutivas e ecológicas em nível de comunidades (Heithaus, 1974; Wolf & Hainsworth, 1978; Bawa, 1990) tendo sido a interação, entre flores e polinizadores, considerada um forte componente de integração da biocenose (Vogel & Westerkamp, 1991). Entre os estudos recentemente desenvolvidos, podem ser citados os de Wolf et al. (1976) que relata a estrutura e organização de um grupo de polinizadores (beija-flores) e seu conjunto de flores, os de Bawa et al. (1985a, b) que estabelecem a frequência dos sistemas de polinização e reprodução para uma área florestal e o de Grant (1994) que analisa a influência de fatores históricos sobre a evolução da ornitofilia.

O reconhecimento de atributos florais associados aos polinizadores, caracterizando as síndromes de polinização (cf. Faegri & van der Pijl, 1980), auxilia na previsão do modo de polinização de algumas espécies (apesar desta previsão exigir cautela, q.v. Endress, 1994; Buzato et al., 1994; M. Sazima et al., 1994), facilitando o estudo de conjuntos florais e seus polinizadores. Dentre as informações existentes sobre biologia da polinização em comunidades, o sistema de polinização (cf. Bawa et al., 1985b) constituído por flores e

aves nectarívoras, em especial beija-flores, tem sido apropriado para fornecer informações de considerável abrangência e grau de sofisticação (Wolf & Hainsworth, 1978). Segundo Stiles (1978a), as vantagens do estudo de flores e beija-flores, em nível de comunidades, são devidas à menor riqueza de espécies neste tipo de comunidade, às flores serem relativamente grandes e vistosas, bem como pelo fato do ambiente sensorial das aves ser semelhante ao dos seres humanos.

A polinização de flores por beija-flores foi pela primeira vez sugerida por Delpino no final do século XIX, sendo posteriormente observada por Fritz Müller no sul do Brasil (Grant & Grant, 1968). Atualmente está bem estabelecido que beija-flores são os principais vertebrados polinizadores na região neotropical (Grant, 1953; Janzen, 1975; Bawa, 1990), existindo cerca de 320 espécies (Sick, 1985; Greenewalt, 1990). Nesta região, as flores polinizadas por essas aves são consideradas importantes componentes de comunidades vegetais (Janzen, 1975; Snow & Snow, 1980), podendo constituir 10-15% das espécies vegetais da comunidade (Feinsinger, 1983).

Os estudos sobre a interação entre flores e beija-flores concentram-se na América Central e Andes e incluem temas como fenologia da floração e a sua influência na biologia dos beija-flores, nichos alimentares de beija-flores e suas relações evolutivas com flores ornitófilas, e a organização de suas comunidades (Wolf et al., 1976; Feinsinger, 1976; Snow & Snow, 1980; Stiles, 1985; Arizmendi & Ornelas, 1990), sendo os beija-flores o enfoque principal destes estudos.

Em relação aos aspectos florais, a ornitofilia foi comentada em “Vogelblumenstudien” por Porsch (1924-1929, 1926-1933 **apud** Grant & Grant, 1968), tendo sido estudada em alguns grupos taxonômicos, com a finalidade de se evidenciar tendências evolutivas e filogenéticas entre as espécies vegetais (McDade, 1992; Stein, 1992). Em nível de comunidades, o trabalho precursor e fundamentado em observações de campo foi realizado por Grant & Grant (1968), o qual fornece informações para a flora do oeste da América do Norte, relatando a composição e distribuição das espécies vegetais bem como

os atributos florais envolvidos na atração dos beija-flores e consequente polinização das flores. Recentemente, Grant (1994) analisa a evolução da interação entre flores e beija-flores a partir de uma perspectiva histórica, baseando-se em colonização e desenvolvimento de novas espécies vegetais no oeste da América do Norte, e sugere que a gradação na riqueza de espécies ornitófilas em uma dada região reflete estádios evolutivos da flora.

No Brasil, os estudos sobre polinização por beija-flores, embora tenham sido iniciados no século passado (Knuth, 1873 *apud* Gottsberger, 1972), são constituídos em sua maioria por observações restritas a poucas espécies vegetais (p.e. M. Sazima, 1977; Sazima & Machado, 1983; Machado & Sazima, 1995; Sazima & Sazima, 1990, Franco & Buzato, 1992, Araújo et al., 1993). Estudos sobre o conjunto de flores e beija-flores, numa dada região, foram feitos por Snow & Teixeira (1982) e Snow & Snow (1986), porém em períodos curtos de trabalho de campo, o que prejudica as generalizações aí contidas. Atualmente, este panorama está sendo modificado com os estudos de Fischer (1994), I. Sazima et al. (1995a, b) e A.C. Araújo (dados não publicados), que fornecem informações mais detalhadas e abrangentes sobre a interação entre o conjunto de flores disponíveis num dado ambiente, ao longo do ano, e o conjunto de beija-flores visitantes. Estes últimos estudos foram realizados na Mata Atlântica, formação florestal das mais ameaçadas e menos conhecidas (Prance & Campbell, 1988), onde a necessidade e a urgência de estudos florísticos, faunísticos e ecológicos, têm sido enfatizados (Coimbra et al., 1990; Joly et al., 1990), seja como fonte de conhecimento básico, ou em programas de conservação e manejo de recursos naturais.

Este estudo apresenta informações sobre o conjunto de flores ornitófilas e sua relação com beija-flores, em três localidades de Mata Atlântica no estado de São Paulo. Os principais aspectos abordados no estudo foram composição florística, fenologia, biologia floral e variedade de atributos florais das espécies nativas polinizadas por beija-flores. Além disto, foram também observadas a composição e a ocorrência de beija-flores, bem

como seu comportamento ao visitar as flores. Estas informações foram coletadas com os seguintes objetivos:

- 1 - conhecer a distribuição das plantas polinizadas pelos beija-flores em serras e altitudes distintas desta formação florestal (q.v. conteúdo 3.1);
- 2 - estabelecer os padrões fenológicos das espécies ornitófilas e a distribuição do recurso floral para os beija-flores ao longo do ano (q.v. conteúdo 3.2 e 3.3);
- 3 - determinar espécies equivalentes entre as floras ornitófilas das comunidades;
- 4 - evidenciar o mecanismo floral envolvido na polinização (q.v. conteúdo 3.4);
- 5 - conhecer, dentre as espécies de beija-flores, as que agem como principais polinizadores;
- 6 - estabelecer subconjuntos florais , a partir da frequência de visita dos beija-flores (q.v. conteúdo 3.5);
- 7- classificar os beija-flores quanto a sua função na comunidade de acordo com Feinsinger & Colwell (1978).

A comparação das informações entre as três comunidades procura indicar padrões (e.g. Feinsinger & Colwell, 1978; Arizmendi & Ornellas, 1990) para a interação entre flores e beija-flores da Mata Atlântica no sudeste brasileiro, que possam ser confrontados àqueles disponíveis em outras regiões neotropicais.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

O trabalho de campo foi realizado em três localidades da Mata Atlântica que abrange a Serra do Mar e a Serra da Mantiqueira no estado de São Paulo: Caraguatatuba (23°35'S, 45°20'W) no litoral norte, Cunha (23°10'S, 44°55'W) e Campos do Jordão (22°44'S, 45°35'W) em regiões serranas (Fig. 1). A primeira localidade possui floresta perenifolia pluvial costeira com árvores altas, ca. 40 m de altura, e se encontra situada em altitudes que variam de 5 a 90 m. Durante o estudo, a pluviosidade anual média foi de 2.526 mm; a estação mais seca, que ocorre entre os meses de maio a agosto, apresentou pluviosidade mensal média de 100 mm. A temperatura anual média foi de 22.7°C, ocorrendo pouca variação deste valor ao longo do ano, não existindo um inverno rigoroso (Fig. 2a).

A localidade de Cunha está situada em altitudes entre 1.000 e 1.120 m e sua cobertura vegetal é constituída de árvores medianas a altas que atingem ca. 25 m de altura, apresentando elementos de floresta subcaducifolia tropical e subtropical. A exuberância da vegetação se assemelha à da mata de neblina, com muitas epifitas, musgos e samambaias gigantes. A pluviosidade anual média foi de 2.120 mm, com estação úmida de setembro a março (Fig. 2b). A intensa umidade desta localidade é muito aumentada pelo grande número de dias com longos períodos de neblina (obs. pess.). A temperatura anual média foi de 16.1°C, porém esta temperatura varia amplamente (Fig 2b), sendo frequente o registro de temperaturas abaixo de zero na madrugada e acima de 20°C durante o dia, principalmente ao longo do inverno. Esta região apresenta um perfil climático intermediário entre as regiões de Caraguatatuba e Campos do Jordão, possuindo índices de pluviosidade próximos aos de Caraguatatuba e de temperatura próximos aos de Campos do Jordão.

A terceira localidade, Campos do Jordão, está situada em altitudes entre 1.540 e 1.600m e possui vegetação mista formada por árvores latifoliadas, subcaducifolias e floresta de *Araucaria*. As araucárias sobressaem do dossel da mata, podendo atingir ca. 30 m de altura, porém as demais espécies são mais baixas, atingindo no máximo 20 m de altura. A pluviosidade anual média foi de 1.401 mm, ocorrendo estação seca bem definida (maio-agosto) com pluviosidade mensal média de 42 mm (Fig. 2c). Esta estação coincide com o inverno, quando as temperaturas constantemente caem abaixo de zero. A temperatura anual média foi de 15.3°C (Fig. 2c). Os baixos índices de precipitação, associados à baixa temperatura ao longo do ano, provavelmente influenciam o aspecto da vegetação, que se apresenta pouco densa quando comparada às demais localidades estudadas (obs. pess.). Considerações gerais sobre vegetação, clima e topografia da região sudeste são feitas por Eiten (1970, 1992); Hueck (1972); Alonso (1977); Nimer (1977) e Moreira & Camelier (1977).

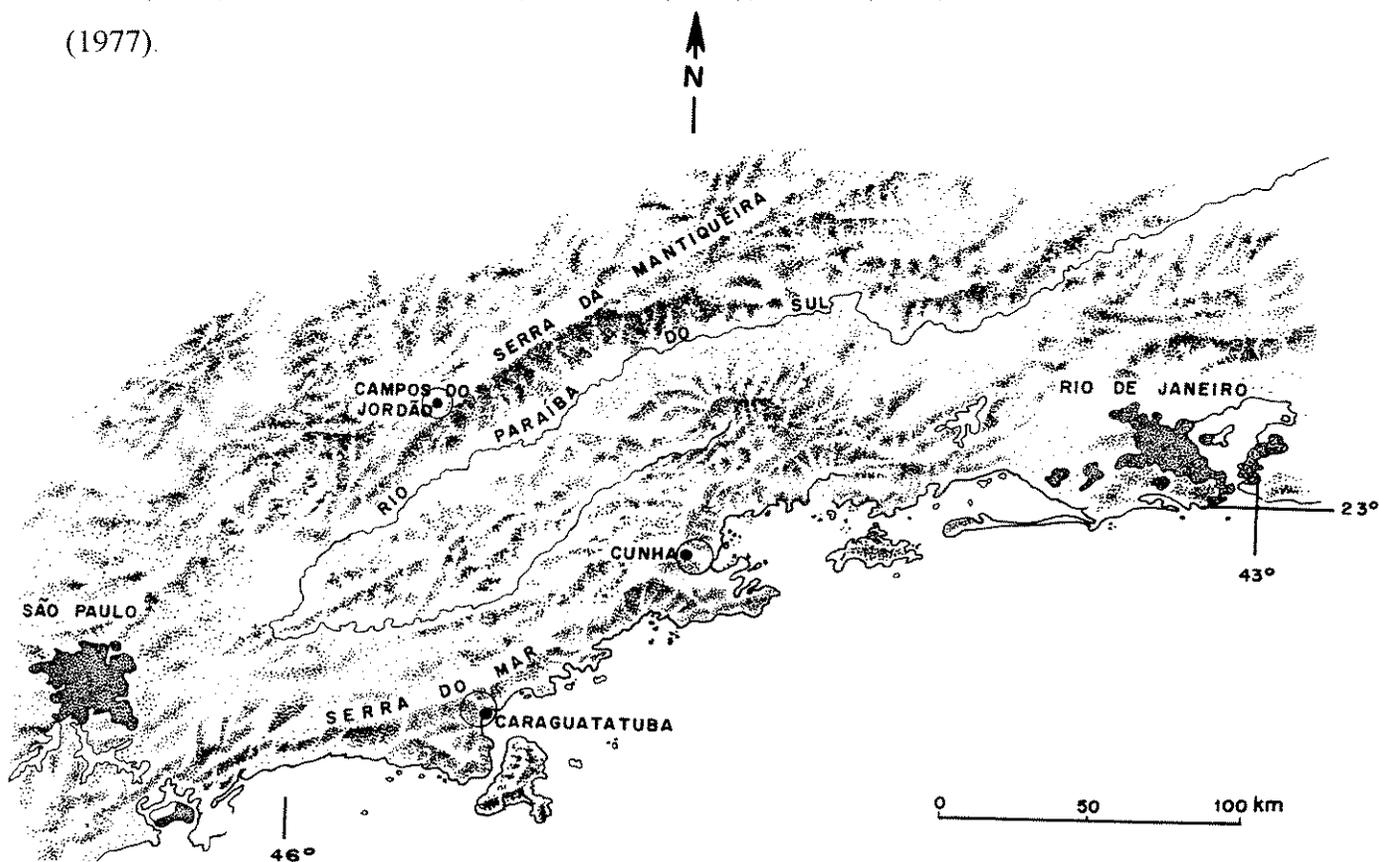
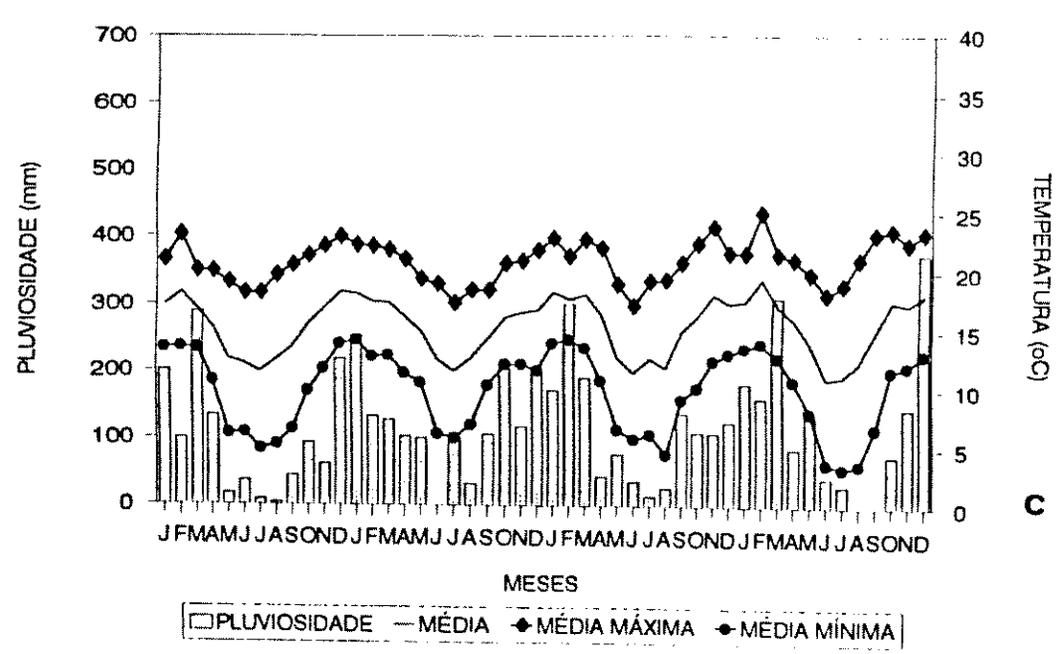
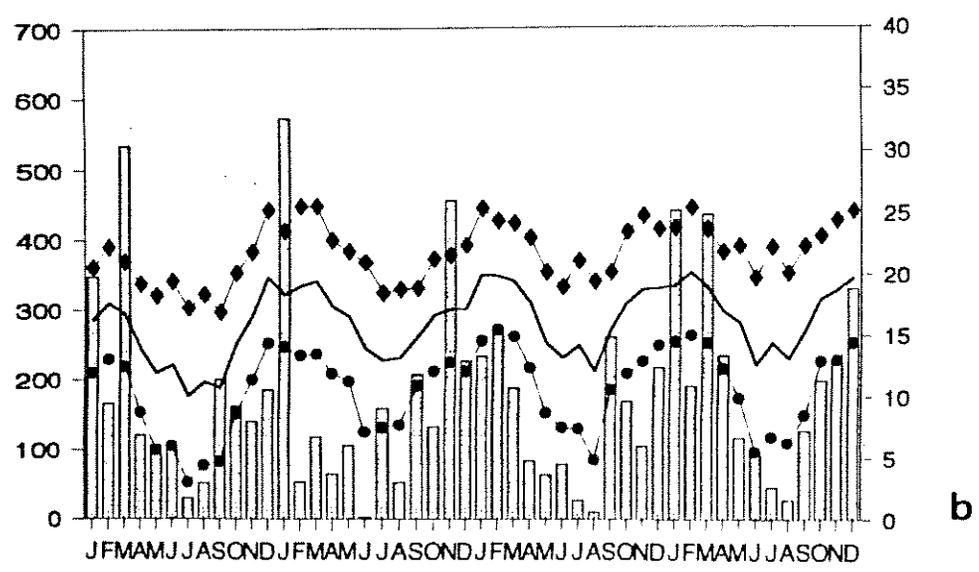
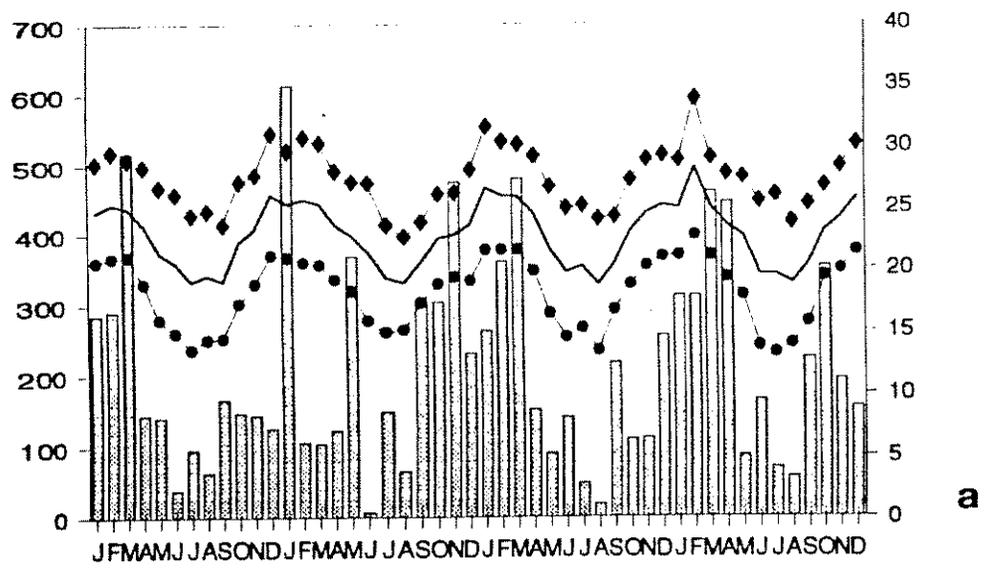


Figura 1: Localização das três áreas de estudo, situadas nas Serras do Mar e da Mantiqueira, São Paulo, sudeste do Brasil: Caraguatatuba (litoral norte), Cunha e Campos do Jordão (regiões serranas). Modificado de Suchantke (1982).



Para cada área de estudo, foram feitas viagens periódicas entre 30 a 45 dias, com duração de 3 a 5 dias no período de dezembro de 1991 a dezembro de 1993, e viagens esporádicas no período de 1994 a meados de 1995. Trilhas foram usadas como transectos da vegetação (ca. 4 km para cada área) e incluíram três tipos de ambientes: fechados, de interior de mata que possuem árvores altas e de dossel contínuo (Fig. 3a); intermediários, entre o interior e borda de mata que são caracterizados por possuir árvores mais baixas e de dossel descontínuo (Fig. 3b); e abertos, que são formados por clareiras e brejos de vegetação herbácea (Fig. 3c). Apesar destas áreas apresentarem graus variados de interferência humana, foram encontradas espécies polinizadas por beija-flores em todos os ambientes (Fig. 4).

2.2 Composição florística e Fenologia

O registro da composição das espécies vegetais, que poderiam ser polinizadas por beija-flores, foi feito a partir de atributos florais associados a ornitofilia (cf. Grant & Grant, 1968; Faegri e van der Pijl, 1980). As espécies ornitófilas oferecem vantagens para estudo, principalmente em formações florestais densas, por apresentarem flores grandes e de colorido vistoso que facilitam a localização e a observação (Stiles, 1978a; Fig. 4). Neste estudo, foi estabelecido que a coleta de informações seria feita para as flores das espécies situadas até 10 m no estrato vertical, a fim de eliminar erros advindos da observação em alturas superiores (Fig. 3).

Para a fenologia, durante cada visita, foi estimado o número de espécies ornitófilas em flor e para cada espécie foi quantificado o número de botões, flores e frutos em ramos escolhidos aleatoriamente na planta, bem como o número total de flores por planta, a fim de estabelecer os padrões de floração (cf. Gentry, 1974; Newstrom et al., 1994). Além disso, foi quantificado o número de indivíduos em flor por espécie, para estabelecer a





Nidularium innocens



Nidularium angustibracteatum



Nematanthus forsteri



Heliconia velloziana



Simingia cooperi



Cestrum corymbosum



Centropogon cornutus



Lobelia fistulosa



Siphocampylus westinianus

proporção relativa de espécies floridas num dado período do ano (cf. Fournier, 1974; Stiles, 1985; Dafni, 1992; Kearns & Inouye, 1993). Estas informações indicam as espécies vegetais mais importantes como recurso (fonte de néctar) para os beija-flores, bem como a variação deste recurso ao longo do ano.

2.3 Biologia floral

Das flores polinizadas por beija-flores foram registrados “in situ” e fotografados, atributos florais como posição, formato, dimensão e cor, visando a análise da variação morfológica, bem como seu hábito (cf. Arizmendi & Ornelas, 1990; I. Sazima et al., 1995b; Fig. 4). Amostras de flores foram conservadas em álcool 70% e, para algumas espécies, a dimensão foi registrada a partir deste material em laboratório (cf. Buzato & Franco, 1992). A medida corresponde ao comprimento interno da corola, da base à abertura (“effective length” cf. Wolf et al., 1976).

Informações sobre o período de antese (horário de abertura e duração das flores) foram registradas, assim como a disponibilidade de pólen e a receptividade do estigma (cf. Zeisler, 1938; Dafni, 1992). A viabilidade do pólen foi determinada a partir de grãos corados por carmim acético (Radford et al., 1974). Estas informações são de fundamental importância para melhor caracterizar as espécies, em especial nas espécies polinizadas tanto por beija-flores como por morcegos (cf. Buzato et al., 1994; M. Sazima et al., 1994).

O volume de néctar foi medido no período da manhã, com micro-seringa, em flores ensacadas no dia anterior e a concentração de açúcares foi avaliada com auxílio de um refratômetro manual (cf. Kraemer et al., 1993; I. Sazima et al., 1995a, b).

A partir da presença ou ausência de determinada espécie ornitófila em uma dada localidade, a similaridade entre as floras ornitófilas das três comunidades foi estimada

usando o coeficiente de Jaccard (Dunn & Everitt, 1982). Com base no conhecimento da fenologia, hábito e atributos florais, foram estabelecidas comparações entre as espécies ornitófilas das três localidades, a fim de identificar a ocorrência de espécies equivalentes entre as floras (cf. Feinsinger & Colwell, 1978).

Exemplares das espécies ornitófilas foram herborizados para identificação e estão depositados nos herbários IBt, G, K e UEC (Holmgren & Keuken, 1990), como material testemunho. Identificações do material botânico foram feitas pela consulta a literatura taxonômica e com auxílio de especialistas (cf. I. Sazima et al., 1995a, b).

2.4 Beija-flores visitantes: composição, ocorrência e comportamento

O registro da composição de espécies de beija-flores em cada localidade, bem como a ocorrência das espécies mais comuns ao longo do ano, foi feito principalmente durante sua visita às flores, porém outras atividades, como caça de insetos e manifestações territoriais também foram utilizadas para este fim (cf. Grant & Grant, 1968; Sick, 1985; I. Sazima et al., 1995a,b). Identificações dos beija-flores feitas no campo, documentadas em fotografias e vídeo, foram confirmadas através das descrições e ilustrações em Grantsau (1989).

O comportamento dos beija-flores durante as visitas às flores foi estudado por observação direta ou naturalística (cf. Lehner, 1979), à vista desarmada ou com auxílio de binóculos, sendo complementada com documentação fotográfica e filmagem em vídeo (cf. Grant & Grant, 1968; I. Sazima et al., 1995a,b). Durante as observações de visitas às flores de uma dada espécie, foram registrados o modo do beija-flor explorar a flor ou a inflorescência, o período, a duração e a frequência das visitas, bem como a permanência ou não da ave nas proximidades da planta de alimentação e as interações com indivíduos da mesma espécie ou de outras espécies de beija-flores (cf. Des Granges, 1978; Arizmendi & Ornelas, 1990; Buzato et al., 1994; I. Sazima et al., 1995a). Baseado nestas

informações, foi verificado se a espécie age como polinizador habitual ou ocasional de uma planta (cf. Franco & Buzato, 1992; M. Sazima et al., 1994) e se é territorial no uso do recurso ou age em linhas-de-captura, “trap-line” (Stiles, 1975; I. Sazima et al., 1995a, b). O dimorfismo sexual permitiu registrar diferenças no uso de flores por machos e fêmeas de algumas espécies (cf. Buzato et al., 1994; I. Sazima et al., 1995b).

Os atributos morfológicos dos beija-flores, como tamanho e curvatura do bico, foram medidos a partir de espécimes depositados em museus (Museu de História Natural da Unicamp, Museu de Zoologia da USP, Museu de Biologia Mello Leitão em Santa Tereza - ES) e a medida da massa foi obtida a partir dos dados contidos nas etiquetas (cf. I. Sazima et al. 1995a, b). Esses atributos morfológicos e suas relações espaciais com atributos florais (p.e. comprimento e curvatura da corola) foram analisados de modo semelhante ao descrito por Snow & Snow (1986) e Stein (1992). Essas relações, associadas às informações sobre comportamento durante visita a flores, permitiram verificar a extensão das categorias morfo-etológicas propostas por Feinsinger & Colwell (1978), de modo semelhante ao feito em I. Sazima et al. (1995b).

Baseado na presença ou ausência de determinada espécie de beija-flor a uma dada espécie de flor, foi registrada a frequência no uso de flores pelos beija-flores, sendo estabelecidos os subconjuntos de flores para cada espécie de beija-flor (cf. Stiles, 1985; I. Sazima et al., 1995b).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Composição florística

O número de plantas nativas polinizadas por beija-flores, encontradas nas três comunidades estudadas, é de oitenta e duas espécies, distribuídas em vinte e quatro famílias e quarenta e quatro gêneros (Tab. 1). Algumas espécies, como *Ruellia* cf. *brevifolia* (Acanthaceae), *Vriesea philippocoburgii* (Bromeliaceae), *Schlumbergera opuntioides* (Cactaceae), *Sophronitis mantiqueirae* e *Stenorhynchus lanceolatus* (Orchidaceae) foram consideradas como polinizadas por beija-flores, devido aos atributos florais ou às informações disponíveis sobre a biologia da polinização (cf. Catling, 1987; Alves, 1989; Fischer, 1994; Rose & Barthlott, 1994; Machado & Sazima, 1995). Além das espécies nativas, os beija-flores visitam espécies ornitófilas introduzidas, como *Canna paniculata* R. & P. (Cannaceae), *Heliconia rostrata* R. & P., *H.* cf. *bihai* (L.) L., *H.* cf. *caribaea* Lam. (Heliconiaceae) e *Musa coccinea* Andrews (Musaceae).

A composição florística mostra que poucas espécies ornitófilas estão representadas em cada família ou gênero e que uma ou duas famílias destacam-se devido ao grande número de espécies nelas contido (Tab. 1). Esta parece ser uma tendência encontrada para conjuntos de flores polinizadas por beija-flores em outras comunidades neotropicais, independente da sua composição florística (cf. Wolf et al., 1976; Snow & Snow, 1980; Grant, 1994). Neste estudo, que envolve áreas da Mata Atlântica no sudeste brasileiro, Bromeliaceae representa 30% das espécies polinizadas por beija-flores, com oito gêneros e vinte e sete espécies. Para o oeste da América do Norte, Scrophulariaceae parece ocupar situação semelhante a Bromeliaceae, com oito gêneros e setenta e cinco espécies, representando 58% da flora ornitófila desta região (cf. Grant, 1994).

Tabela 1: Oitenta e duas espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores, encontradas nas três localidades estudadas, Caraguatatuba e Cunha (Serra do Mar) e Campos do Jordão (Serra da Mantiqueira), situadas na Mata Atlântica, sudeste do Brasil.

Famílias, Gêneros e Espécies ^a	Famílias, Gêneros e Espécies ^a
Acanthaceae <i>Justicia carnea</i> <i>Mendoncia velloziana</i> <i>Ruellia cf. breviflora</i>	Fabaceae <i>Camptosema scarlatinum</i> <i>Collaea speciosa</i> <i>Dahlstedtia pinnata</i> <i>Erythrina speciosa</i>
Alstroemeriaceae <i>Alstroemeria inodora</i> <i>Bomarea edulis</i>	Gesneriaceae <i>Nematanthus fissus</i> , <i>N. fluminensis</i> , <i>N. fornix</i> , <i>N. fritschii</i> , <i>N. gregarius</i> , <i>N. sericeus</i> <i>Sinningia allagophylla</i> , <i>S. cooperi</i> , <i>S. douglasii</i>
Amaryllidaceae <i>Hippeastrum aviflorum</i>	Heliconiaceae <i>Heliconia angusta</i> , <i>H. spathocircinata</i> , <i>H. velloziana</i>
Asteraceae <i>Mutisia campanulata</i> , <i>M. cf. coccinea</i> , <i>M. speciosa</i>	Lamiaceae <i>Salvia arenaria</i> , <i>S. balaustina</i>
Bignoniaceae <i>Friedericia speciosa</i> <i>Pyrostegia venusta</i>	Lobeliaceae <i>Centropogon cornutus</i> <i>Lobelia fistulosa</i> <i>Siphocampylus cf. betulaeifolius</i> , <i>S. sulfureus</i> , <i>S. westinianus</i>
Bombacaceae <i>Spirotheca passifloroides</i>	Loranthaceae <i>Psittacanthus cf. dichrous</i>
Bromeliaceae <i>Aechmea distichantha</i> , <i>A. nudicaulis</i> , <i>A. pectinata</i> <i>Billbergia distachia</i> , <i>B. pyramidalis</i> <i>Canistrum cyathiforme</i> , <i>C. lindentii</i> <i>Neoregelia johannis</i> <i>Nidularium angustibracteatum</i> , <i>N. billbergioides</i> , <i>N. innocentii</i> , <i>N. marigoi</i> , <i>N. procerum</i> <i>Quesnelia arvensis</i> , <i>Q. marmorata</i> <i>Tillandsia gardneri</i> , <i>T. geminiflora</i> , <i>T. stricta</i> <i>Vriesea altodasserrae</i> , <i>V. ensiformis</i> , <i>V. flammea</i> , <i>V. incurvata</i> , <i>V. morremana</i> , <i>V. philippocoburgii</i> , <i>V. rodigasiana</i> , <i>V. scalaris</i> , <i>V. sceptrum</i>	Malvaceae <i>Abutilon regnellii</i> , <i>A. aff. regnellii</i> , <i>A. rufinerve</i>
Buddlejaceae <i>Buddleja brasiliensis</i>	Marcgraviaceae <i>Norantea brasiliensis</i>
Cactaceae <i>Schlumbergera opuntoides</i>	Onagraceae <i>Fuchsia regia</i>
Costaceae <i>Costus spiralis</i>	Orchidaceae <i>Sophronitis mantiqueirae</i> <i>Stenorhynchus lanceolatus</i>
Ericaceae <i>Agarista oleifolia</i>	Rubiaceae <i>Manettia cordifolia</i> , <i>M. gracilis</i> , <i>M. pubescens</i> <i>Psychotria nuda</i> , <i>P. pubigera</i>
	Scrophulariaceae <i>Esterhazyia campestris</i> <i>Velloziella dracocephaloides</i>
	Solanaceae <i>Cestrum corymbosum</i>

^a Exsicatas depositadas nos herbários UEC, IBt, K, G (cf. Holmgren e Keuken, 1990).

A riqueza de espécies de Bromeliaceae, nas três áreas estudadas, é inversamente proporcional à altitude (Tabs. 2,3 e 4), sendo que a maior representatividade desta família, ca. de 50%, é encontrada na mata de baixada. Na região estuarina da Juréia, São Paulo, Bromeliaceae representa 81% das espécies polinizadas por beija-flores (Fischer, 1994), apesar de sua riqueza de espécies ser semelhante à encontrada em Caraguatatuba. Portanto, a grande representatividade desta família na Juréia reflete a aparente ausência de plantas ornitófilas em outras famílias vegetais.

No processo evolutivo da interação entre flores e beija-flores, estão envolvidos tanto fatores históricos como ecológicos (cf. Grant, 1994). Aos fatores históricos poderiam ser atribuídas as diferenças na composição florística e riqueza de espécies nos grupos taxonômicos entre as floras de diversas regiões, como oeste dos EUA, América Central, Andes e sudeste do Brasil (cf. Wolf et al., 1976; Snow & Teixeira, 1982; Stiles, 1985; Snow & Snow, 1986; I. Sazima et al., 1995, b), e Grant & Grant (1967) consideram também que fatores ecológicos locais poderiam promover a formação de novas espécies. Além disso, a distribuição de poucas espécies polinizadas por beija-flores em cada gênero ou família, independente de sua área de ocorrência, poderia estar relacionada ao comportamento alimentar generalista destas aves (q.v. comportamento dos beija-flores), constituindo um fator ecológico.

Dentre as comunidades estudadas, Cunha possui a maior riqueza de espécies polinizadas por beija-flores, seguido de Caraguatatuba e Campos do Jordão. A riqueza de espécies, encontrada em áreas da Serra do Mar, provavelmente sofre influências das condições climáticas locais (Fig. 2a,b). O fator meteorológico é reconhecido como influente na determinação da alta incidência de espécies, muitas vezes endêmicas, em áreas com tais características (Eiten, 1992). Bromeliaceae representa um bom exemplo de endemismo na Serra do Mar (Leme & Marigo, 1993) e, uma vez que a maior ocorrência das espécies desta família é em áreas de baixada (Tabs. 2,3), amostragens suplementares em Caraguatatuba poderão provocar inversão na riqueza de espécies entre as localidades

Tabela 2: Trinta e quatro espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores, encontradas em Caraguatatuba, Serra do Mar.

Espécies	Hábito da planta	Cor da flor ^a	Formato da flor ^b	Local de deposição de pólen no beija-flor ^c
Acanthaceae				
<i>Justicia carnea</i>	herbácea	rosa	tipo goela	ve
<i>Mendoncia velloziana</i>	liana	vermelha/verde	tubo	bi
Bromeliaceae				
<i>Aechmea distichantha</i>	epífita	violeta/vermelha	tubo	bi
<i>Aechmea nudicaulis</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	bi
<i>Aechmea pectinata</i>	epífita	creme/verde	tubo	bi
<i>Billbergia pyramidalis</i>	epífita	vermelha/rosa	tubo	ve, fr
<i>Neoregelia johannis</i>	epífita	branca/verde	tubo	bi
<i>Nidularium billbergioides</i>	epífita	branca/amarela	tubo	bi
<i>Nidularium innocentii</i>	epífita	branca/vermelha	tubo	bi
<i>Nidularium procerum</i>	epífita	violeta/rosa	tubo	bi
<i>Quesnelia arvensis</i>	epífita	azul/rosa	tubo	bi
<i>Quesnelia marmorata</i>	epífita	azul/rosa	tubo	bi
<i>Tillandsia gardneri</i>	epífita	rosa/rosa	tubo	bi
<i>Tillandsia stricta</i>	epífita	azul/rosa	tubo	bi
<i>Vriesea flammea</i>	epífita	branca/vermelha	tubo	ve ^f
<i>Vriesea incurvata</i>	epífita	amarela/laranja	tubo	ve
<i>Vriesea philippocoburgii</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	me, ga ^f
<i>Vriesea rodigasiana</i>	epífita	branca/amarela	tubo	ve
<i>Vriesea scalaris</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	ve ^f
Buddlejaceae				
<i>Buddleja brasiliensis</i>	herbácea	amarela	tubo	bi
Costaceae				
<i>Costus spiralis</i>	herbácea	rosa/púrpura	tubo	fr
Fabaceae				
<i>Dahlsiedia pinnata</i>	arvoreta	rosa	tubo	bi, me
<i>Erythrina speciosa</i>	arvoreta	vermelha	tubo	bi, me
Gesneriaceae				
<i>Nematanthus fissus</i> ^d	epífita	vermelha	tubo	bi
<i>Nematanthus fluminensis</i> ^d	epífita	amarela	tubo	bi, me
<i>Nematanthus fritschii</i> ^d	epífita	rosa	tubo	bi, me
Heliconiaceae				
<i>Heliconia angusta</i>	herbácea	branca/vermelha	tubo	fr
<i>Heliconia spathocircinata</i>	herbácea	amarela/laranja	tubo	fr
<i>Heliconia velloziana</i>	herbácea	creme/vermelha	tubo	fr
Lobeliaceae				
<i>Centropogon cornutus</i>	herbácea	rosa	tubo	ve
Marcgraviaceae				
<i>Norantea brasiliensis</i> ^e	liana	vermelha	tipo pincel	fr, ve, me, ga
Rubiaceae				
<i>Manettia gracilis</i>	liana	vermelha	tubo	fr, me ^f
<i>Psychotria nuda</i>	arvoreta	amarela/púrpura	tubo	bi
<i>Psychotria pubigera</i>	arvoreta	creme/verde	tubo	bi ^f

^a Cor das brácteas ou do cálice após barra (*A. pectinata* apresenta algumas folhas avermelhadas na época da floração, *N. johannis* apresenta a ponta das folhas avermelhadas e *N. fluminensis* apresenta manchas púrpura na face inferior das folhas).

^b Segundo Faegri & van der Pijl (1980).

^c Locais de deposição do pólen em partes do corpo dos visitantes. Abreviações: bi=bico, fr=fronte, ga=garganta, me=mento, ve=vértice; cf. Grantsau (1988).

^d Flores duram de 3-4 dias.

^e A flor isolada é aberta.

^f Inferido a partir da morfologia das flores e beija-flores.

Tabela 3: Trinta e seis espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas em Cunha, Serra do Mar.

Espécies	Hábito da planta	Cor da flor ^a	Formato da flor ^b	Local de deposição de pólen no beija-flor ^c
Acanthaceae				
<i>Ruellia</i> cf. <i>breviflora</i>	herbácea	vermelha	tipo goela	fr, bi ⁸
Alstroemeriaceae				
<i>Bomarea edulis</i>	liana	rosa	tubo	bi
Asteraceae				
<i>Mutisia campanulata</i>	liana	vermelha	tubo	fr, me
<i>Mutisia speciosa</i>	liana	rosa	tubo	fr, me
Bignoniaceae				
<i>Friedericia speciosa</i>	liana	vermelha	tubo	bi
<i>Pyrostegia venusta</i>	liana	laranja	tubo	ve, fr
Bombacaceae				
<i>Spirotheca passifloroides</i>	liana	vermelha	aberta	fr, ve ^f
Bromeliaceae				
<i>Aechmea distichantha</i>	epífita	violeta/vermelha	tubo	bi
<i>Billbergia distachia</i>	epífita	verde/rosa	tubo	ve, ga
<i>Canistrum lindemii</i>	epífita	amarela/rosa	tubo	bi ^f
<i>Nidularium angustibracteatum</i>	epífita	azul/vermelha	tubo	bi
<i>Nidularium</i> cf. <i>marigoii</i>	epífita	rosa/vermelha	tubo	bi ^f
<i>Tillandsia geminiflora</i>	epífita	rosa/rosa	tubo	bi
<i>Tillandsia stricta</i>	epífita	azul/rosa	tubo	bi
<i>Vriesea altodasserrae</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	bi, fr, me ^f
<i>Vriesea ensiformis</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	ve
<i>Vriesea morreniana</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	ve
Buddlejaceae				
<i>Buddleja brasiliensis</i>	herbácea	amarela	tubo	bi
Ericaceae				
<i>Agarista oleifolia</i>	arvoreta	vermelha	tubo	bi ^f
Fabaceae				
<i>Camptosema scarlatinum</i>	liana	vermelha	tipo estandarte	bi, me
<i>Collaea speciosa</i>	arbusto	vermelha	tipo estandarte	bi, me
<i>Erythrina speciosa</i>	arvoreta	vermelha	tubo	bi, me
Gesneriaceae				
<i>Nematanthus gregarius</i> ^d	epífita	laranja	tubo	bi ^f
<i>Nematanthus sericeus</i> ^d	epífita	vermelha & laranja	tubo	bi
<i>Sinningia cooperi</i> ^d	epífita	vermelha	tubo	ve
<i>Sinningia douglasii</i> ^d	epífita	rosa & púrpura	tubo	fr, bi
Lamiaceae				
<i>Salvia balaustina</i>	arbusto	vermelha	tipo goela	fr
Lobeliaceae				
<i>Lobelia fistulosa</i>	herbácea	rosa	tubo	ve
<i>Siphocampylus</i> cf. <i>betulaefolius</i>	herbácea	vermelha	tubo	ve ^f
<i>Siphocampylus sulfureus</i> ^e	herbácea	amarela	tubo	bi, fr
<i>Siphocampylus westinianus</i>	herbácea	amarela & vermelha	tubo	ve
Loranthaceae				
<i>Psittacanthus</i> cf. <i>dichrous</i>	liana	laranja	tubo	fr ^f
Malvaceae				
<i>Abutilon regnellii</i> ^e	arvoreta	rosa	tipo campânula	fr, bi, me, ga
<i>Abutilon rufinerve</i> ^e	arvoreta	rosa ou amarela	tipo campânula	fr, bi, me, ga
Onagraceae				
<i>Fuchsia regia</i>	arbusto	vermelha & violeta	tubo	bi, fr, me, ga
Rubiaceae				
<i>Manettia cordifolia</i>	liana	vermelha	tubo	fr, me

^a Cor das brácteas ou do cálice após barra.^b Segundo Faegri & van der Pijl (1980).^c Locais de deposição do pólen em partes do corpo dos visitantes. Abreviações: bi=bico, fr=fronte, ga=garganta, me=mento, ve=vértice; cf. Grantsau (1988).^d Flores duram de 3-4 dias.^e Apresenta atributos intermediários entre as síndromes de ornitofilia e quiropterofilia, sendo polinizada tanto por beija-flores como por morcegos (Buzato et al. 1994, Sazima et al. 1994).^f Inferido a partir da morfologia das flores e beija-flores.

Tabela 4: Trinta e uma espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas, em Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira.

Espécies	Hábito da planta	Cor da flor ^a	Formato da flor ^b	Local de deposição de pólen no beija-flor ^c
Alstroemeriaceae				
<i>Alstroemeria inodora</i>	herbácea	laranja	tubo	me
<i>Bomarea edulis</i>	liana	rosa	tubo	bi
Amaryllidaceae				
<i>Hippeastrum aviflorum</i>	herbácea	vermelha & verde	tubo	fl. as
Asteraceae				
<i>Mutisia cf. coccinea</i>	liana	vermelha	tubo	fr, me
<i>Mutisia spectiosa</i>	liana	rosa	tubo	fr, me
Bromeliaceae				
<i>Aechmea distichantha</i>	epífita	violeta/vermelha	tubo	bi
<i>Aechmea nudicaulis</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	bi
<i>Billbergia distachia</i>	epífita	verde/rosa	tubo	ve, ga
<i>Canistrum cyathiforme</i>	epífita	amarela/vermelha	tubo	bi
<i>Nidularium marigoii</i>	epífita	rosa/vermelha	tubo	bi
<i>Tillandsia stricta</i>	epífita	azul/rosa	tubo	bi
<i>Vriesea sceptrum</i>	epífita	laranja/laranja	tubo	bi
Buddlejaceae				
<i>Buddleja brasiliensis</i>	herbácea	amarela	tubo	bi
Cactaceae				
<i>Schlumbergera opuntioides</i>	epífita	púrpura	tubo	ve ^f
Ericaceae				
<i>Agarista oleifolia</i>	arvoreta	vermelha	tubo	bi ^f
Fabaceae				
<i>Camposema scarlatinum</i>	liana	vermelha	tipo estandarte	bi, me
<i>Collaea speciosa</i>	arbusto	vermelha	tipo estandarte	bi, me
Gesneriaceae				
<i>Nematanthus forrnx</i> ^d	epífita	vermelha	tubo	bi
<i>Sinningia allagophylla</i> ^d	herbácea	laranja	tubo	bi
<i>Sinningia douglasii</i> ^d	epífita	rosa & púrpura	tubo	fr, bi
Lamiaceae				
<i>Salvia arenaria</i>	arbusto	vermelha	tipo goela	bi
Lobeliaceae				
<i>Siphocampylus sulfureus</i> ^e	herbácea	amarela	tubo	bi, fr
<i>Siphocampylus westinianus</i>	herbácea	amarela & vermelha	tubo	ve
Malvaceae				
<i>Abutilon aff. regnellii</i> ^e	arvoreta	rosa	tipo campânula	fr, bi, me, ga
Onagraceae				
<i>Fuchsia regia</i>	arbusto	vermelha & violeta	tubo	bi, fr, me, ga
Orchidaceae				
<i>Sophronitis mantiqueirae</i>	epífita	vermelha	tubo	bi ^f
<i>Stenorhynchus lanceolatus</i>	herbácea	rosa	tubo	bi ^f
Rubiaceae				
<i>Manettia pubescens</i>	liana	vermelha	tubo	me, fr
Scrophulariaceae				
<i>Esterhazyia campestris</i>	arbusto	laranja	tubo	ve
<i>Velloziella dracocephaloides</i>	herbácea	laranja	tipo goela	fr, ve ^f
Solanaceae				
<i>Cestrum corymbosum</i>	arvoreta	amarela	tubo	bi

^a Cor das brácteas ou do cálice após barra.

^b Segundo Faegri & van der Pijl (1980).

^c Locais de deposição do pólen em partes do corpo dos visitantes. Abreviações: as=asa, bi=bico, fl=flanco, fr=fronte, ga=garganta, me=mento, ve=vértice; cf. Grantsau (1988).

^d Flores duram de 3-4 dias.

^e Apresenta atributos intermediários entre as síndromes de ornitofilia e quiropterofilia, sendo polinizada tanto por beija-flores como por morcegos (Buzato et al. 1994, Sazima et al. 1994).

^f Inferido a partir da morfologia floral e dos beija-flores.

estudadas, passando Caraguatatuba a ter a maior riqueza de espécies ornitófilas, seguida de Cunha e Campos do Jordão (M. & I. Sazima, com. pess; obs. pess).

Das vinte e quatro famílias representadas entre as espécies polinizadas por beija-flores, a Classe Magnoliopsida contém cerca de 80% das famílias. Quanto ao número de espécies, há um equilíbrio entre as duas classes, Magnoliopsida e Liliopsida, sendo que cerca de 60% das espécies polinizadas por beija-flores pertencem a dicotiledôneas e cerca de 40% a monocotiledôneas. Este equilíbrio na distribuição das espécies apresenta influência da riqueza de espécies de Bromeliaceae. Além disso, na mata de baixada estão concentradas as famílias de monocotiledôneas pertencentes a subclasse Zingiberidae, que caracteristicamente possuem representantes tipicamente ornitófilos em várias regiões tropicais (cf. Ippolito & Armstrong, 1993), sendo constantemente associados aos beija-flores Phaethorninae, na região neotropical (Stiles, 1981; Endress, 1994).

Pelos valores do índice de similaridade de Jaccard, entre as três comunidades de flores ornitófilas (Caraguatatuba-Cunha: 0.090; Caraguatatuba-Campos do Jordão: 0.063; Cunha-Campos do Jordão: 0.264), existe similaridade florística entre as comunidades de matas de altitude localizadas na Serra do Mar (Cunha) e Serra da Mantiqueira (Campos do Jordão) e ambas são bem diferentes da comunidade de flores na mata de baixada em Caraguatatuba. As diferenças na composição florística apresentam influências históricas de colonização das áreas pelas diferentes espécies. Por exemplo, a maioria das espécies de *Heliconia* é restrita a áreas de baixa altitude (cf. Stiles, 1979; Berry & Kress, 1991), ao passo que espécies de *Fuchsia* possuem distribuição restrita a matas de altitude (cf. Berry, 1982).

Dentre as plantas polinizadas por beija-flores, quatro espécies são também polinizadas por morcegos glossofagíneos: *Siphocampylus sulfureus*, Lobeliaceae; *Abutilon regnellii*, *A. aff. regnellii* e *A. rufinerve*, Malvaceae (Tabs. 2,3 e 4; e q.v. conteúdo 3.4.7). Estas espécies são encontradas em matas de altitude, onde foi registrado somente o morcego *Anoura caudifer* como visitante floral (Buzato et al., 1994; M. Sazima et al., 1994, 1995).

As plantas ornitófilas, nas comunidades estudadas, são constituídas por epífitas (42%), herbáceas (21%), lianas (20%), arvoretas (11%) ou arbustos (6%). A tendência ao hábito epífita e herbáceo foi encontrada em outras comunidades de flores polinizadas por beija-flores em formações florestais (Stiles, 1981, 1985; Snow & Snow, 1986; Arizmendi & Ornelas, 1990). A variedade de hábitos está relacionada a riqueza de famílias (Tabs. 2,3,4; Fig. 4). Somente nas matas de altitude, representadas por 16 a 17 famílias ornitófilas em cada localidade (Tabs. 3 e 4), foi encontrado o hábito arbustivo. Porém, *Norantea brasiliensis* (Marcgraviaceae), na mata de baixada, pode alterar o hábito, de liana para arbusto, dependendo das condições ambientais nas quais se desenvolve (I. Sazima et al., 1993).

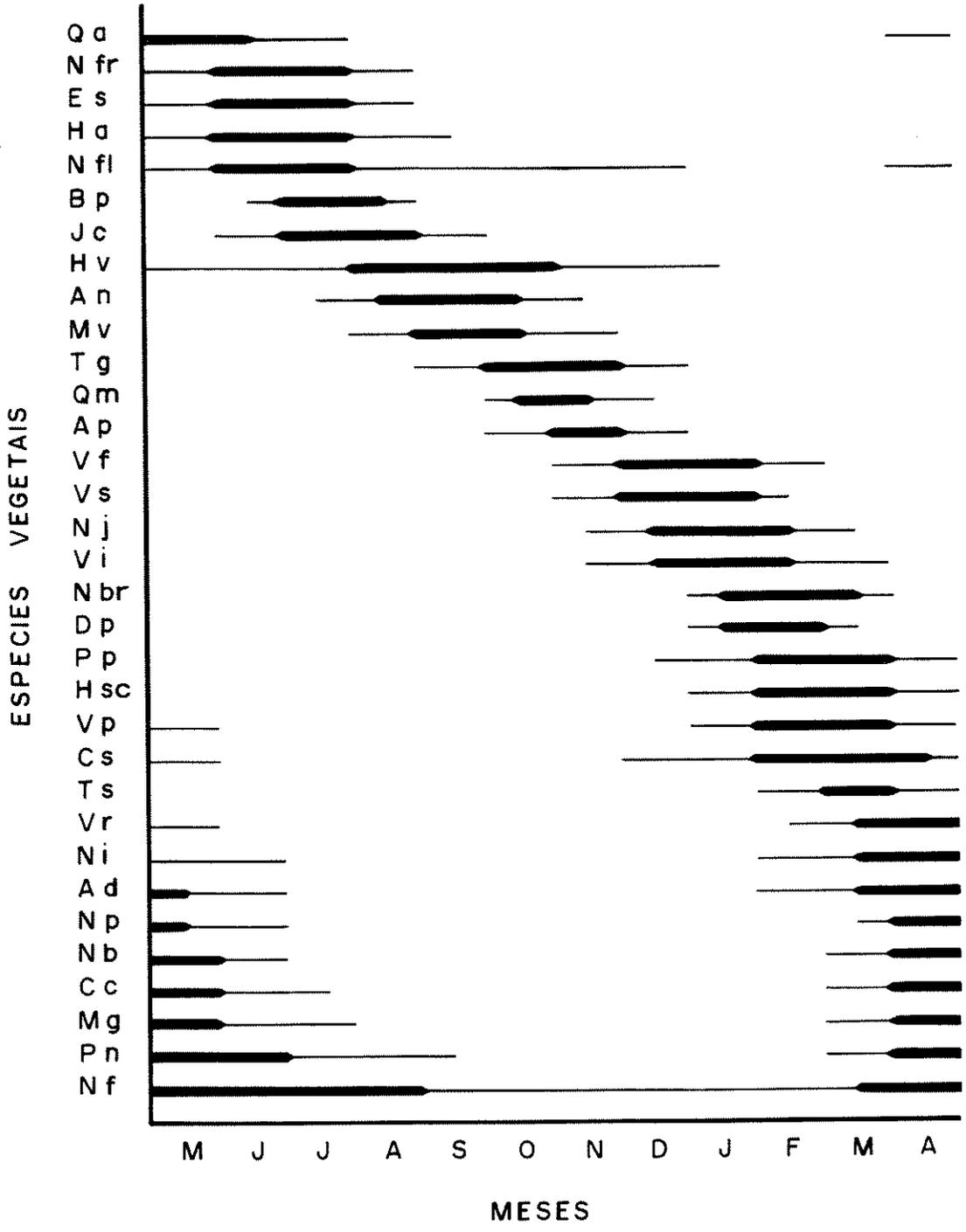
A tendência ao epifitismo é fortemente influenciada pela riqueza de espécies de Bromeliaceae e Gesneriaceae. As espécies de Bromeliaceae perfazem 30% dos 42% de espécies de hábito epífita. A redução no número de espécies de Bromeliaceae, registrada de Caraguatatuba para Campos do Jordão, é acompanhada de uma diminuição em ca. 50% no epifitismo. O hábito epífita é uma tendência evolutiva nestas famílias (Benzing, 1980; Wiehler, 1983) e, portanto, a diversidade de hábitos entre comunidades de flores polinizadas por beija-flores reflete tendências evolutivas relacionadas às famílias que as compõem (cf. Stiles, 1978b, 1985, para diferenças entre composição florística e hábito em outra região neotropical).

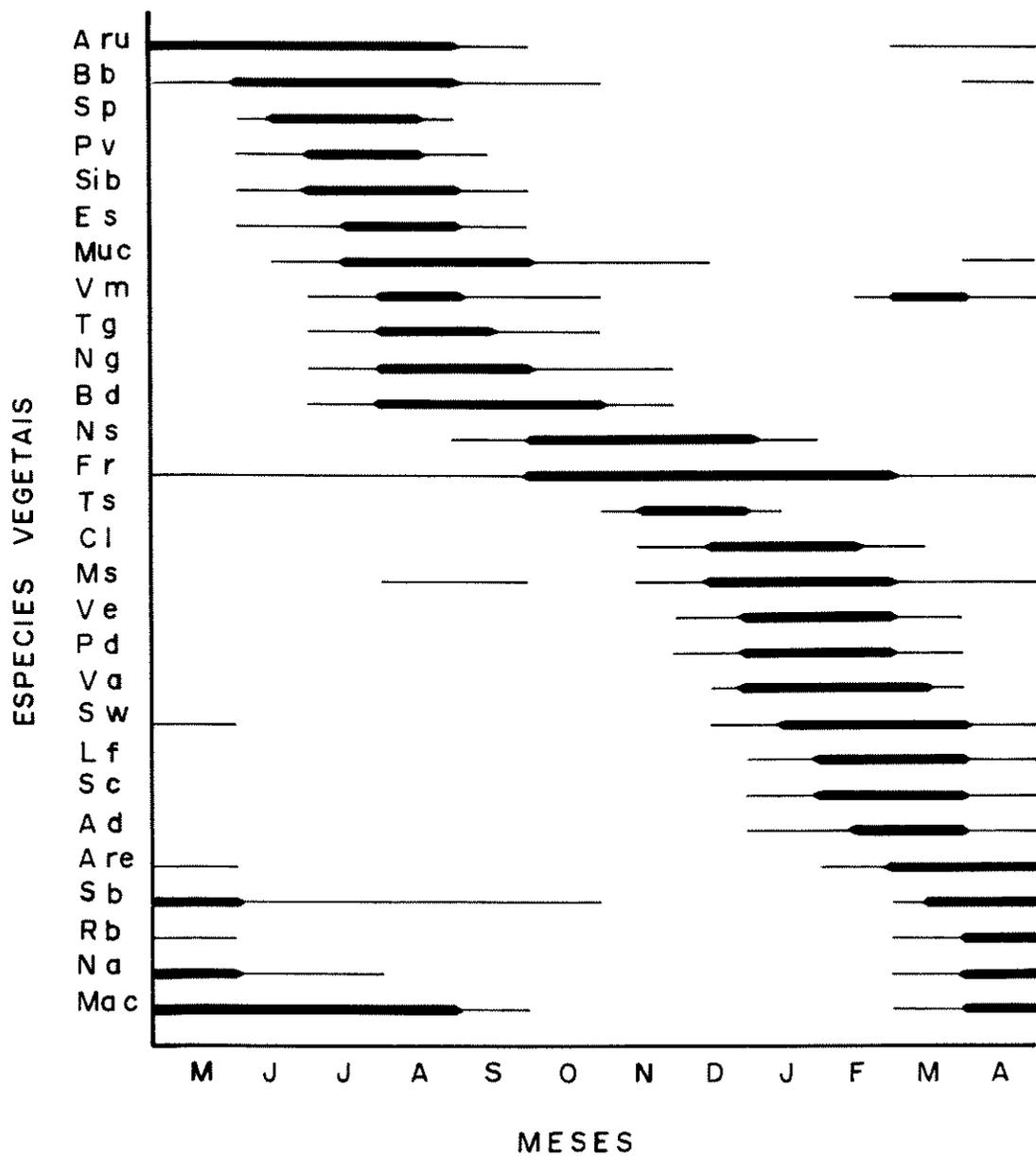
A diversidade dos conjuntos de flores polinizadas por beija-flores, entre as comunidades estudadas, ilustra bem a característica de mosaico entre as floras que compõem a Mata Atlântica e contribui para reforçar o consenso entre os pesquisadores de que esta é uma das regiões de maior diversidade florística do mundo (Mori et al., 1981; Prance & Campbell, 1988; Leme & Marigo, 1993).

3.2 Fenologia

As espécies polinizadas por beija-flores, nas três comunidades estudadas, florescem por poucos meses (p.e. *Billbergia pyramidalis*, *Hippeastrum aviflorum*), ou ao longo de todo ano (p.e. *Fuchsia regia* ou *Abutilon* aff. *regnellii*), com picos de floração que duram de um a cinco meses e meio (Figs. 5, 6 e 7). Relacionando a longevidade do período de floração (Figs. 5, 6 e 7) com o número de flores produzidas por planta (Tabs. 5,6 e 7), foram encontrados três dos padrões de floração definidos por Gentry (1974), nas comunidades ornitófilas estudadas. A maioria das espécies é classificada nos padrões de floração do tipo contínuo, “steady-state” (p.e. *Abutilon* aff. *regnellii* e *Salvia arenaria*) ou contínuo modificado, “modified steady-state” (p.e. *Vriesea ensiformis* e *Hippeastrum aviflorum*). As Fabáceas *Dahlstedtia pinnata* e *Erythrina speciosa* podem ser classificadas no padrão de floração do tipo cornucópia. Algumas espécies, como *Fuchsia regia* e *Cestrum corymbosum*, possuem mais flores por planta (Tab. 7) que o habitualmente descrito para o tipo de floração contínuo, porém exceções aos critérios de classificação podem ser justificadas por estar sendo generalizada uma classificação definida para Bignoniaceae (Gentry, 1974). O padrão do tipo contínuo parece ser comum em flores polinizadas por vertebrados, nos neotrópicos (cf. Wolf et al., 1976; Dobat & Peikert-Holle, 1985; Stiles, 1978b, 1985) e foi ressaltado na descrição original como estando associado a espécies polinizadas por animais com períodos de vida longo e que estabelecem rotas alimentares, denominados “trapliners” por Janzen (1971).

Recentemente, uma nova classificação para os padrões fenológicos foi estabelecida por Newstrom et al. (1994). De acordo com esta classificação, a maioria das espécies polinizada por beija-flores possui floração anual, que resulta em previsibilidade no período de florada. Das espécies aqui estudadas, *Cestrum corymbosum* possui floração sub-anual e irregular e *Fuchsia regia* e *Salvia balaustina* possuem floração contínua (Figs. 6 e 7). As características encontradas na fenologia das flores ornitófilas na América Central indicam que o conjunto de flores polinizadas por Phaethorninae apresenta floração sequencial e contínua ao longo do ano, ao passo que o conjunto de flores polinizadas por





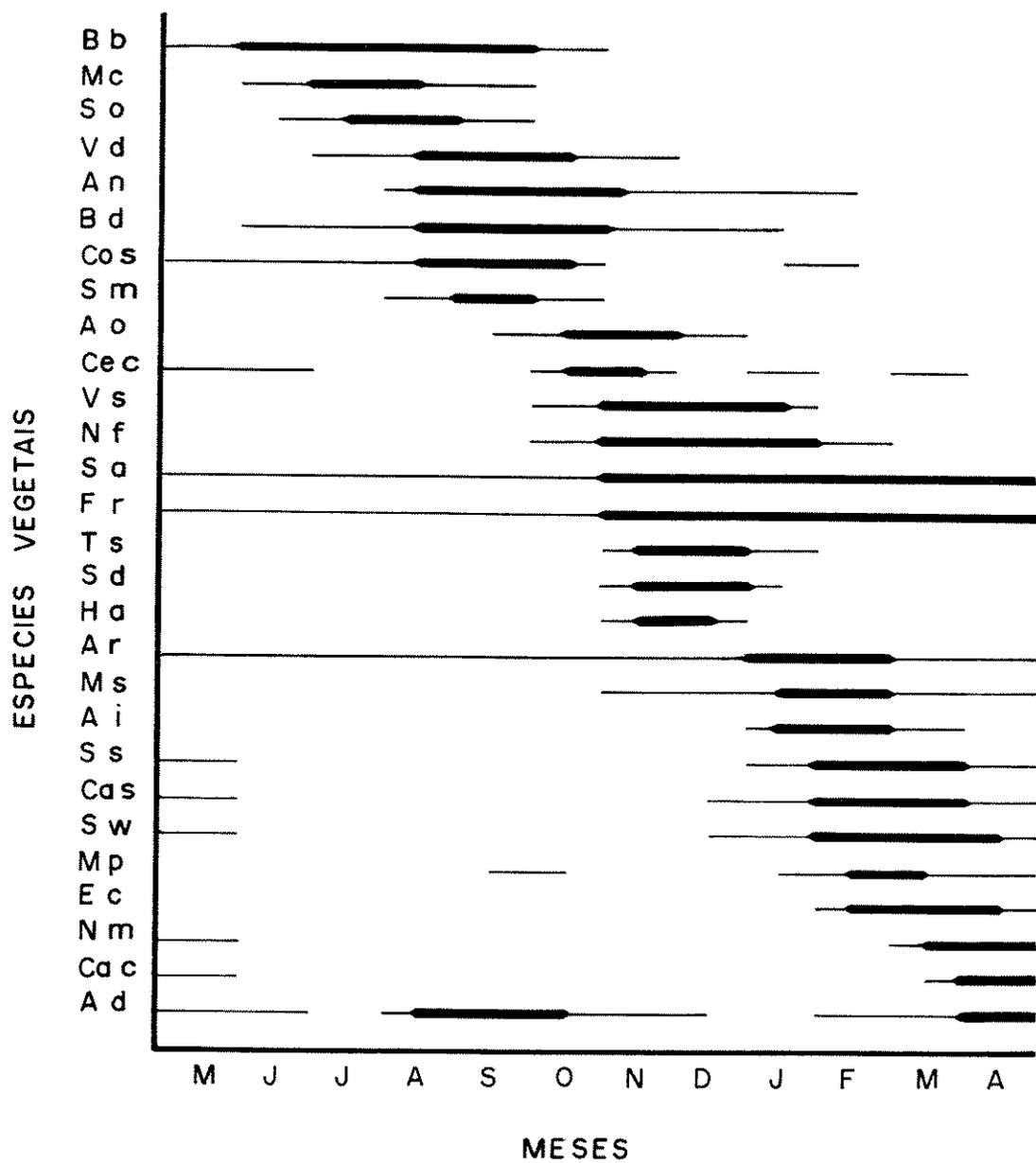


Tabela 5: Medidas de quatro atributos florais em vinte e oito espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas, na localidade de Caraguatatuba, sudeste brasileiro.

Espécies	Flores por planta por dia ^a	Comprimento da corola (Xmm ± sd)	Concentração de açúcares (X% ± sd)	Volume de néctar ^b (Xµl ± sd)
Acanthaceae				
<i>Justicia carnea</i> ^c	1-5	34.9 ± 1.1 (n=10)	21.5 ± 2.7 (n=6)	17.0 (n=1)
<i>Mendoncia velloziana</i> ^c	1-26	27.0 ± 1.2 (n=5)	22.1 ± 3.0 (n=10)	...
Bromeliaceae				
<i>Aechmea distichantha</i> ^c	2-12	13.3 ± 0.8 (n=10)	22.9 ± 0.7 (n=10)	6.2 ± 3.9 (n=10)
<i>Aechmea nudicaulis</i> ^c	1-6	12.3 ± 0.5 (n=10)	27.2 ± 0.5 (n=10)	14.5 ± 5.0 (n=10)
<i>Aechmea pectinata</i> ^c	2-10	24.8 ± 1.0 (n=11)	26.4 ± 1.9 (n=8)	23.6 ± 5.7 (n=8)
<i>Billbergia pyramidalis</i> ^c	1-5	38.3 ± 1.7 (n=6)	33.3 ± 3.2 (n=6)	41.8 ± 2.5 (n=5)
<i>Neoregelia johannis</i> ^c	2-6	25.7 ± 0.7 (n=8)	44.2 ± 7.5 (n=6)	54.1 ± 9.2 (n=6)
<i>Nidularium billbergioides</i> ^c	1-7	29.6 ± 1.5 (n=5)	30.3 ± 1.3 (n=5)	15.2 ± 3.0 (n=5)
<i>Nidularium innocentii</i> ^c	1-5	53.0 ± 4.2 (n=8)	34.2 ± 8.0 (n=7)	11.5 ± 4.1 (n=7)
<i>Nidularium procerum</i> ^c	1-4	48.7 ± 1.8 (n=7)	38.9 ± 10.1 (n=11)	25.1 ± 7.1 (n=11)
<i>Quesnelia arvensis</i> ^d	2-8	20.6 ± 0.5 (n=3)	22.2 ± 1.1 (n=2)	6.5 ± 0.7 (n=2)
<i>Quesnelia marmorata</i> ^c	1-6	25.1 ± 0.7 (n=7)	28.5 ± 0.8 (n=6)	9.5 ± 1.3 (n=4)
<i>Tillandsia stricta</i> ^d	2-5	18.3 ± 1.4 (n=7)	30.7 ± 0.7 (n=4)	3.4 ± 1.1 (n=5)
<i>Vriesea incurvata</i> ^c	1-2	41.6 ± 0.5 (n=3)	21.0 ± 4.9 (n=2)	8.0 (n=1)
<i>Vriesea rodigasiana</i> ^d	1-2	31.0 ± 1.0 (n=2)	27.2 ± 0.8 (n=2)	12.5 ± 0.5 (n=2)
Buddlejaceae				
<i>Buddleia brasiliensis</i> ^d	7-86	9.3 ± 0.6 (n=10)	18.9 ± 2.0 (n=6)	1.8 ± 0.5 (n=13)
Costaceae				
<i>Costus spiralis</i> ^c	1-2	48.9 ± 1.3 (n=10)	25.0 ± 8.0 (n=10)	34.7 ± 23.5 (n=10)
Fabaceae				
<i>Dahlstedtia pinnata</i> ^c	5-32	45.5 ± 0.8 (n=10)	20.7 ± 0.9 (n=8)	43.8 ± 10.1 (n=8)
<i>Erythrina speciosa</i> ^c	10-46	59.9 ± 2.0 (n=10)	37.7 ± 4.6 (n=10)	15.2 ± 6.6 (n=10)
Gesneriaceae				
<i>Nematanthus fissus</i> ^c	1-10	29.6 ± 1.4 (n=10)	27.5 ± 2.8 (n=9)	9.6 ± 4.9 (n=10)
<i>Nematanthus fluminensis</i> ^c	1-5	52.3 ± 2.6 (n=6)	20.6 ± 3.0 (n=3)	3.0 ± 0.0 (n=3)
Heliconiaceae				
<i>Heliconia angusta</i> ^c	1-3	29.6 ± 1.5 (n=8)	22.3 ± 2.1 (n=8)	36.1 ± 8.7 (n=8)
<i>Heliconia spathocircinata</i> ^c	1-4	31.8 ± 3.7 (n=8)	24.1 ± 2.3 (n=5)	40.6 ± 1.5 (n=3)
<i>Heliconia velloziana</i> ^c	1-3	35.5 ± 1.7 (n=11)	25.2 ± 3.4 (n=10)	45.3 ± 13.6 (n=10)
Lobeliaceae				
<i>Centropogon cornutus</i> ^c	1-15	39.8 ± 1.6 (n=10)	27.1 ± 3.2 (n=10)	26.3 ± 9.3 (n=10)
Marcgraviaceae				
<i>Norantea brasiliensis</i> ^d	100-500	23.8 ± 2.2 (n=10)	12.6 ± 3.11 (n=40)	150.0 (n=1)
Rubiaceae				
<i>Psychotria nuda</i> ^c	40-50	19.0 ± 3.4 (n=8)	18.0 ± 3.0 (n=3)	2.1 ± 0.9 (n=6)
<i>Psychotria pubigera</i> ^d	32-86	11.9 ± 1.3 (n=10)	25.5 ± 2.0 (n=11)	4.2 ± 0.7 (n=11)

^a Flores abertas num dado momento.

^b Medidas feitas durante a manhã, em flores ensacadas no dia anterior em pré-antese.

^c Flores polinizadas por Phaethorninae (X mm=41.4 ± 9.9; X %=28.4 ± 7.5; X µl=26.2 ± 15.2).

^d Flores polinizadas por Trochilinae (X mm=18.8 ± 7.8; X %=22.9 ± 6.4; X µl=34.3 ± 57.9, média desviada pelo valor de volume de *Norantea brasiliensis*).

^e Flores polinizadas por Phaethorninae e Trochilinae (X mm= 23.2 ± 7.1; X %=24.7 ± 3.5; X µl=15.3 ± 12.9).

Tabela 6: Medidas de quatro atributos florais em vinte e cinco espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas, na localidade de Cunha, sudeste brasileiro.

Espécies	Flores por planta por dia ^a	Comprimento da corola (Xmm ± sd)	Concentração de açúcares (X% ± sd)	Volume de néctar ^b (Xµl ± sd)
Acanthaceae				
<i>Ruellia</i> cf. <i>breviflora</i> ^d	1-8	14.3 ± 0.8 (n=4)	22.2 ± 0.6 (n=6)	3.8 ± 1.2 (n=6)
Alstroemeriaceae				
<i>Bomarea edulis</i> ^d	2-12	24.7 ± 0.8 (n=10)	17.1 ± 0.7 (n=4)	44.5 ± 6.3 (n=4)
Asteraceae				
<i>Mutisia campanulata</i> ^e	1-5	42.9 ± 1.4 (n=10)	22.9 ± 0.9 (n=10)	8.5 ± 1.9 (n=10)
<i>Mutisia speciosa</i> ^e	1-5	50.7 ± 2.0 (n=8)	23.4 ± 0.8 (n=8)	4.8 ± 1.4 (n=8)
Bignoniaceae				
<i>Pyrostegia venusta</i> ^c	8-92	50.4 ± 1.8 (n=10)	25.3 ± 1.5 (n=10)	12.8 ± 10.3 (n=10)
Bromeliaceae				
<i>Aechmea distichantha</i> ^e	2-12	13.3 ± 0.8 (n=10)	22.9 ± 0.7 (n=10)	6.2 ± 3.9 (n=10)
<i>Billbergia distachia</i> ^c	1-4	40.5 ± 3.9 (n=10)	26.5 ± 3.0 (n=10)	20.1 ± 11.0 (n=10)
<i>Canistrum cyathiforme</i> ^e	4-16	39.7 ± 1.1 (n=10)	32.4 ± 4.2 (n=6)	23.5 ± 11.1 (n=6)
<i>Nidularium angustibracteatum</i> ^c	1-5	43.2 ± 1.7 (n=7)	30.2 ± 1.4 (n=2)	16.5 ± 8.5 (n=2)
<i>Tillandsia stricta</i> ^d	2-5	18.3 ± 1.4 (n=7)	30.7 ± 0.7 (n=4)	3.4 ± 1.1 (n=5)
<i>Vriesea morreniana</i> ^c	1-2	50.0 (n=1)	17.0 (n=1)	15.0 (n=1)
Buddlejaceae				
<i>Buddleya brasiliensis</i> ^d	7-86	9.3 ± 0.6 (n=10)	18.9 ± 2.0 (n=6)	1.8 ± 0.5 (n=13)
Ericaceae				
<i>Agarista oleifolia</i> ^d	6-72	10.1 ± 0.6 (n=8)	11.5 ± 2.2 (n=5)	2.9 ± 0.8 (n=7)
Fabaceae				
<i>Camptosema scarlatinum</i> ^e	3-26	29.7 ± 1.0 (n=8)	25.1 ± 3.9 (n=6)	10.3 ± 3.0 (n=6)
<i>Collaea speciosa</i> ^e	1-34	28.6 ± 1.2 (n=10)	24.6 ± 2.2 (n=8)	20.3 ± 1.4 (n=8)
<i>Erythrina speciosa</i> ^e	10-46	59.9 ± 2.0 (n=10)	37.7 ± 4.6 (n=10)	15.2 ± 6.6 (n=10)
Gesneriaceae				
<i>Simningia douglasii</i> ^e	1-12	32.8 ± 1.9 (n=10)	26.9 ± 1.2 (n=8)	6.3 ± 2.4 (n=5)
Lamiaceae				
<i>Salvia balaustina</i> ^c	1-18	36.6 ± 1.6 (n=12)	22.5 ± 3.1 (n=12)	4.4 ± 3.0 (n=7)
Lobeliaceae				
<i>Lobelia fistulosa</i> ^c	4-32	32.1 ± 1.2 (n=10)	16.2 ± 3.7 (n=10)	28.2 ± 13.5 (n=10)
<i>Siphocampylus sulfureus</i> ^c	1-16	25.1 ± 1.1 (n=10)	14.2 ± 8.9 (n=22)	11.5 ± 3.9 (n=29)
<i>Siphocampylus westinianus</i> ^e	1-5	31.4 ± 1.3 (n=10)	20.0 ± 2.6 (n=10)	17.1 ± 8.4 (n=10)
Malvaceae				
<i>Abutilon regnellii</i> ^e	1-15	32.7 ± 3.4 (n=4)	18.3 ± 1.3 (n=5)	16.6 ± 7.3 (n=5)
<i>Abutilon rufinerve</i> ^e	1-30	16.0 ± 1.8 (n=7)	13.0 ± 3.5 (n=9)	17.9 ± 11.3 (n=11)
Onagraceae				
<i>Fuchsia regia</i> ^e	1-62	29.2 ± 3.1 (n=10)	15.9 ± 1.7 (n=10)	19.8 ± 4.6 (n=10)
Rubiaceae				
<i>Manettia cordifolia</i> ^c	1-12	38.0 ± 1.8 (n=4)	13.5 ± 3.8 (n=7)	7.1 ± 3.8 (n=7)

^a Flores abertas num dado momento.

^b Medidas feitas durante a manhã, em flores ensacadas no dia anterior em pré-antese.

^c Flores polinizadas por Phaethorninae (X mm=43.6 ± 5.7; X % =21.7 ± 5.9; X µl=11.1 ± 4.6).

^d Flores polinizadas por Trochilinae (X mm=15.3 ± 5.6; X % =20.0 ± 6.3; X µl=11.2 ± 16.6).

^e Flores polinizadas por Phaethorninae e Trochilinae (X mm=33.6 ± 11.5; X % =22.6 ± 6.5; X µl=14.6 ± 6.5).

Tabela 7: Medidas de quatro atributos florais em vinte e sete espécies de flores nativas polinizadas por beija-flores encontradas, na localidade de Campos do Jordão, sudeste brasileiro.

Espécies	Flores por planta por dia ^a	Comprimento da corola (Xmm ± sd)	Concentração de açúcares (X% ± sd)	Volume de néctar ^b (Xµl ± sd)
Alstroemeriaceae				
<i>Alstroemeria inodora</i> ^c	2-6	30.7 ± 1.6 (n=10)	18.1 ± 2.1 (n=5)	10.3 ± 2.4 (n=6)
<i>Bomarea edulis</i> ^d	2-12	24.7 ± 0.8 (n=10)	17.1 ± 0.7 (n=4)	44.5 ± 6.3 (n=4)
Amaryllidaceae				
<i>Hippeastrum aviflorum</i> ^d	2-4	79.3 ± 7.5 (n=10)	14.4 ± 1.1 (n=9)	96.8 ± 32.3 (n=7)
Asteraceae				
<i>Mutisia speciosa</i> ^e	1-5	50.7 ± 2.0 (n=8)	23.4 ± 0.8 (n=8)	4.8 ± 1.4 (n=8)
Bromeliaceae				
<i>Aechmea distichantha</i> ^e	2-12	13.3 ± 0.8 (n=10)	22.9 ± 0.7 (n=10)	6.2 ± 3.9 (n=10)
<i>Aechmea nudicaulis</i> ^e	1-6	12.3 ± 0.5 (n=10)	27.2 ± 0.5 (n=10)	14.5 ± 5.0 (n=10)
<i>Billbergia distachia</i> ^e	1-4	40.5 ± 3.9 (n=10)	26.5 ± 3.0 (n=10)	20.1 ± 11.0 (n=10)
<i>Canistrum cyathiforme</i> ^e	4-16	39.7 ± 1.1 (n=10)	32.4 ± 4.2 (n=6)	23.5 ± 11.1 (n=6)
<i>Nidularium marigoii</i> ^c	1-5	43.7 ± 2.0 (n=8)	29.5 ± 1.3 (n=3)	16.0 ± 4.6 (n=3)
<i>Tillandsia stricta</i> ^d	2-5	18.3 ± 1.4 (n=7)	30.7 ± 0.7 (n=4)	3.4 ± 1.1 (n=5)
<i>Vriesea scepterum</i> ^e	1-4	35.8 ± 0.8 (n=6)	20.3 ± 1.7 (n=4)	37.0 ± 3.6 (n=3)
Buddlejaceae				
<i>Buddleia brasiliensis</i> ^d	7-86	9.3 ± 0.6 (n=10)	18.9 ± 2.0 (n=6)	1.8 ± 0.5 (n=13)
Cactaceae				
<i>Schlumbergera opuntioides</i> ^c	1-4	36.3 ± 1.6 (n=4)	38.5 ± 9.2 (n=3)	56.0 ± 28.9 (n=3)
Ericaceae				
<i>Agarista oleifolia</i> ^d	6-72	10.1 ± 0.6 (n=8)	11.5 ± 2.2 (n=5)	2.9 ± 0.8 (n=7)
Fabaceae				
<i>Camptosema scarlatinum</i> ^e	3-26	29.7 ± 1.0 (n=8)	25.1 ± 3.9 (n=6)	10.3 ± 3.0 (n=6)
<i>Collaea speciosa</i> ^e	1-34	28.6 ± 1.2 (n=10)	24.6 ± 2.2 (n=8)	20.3 ± 1.4 (n=8)
Gesneriaceae				
<i>Nematanthus fornix</i> ^e	1-8	29.6 ± 2.3 (n=5)	21.9 ± 1.2 (n=4)	3.0 ± 0.8 (n=4)
<i>Sinningia douglasii</i> ^e	1-12	32.8 ± 1.9 (n=10)	26.9 ± 1.2 (n=8)	6.3 ± 2.4 (n=5)
Lamiaceae				
<i>Salvia arenaria</i> ^d	1-25	15.7 ± 1.2 (n=10)	26.0 ± 1.4 (n=9)	4.8 ± 2.1 (n=9)
Lobeliaceae				
<i>Siphocampylus sulfureus</i> ^e	1-16	25.1 ± 1.1 (n=10)	14.2 ± 8.9 (n=22)	11.5 ± 3.9 (n=29)
<i>Siphocampylus westinianus</i> ^e	1-5	31.4 ± 1.3 (n=10)	20.0 ± 2.6 (n=10)	17.1 ± 8.4 (n=10)
Malvaceae				
<i>Abutilon aff. regnellii</i> ^e	1-12	34.2 ± 2.2 (n=10)	16.6 ± 7.3 (n=5)	18.3 ± 1.3 (n=5)
Onagraceae				
<i>Fuchsia regia</i> ^e	1-62	29.2 ± 3.1 (n=10)	15.9 ± 1.7 (n=10)	19.8 ± 4.6 (n=10)
Rubiaceae				
<i>Manettia pubescens</i> ^c	1-6	42.9 ± 1.2 (n=10)	25.2 ± 1.0 (n=6)	26.2 ± 11.3 (n=4)
Scrophulariaceae				
<i>Esterhazyia campestris</i> ^e	1-4	29.6 ± 2.3 (n=5)	14.3 ± 2.1 (n=4)	11.2 ± 3.9 (n=4)
<i>Velloziella dracocephaloides</i> ^c	1-4	51.6 ± 2.4 (n=3)	11.0 ± 3.0 (n=2)	55.0 ± 0.5 (n=2)
Solanaceae				
<i>Cestrum corymbosum</i> ^d	8-76	14.8 ± 0.6 (n=10)	14.0 ± 2.1 (n=10)	5.5 ± 1.4 (n=10)

^a Flores abertas num dado momento.

^b Medidas feitas durante a manhã, em flores ensacadas no dia anterior em pré-antese.

^c Flores polinizadas por Phaethorninae (X mm=41.0 ± 7.0; X %=24.4 ± 9.4; X µl=32.7 ± 19.3).

^d Flores polinizadas por Trochilinae (X mm=24.6 ± 22.8; X %=18.9 ± 6.4; X µl=22.8 ± 33.3, média desviada pelos valores de *Hippeastrum aviflorum*).

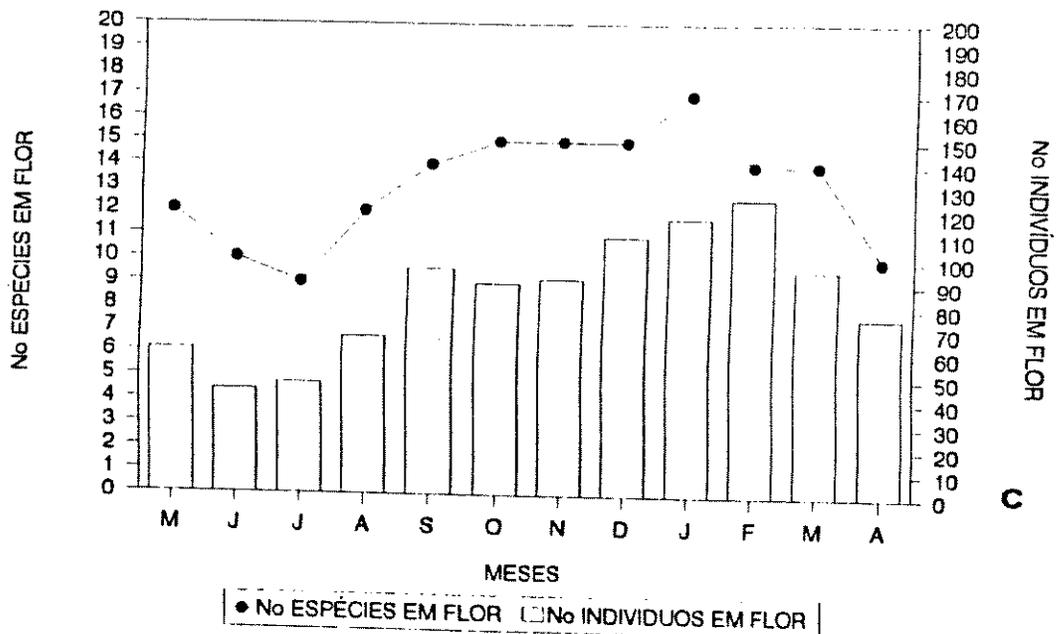
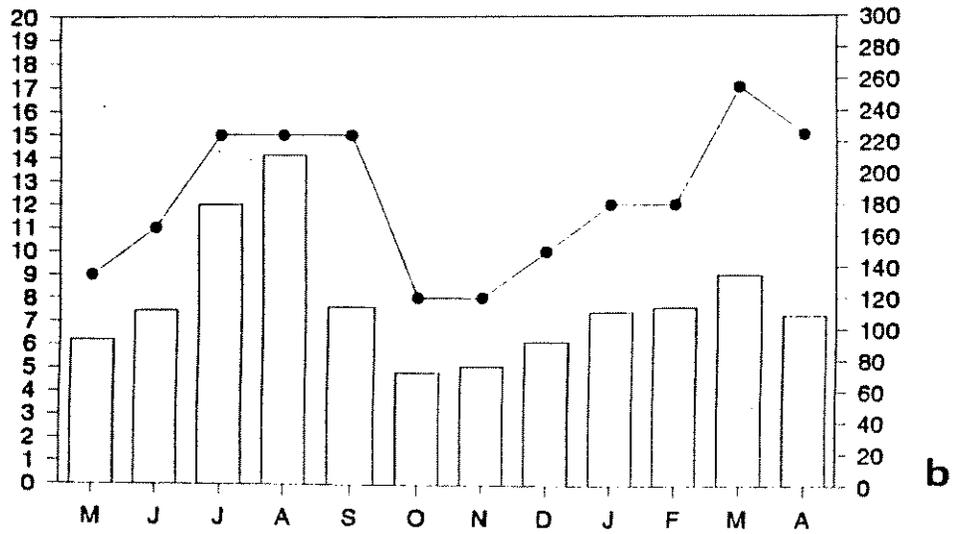
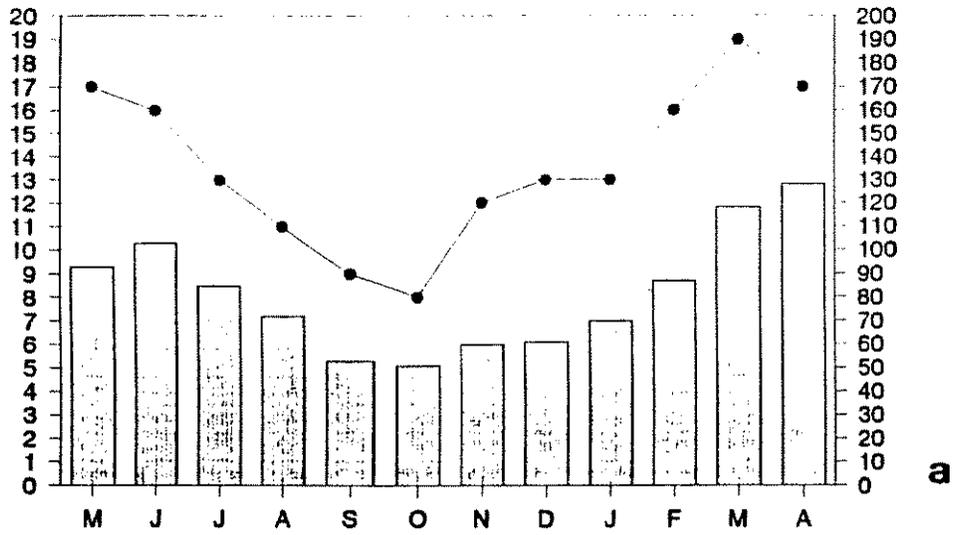
^e Flores polinizadas por Phaethorninae e Trochilinae (X mm=30.9 ± 9.6; X %=22.1 ± 5.1; X µl=14.9 ± 8.5).

Trochilinae apresenta floração desordenada e sobreposta, resultante da diversidade nos padrões de floração (Stiles, 1978b; Newstrom et al., 1994). Esta tendência de divergência nos padrões de floração, entre o conjunto de flores polinizadas por Phaethorninae e por Trochilinae, não foi registrada nas comunidades aqui estudadas. Porém, a dominância de *Ramphodon naevius* (Phaethorninae) na mata de baixada e a sobreposição na utilização de recursos entre o Phaethorninae *Phaethornis eurynome* e o Trochilinae *Leucochloris albicollis*, nas matas de altitude (Tabs. 9 e 10; Figs. 24 e 26), podem estar obscurecendo essa suposta tendência no presente estudo.

Nas localidades situadas na Serra do Mar (Caraguatatuba e Cunha), não ocorre sazonalidade no padrão de floração das espécies polinizadas por beija-flores. Essas plantas possuem picos de floração dispostos em seqüência ao longo do ano, florescendo metade delas na estação chuvosa, novembro-abril, e a outra metade na estação seca, maio-outubro (Figs. 5,6 e 8a, b). Este padrão provavelmente é influenciado pelo regime de chuvas na Serra do Mar (Fig. 2a,b) e difere dos encontrados em outras regiões neotropicais, que indicam a estação seca e/ou início e meados da estação chuvosa como as principais épocas em que ocorrem picos de florada das espécies polinizadas por beija-flores (Des Granges, 1978; Stiles, 1978b; Wolf et al. 1976).

Os períodos de floração das espécies ornitófilas na Serra da Mantiqueira (Campos do Jordão) parecem refletir a sazonalidade climática da região (Fig. 2c), havendo deslocamento nos picos de floração e florescimento de ca. 70% das espécies polinizadas por beija-flores para a estação chuvosa (Fig. 7 e 8c). Esta tendência assemelha-se à encontrada por Wolf et al. (1976) para o conjunto de flores polinizadas por beija-flores em floresta estacional na América Central.

Stiles (1985) comprova que os picos de floração de algumas espécies vegetais estão relacionados a reprodução e muda de seus principais beija-flores polinizadores. Na comunidade de Campos do Jordão, dois beija-flores comuns e residentes, *Phaethornis eurynome* (Phaethorninae) e *Stephanoxis lalandi* (Trochilinae), nidificam durante o início



da estação chuvosa, de outubro a novembro (Bokermann, 1978; I. Sazima et al., 1995b), quando o número de indivíduos em flor aumenta na comunidade (Fig. 8c). Além disso, foi observado que duas espécies de beija-flores, *Leucochloris albicollis* e *Clytolaema rubricauda*, estão praticamente ausentes na área durante a estação seca (I. Sazima et al., 1995b), coincidindo com o período de escassez de recurso, quando há poucos indivíduos vegetais em flor e em pico de floração, na comunidade (Fig. 7 e 8c).

Após geadas fortes, seguidas de seca prolongada na localidade de Campos do Jordão, no final de 1994 (Fig. 2c), ca. de 25% das espécies ornitófilas murcharam e deixaram de florescer, às vezes perdendo toda a parte aérea (p.e. *Abutilon* aff. *regnelii*, *Fuchsia regia*, *Nematanthus fornic*, *Salvia arenaria* e *Vriesea sceptrum*). Algumas destas espécies são importantes como fonte de néctar para os beija-flores (Tab. 5) e esta queda acentuada, no número de flores num período caracterizado por escassez de recursos (Fig. 7 e 8), causou um declínio de 50-60% nas visitas dos beija-flores às flores, indicando diminuição no número destas aves na região (I. Sazima et al., 1995b). *Fuchsia* foi a primeira a recuperar-se totalmente, florescendo em novembro, seguida por *Abutilon* e *Nematanthus* em dezembro. Stiles (1978b) descreve fato semelhante para o conjunto de flores polinizadas por beija-flores, reconhecendo que o efeito de fenômenos climáticos pode estender-se ao longo de uma estação e influenciar a comunidade por alguns períodos seguintes (cf. Magnusson, 1990; Endress, 1994). Os efeitos causados por fatores climáticos adversos são mais evidentes em espécies herbáceas e lianas (Heideman, 1989), hábitos com grande representatividade entre as espécies ornitófilas nas comunidades estudadas (Tabs. 2,3 e 4).

Apesar de ser reconhecido que a fenologia sofre influência de condições climáticas, alguns padrões fenológicos são decorrentes de fatores internos determinados geneticamente (cf. Kochmer & Handel, 1986). Espécies como *Billbergia distachia*, *Buddleja brasiliensis* ou *Fuchsia regia*, distribuídas em regiões de características climáticas diversas como as Serras do Mar e da Mantiqueira (Fig. 2b,c), possuem padrões fenológicos semelhantes (Figs. 6 e 7), aparentemente desvinculados das condições climáticas locais.

Apesar de ocorrer variação na fenologia da floração das espécies ornitófilas, entre as Serras do Mar e da Mantiqueira, predomina o padrão fenológico sequencial e contínuo, o que significa recurso floral ao longo do ano para as espécies de beija-flores residentes, tanto Phaethorninae como Trochilinae.

3.3 Recursos florais

Dentre as plantas polinizadas por beija-flores, nas comunidades estudadas, Bromeliaceae representa a principal fonte de néctar, tanto pela sua riqueza de espécies e floração sequencial ao longo do ano (Tabs. 2, 3, 4 e Figs. 5, 6, 7), como por seu volume e concentração de néctar (Tabs. 5, 6 e 7). A importância desta família como recurso para os beija-flores tem sido registrada para outras áreas de Mata Atlântica (Snow & Teixeira, 1982; Snow & Snow, 1986; Fischer, 1994; Araujo et al., 1993), tendo Stiles (1985) comentado sobre sua importância para Phaethorninae em Costa Rica.

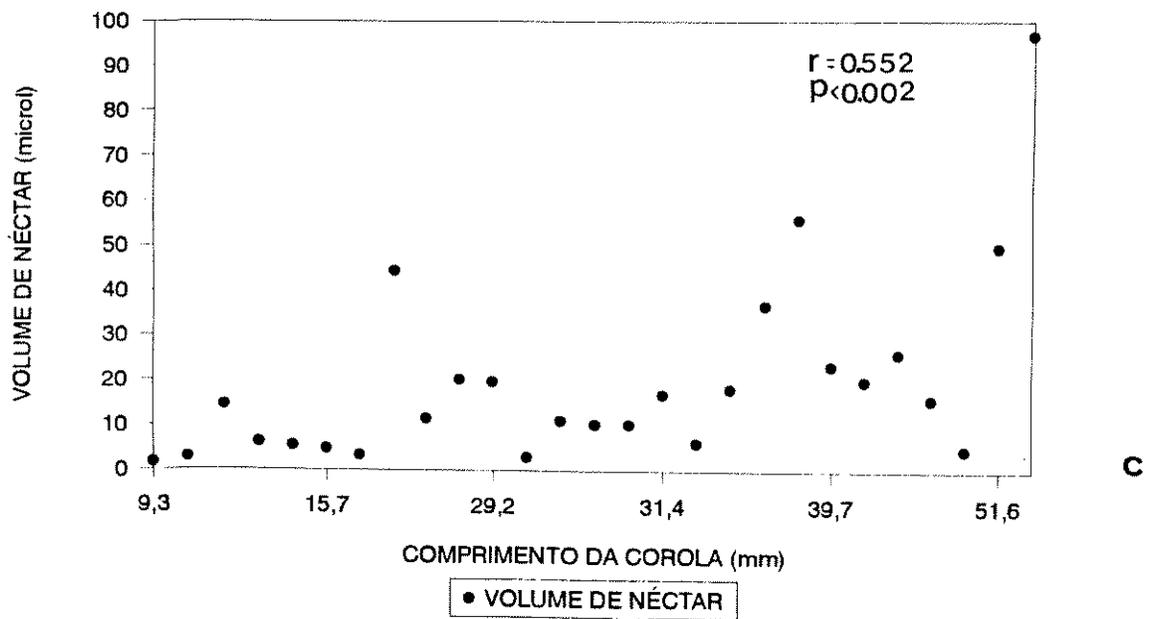
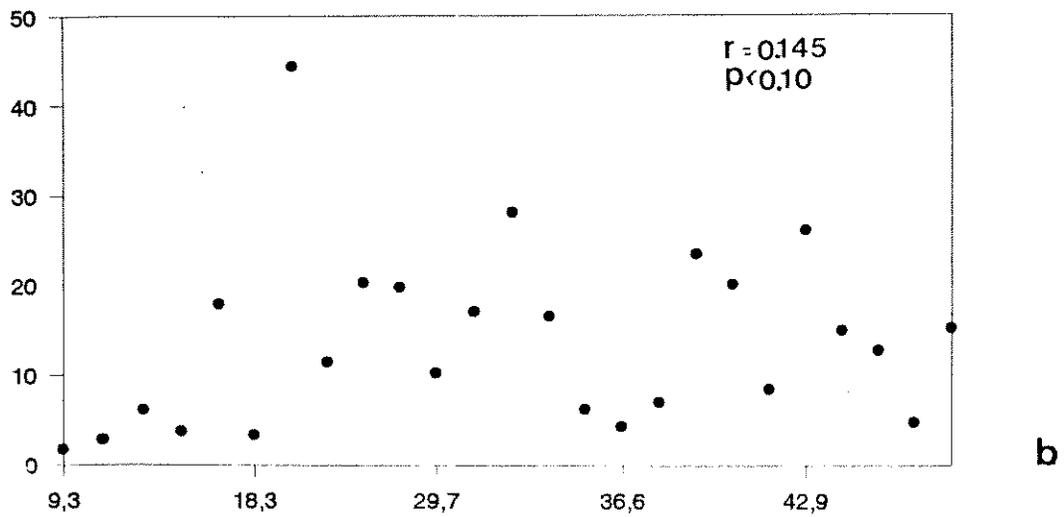
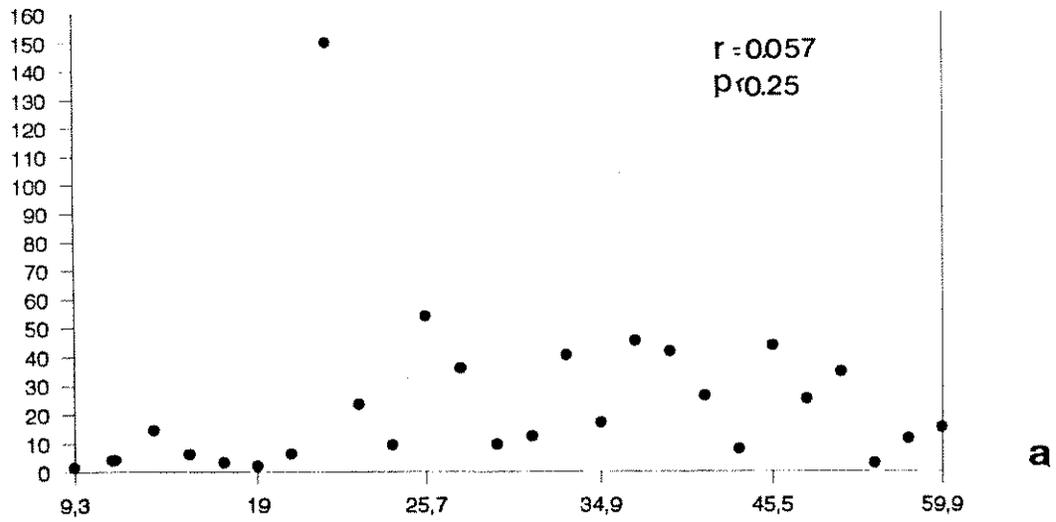
Além de Bromeliaceae, na mata de baixada em Caraguatatuba, oito espécies ornitófilas, distribuídas nas famílias Costaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Lobeliaceae e Marcgraviaceae, constituem as principais fontes de néctar para os beija-flores (Tab. 5). Fabaceae, Lobeliaceae e Marcgraviaceae possuem grande quantidade de flores por planta (Tab. 5) e seus indivíduos estão geralmente agregados (q.v. Fig. 4 para *Centropogon cornutus*). A distribuição agregada de indivíduos concentra a fonte de néctar, promovendo territorialidade entre os beija-flores visitantes. *Norantea brasiliensis* é a espécie que oferece néctar à maior variedade de aves, na mata recebendo visitas de cinco espécies de beija-flores e dez espécies de Passeriformes (q.v. conteúdo 3.4.6; I. Sazima et al., 1993). Apesar de possuir menor riqueza de espécies que Bromeliaceae, as Heliconiaceae representam importante recurso para os beija-flores. A sua floração longa, sequencial e com pouca sobreposição entre as espécies, promove um padrão de floração contínuo (Fig. 5), além destas plantas oferecerem muito néctar, rico em açúcares (Tab. 5). Stiles (1975)

relata que algumas espécies de heliconiáceas, com distribuição agregada, poderiam suprir a energia diária dos beija-flores, devido as características na produção e na qualidade do néctar.

Na amostragem do número de espécies e indivíduos em flor, foi registrada uma distribuição bimodal dos recursos ao longo do ano na mata de baixada. Os meses de setembro e outubro (final de inverno) representam a época em que ocorre redução nos recursos florais (Fig. 8a), sendo *Heliconia velloziana* a principal fonte de néctar para os beija-flores durante este período (Fig. 5 e 14a). O aumento no número de indivíduos em flor, durante os meses de março a abril, é resultado da grande população de *Nidularium innocentii* em floração (Fig. 4a).

Nas matas de altitude, Fabaceae, Lobeliaceae, Malvaceae e Onagraceae constituem as principais fontes de néctar para os beija-flores. *Fuchsia regia* floresce ao longo do ano todo (Fig. 6 e 7), sendo visitada por todas as espécies estudadas de beija-flores (Tab. 9). *Siphocampylus sulfureus*, *Abutilon regnelii*, *A. aff. regnelii* e *A. rufinerve* constituem recurso importante tanto para os beija-flores como para morcegos (Figs. 21 e 23; M. Sazima et al., 1994; Buzato et al., 1994). Em especial, *Salvia arenaria* (Lamiaceae) representa importante recurso, ao longo do ano, para o Trochilinae *Stephanoxis lalandi* (Fig. 16), em Campos do Jordão.

A distribuição de recursos em Cunha também é bimodal, apesar de menos acentuada que em Caraguatatuba, e o aumento no número de indivíduos em flor entre julho e agosto é devido à floração da população de *Abutilon rufinerve*, muito grande nesta área (Figs. 8b, 22 e 23). Entre julho e agosto, é comum ser encontrado grande número de indivíduos de *Clytolaema rubricauda* em Cunha e quase ausência desta espécie de beija-flor em Campos do Jordão. Esta última localidade possui, durante julho e agosto, menor quantidade de recurso disponível (Fig. 8c) e aparente diminuição na população de beija-flores (I. Sazima et al., 1995b; q.v. Inouye et al., 1991, para variação na quantidade de beija-flores devido a variação na quantidade de recurso floral). O aumento acentuado de indivíduos em flor



durante setembro, em Campos do Jordão, é provocado pela floração de *Billbergia distachia*, que representa importante recurso para os beija-flores após os meses secos de inverno (Fig. 2c, 8c e 10). Nesta localidade não foi registrada distribuição bimodal do recurso, estando o maior número de indivíduos em flor concentrado no verão (Figs. 7 e 8c), época em que várias espécies de beija-flores são facilmente avistadas na área.

Nas três localidades estudadas, a maioria das espécies ornitófilas apresenta distribuição pouco agregada, com poucas flores por planta e quantidades de néctar inferiores a 20 μ l por flor (Tabs. 5,6,7 e Fig. 9). Tais características parecem representar o padrão para a maioria das espécies polinizadas por beija-flores na Mata Atlântica (Fischer, 1994; I. Sazima et al. 1995a, b), promovendo visitas em linhas-de-captura (Stiles, 1975, Feinsinger & Colwell, 1978; I. Sazima et al., 1995a, b).

A média da concentração de açúcares no néctar das flores polinizadas por beija-flores, nas três comunidades estudadas, é de $23,3\% \pm 6.9$ (Tabs. 5,6 e 7), não havendo diferenças entre as três localidades. Este valor é semelhante aos valores registrados para outros conjuntos de flores polinizadas por beija-flores em comunidades neotropicais (Snow & Snow, 1980,1986; Arizmendi & Ornelas, 1990). Espécies de Bromeliaceae, polinizadas por beija-flores, possuem concentração de açúcares no néctar ligeiramente superior à média de concentração de açúcares de flores de outras famílias (Tabs. 5,6 e 7; Bernardello et al., 1991; I. Sazima et al., 1995b). Fato semelhante foi registrado para espécies de Bromeliaceae polinizadas por morcegos, podendo a concentração de açúcares acima da média de outras famílias ser uma tendência das bromélias (M. Sazima et al., 1995).

A média do volume de néctar das flores polinizadas por beija-flores, nas três comunidades estudadas, é de $19,5 \mu$ l \pm 22.0 (Tabs. 5,6 e 7). A relação entre comprimento da corola e volume de néctar não está tão clara como a encontrada por Arizmendi & Ornelas (1990). Flores de corola pequena produzem sempre pouco néctar, porém flores de corola longa podem produzir tanto muito, como pouco néctar (Fig. 9), não havendo sempre uma correlação estatisticamente significativa entre estas duas variáveis. Flores de

corola longa e baixa produção de néctar, é encontrada nas flores de Asteraceae e Gesneriaceae, refletindo aparentemente uma tendência evolutiva nestas famílias. Por outro lado, flor de corola longa e grande volume de néctar é característica para *Hippeastrum* (Tabs. 5,6 e 7; Piratelli, 1992; I. Sazima et al., 1995b). Aparentemente, a largura da abertura da corola poderia ser outro fator analisado em relação a produção de néctar. O fato das flores de Asteraceae estarem reunidas em capítulo aumenta a quantidade de recurso disponível aos beija-flores em um dado momento.

A análise do volume e da concentração do néctar, dos subconjuntos florais exclusivamente polinizados por Phaethorninae e Trochilinae (Tabs. 5,6 e 7), indica que as flores polinizadas por Phaethorninae possuem maior volume e concentração de açúcares no néctar que as polinizadas por Trochilinae, sendo mais acentuada a diferença em relação ao volume que à concentração de açúcares.

Stiles & Freeman (1993) comentam que o volume e a concentração de açúcares, no néctar das flores polinizadas por beija-flores, são maiores em matas de baixada que de altitude, refletindo o maior número de espécies vegetais polinizadas por Phaethorninae em baixas altitudes, coincidindo também com a maior riqueza de espécies destes beija-flores nas áreas baixas. A mata de baixada de Caraguatatuba possui valores ligeiramente maiores de concentração de açúcares no néctar que os encontrados nas de altitude, e esta maior concentração provavelmente está sendo influenciada pela maior riqueza de espécies de Bromeliaceae, que apresentam néctar mais concentrado. Em relação ao volume de néctar, existe muita semelhança nos valores encontrados para as flores polinizadas por Phaethorninae nas três localidades. Portanto, no presente estudo não foram encontradas as diferenças de concentração e volume de néctar, entre matas de baixada e de altitude, sugeridas por Stiles & Freeman (1993). A diferença entre o presente estudo e os dados de Stiles & Freeman (1993) pode ser devida à importante influência de Phaethorninae nas três comunidades aqui estudadas (q.v. conteúdo 3.5).

Com base nas diferenças encontradas na constituição e produção de néctar entre as flores polinizadas por Phaethorninae e Trochilinae, Stiles & Freeman (1993) sugerem ser possível inferir o tipo de beija-flor polinizador para cada espécie de flor, numa dada comunidade. O presente estudo demonstra que é necessário cautela para tal generalização, uma vez que a maioria das flores em mata de altitude é polinizada tanto por Trochilinae como Phaethorninae, e somente nos casos em que as flores são polinizadas exclusivamente por um dos dois grupos de beija-flores poderá eventualmente ocorrer a tendência descrita por Stiles & Freeman (1993).

3.4 Morfologia floral e Biologia da polinização

A morfologia floral (cf. Faegri & van der Pijl, 1980) das flores polinizadas pelos beija-flores, nas três localidades de estudo, varia de corola aberta até tubo longo, incluindo formas como as do tipo estandarte e goela (Tabs. 2, 3, 4; Figs. 11, 15 e 18). Flores tubulares e de coloração vermelha ou rósea predominam, como já registrado para flores polinizadas por beija-flores em outras comunidades neotropicais (Wolf et al., 1976; Stiles, 1981; Vogel, 1990), sendo estas características consideradas como habituais para esta síndrome (cf. Faegri & van der Pijl, 1980). Flores que não possuem coloração vermelha ou rósea ocorrem especialmente nos extremos inferior e superior do comprimento de corola (Baumberger, 1987), podendo ser exemplificadas, neste estudo, por *Buddleja brasiliensis* e *Nematanthus fluminensis* (Figs. 17 e 29). Porém, foram encontradas algumas espécies com flores amarelas, na média de comprimento de tubo da corola (Fig. 13). A maior variedade de tipos florais é encontrada nas matas de altitude e coincide com a maior riqueza de famílias nestas localidades (Tabs 2,3,4). O predomínio do vermelho em flores ornitófilas tem sido visto, paradoxalmente, como uma cor críptica, desencorajando visitas de insetos que poderiam agir como pilhadores (sensu Inouye, 1980; cf. Endress, 1994). Beija-flores não demonstram preferência inata pela coloração vermelha (Bené, 1941 **apud** Endress, 1994), porém aprendem a associar esta cor com as fontes de

alimento, fato que poderia favorecer a retenção da imagem de procura de fontes alimentares (cf. Araújo et al. 1993).

A análise morfológica das flores em relação a composição florística mostra que, dentre as dezoito famílias pertencentes a dicotiledôneas (Classe Magnoliopsida), dez famílias fazem parte da Subclasse Asteridae, a qual representa ca. de 60% das flores polinizadas por beija-flores. Esta Subclasse é caracterizada por possuir flores tubulares (cf. Cronquist, 1988), determinando o tipo de corola no conjunto de flores polinizadas por beija-flores. Dentre as seis famílias de monocotiledôneas (Classe Liliopsida), três delas pertencem a Subclasse Zingiberidae (Bromeliaceae, Costaceae e Heliconiaceae), que também possui flores marcadamente tubulares (Benzing, 1980; Cronquist, 1988; Berry & Kress, 1991; Endress, 1994).

As flores polinizadas pelos beija-flores estão, em sua maioria, reunidas em inflorescências (q.v. Grant & Grant, 1968; Westerkamp, 1990, para outra enfoque), porém sua arquitetura é diferente das inflorescências com flores polinizadas por aves que pousam (Endress, 1994; I. Sazima et al., 1993), além do fato de poucas flores abrirem por dia nas inflorescências polinizadas por beija-flores (Tabs. 5,6,7 e Figs. 11, 14 e 16). A distribuição de flores em inflorescências está relacionada ao tipo de arranjo floral de cada taxon, sendo que Asteraceae, Bromeliaceae, Costaceae, Heliconiaceae e Marcgraviaceae possuem flores sempre reunidas em inflorescências (cf. Cronquist, 1981), independentemente de seus agentes polinizadores.

O comprimento médio do tubo da corola, nas três comunidades estudadas, é de 30.1 mm (Tabs 5,6 e 7), valor próximo dos encontrados em flores ornitófilas de outras comunidades neotropicais (Snow & Snow, 1980; Arizmendi & Ornelas, 1990; Kraemer et al., 1993), sendo que o conjunto de flores polinizadas exclusivamente por Phaethorninae possui o comprimento médio da corola muito acima do valor médio do tubo da corola das flores polinizadas exclusivamente por Trochilinae. Flores de tubo curto possuem pouco volume de néctar (Fig. 9), provavelmente desmotivando as visitas de beija-flores de

grande porte e bico longo, como os Phaethorninae, que realizam visitas às flores em rondas de alto ganho energético (Feinsinger & Colwell, 1978).

Os valores médios do comprimento do tubo da corola dos subconjuntos florais polinizados tanto por Phaethorninae como por Trochilinae, em cada localidade de estudo, estão próximos dos valores médios da comunidade como um todo, fato que facilita a tomada de néctar pelos beija-flores da área (q.v. Tab. 11, para medidas dos bicos dos beija-flores) e favorece a sobreposição na utilização dos recursos entre Phaethorninae e Trochilinae. A exceção a esta sobreposição, na mata de baixada, está relacionada à característica comportamental de *Ramphodon naevius*, que domina a maioria dos recursos ricos (I. Sazima et al., 1995a). Dentre os atributos florais, a morfologia do tubo da corola parece ser passível de maiores modificações relacionadas a influências dos beija-flores (cf. Stebbins, 1989), sendo frequentemente utilizada em estudos sobre irradiação adaptativa (cf. Grant & Grant, 1965; Vogel, 1990; McDade, 1992; Stein, 1992).

A variedade no formato e no tamanho da corola das flores ornitófilas influencia nos locais de deposição de pólen no corpo do beija-flor (Tabs. 2,3, 4 e Figs. 24 e 25). Deposição de pólen em diferentes regiões do corpo do beija-flor tem sido considerada como fator importante para reduzir a mistura de pólen entre as espécies de plantas de uma dada comunidade, uma vez que não há fidelidade de visitas a uma única espécie de flor (Figs. 24 e 25). No entanto, o pólen da maioria das espécies é colocado principalmente sobre o bico do beija-flor (Tabs. 2,3, 4 e Fig. 25, 26 e 27), fato relacionado ao predomínio de flores tubulares e a disposição das anteras no interior do tubo (cf. Fischer, 1994; I. Sazima et al., 1995b). A deposição de pólen no bico dos beija-flores é considerada menos eficiente para transporte e polinização, caracterizando estágios recentes na adaptação das flores à polinização por beija-flores, no oeste dos EUA (Grant & Grant, 1968). Esta interpretação não parece corresponder ao observado nas flores do sudeste brasileiro, uma vez que muitas das flores tubulares, como as de Bromeliaceae, possivelmente não representam adaptações recentes à polinização por beija-flores. Deslocamentos no período

de floração previnem mistura de pólen entre as espécies vegetais que depositam pólen na mesma região do corpo do beija-flor (Waser, 1978; Stiles, 1975; Araújo et al., 1993).

Os locais de deposição de pólen, por uma dada flor, podem também variar em função do tamanho da espécie de beija-flor visitante: o pólen de *Fuchsia regia* pode ser depositado no mento de beija-flores grandes como *Clytolaema rubricauda* e na garganta de beija-flores pequenos como *Stephanoxis lalandi* (Fig. 10; I. Sazima et al., 1995b). O mesmo ocorre em função do comportamento de visita (modo de abordar a flor): o pólen de *Billbergia distachia* pode ser depositado no vértice de *Phaethornis eurynome* e na garganta de *Leucochloris albicollis* (Fig. 10).

A seguir, são comentados brevemente alguns estudos de caso, salientando algumas peculiaridades da morfologia floral e da biologia da polinização.



Figura 10: Variação na deposição de pólen, pela mesma espécie de flor, em diversas espécies de beija-flores. De cima para baixo, as flores de *Fuchsia regia* e *Billbergia distachia*, recebendo visitas de *Clytolaema rubricauda* e *Stephanoxis lalandi*, *Phaethornis eurynome* e *Leucochloris albicollis*, respectivamente.

3.4.1 Bromeliaceae

Os atributos florais de Bromeliaceae indicam que a polinização por vertebrados, especialmente beija-flores, predomina na família (Benzing, 1980; Vogel, 1990). Apesar de sua importância em comunidades neotropicais (Reitz, 1983; Nadkarni & Matelson, 1989), somente nos últimos anos é que o conhecimento sobre a sua biologia da polinização está sendo ampliado (I. Sazima et al., 1989; Araújo et al., 1993; Fischer, 1994; Martinelli, 1994; M. Sazima et al., 1995).

Dentre as Bromeliaceae aqui estudadas, o gênero *Nidularium*, endêmico da Mata Atlântica (Smith & Downs, 1974), possui longas flores tubulosas, de coloração rosada, branca ou azulada, imersas na roseta. A roseta, formada por brácteas vermelhas ou amarelas, sinaliza a presença de recurso aos beija-flores (Fig. 11), que inspecionam as plantas mesmo antes de abrirem as primeiras flores (cf. I. Sazima, 1995). Suas flores recebem visitas de diversas espécies de beija-flores, ao longo de sua distribuição altitudinal nas Serras do Mar e da Mantiqueira, sendo polinizadas principalmente por Phaethorninae, tanto em matas de baixada como em matas de altitude (I. Sazima, 1995). Nas localidades de estudo, as espécies de *Nidularium* recebem visitas de *Ramphodon naevius* na mata de baixada, e de *Phaethornis eurynome* nas matas de altitude (Fig. 12). Durante as visitas, o pólen é depositado no bico do beija-flor, sendo este local de deposição comum em bromélias (Tabs. 2,3 e 4), devido ao arranjo dos estames no interior do tubo da corola (I. Sazima et al., 1995b).

A relação entre a morfologia das flores e seus visitantes é usada, com frequência, para estabelecer suposições sobre coevolução (Stiles, 1981; Snow & Teixeira, 1982; Stein, 1992). Dentre as localidades estudadas, apesar de não ocorrerem beija-flores especialistas em um único tipo floral (Fig. 24; I. Sazima et al., 1995b; porém q.v. Stein, 1992, para exemplo diverso), parece razoável supor que, em *Nidularium*, a evolução de espécies com flores de corola longa tenha sido influenciada por beija-flores de bico longo, como os Phaethorninae (Fig. 12, I. Sazima, 1995).



Figura 11: Aspecto geral da planta e rosetas de *Nidularium*, seccionadas, mostrando o longo tubo floral. De cima para baixo: *N. innocentii* e *N. angustibracteatum*.



Figura 12: Flores de *Nidularium innocentii* visitadas por *Ramphodon naevius*, na mata de baixada em Caraguatatuba (a) e *N. marigoii* visitadas por *Phaethornis eurynome*, na mata de altitude em Campos de Jordão (b).

3.4.2 Heliconiaceae

Heliconia é um gênero com distribuição pantropical, com a maioria de espécies concentradas nas Américas e com um grupo distinto de espécies nos paleotrópicos. Seus

principais polinizadores são morcegos nos paleotrópicos, e beija-flores nos neotrópicos (Berry & Kress, 1991).

As espécies neotropicais são subdivididas em dois grupos, com diferenças na distribuição dos indivíduos, fenologia da floração e atributos florais, que atraem grupos distintos de beija-flores visitantes. As espécies polinizadas por Phaethorninae possuem flores de perianto longo e curvo e formam agrupamentos de poucos indivíduos, em ambientes de interior de mata. Por outro lado, as espécies polinizadas por Trochilinae possuem flores de perianto curto e formam agrupamentos densos, em áreas de borda de mata ou clareiras (Linhart, 1973; Stiles, 1975).

As três espécies de *Heliconia*, aqui encontradas na mata de baixada, possuem características de flores polinizadas por Phaethorninae (Tab. 5; Figs. 5 e 13), sendo polinizadas principalmente por *Ramphodon naevius* (Fig. 14). Machos do Trochilinae *Thalurania glaucopsis* foram vistos algumas vezes visitando as flores de *H. velloziana* (I. Sazima et al., 1995a).

As flores de *H. spathocircinata* estão dispostas de modo não ressupinado nas inflorescências, permanecendo menos exteriorizadas às brácteas quando comparadas às flores das outras duas espécies (Fig. 13). A orientação das flores nas brácteas influencia a postura do beija-flor durante as visitas (Fig. 14 c,d), que procura compensar as alterações no acesso ao néctar (Stiles, 1975). Esta alteração na postura de visita às flores, feita pelo beija-flor, faz com que a deposição do pólen de *H. spathocircinata* ocorra no vértice, como nas demais espécies (Tab. 5; Fig. 14), ao invés de ser depositada no mento, como seria o esperado de uma flor ressupinada.

Brown & Kodric-Brown (1979) sugerem que a competição entre as flores visitadas por beija-flores, numa dada comunidade, é reduzida pela alteração na posição das estruturas reprodutivas. Porém, apesar de existir mecanismo floral de isolamento reprodutivo entre as três espécies de heliconiáceas na mata de baixada, este não é funcional devido ao



a



b

Figura 13: Posição das flores nas inflorescências de *Heliconia velloziana* (a), *H. angusta* (b) e *H. spathocircinata* (c). Note a posição não ressupinada da flor de *H. spathocircinata*.



Figura 14: Flores de *Heliconia velloziana* (a), *H. angusta* (b) e *H. spathocircinata* (c,d), polinizadas por *Ramphodon naevius* na mata de baixada. Note o modo de visita do beija-flor às flores de *H. spathocircinata*.

comportamento de visita do beija-flor, que faz com que a deposição de pólen ocorra na mesma região de seu corpo para as três espécies de *Heliconia*. Conseqüentemente, floração sequencial e com pouca sobreposição entre as três populações das espécies de *Heliconia*, ao longo do ano (Fig. 5), é de fundamental importância para evitar mistura de pólen e fluxo gênico entre as espécies (cf. Stiles, 1975). Araújo et al. (1993) mencionam mecanismo semelhante no padrão de floração de três espécies sintópicas de *Vriesea*.

3.4.3 Fabaceae e Lamiaceae

As flores de Fabaceae e Lamiaceae, com perianto marcadamente diferenciado em uma porção inferior e outra superior, possuem diferenças quanto a disposição dos elementos reprodutivos. Estas flores são consideradas, respectivamente, do tipo estandarte e goela, e possuem mecanismos quase sempre elaborados de deposição de pólen no corpo do visitante (Figs. 15 e 16; Hess, 1990; Yeo, 1993; Endress, 1994).

A diversificação da morfologia floral em Fabaceae, grupo predominantemente melitófilo, provavelmente favoreceu a ocorrência de diversas síndromes de polinização, sendo a ornitofilia amplamente reconhecida para espécies de *Camptosema* e *Erythrina*, além de ser citada de modo mais esporádico para algumas espécies de outros gêneros (Arroyo, 1981).

Em Fabaceae, as flores polinizadas por beija-flores divergem morfologicamente das melitófilas, devido a características como redução no cálice, ausência de plataforma de pouso (Fig. 15) e a não liberação dos órgãos reprodutivos a partir do desencaixe das pétalas (q.v. Franco, 1995, para mecanismo de polinização em espécies polinizadas por abelhas). Essas duas últimas diferenças são devidas principalmente à presença de alas delgadas e à ausência de encaixe das pétalas na região da aurícula. Em algumas espécies melitófilas, o cálice auxilia no arranjo das pétalas (cf. Franco, 1995). As espécies polinizadas por beija-flores, encontradas nas áreas de estudo, apresentam as modificações citadas acima para espécies ornitófilas. Aparentemente, *Dahlstedtia pinnata* e *Erythrina*

speciosa, com suas flores longas e tubulosas, representam o extremo de adaptação floral para polinização por beija-flores, ao passo que as flores de *Collaea speciosa*, com estandarte posicionado na posição vertical e guias de néctar, assemelham-se mais à flores melitófilas (Fig. 15; cf. Franco, 1995). As flores polinizadas por beija-flores parecem mais simples, morfológicamente, que as polinizadas por abelhas (Buzato et al., 1994).

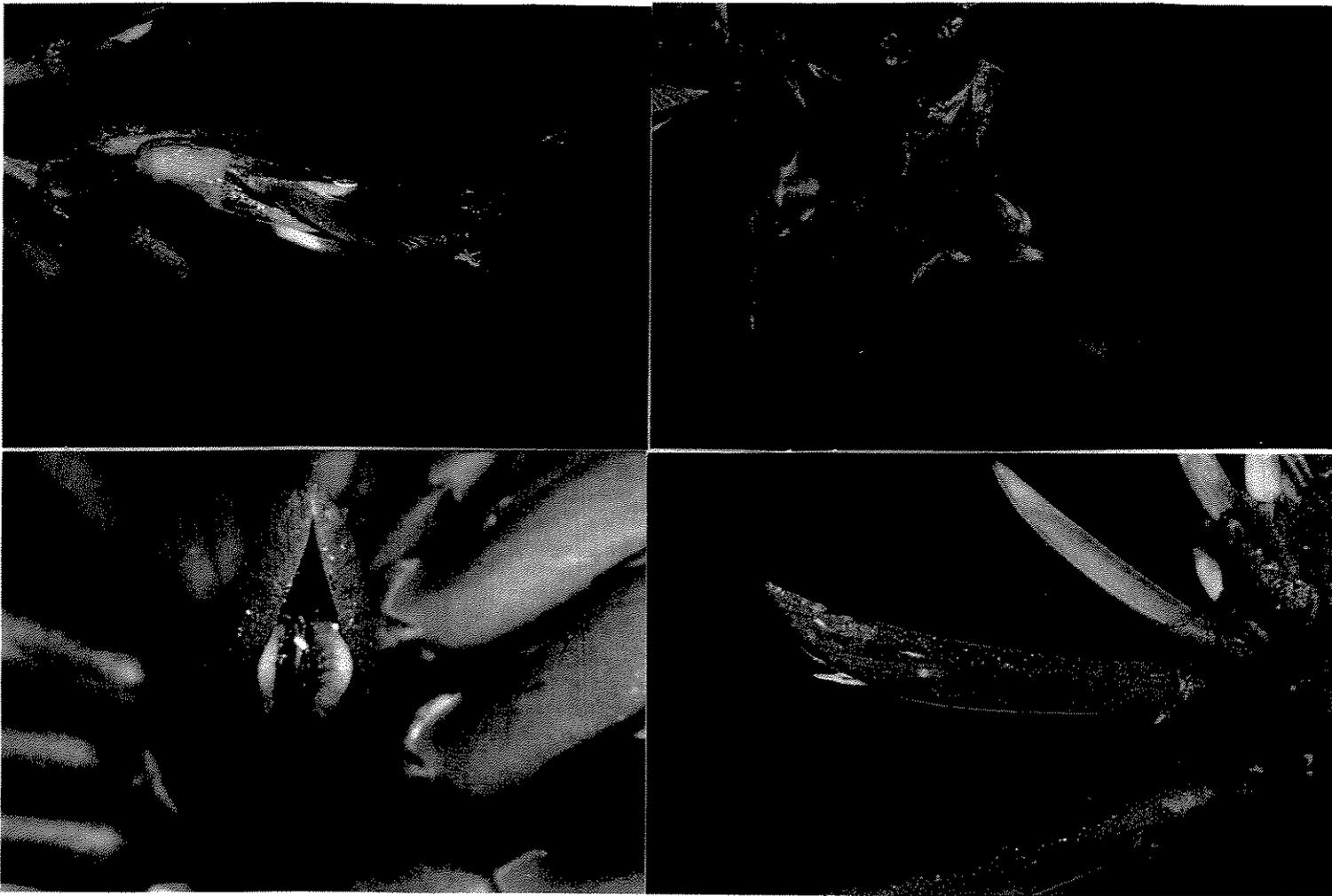


Figura 15: Flores de Fabaceae, do tipo estandarte, polinizadas por beija-flores. De cima para baixo, em sentido horário: *Camptosema scarlatinum*, *Collaea speciosa*, *Erythrina speciosa* e *Dahlstedtia pinnata*.

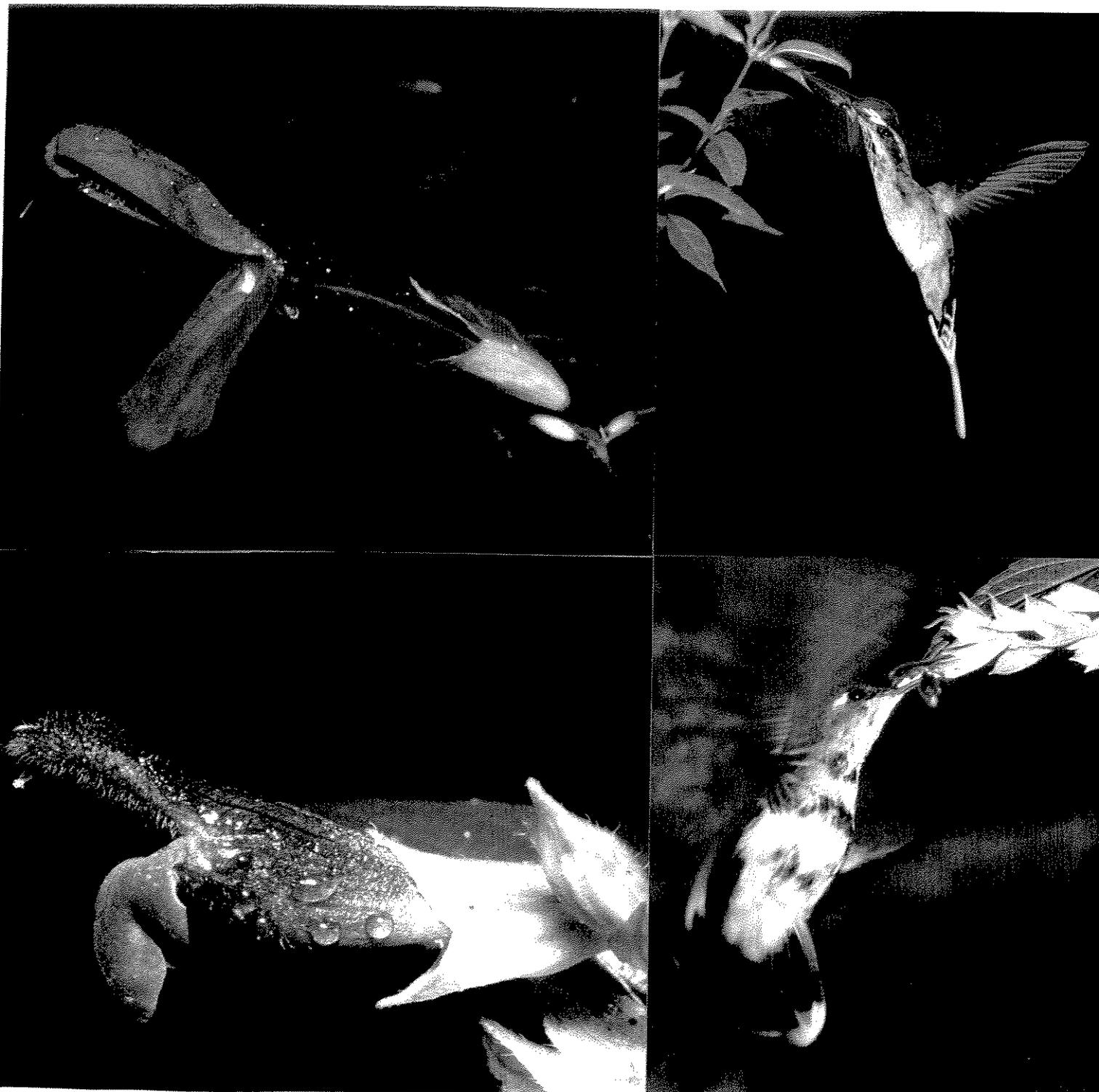


Figura 16: Flores do tipo goela representadas por *Salvia balaustina* e *S. arenaria* (de cima para baixo), sendo polinizadas por *Phaethornis eurynome* e macho juvenil de *Stephanoxis lalandi*, respectivamente (q.v. dimensões das flores nas Tabs. 6 e 7).

As duas espécies de *Salvia* caracterizam bem os atributos de cor, textura e morfologia tipicamente associados a polinização por beija-flores (Grant & Grant, 1968). *Salvia balaustina* é polinizada exclusivamente por *Phaethornis eurynome*, ao passo que *S. arenaria* possui como seu principal polinizador *Stephanoxis lalandi* (Tab. 9; Fig. 16). Estas duas espécies de plantas ilustram bem a correlação existente entre estrutura morfológica das flores e tamanho e forma do bico dos beija-flores (cf. Snow & Snow, 1972), sendo que esta relação condiciona parcialmente os subconjuntos florais visitados por cada espécie de beija-flor (q.v. conteúdo 3.5; Stiles, 1985; I. Sazima et al., 1995b).

3.4.4 *Buddleja brasiliensis*, uma “concessão” da melitofilia?

As flores de *Buddleja brasiliensis* possuem atributos florais tipicamente associados à síndrome de melitofilia (Fig. 17a; cf. Faegri & van der Pijl, 1980). Esta espécie é encontrada ao nível do mar até altitudes superiores a 1.600 m e, dependendo da altitude, sua polinização é realizada por diferentes agentes. Em altitudes abaixo de 900 m, as flores de *B. brasiliensis* são polinizadas principalmente por abelhas e borboletas, e as visitas de beija-flores são esporádicas (Snow & Snow, 1986; I. Sazima et al., 1995b). Em regiões acima de 1.000 m, esta planta é polinizada exclusivamente por pequenos beija-flores como *Stephanoxis lalandi* (Fig. 17b) e *Calliphlox amethystina*, atuando ecologicamente como espécie ornitófila. Portanto, seria a polinização das flores de *B. brasiliensis*, nas matas de altitude, uma “concessão” da melitofilia, provavelmente devido à redução de abelhas em áreas montanhosas durante o inverno (época de seu florescimento)? Porém, na caatinga, onde o recurso é escasso para os beija-flores, é comum as visitas destas aves às flores melitófilas (I.C.S. Machado, com. pess).

3.4.5 *Sophronitis mantiqueirae*: um caso de mimetismo de flores ornitófilas?

Algumas flores que não produzem néctar são consideradas miméticas de flores nectaríferas (cf. Brown & Kodric-Brown, 1979), porém somente ausência de néctar nas flores não tem sido considerada evidência suficiente para caracterizar mimetismo floral (Williamson, 1982). O sistema mimético possui dois transmissores de sinais, o modelo (S_1) e o mímico (S_2), e um receptor de sinal (R) que irá confundir (S_2) com (S_1) (cf. Vogel, 1993).

Em muitos casos, agrupamentos de flores que não possuem néctar serão evitados pelos polinizadores, ocorrendo tão poucas visitas que a formação de sementes não é suficiente para a manutenção da espécie. No entanto, em plantas que possuem polínias, mesmo poucas visitas às flores resultam em suficiente transferência de pólen e formação de sementes (Williamson, 1982). Consequentemente, flores sem néctar e com polínias são os melhores candidatos para caracterizar casos de mimetismo.

Sophronitis mantiqueirae possui distribuição não agregada na mata, florescendo de julho a outubro, e suas flores possuem atributos característicos à polinização por beija-flores (Fig. 18, q.v. Alves, 1989, para outra espécie), porém não há néctar. Apesar de não ter sido avistado beija-flores visitando às flores desta orquídea, várias flores observadas não mais possuíam suas polínias. Orquídeas representam casos notáveis de mimetismo (Endress, 1994) e possivelmente esta espécie está mimetizando flores ornitófilas na comunidade florestal de Campos do Jordão. Porém, observações de campo mais detalhadas, para verificar visitas e acompanhar a formação de frutos, são necessárias para comprovar o mimetismo floral.



Figura 17: Detalhe da flor (a) de *Buddleja brasiliensis*, que possui atributos característicos à síndrome de melitofilia (cf. Faegri & van der Pijl, 1980) e inflorescência recebendo visita do macho de *Stephanoxis lalandi* (b), seu principal polinizador nas matas de altitude.



Figura 18: A flor de *Sophronitis mantiqueirae*, que pode representar um caso de mimetismo de flores ornitófilas na comunidade de Campos do Jordão.

3.4.6 *Norantea brasiliensis*: um caso indiscriminado de ornitofilia

De acordo com o grupo de aves que realiza a polinização, as flores ornitófilas estão geralmente subdivididas em dois grupos. O primeiro grupo de flores possui atributos para polinização por aves que adejam, e o segundo, atributos para polinização por aves que pousam (q.v. Westerkamp, 1990).

A família Marcgraviaceae, com suas inflorescências bizarras, foi recentemente estudada quanto a evolução de seus tipos florais, associada aos polinizadores (Vogel, 1993). *Norantea brasiliensis* possui inflorescências racemosas do tipo pincel, dispostas horizontal ou perpendicularmente, com numerosas flores e nectários extra-florais em forma de concha (Fig. 19a). As flores abrem pela manhã e seu pólen (Fig. 19b) é removido nas primeiras horas pelos visitantes. Beija-flores pairam ao tomar o néctar e tocam ocasionalmente as flores, enquanto as demais aves pousam e contactam habitualmente as flores (Fig. 19c, d). Dentre as espécies ornitófilas aqui estudadas (Tab. 1), as flores de *N. brasiliensis* é que recebem a maior variedade de visitantes (I. Sazima et. al., 1993). Devido as diferenças no modo de visitar as flores e ao comportamento de forrageio, as aves Passeriformes atuam como melhores polinizadores destas flores.

As tendências das síndromes de polinização em Marcgraviaceae indicam que as espécies polinizadas por insetos possuem inflorescências densas do tipo espiga que, por modificações, pode ter originado inflorescências ornitófilas do tipo pincel. Este mesmo tipo condensado de inflorescência pode ter originado o tipo umbela, que é polinizado em sua maioria por morcegos (cf. Sazima & Sazima, 1980; I. Sazima et al., 1993; Vogel, 1993).

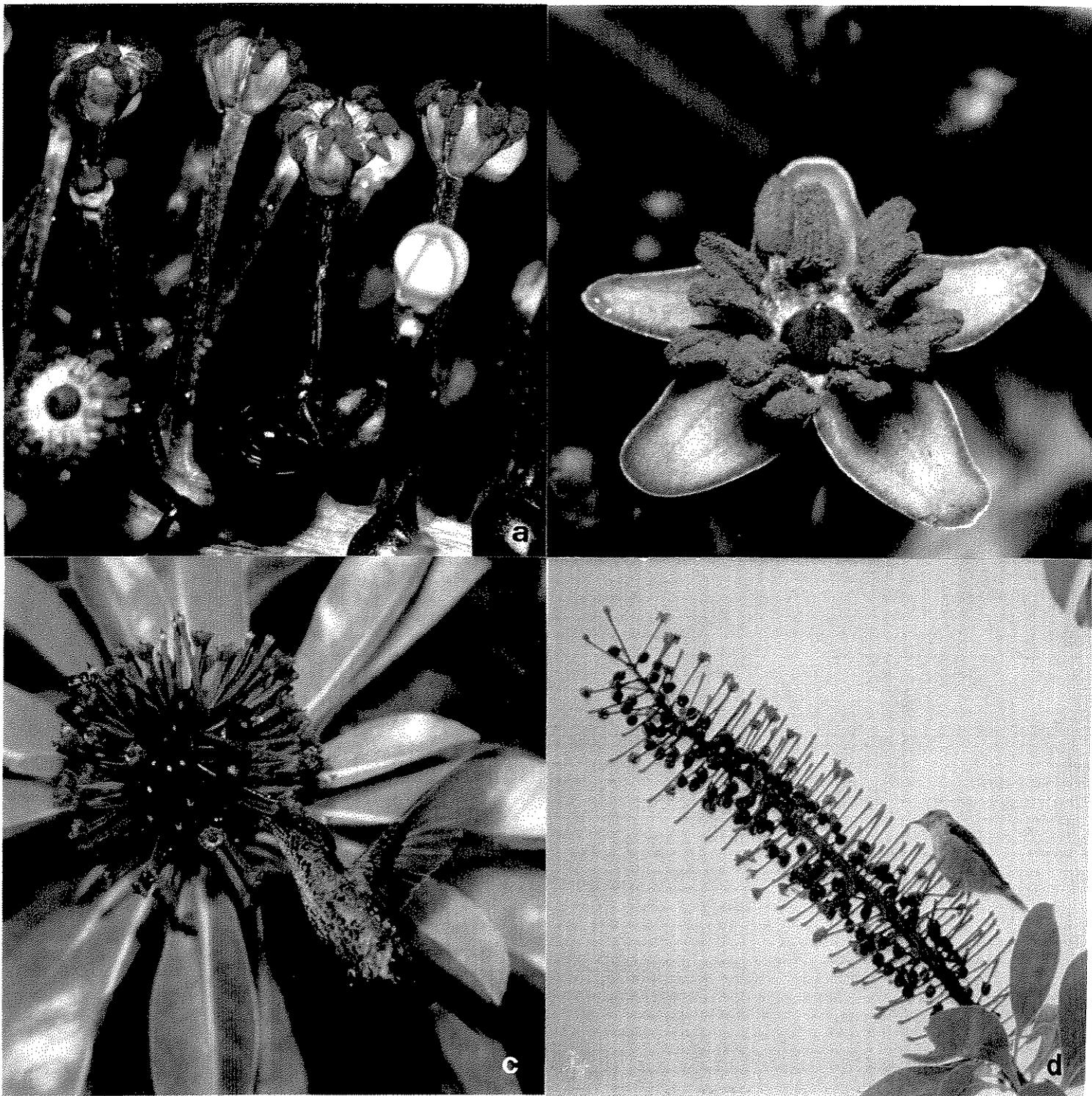


Figura 19: Inflorescência (a) e flor (b) de *Norantea brasiliensis* e os polinizadores, *Thalurania glaucopis* (c) e *Coereba flaveola* (d).

3.4.7 As flores de *Siphocampylus* e *Abutilon* polinizadas por beija-flores e morcegos

Diversas espécies de *Siphocampylus* e *Abutilon* são conhecidas como polinizadas por beija-flores, havendo indicações sobre polinização também por morcegos (Vogel, 1969a,b; Gottsberger, 1972, 1986), anteriores aos estudos recentes aqui citados (M. Sazima et al., 1994; Buzato et al., 1994). Nas comunidades de altitude estudadas, foram encontradas três espécies que possuem atributos florais intermediários entre as síndromes de ornitofilia e quiropterofilia, sendo polinizadas tanto por beija-flores como por morcegos (Tabs. 3 e 4).

Siphocampylus sulfureus possui distribuição agregada, crescendo em regiões abertas e brejosas (Fig. 20a). As flores tubulosas, de coloração amarelo-esverdeado, possuem uma fenda na porção inferior da corola, que facilita o acesso dos visitantes ao néctar (Fig. 20b e 21). A antese inicia à tarde e prolonga-se por aproximadamente 50 horas, sendo as flores no primeiro dia masculinas (Fig. 20b), passando à fase feminina após ca. de 18 h. A produção de néctar é contínua à tarde e à noite, diminuindo pela manhã, havendo emissão de odor semelhante ao do cachorro do mato, *Cerdocyon thous* (obs. pess.). Três espécies de beija-flores visitam as flores à tarde e no início da manhã e uma espécie de morcego à noite, sendo o pólen depositado no vértice dos beija-flores e no topo da cabeça do morcego (Fig. 21; M. Sazima et al., 1994). De acordo com a análise dos atributos florais das espécies da seção *Macrosiphon*, à qual *S. sulfureus* pertence, esta espécie pode ser vista como um recente derivado da maioria das flores ornitófilas da seção, beneficiando-se das atividades noturna e diurna de seus agentes polinizadores (M. Sazima et al., 1994).

As flores das três espécies de *Abutilon* possuem formato de campânula e em sua coloração predominam tons de rosa (Fig. 22), sendo que nas flores de *A. rufinerve* a coloração pode variar de púrpura a tons de amarelo (Fig. 23). A antese é crepuscular, tanto ao amanhecer como ao anoitecer, e as flores duram cerca de 30 h. O odor é pouco pronunciado e assemelha-se ao de verduras frescas. As flores são visitadas e polinizadas

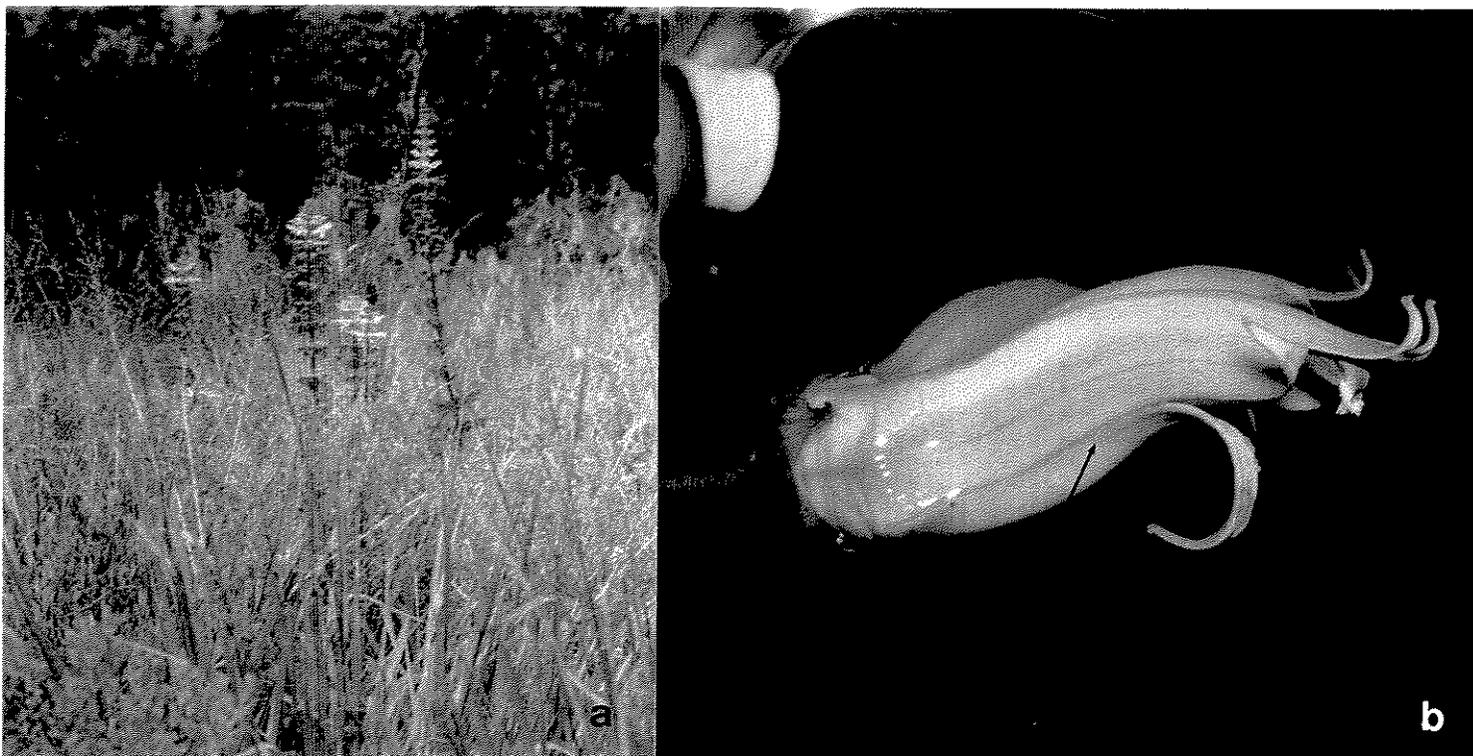


Figura 20: Individuos de *Siphocampylus sulfureus* com flores e frutos (a) e detalhe da flor (b). Note a fenda no tubo da corola (seta).

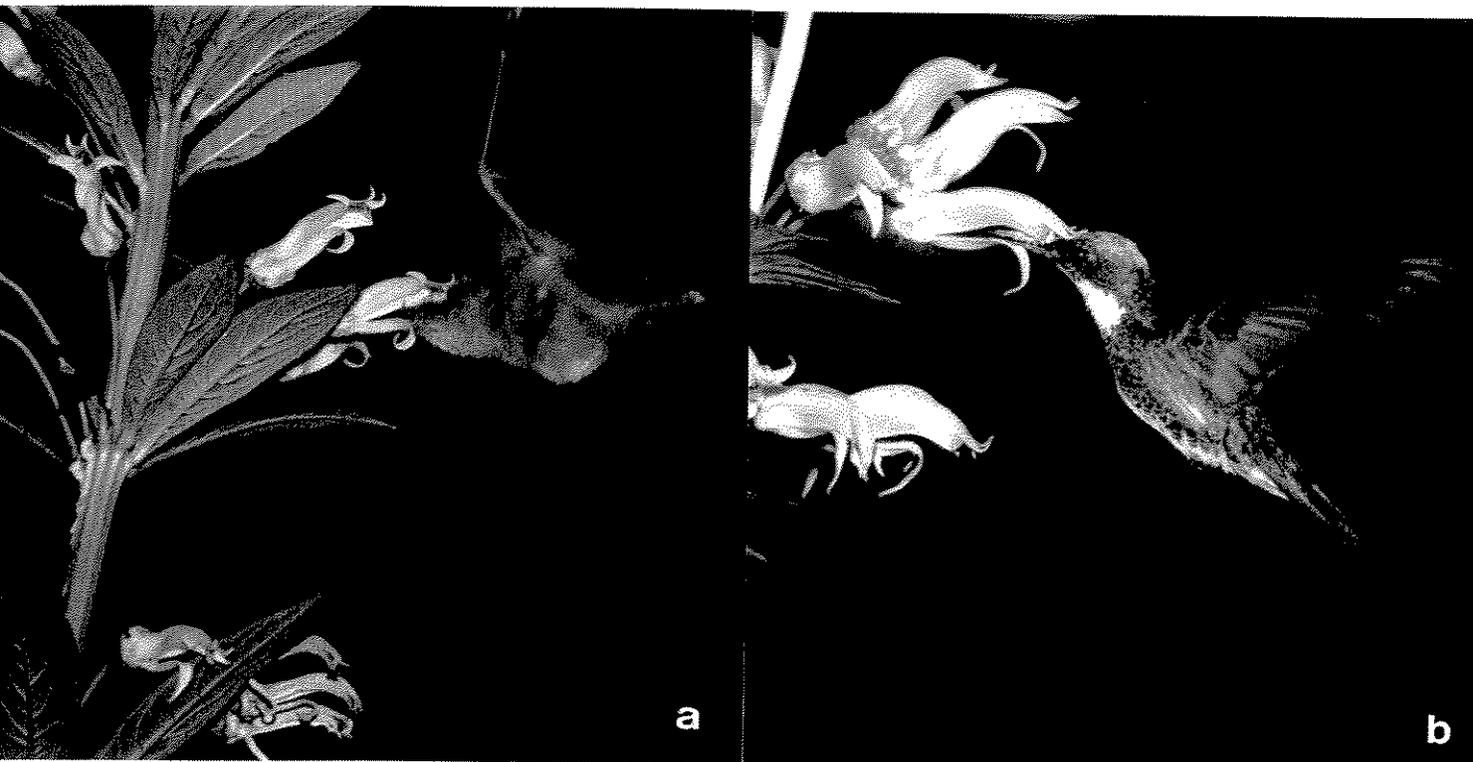


Figura 21: Visita do morcego *Anoura caudifer* (a) e do beija-flor *Leucochloris albicollis* (b) às flores de *Siphocampylus sulfureus*. Note o aumento da abertura do tubo da corola, devido ao deslocamento da pétala inferior, bem como os diferentes locais de deposição de pólen nos visitantes.

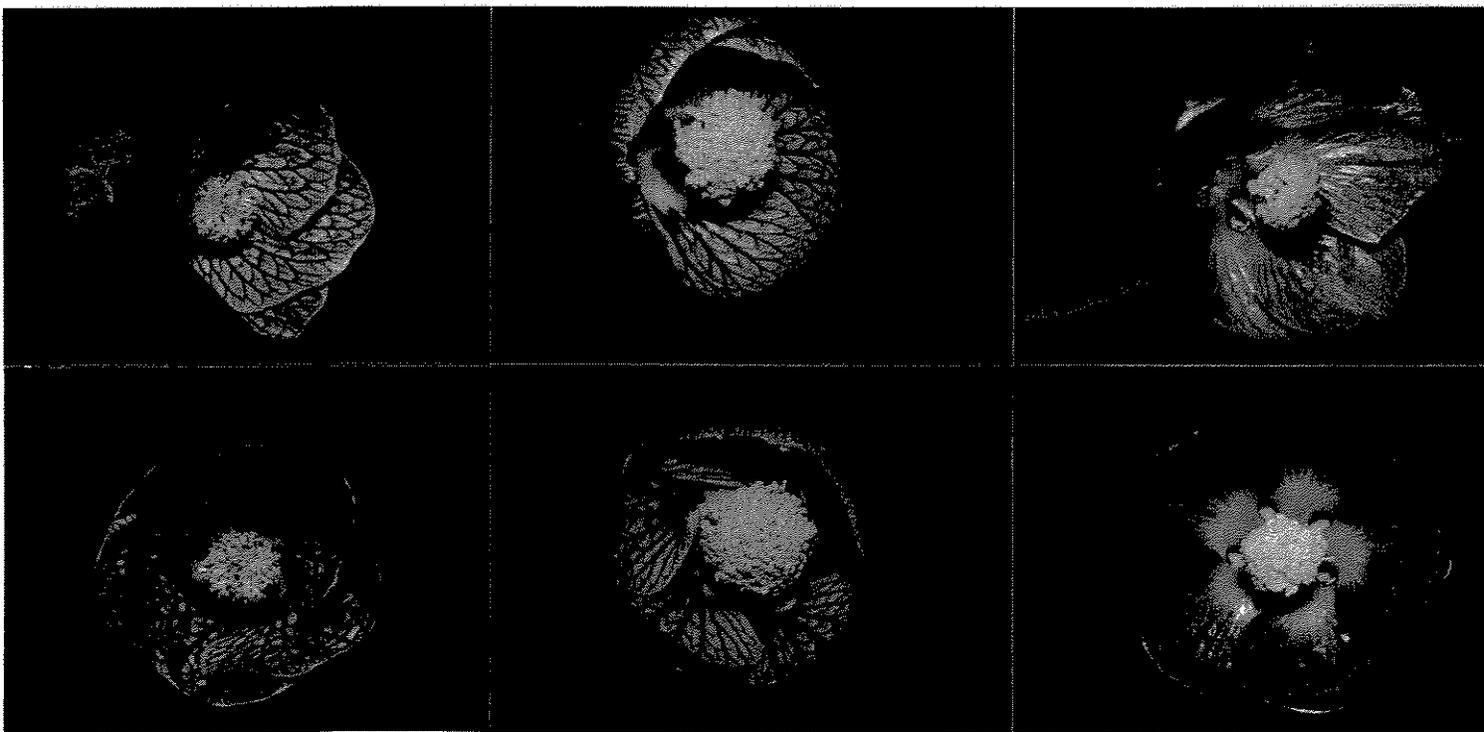


Figura 22: Vistas semi-lateral e frontal das flores de três espécies de *Abutilon*. Da esquerda para direita: *A. regnellii*, *A. aff. regnellii* e *A. rufinerve*. Note as aberturas dispostas radialmente na base das pétalas, pelas quais beija-flores e morcegos alcançam o néctar.



Figura 23: Na mesma flor de *Abutilon rufinerve*, visitas do morcego *Anoura caudifer* (a) durante a noite e da fêmea de *Clytolaema rubricauda* (b) na manhã seguinte. Note a mancha de pólen de *A. rufinerve* sobre o queixo do morcego.

durante a noite pelo morcego *Anoura caudifer* e durante o dia por várias espécies de beija-flores (Fig. 23), sendo que o pólen é depositado sobre o queixo e a garganta do morcego e em várias regiões do bico dos beija-flores (Tabs. 3 e 4). Dispondo as três espécies de *Abutilon* em uma série morfológica (Fig. 22), as flores de *A. rufinerve* apresentam corola mais aberta, facilitando o acesso dos visitantes ao néctar. Considerando os atributos florais das flores das três espécies de *Abutilon* e a sua relação com os visitantes, apesar das características intermediárias entre as síndromes de ornitofilia e quiropterofilia, estas espécies parecem tender à quiropterofilia (Buzato et al., 1994).

Pelas espécies de *Siphocampylus* e *Abutilon* descritas acima, possivelmente os pré-requisitos indispensáveis, para que ocorra a polinização tanto por beija-flores como morcegos, são corola ampla ou flexível a fim de acomodar formatos diferentes dos visitantes florais, antese prolongada cobrindo o período diurno e noturno, e produção contínua de néctar. Casos semelhantes a estes provavelmente ocorrem em outras famílias de angiospermas, podendo as flores passar por ornitófilas, devido aos seus atributos mistos e às frequentes visitas de beija-flores, facilmente observadas durante o dia.

3.5 Subconjuntos florais

As diferenças na frequência de visita às flores, pelas espécies de beija-flores, possibilitam definir subconjuntos florais para as comunidades ornitófilas, tanto na mata de baixada como nas de altitude (cf. Stiles, 1985; I. Sazima et. al., 1995b). Algumas flores parecem estar tipicamente associadas a determinadas espécies de beija-flores (Fig. 16), que agem como seus principais ou exclusivos polinizadores, ao passo que outras são polinizadas por uma grande variedade de espécies (Tabs. 8 e 9). A sobreposição entre a morfologia das flores (Tabs. 5, 6 e 7) e dos beija-flores (Tab. 11) reflete no uso dos recursos florais (Fig. 16; I. Sazima et al., 1995b).

Das trinta e quatro espécies ornitófilas encontradas em Caraguatatuba, dezessete (ca. de 50%) são polinizadas exclusivamente por *Ramphodon naevius*, como por exemplo *Nematanthus fritschii* (Fig. 24d; Franco & Buzato, 1992). Além disso, este beija-flor domina outras espécies, como p.e. *Heliconia velloziana* e *Centropogon cornutus* (Figs. 14a e 24b), sendo raras as visitas de outras espécies de beija-flores (I. Sazima et al., 1995a). Devido à característica comportamental de dominância dos recursos, a *R. naevius* está associado o maior subconjunto floral dentre os beija-flores estudados, contendo flores com ampla variedade de formatos (Fig. 24). Por outro lado, muitas das flores do subconjunto floral de *Ramphodon naevius* poderiam também ser polinizadas por outras espécies de beija-flores na área, como *Phaethornis eurynome* e *Glaucis hirsuta* (Phaethorninae) ou *Thalurania glaucopis* (Trochilinae), caso *R. naevius* não ocorresse nesta área. À primeira vista, algumas flores não parecem estar tipicamente relacionadas a um Phaethorninae, como por exemplo *Aechmea pectinata* (Fig 24c), de flores curtas.

Um outro subconjunto floral, definido para a mata de baixada, está associado aos beija-flores *Phaethornis ruber* (Phaethorninae) e *Thalurania glaucopis*, fêmea (Trochilinae), com flores de comprimento médio de corola de 21.1 mm, que se sobrepõem ao comprimento de bico destes beija-flores (Tabs. 5, 8 e 11). Neste subconjunto estão flores exclusivamente ornitófilas, como *Mendoncia velloziana*, ou espécies como *Psychotria nuda* (Fig. 25) também polinizadas por borboletas (obs. pess.). Machos de *T. glaucopis* visitam frequentemente as inflorescências de *Norantea brasiliensis* (Fig. 19c), exibindo comportamento territorial (Tab. 11), e também foram avistados, esporadicamente, visitando as flores de *Heliconia velloziana* e *Quesnelia arvensis* (I. Sazima et al., 1995a). As flores tipicamente ornitófilas deste subconjunto são exclusivamente ou principalmente polinizadas por *Phaethornis ruber* (Tab. 8), o que indica que esta espécie de beija-flor possui maior importância, na polinização das flores ornitófilas deste subconjunto, que *Thalurania glaucopis*.

Apesar dos subconjuntos florais serem definidos principalmente pela sobreposição e adequação entre os atributos morfológicos das flores e dos beija-flores (cf. Stiles, 1985; I.



Figura 24: Flores polinizadas pelo beija-flor *Ramphodon naevius* na mata de baixada em Caraguatatuba. *Dahlstedtia pinnata*, visitada por fêmea (a); *Centropogon cornutus*, que possivelmente representa o limite de curvatura da corola que este beija-flor consegue explorar (b); *Aechmea pectinata*, uma das flores de corola mais curta explorada por este beija-flor (c); *Nematanthus fritschii*, que possui longo pedúnculo floral, facilitando o acesso do beija-flor às flores (d). Note locais de deposição de pólen no corpo do beija-flor.

Sazima et al., 1995b), na mata de baixada em Caraguatatuba os dois subconjuntos florais, aqui definidos, parecem estar mais condicionados às características comportamentais dos Phaethorninae, *R. naevius* e *P. ruber*, que exploram o recurso floral e polinizam a maioria das flores ornitófilas nesta comunidade.

Para as matas de altitude, foram definidos quatro subconjuntos florais associados às quatro espécies comuns de beija-flores (I. Sazima et al., 1995b). *Phaethornis eurynome* é o principal polinizador de quatorze (ca. de 43%) das trinta e duas espécies amostradas (Tab. 9), definindo um dos subconjuntos florais. O comprimento médio do tubo da corola neste subconjunto floral é de 38.2 mm, estando próximo do comprimento do bico deste beija-flor (Tab. 11). Neste subconjunto estão *Alstroemeria inodora*, *Billbergia distachia*, *Canistrum cyathiforme*, *Nidularium angustibracteatum*, *N. marigoii*, *Vriesea sceptrum*, *Camptosema scarlatinum*, *Sinningia cooperi*, *S. douglasii*, *Salvia balaustina*, *Lobelia fistulosa*, *Manettia cordifolia*, *M. pubescens* e *Velloziella dracocephaloides*, as quais, com a exceção de *L. fistulosa*, crescem em área fechada de interior de mata, ambiente tipicamente explorado por Phaethorninae (Stiles, 1981; Snow & Snow, 1986; I. Sazima et al., 1995a, b).

Para os beija-flores *Leucochloris albicollis* e *Clytolaema rubricauda*, com bico de comprimento intermediário (Tab.11), outros dois subconjuntos podem ser definidos. Nove espécies (*Hippeastrum aviflorum*, *Mutisia campanulata*, *M. cf. coccinea*, *M. speciosa*, *Aechmea nudicaulis*, *Sinningia douglasii*, *Siphocampylus sulfureus*, *S. westinianus* e *Esterhazyia campestris*) são principalmente polinizadas por *Leucochloris albicollis* (Tab. 9), estando distribuídas preferencialmente no ambiente intermediário (Fig. 3b). O beija-flor *Clytolaema rubricauda*, cujo subconjunto floral é constituído por apenas três espécies (*Fuchsia regia*, *Abutilon* aff. *regnellii* e *A. rufinerve*), tem a menor participação na polinização das espécies ornitófilas da comunidade (Tab. 9). Este subconjunto é caracterizado pela riqueza de recurso (plantas agregadas, flores abundantes e/ou néctar copioso), sendo que duas espécies de plantas do subconjunto são também polinizadas por morcegos (Tab. 9, Figs. 10 e 23). A presença de *C. rubricauda* na área estudada foi

considerada como é um bom indicador da abundância local de recursos (q.v. conteúdo 3.3). Os dois subconjuntos florais associados a *L. albicollis* e *C. rubricauda* possuem o comprimento médio do tubo da corola muito acima do comprimento do bico destes beija-flores. Portanto, apesar da correspondência entre esses dois atributos ser um bom indicador do visitante mais frequente a uma dada espécie de flor, não é o único fator determinando a formação dos subconjuntos florais (cf. I. Sazima et al., 1995a, b).

O quarto subconjunto floral, nas matas de altitude, contém sete espécies (*Aechmea distichantha*, *Tillandsia stricta*, *Buddleja brasiliensis*, *Collaea speciosa*, *Nematanthus fornix*, *Salvia arenaria* e *Cestrum corymbosum*) polinizadas principalmente por *Stephanoxis lalandi* (Tab. 9; Figs. 4c, 16, 17 e 27). Cinco destas espécies estão em bordas de mata, ambiente habitual desta espécie de beija-flor (Snow & Snow, 1986; I. Sazima et al., 1995b).

A maioria das flores visitadas pelos beija-flores *Phaethornis eurynome* (Phaethorninae) e *Leucochloris albicollis* (Trochilinae) é utilizada por ambos (Tab. 9, Fig. 26), embora não exerçam a mesma influência como polinizadores de determinada espécie, havendo diferenças na frequência de visitas às flores (Tab. 9). Provavelmente, esta utilização conjunta das flores reflete facilidade de acesso, uma vez que não existe grande amplitude de variação entre o comprimento das corolas (Tabs. 6 e 7). Além disso, *L. albicollis* é definido como generalista, visitando inclusive as flores utilizadas por *Stephanoxis lalandi*, um beija-flor que faz rondas de baixo ganho energético (Tab. 11; cf. I. Sazima et al., 1995b).

Diferenças sexuais foram detectadas na utilização do recurso para *Stephanoxis lalandi* e *Clytolaema rubricauda* (Tab. 9; Buzato et al., 1994; I. Sazima et al., 1995b). Machos de *Stephanoxis lalandi* são territoriais e agressivos, excluindo as fêmeas de *S. lalandi* de recursos florais ricos tais como *Collaea speciosa*, e somente machos foram vistos visitando as flores de *Buddleja brasiliensis* (Tab. 9; Fig. 17; I. Sazima et al., 1995b).

Tabela 8: Frequência de visitas de *Phaethornis ruber* e *Thalurania glaucopsis* às flores de seis espécies ornitófilas, não dominadas por *Ramphodon naevius* (cf. I. Sazima et al., 1993), na mata de baixada em Caraguatatuba, Serra do Mar. O primeiro número refere-se à quantidade de visitas observadas e o segundo, entre parênteses, à sua frequência relativa (%).

Espécies vegetais	Beija-flores		Tempo de observação (min)
	<i>P. ruber</i> ^a	<i>T. glaucopsis</i> ^b	
Acanthaceae			
<i>Mendoncia velloziana</i>	8 (80.0)	2 (20.0)	400
Bromeliaceae			
<i>Tillandsia gardneri</i>	01 (100)	...	360
<i>Tillandsia stricta</i>	...	2 (100.0)	240
Gesneriaceae			
<i>Nematanthus fissus</i>	16 (94.0)	1 (6.0) ^d	1 460
Rubiaceae			
<i>Psychotria nuda</i> ^c	1 (7.0)	14 (93.0)	540
<i>Psychotria pubigera</i> ^c	1 (50.0)	1(50.0)	60

^a *Phaethornis ruber*, algumas vezes, faz visitas de modo ilegítimo (q.v. conteúdo 3.6).

^b Macho de *T. glaucopsis* foi registrado em flores de *Norantea brasiliensis*, *Heliconia velloziana* e *Quesnelia arvensis* (I. Sazima et al., 1993, 1995a).

^c Flores polinizadas também por abelhas e borboletas.

^d Um macho em visita ilegítima (pilhagem).



Figura 25: Flores polinizadas por fêmea de *Thalurania glaucopsis*, na mata de baixada em Caraguatatuba. *Psychotria nuda* (a) possui corola curta e pode também ser polinizada pela borboleta *Heliconius ethilla*; *Mendoncia velloziana* (b) constitui um caso especial de flores com anteras poricidas, polinizada por beija-flores.

Tabela 9: Frequência de visitas de quatro espécies de beija-flores sintópicas, às flores de 31 espécies ornitófilas em mata de altitude. Maioria das observações foi feita na localidade de Campos do Jordão. O primeiro número refere-se à quantidade de visitas observadas e o segundo, entre parênteses, à sua frequência relativa (%). Abreviações: *Cr* = *Clytolaema rubricauda*, *La* = *Leucochloris albicollis*, *Pe* = *Phaethornis eurynome*, *Sl* = *Stephanoxis lalandi*.

Espécies vegetais	Espécies de beija-flores						Tempo de observação (min) ^a
	<i>Pe</i>	<i>La</i>	<i>Sl</i>		<i>Cr</i>		
			macho	fêmea	macho	fêmea	
Alstroemeriaceae							
<i>Alstroemeria inodora</i>	9 (100.0)	505
Amaryllidaceae							
<i>Hippeastrum aviflorum</i>	...	8 (88.8)	1 (11.1)	815
Asteraceae							
<i>Mutisia campanulata</i>	2 (40.0)	3 (60.0)	460
<i>Mutisia cf. coccinea</i>	2 (40.0)	3 (60.0)	380
<i>Mutisia speciosa</i>	3 (25.0)	8 (66.0)	...	1(8.3)	495
Bromeliaceae							
<i>Aechmea distichantha</i>	13 (35.1)	1 (2.7)	6 (16.2)	17 (45.9)	1 045
<i>Aechmea nudicaulis</i>	3 (16.6)	10 (55.5)	4 (22.2)	...	1 (5.5)	...	510
<i>Billbergia distachia</i>	13 (81.2)	3 (18.7)	1 055
<i>Canistrum cyathiforme</i>	12 (85.7)	2 (14.2)	1 155
<i>Nidularium angustibracteatum</i>	6 (100.0)	710
<i>Nidularium marigoii</i>	8 (100.0)	510
<i>Tillandsia stricta</i>	...	2 (22.2)	...	6 (66.6)	...	1 (11.1)	525
<i>Vriesea sceptrum</i>	6 (53.3)	5 (46.6)	710
Buddlejaceae							
<i>Buddleja brasiliensis</i>	19 (100.0)	725
Fabaceae							
<i>Camptosema scarlatinum</i>	11 (55.0)	5 (25.0)	3 (15.0)	1 (5.0)	560
<i>Collaea speciosa</i>	10 (31.2)	2 (6.2)	17 (53.1)	3 (9.3)	1 165
Gesneriaceae							
<i>Nematanthus fornic</i>	3 (17.6)	2 (11.7)	7 (41.2)	5 (29.4)	810
<i>Sinningia cooperi</i>	11 (100.0)	460
<i>Sinningia douglasii</i>	9 (39.1)	13 (56.5)	1 (4.3)	905
Lamiaceae							
<i>Salvia arenaria</i>	...	2 (8.7)	16 (69.5)	5 (21.7)	790
<i>Salvia balaustina</i>	4 (100.0)	420
Lobeliaceae							
<i>Lobelia fistulosa</i>	12 (60.0)	8 (40.0)	595
<i>Siphocampylus sulfureus</i>	2 (3.3)	36 (60.0)	6 (10.0)	...	7 (11.6)	9 (15.0)	980
<i>Siphocampylus westinianus</i>	6 (27.2)	16 (72.7)	1 090
Malvaceae							
<i>Abutilon aff. regnellii</i>	2 (5.2)	4 (10.5)	...	4 (10.5)b	...	28 (73.7)	1 115
Onagraceae							
<i>Fuchsia regia</i>	4 (8.0)	8 (16.0)	4 (8.0)	3 (6.0)	13 (26.0)	18 (36.0)	1 210
Rubiaceae							
<i>Manettia cordifolia</i>	4 (100.0)	410
<i>Manettia pubescens</i>	4 (100.0)	505
Scrophulariaceae							
<i>Esterhazyia campestris</i>	3 (33.3)	6 (66.6)	655
<i>Velloziella dracocephaloides</i>	2(100.0)	360
Solanaceae							
<i>Cestrum corymbosum</i>	16 (88.9)	1 (5.5)	...	1 (5.5)	775

^a Tempo mínimo de observação foi estabelecido em 360 min.

^b Maioria visitas de pilhagem.



Figura 26: Flores polinizadas pelos beija-flores *Phaethornis eurynome* e *Leucochloris albicollis*, ilustrando a sobreposição na utilização de recurso floral por Phaethorninae e Trochilinae, nas matas de altitude. Da esquerda para a direita, os beija-flores *P. eurynome* e *L. albicollis*, e de cima

Algumas vezes esta diferença não é tão marcada, como por exemplo na utilização de *Nematanthus fornix* (Tab. 9, Fig. 27), fato provavelmente relacionado à pequena quantidade de néctar nas flores (Tab. 7).



Figura 27: Flores de *Nematanthus fornix* visitadas por macho (a) e fêmea (b) de *Stephanoxis lalandi*. Esta é uma das poucas plantas de interior de mata, polinizadas por este beija-flor.

A partir da definição dos subconjuntos florais na comunidade, foi aqui estabelecido quais flores e beija-flores poderiam corresponder a equivalentes ecológicos entre as matas de baixada e de altitude. Dentre as flores, *Mendoncia velloziana*, *Billbergia pyramidalis* e *Justicia carnea*, poderiam corresponder a *Camptosema scarlatinum*, *Billbergia distachia* e *Lobelia fistulosa*, respectivamente na mata de altitude e de baixada. Porém, a maioria das espécies parece não possuir equivalentes ecológicos entre as regiões. Por exemplo, as heliconiáceas ou *Fuchsia regia* não parecem ter equivalentes. Dentre as espécies de beija-flores, *Ramphodon naevius* poderia ser o equivalente de *Phaethornis eurynome*, embora este último não domine. *Phaethornis ruber* poderia ser o equivalente ecológico de *Stephanoxis lalandi*, ambos de pequeno porte e agindo principalmente em rondas de baixo ganho. Estas duas espécies podem ser vistas como “grandes abelhas” entre os beija-flores, pois exibem o hábito de pilhar o néctar de uma grande variedade de flores na comunidade (q.v. I. Sazima et al., 1995b).

3.6 Beija-flores visitantes: composição e comportamento

No presente estudo, quinze espécies de beija-flores foram registradas nas três localidades (Tab. 10). Destas espécies, *Phaethornis eurynome*, *P. ruber*, *Ramphodon naevius* (Phaethorninae) e *Clytolaema rubricauda*, *Leucochloris albicollis*, *Stephanoxis lalandi* e *Thalurania glaucopis* (Trochilinae) foram avistados com frequência nas flores.

As sete espécies de beija-flores comuns nas áreas de estudo são endêmicas à Mata Atlântica no sudeste brasileiro (Snow & Teixeira, 1982), sendo conhecido que espécies de Phaethorninae são mais comuns em regiões neotropicais de baixa altitude (Stiles, 1981). Nas matas de baixada, parece não haver preferências, das três espécies de beija-flores, pelos ambientes explorados. Caso haja alguma preferência, ela pode estar sendo camuflada pela relativa homogeneidade entre esses três ambientes na localidade de Caraguatatuba (Fig. 3). Nas matas de altitude, *P. eurynome* tende a percorrer áreas de sub-bosque no

interior de mata, *C. rubricauda* explora áreas mais abertas e estratos mais altos, *L. albicollis* é encontrado tanto em áreas de interior como borda de mata, e *S. lalandi* é avistado com maior frequência em áreas abertas (Snow & Teixeira, 1982; I. Sazima et al., 1995 b).

De acordo com o modo de forragear, comportamento alimentar e atributos morfológicos, quatro funções na comunidade (cf. Feinsinger & Colwell, 1978) foram aqui estabelecidas para os três beija-flores na mata de baixada, sendo que *Phaethornis ruber* e *Ramphodon naevius* apresentam, cada um, duas funções (Tab. 11; I. Sazima et al., 1995a). Para as matas de altitude foram encontradas cinco funções na comunidade, que estão distribuídas entre quatro espécies de beija-flores. *Stephanoxis lalandi* apresenta duas funções, e machos e fêmeas de *Clytolaema rubricauda* desempenham funções diferentes (Tab. 11; Snow & Teixeira, 1982; Buzato et al., 1994; I. Sazima et al., 1995b). As funções de rondas de alto ganho e a territorial, bem como rondas de baixo ganho e a parasita de território parecem estar frequentemente associadas (Tab. 11).

Algumas espécies de beija-flores podem transitar temporariamente entre as funções definidas por Feinsinger & Colwell (1978). *Stephanoxis lalandi* é territorial em *Cestrum corymbosum* e forrageia em linhas-de-captura em *Nematanthus fornix* ou, numa mesma espécie (*Collaea speciosa*), pode agir em linhas-de-captura ou ser territorial (I. Sazima et al., 1995b). A variação na disponibilidade do recurso é um dos fatores que influencia esta alteração de comportamento (cf. Buzato et al., 1994) e o caso de *Phaethornis ruber* e *Nematanthus fissus* ilustra bem a flexibilidade comportamental de beija-flores em relação à disponibilidade de néctar (I. Sazima et al., 1992). Da alvorada até ca. de 11:00 h, *P. ruber* visita legitimamente a maioria das flores de *N. fissus* numa dada planta e depois desse período, passa a pilhá-las até o término da sua atividade (Figs. 28a e 29b). Mudando experimentalmente a quantidade de “néctar” nas flores, de modo que num turno de visitas o beija-flor encontrasse flores cheias com solução de sacarose e no turno seguinte as encontrasse vazias e assim alternadamente, foi comprovado que o beija-flor ajusta seu

Tabela 10: Lista das quinze espécies de beija-flores registradas nas três localidades estudadas, Caraguatatuba e Cunha (Serra do Mar) e Campos do Jordão (Serra da Mantiqueira), situadas na Mata Atlântica, sudeste do Brasil.

Espécies de beija- flores	Localidades ^a
Phaethorninae	
<i>Glaucis hirsuta</i>	Caraguatatuba
<i>Phaethornis eurynome</i>	Caraguatatuba, Cunha e Campos do Jordão
<i>Phaethornis ruber</i>	Caraguatatuba
<i>Ramphodon naevius</i>	Caraguatatuba
Trochilinae	
<i>Aphantochroa cirrhochloris</i>	Caraguatatuba
<i>Calliphlox amethystina</i>	Cunha
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	Caraguatatuba e Campos do Jordão
<i>Clytolaema rubricauda</i>	Caraguatatuba, Cunha e Campos do Jordão
<i>Hylocharis cyanus</i>	Caraguatatuba
<i>Leucochloris albicollis</i>	Cunha e Campos do Jordão
<i>Lophornis chalybea</i>	Caraguatatuba e Cunha
<i>Melanotrochilus fuscus</i>	Caraguatatuba, Cunha e Campos do Jordão
<i>Stephanoxis lalandi</i>	Cunha e Campos do Jordão
<i>Thalurania furcata</i>	Cunha
<i>Thalurania glaucopis</i>	Caraguatatuba

^a q.v. altitudes em conteúdo 2.1.

Tabela 11: Comprimento do bico, massa corpórea e função principal na comunidade, de sete beija-flores comuns nas áreas estudadas, Caraguatatuba, Cunha e Campos do Jordão. Funções na comunidade de acordo com Feinsinger & Colwell (1978).

Espécies de beija-flores	Comprimento do bico (\bar{X} mm \pm sd)	Massa corpórea (\bar{X} g \pm sd)	Função na comunidade
Phaethorninae			
<i>Phaethornis eurynome</i>	33.8 \pm 0.5 (n=4)	4.9 \pm 0.5 (n=5)	Rondas de alto ganho ^a
<i>Phaethornis ruber</i>	22.5 \pm 0.8 (n=3)	1.9 \pm 0.0 (n=3)	Rondas de baixo ganho
<i>Ramphodon naevius</i>	34.0 \pm 2.2 (n=7)	8.2 \pm 1.0 (n=7)	Parasita de território Rondas de alto ganho Territorial
Trochilinae			
<i>Clytolaema rubricauda</i> macho	20.3 \pm 0.6 (n=3)	8.9 \pm 0.3 (n=3)	Territorial
fêmea	20.5 \pm 0.6 (n=4)	6.4 \pm 0.5 (n=4)	Rondas de baixo ganho
<i>Leucochloris albicollis</i>	21.2 \pm 0.2 (n=3)	5.9 \pm 0.4 (n=4)	Generalista
<i>Stephanoxis lalandi</i>	14.3 \pm 0.5 (n=3)	3.3 \pm 0.2 (n=3)	Territorial ^b Rondas de baixo ganho
<i>Thalurania glaucopis</i> macho	19.4 \pm 0.9 (n=10)	4.5 \pm 0.3 (n=10)	Territorial
fêmea	19.3 \pm 1.0 (n=10)	4.0 \pm 0.3 (n=10)	Rondas de baixo ganho

^a Algumas vezes territorial em *Camptosema scarlatinum*, expulsou *L. albicollis* e *S. lalandi* (I. Sazima et al., 1995b), e em *Salvia balaustina* expulsou *Thalurania furcata*.

^b Função na comunidade desempenhada somente pelos machos.

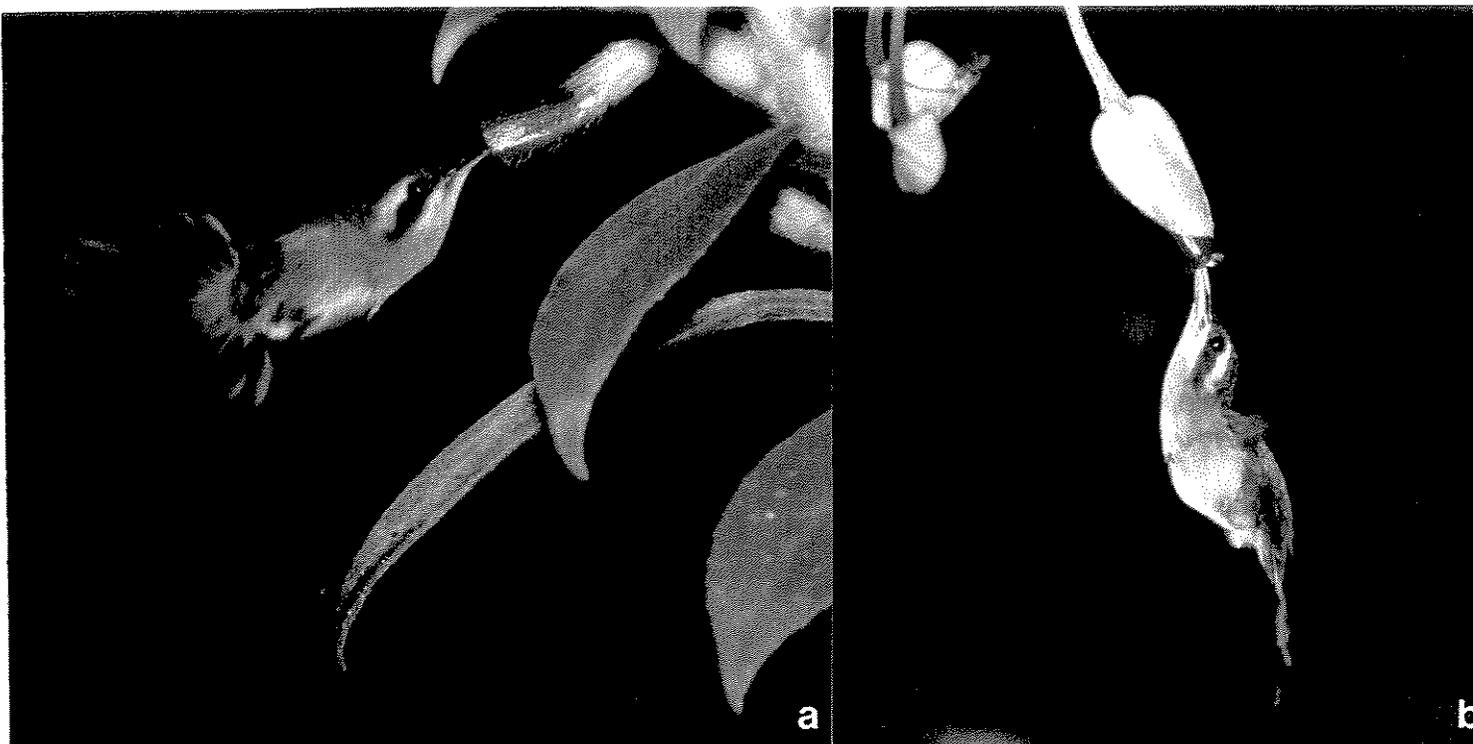


Figura 28: Flores polinizadas por *Phaethornis ruber* na mata de baixada em Caraguatatuba. As flores de *Nematanthus fissus* depositam pólen na mandíbula (a) e as de *Mendoncia velloziana* depositam pólen na região superior do bico (b), do beija-flor visitante.



Figura 29: *Phaethornis ruber* frequentemente visita as flores de modo ilegítimo, pilhando néctar, independentemente do tamanho do tubo da corola, longo em *Nematanthus fluminensis* (a) ou curto

comportamento de pilhagem a visita legítima e vice-versa, de acordo com a quantidade de líquido (I. Sazima et al., 1992). A pilhagem parece proporcionar algum suprimento energético em condições limite, sendo este comportamento frequentemente observado em beija-flores de pequeno porte, como *P. ruber* e *S. lalandi* (Fig. 29, I. Sazima et. al., 1992, 1995b). Com esta versatilidade no comportamento, os beija-flores transitam pelas funções estabelecidas por Feinsinger & Colwell (1978), porém mantêm a função principal na comunidade ao longo do ano (I. Sazima et al., 1995b).

3. 7 Flores e beija-flores nas comunidades de Mata Atlântica do sudeste brasileiro

As comunidades aqui estudadas podem ser vistas como ricas em número de espécies ornitófilas, mas nem tanto em beija-flores, em especial as duas comunidades montanhosas (I. Sazima et al., 1995b). Nas três comunidades, os conjuntos de espécies vegetais dependem de poucas espécies de beija-flores para a polinização de suas flores. Os Phaethorninae podem ser considerados os principais polinizadores nestas comunidades, tendo participação em ca. de 80% da polinização das espécies ornitófilas, tanto na mata de baixada como na de altitude. Aparentemente, a riqueza de espécies ornitófilas está em desacordo com o reduzido número de espécies de beija-flores, registradas como polinizadores habituais nestas comunidades. Este fato pode ser devido à influência de fatores históricos, como o endemismo de *R. naevius* nas matas de baixada, associados à sua característica comportamental de dominância sobre as demais espécies de beija-flores.

A sobreposição no uso do recurso floral pelos beija-flores, em mata de altitude, provavelmente resulta de fatores como ausência de dominância entre as espécies dessas aves, semelhança na morfologia floral da maioria das espécies vegetais e grande riqueza de espécies disponíveis para os beija-flores. A utilização sobreposta de recurso pelos beija-flores pode ser interessante para as plantas ornitófilas, uma vez que a ausência de uma das espécies de beija-flores poderia ser compensada pela outra (cf. Stiles, 1978a). Porém, esta compensação ainda seria parcial, devido a diferenças na frequência de visita dos beija-

flores às espécies de flores (q.v. uso de flores e deposição de pólen em *Phaethornis eurynome* e *Leucochloris albicollis*, Tab. 9 e Fig. 10).

Snow & Snow (1986) sugerem que pequena variedade de beija-flores nas matas serranas do sudeste brasileiro quando comparada à de outras regiões, principalmente na morfologia de bicos, está relacionada à ausência de determinadas espécies ornitófilas, como por exemplo certas Ericaceae e Rubiaceae, muito comuns nos Andes. Na Mata Atlântica, Bromeliaceae e Gesneriaceae parecem desempenhar, em parte, a função de Ericaceae e Rubiaceae nos Andes, apresentando grande variedade morfológica em suas flores, provavelmente não sendo este o fator responsável pela menor variedade nos formatos de bico das espécies de beija-flores no sudeste brasileiro. De modo geral, grandes variações morfológicas na estrutura do bico dos beija-flores, associadas a determinada espécie ornitófila, representam casos raros (p.e. *Eutoxeres condamini* (Phaethorninae) e *Centropogon reflexus* (q.v. Stein, 1992). Esses casos são descritos somente para a região dos Andes, que é considerada o centro de origem da relação entre flores e beija-flores, possuindo também a maior diversidade de flores e beija-flores que qualquer outra região neotropical (Stiles, 1981).

Portanto, associados aos fatores ecológicos (cf. Snow & Snow, 1986), a riqueza e a variedade de flores ornitófilas e beija-flores do sudeste brasileiro deveriam ser interpretadas considerando também as influências de fatores históricos de colonização e evolução de determinadas linhagens na área, tanto para as espécies vegetais (p.e. Bromeliaceae e Gesneriaceae) como para as espécies de beija-flores (cf. Cracraft, 1985; Grant, 1994; I. Sazima et al., 1995b).

3.8 Considerações finais

Este estudo sobre a interação entre flores e beija-flores mostrou que é grande a riqueza de espécies ornitófilas na Mata Atlântica do sudeste brasileiro, uma vez que oitenta e duas espécies foram registradas entre três localidades. Bem como, a ausência ou pequena semelhança encontrada entre as floras ornitófilas indica a característica de mosaico entre as floras que compõem esta formação florestal, e a grande tendência ao aumento na riqueza de espécies ornitófilas com a ampliação das localidades amostradas.

Alguns dos resultados encontrados para a interação entre flores e beija-flores, nesta formação vegetal, coincidem com os descritos para outras regiões neotropicais como a predominio dos hábitos epífita e herbáceo entre as espécies vegetais e a floração sequencial, ao longo do ano, das espécies ornitófilas na comunidade, resultando em recurso floral contínuo para as espécies de beija-flores residentes. Por outro lado, os dados de concentração e volume de néctar das flores, quanto ao uso por Phaethorninae ou Trochilinae, divergem dos registrados para a América Central.

Nesta região encontramos particularidades quanto a polinização de algumas espécies que se utilizam de dois vertebrados, beija-flores e morcegos, como polinizadores de suas flores. Este fato parece estar restrito as matas de altitude.

Dentre as espécies de beija-flores que ocorrem nesta formação vegetal, parece que poucas espécies participam efetivamente da polinização das flores e que os Phaethorninae atuam como principais polinizadores do conjunto de flores ornitófilas. Porém cabe ressaltar, que as observações foram feitas em alturas inferiores a 10 m no estrato vegetal, e provavelmente outras espécies estão agindo como polinizadores das espécies em estratos superiores.

Apesar da menor riqueza de espécies de beija-flores encontradas, nas três comunidades, é interessante notar a versatilidade comportamental destas espécies e a variedade de funções comportamentais desempenhada por estas espécies nas comunidades. O domínio de *Ramphodon naevius* (Phaethorninae) na mata de baixada e, a sobreposição na utilização de recursos entre *Phaethornis eurynome* (Phaethorninae) e *Leucochloris albicollis* (Trochilinae), ilustram particularidades na interação entre flores e beija-flores no sudeste brasileiro.

Este estudo demonstra a potencialidade desta linha de pesquisa no Brasil e poderia servir como motivação para estudos semelhantes em outras formações florestais. Além disso, alguns grupos podem ser estudados independentemente, com a finalidade de se verificar suas tendências evolutivas.

4. REFERÊNCIAS

- Alonso, M.T.A. 1977. Vegetação da região sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Geogr.**, 34: 91-118.
- Alves, R.J.V. 1989. Ornithophilous flowers of some Brazilian plants. **Ziva**, 5: 216-217. (Em Checo).
- Araújo, A.C.; Fischer, E.A. & Sazima, M. 1993. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. **Revta. brasil. Bot.**, 17: 113-118.
- Arizmendi, M.C. & Ornelas, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. **Biotropica**, 22: 172-180.
- Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology of Leguminosae. **In: Advances Legumes Systematics**. (R.M. Polhill & P.M. Raven, eds.). Kew, Londres. pp. 723-788.
- Baker, H.G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. **In: Pollination biology**. (L. Real, ed.). Academic Press. New York. pp. 7-28.
- Baumberger, R. 1987. Floral structure, coloration, and evolution of bird-pollinated plants; correlation with functional traits in nectarivorous birds. Ph.D. dissertation, University of Zurich.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. **In: Handbook of experimental pollination biology**. (C.E. Jones & R.J. Little, eds.), Scientific and Academic Editions, New York, pp. 394-410.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 21: 399-422.
- Bawa, K.S.; Perry, D.R. & Beach, J.H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **Am. J. Bot.**, 72: 331-345.
- Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E. & Grayum, M.H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **Am. J. Bot.**, 72: 346-356.
- Benzing, D.H. 1980. **The biology of the bromeliads**. Mad River Press Inc., California.

- Bernadello, L.M., Galetto, L. & Juliani, H.R. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinian Bromeliaceae. **Ann. Bot.** 67:401-411.
- Berry, P.E. 1982. The systematics and evolution of *Fuchsia* Sect. *Fuchsia* (Onagraceae). **Ann. Mo. Bot. Gdn.**, 69: 1-198.
- Berry, F & Kress, W.J. 1991. *Heliconia - an identification guide*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Bokermann, W.C.A. 1978. Observações sobre a nidificação do beija-flor *Stephanoxis lalandi* (Vieillot, 1818) (Aves, Trochilidae). **Rev. Brasil. Biol.**, 38: 259-261.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. **Ecology**. 60: 1022-1035.
- Buzato, S. & Franco, A.L.M. 1992. *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). **Pl. Syst. Evol.**, 181: 261-267.
- Buzato, S., Franco, A.L.M. & Sazima, M. 1994. Adequação de *Camptosema scarlatinum* e *Collaea speciosa* à polinização por beija-flores. In: **Resumos do XLV Congresso Nacional de Botânica**: 64.
- Buzato, S.; Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. **Flora**, 189: 327-334.
- Catling, P.M. 1987. Notes on the breeding systems of *Sacoila lanceolata* (Aublet) Garay (Orchidaceae). **Ann. Mo. Bot. Gdn.**, 74: 58-68.
- Chautems, A. 1988. Révision taxonomique et possibilités d'hybridations de *Nematanthus* Schrader (Gesneriaceae), genre endémique de la forêt côtière brésilienne. **Dissertationes Botanicae**, 112: 1-226.
- Clifford, H.T. & Stephenson, W. 1975. **An introduction to numerical classification**. Academic Press, London.
- Coimbra-Filho, A. et al. 1990. Recomendações do grupo B: Fauna. In: **Anais da reunião nacional sobre a proteção dos ecossistemas naturais da Mata Atlântica**, pp. 12-14.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. **Ornithol. Monogr.**, 36: 49-84.
- Cronquist, A. 1981. **An integrated system of classification of flowering plants**. Columbia Univ. Press, New York.

- Cronquist, A. 1988. **The evolution and classification of flowering plants**. New York Botanical Garden. Bronx, New York.
- Dafni, A. 1992. **Pollination ecology - A practical approach**. IRL Press at Oxford University Press, Oxford.
- Des Granges, J.L. 1978. Organization of a tropical nectar feeding bird guild in a variable environment. **Living Bird**, 17: 199-236.
- Dobat, K. & Peikert-Holle, T. 1985. **Blüten und Fledermäuse, Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie)**. Senckenberg-Buch 60. Kramer, Frankfurt.
- Dunn, G. & Everitt, H.B.S. 1982. **An introduction to mathematical taxonomy**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Eiten, G. 1970. A vegetação do Estado de São Paulo. **Bol. Inst. Bot. (São Paulo)**, 7: 1-147.
- Eiten, G. 1992. Natural Brazilian vegetation types and their causes. **An. Acad. bras. Ci.**, 64: 35-65.
- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ewald, P.W. & Williams, W.A. 1982. Function of the bill and tongue in nectar uptake by hummingbirds. **Auk**, 99: 573-576.
- Faegri, K. & Pijl, L van der. 1980. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford - New York - Toronto.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. **Ecol. Monogr.**, 46: 257-291.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. **In: Coevolution**. (D.J. Futuyma & M. Slatkin, eds.). Sinauer Associates, Massachusetts, pp. 282-310.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. **Am. Zool.**, 18: 779-795.
- Fischer, E.A. 1994. Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de mata atlântica, litoral sul de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 80 p.

- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, 21: 422-423.
- Franco, A.L.M. 1995. Ecologia da polinização e Biologia reprodutiva de sete espécies de Phaseoleae. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 123 p.
- Franco, A.L.M. & Buzato, S. 1992. Biologia floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). **Rev. Brasil. Biol.**, 52: 661-666.
- Gentry, A.H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, 61:728-759.
- Gibbs, P.E. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. **Revta. brasil. Bot.**, 13: 125-136.
- Gibbs, P.E. & Bianchi, M. 1993. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. **Bot. Acta**, 106: 64-71.
- Gottsberger, G. 1972. Blütenbiologische Beobachtungen an brasilianischen Malvaceen. II. **Österr. Bot. Z.**, 120: 439-509.
- Gottsberger, G. 1985. Floral ecology. Report on the years 1981(79) to 1985. **Prog. Bot.**, 47: 384-417.
- Gottsberger, G. 1986. Some pollination strategies in Neotropical savannas and forests. **Pl. Syst. Evol.**, 152: 29-45.
- Gottsberger, G. 1989. Floral Ecology. Report on the years 1985(1984) to 1988. **Prog. Bot.**, 50: 352-379.
- Gottsberger, G. 1993. Floral Ecology. Report on the years 1988(1987) to 1991 (1992). **Prog. Bot.**, 54: 461-504.
- Gottsberger, G.; Camargo, J.M.F. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1988. A bee pollinated community: the beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. **Bot. Jb. Syst.**, 109: 469-500.
- Grant, K. & Grant, V. 1967. Effects of hummingbird migration on plant speciation in the California Flora. **Evolution**, 21: 457-465.
- Grant, K. & Grant, V. 1968. **Hummingbirds and their flowers**. Columbia University Press, New York.
- Grant, V. 1953. Flower pollination. **Encyclopedia Americana**, 22: 320-323.

- Grant, V. 1994. Historical development of ornithophily in the western North American flora. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 91: 10407-10411.
- Grant, V. & Grant, K. 1965. **Pollination in the Phlox family**. Columbia University Press, New York.
- Grantsau, R. 1989. **Os beija-flores do Brasil**. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- Greenewalt, C.H. 1990. **Hummingbirds**. Dover Publications, INC., New York. 162 pp.
- Hainsworth, F.R. 1973. On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. **Comp. Biochem. Physiol.**, 46: 64-78.
- Heideman, P.D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. **J. Ecol.**, 77: 1059-1079.
- Heithaus, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. **Ann. Mo. Bot. Gdn.**, 61: 675-691.
- Hess, D. 1990. **Die Blüte. Struktur, Funktion, Ökologie, Evolution**. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Holmgren, P. & Keuken, W. 1990. **Index Herbariorum**. Part I. The herbaria of the world. New York Botanical Garden, New York.
- Hueck, K. 1972. **As florestas da América do Sul**. Editora Polígono, São Paulo. 466 pp.
- Inouye, D.W. 1980. The terminology of floral larceny. **Ecology**, 61: 1251-1253.
- Inouye, D.W.; Calder, W.A. & Waser, N. M. 1991. The effect of floral abundance on feeder censuses of hummingbird populations. **Condor**, 93: 279-285.
- Ippolito, A. & Armstrong, J.E. 1993. Floral biology of *Hornstedtia scottiana* (Zingiberaceae) in a lowland rain forest of Australia. **Biotropica**, 25: 281-289.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, 171: 203-205.
- Janzen, D.H. 1975. **Ecology of plants in the tropics**. Edward Arnold, London. 66p.
- Joly, C. et al. 1990. Recomendações do grupo A: Flora. In: **Anais da reunião nacional sobre a proteção dos ecossistemas naturais da Mata Atlântica**, pp. 10-11.

- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. University Press of Colorado, Niwot - Colorado.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. **Ecol. Monogr.**, 56: 303-325.
- Kraemer, M., Schmidt, U., Schuchmann, K.L. 1993. Notes on the organization of a neotropical high-altitude hummingbird-flower community. **In: Animal-plant interactions in tropical environments**. (W. Barthlott; C.M. Naumann; K. Schmidt-Loske & K.L. Schuchmann; eds.). Bonn.
- Leme, E.M.C. & Marigo, L.C. 1993. **Bromélias na natureza**. Marigo Comunicação Visual Ltda., Rio de Janeiro.
- Linhart, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. **Amer. Natur.**, 107: 511-523.
- Machado, I.C. & Sazima, M. 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. **Revta. brasil. Bot.**, 18: 27-33.
- Magnuson, J.J. 1990. Long-term ecological research and invisible present. **BioScience**, 40: 495-501.
- Martinelli, G. 1994. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil. Ph.D. Dissertation, University of St. Andrews, Scotland.
- McDade, L.A. 1992. Pollinator relationships, biogeography, and phylogenetics. **BioScience**, 42: 21-26.
- Montgomerie, R.D. 1984. Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. **Oecologia**, 63: 229-236.
- Moreira, A.A.N. & Camelier, C. 1977. Relevé da região sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Geogr.** 34: 1-50.
- Mori, S.A.; Boom, B.M. & Prance, G.T. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern brazilian coastal forest tree species. **Brittonia**, 33: 233-245.
- Nadkarni, N.M. & Matelson, T.J. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. **Condor**, 91: 891-907.
- Newstrom, L.E., Frankie, G. W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, 26: 141-159.

- Nimer, E. 1977. Climatologia da região sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Geogr.**, 34: 3-48.
- Oliveira, P.E.A.M. 1991. The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. PhD Thesis, University of St. Andrews.
- 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.
- Percival, M. 1974. Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. **Biotropica**, 6: 104-129.
- Piratelli, A.J. 1992. Ecologia comportamental de beija-flores em duas espécies de *Hippeastrum* Herb. (Amaryllidaceae) na região de Atibaia, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 128 p.
- Prance, G.T. & Campbell, D.C. 1988. The present state of tropical floristics. **Taxon**, 37: 519-548.
- Radford, A.E., Dickinson, W.C., Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. **Vascular plant systematics**. Harper & Row Publishers, New York.
- Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a malária - bromélia endêmica. **Fl. Ilustr. Catarinense**, Parte I. Fasc. Brom.
- Rose, M.J. & Barthlott, W. 1994. Coloured pollen in Cactaceae: a mimetic adaptation to hummingbird-pollination? **Bot. Acta**, 107: 402-406.
- Sazima, I. 1995. Hummingbird pollination of *Nidularium*. manuscrito submetido.
- Sazima, I.; Buzato, S. & Sazima M. 1992. O beija-flor *Phaethornis ruber* ao visitar flores: ajuste comportamental a disponibilidade do néctar. **In: Anais de Etologia**, 10: 202.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1993. The bizarre inflorescence of *Norantea brasiliensis* (Marcgraviaceae): visits of hovering and perching birds. **Bot. Acta**, 106: 507-513.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995a. The Saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. **J. Ornithol.**, 136: 195-206.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995b. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. **Botanica Acta**, no prelo.

- Sazima, M. 1977. Hummingbird pollination of *Barbacenia flava* (Velloziaceae) in the Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. **Flora**, 168: 239-247.
- Sazima, M. & Machado, I.C.S. 1983. Biologia floral de *Mutisia coccinea* St. Hil. (Asteraceae). **Rev. Bras. Bot.**, 6: 103-108.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1980. Bat visits to *Marcgravia myriostigma* Tr. et Planch. (Marcgraviaceae) in southeastern Brazil. **Flora**, 169: 84-88.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. **Bot. Acta**, 103: 83-86.
- Sazima, M., Sazima, I. & Buzato, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. **Pl. Syst. Evol.**, 191: 237-246.
- Sazima, M.; Buzato, S. & Sazima, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. **Bromélia**, no prelo.
- Sick, H. 1985. **Ornitologia brasileira, uma introdução**. Vol. 1. Edit. Univ. Brasília, Brasília.
- Snow, B. K. & Snow, D. W. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. **J. Anim. Ecol.**, 41: 471-485.
- Snow, D.W. & Snow, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. **Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)**, 38: 105-139.
- Snow, D.W. & Snow, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. **El Hornero**, 12: 286-296.
- Snow, D.W. & Teixeira, D.L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. **J. Ornith.**, 123: 446-450.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*, Monogr. 14, Part 1. New York, Hafner Press.
- Stebbins, G.L. 1989. Adaptive shifts toward hummingbird pollination. **In: The evolutionary ecology of plants**. (J.H. Bock & Y.B. Linhart, eds.). Western Press, NY. pp. 39-60.
- Stein, B.A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants and flowers. **BioScience**, 42: 27-33.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, 56: 285-301.

- Stiles, F.G. 1978a. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. **Amer. Zool.**, 18: 715-727.
- Stiles, F.G. 1978b. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. **Biotropica**, 10: 194-210.
- Stiles, F.G. 1979. Notes on the natural history of *Heliconia* (Musaceae) in Costa Rica. **Brenesia**, 15: 151-180.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Ann. Mo. Bot. Gdn.**, 68: 323-351.
- Stiles, F.G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. **Ornithol. Monogr.**, 36: 757-787.
- Stiles, F. G. & Freeman, C.E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. **Biotropica**, 25: 191-205
- Suchantke, A. 1982. **Der Kontinent der Kolibris**. Verlag Freies Geistesleben, Stuttgart.
- Temeles, E.J. & Roberts, W.M. 1993. Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds. **Oecologia**, 94: 87-94.
- Vogel, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. I. **Flora**, 157: 562-602.
- Vogel, S. 1969a. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. II. **Flora**, 158; 185-222.
- Vogel, S. 1969b. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. III. **Flora**, 289-323.
- Vogel, S. 1990. Radiacion adaptativa del sindrome floral en las familias neotropicales. **Bol. Acad. Nac. Cienc. Cordoba**, 59: 5-30.
- Vogel, S. 1993. Floral adaptive radiation in the Marcgraviaceae. **In: Abstracts of Sprengel Symposium**, p.21.
- Vogel, S. & Westerkamp, C. 1991. Pollination: an integrating factor of biocenoses. **In: Species conservation: a population biological approach**. (A. Seitz & V. Loeschcke, eds.), Birkhauser Verlag, Basel.
- Waser, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. **Ecology**, 59: 934-944.
- Westerkamp, C. 1990. Bird-flowers: hovering versus perching exploitation. **Bot. Acta**, 103:366-371.

- Wiehler, H. 1983. A synopsis of the Neotropical Gesneriaceae. **Selbyana**, 6: 1-219.
- Williamson, G.B. 1982. Plant mimicry: evolutionary constraints. **Biol. J. Linn. Soc.**, 18: 49-58.
- Wolf, L.L. & Hainsworth, F.R. 1978. Introduction to the symposium: Ecology and behavior of nectar-feeding birds. **Amer. Zool.**, 18: 683-686.
- Wolf, L.L., Stiles, F.G. & Hainsworth, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. **J. Anim. Ecol.**, 32: 349-379.
- Yeo, P.F. 1993. Secondary pollen presentation. Form, function and evolution. *Plant Syst. Evol* (Supplementum 6). Springer-Verlag, Wien.
- Zeisler, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. **Beih. bot. Zbl.**, 58: 308-318.