

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



**INTERAÇÕES PLANTA /BEIJA-FLOR EM TRÊS COMUNIDADES VEGETAIS
DA PARTE SUL DO PARQUE NACIONAL NATURAL CHIRIBIQUETE,
AMAZONAS (COLOMBIA)**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <u>Liliana Rosero Lasprilla</u> <u>Lasprilla</u> e aprovada pela Comissão Julgadora.
--

Marlies Sazima

Liliana Rosero Lasprilla

Orientadora: Marlies Sazima

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

CAMPINAS, 2003

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNIDADE	Be
Nº CHAMADA	
I/UNICAMP	
L336i	
V	EX
TOMBO BC/	53498
PROC.	124103
C ☐	D ☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	30/04/03
Nº CPD	

BIOD 290740

CM00182583-4

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

L336i Lasprilla, Liliana Rosero

Interações planta/beija-flor em tres comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colombia)/ Liliana Rosero Lasprilla. --Campinas, SP [s.n.], 2003

Orientadora: Marlies Sazima
Tese (Doutorado) Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

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

DATA DA DEFESA : 20/02/2003

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Frank Gary Stiles

Prof. Dr. Leandro Freitas

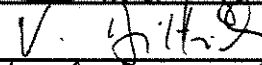
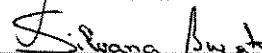
Profa. Dr. Silvana Buzato

Prof. Dr. Volker Bittrich

Profa. Dr. Marlies Sazima (orientadora)

Profa. Dr. Maria do Carmo E. Amaral

Profa. Dr. Eliana Regina F. Martins



100945439

“Ontem, eu fiquei horas esquecidas assistindo ao trabalho das formigas, indiferentes a tudo, na sua meta de construir. E aprendi o quanto é importante fazer... Fazer sempre e de tudo para alcançar os galhos mais altos da árvore da vida e melhor se alimentar do fruto ali quase esquecido: a paz. Oh, Deus! Torna-me indiferente a tudo que não seja construir com meu trabalho um mundo novo, onde só pessoas, bichos e coisas existam porque amam e entendem o amor como único sentido da vida.”

Djavan

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi possível devido à ajuda de muitas pessoas. Em primeiro lugar, gostaria de agradecer a minha família, por todo apoio e carinho que sempre me deram e principalmente aos meus pais, Diomedes e Bertha, por me apoiarem em tudo e por cuidarem com meu filho Santiago, enquanto eu pesquisava no campo ou na Universidade. Ao Santiago, por agüentar uma mãe pesquisadora e ainda assim continuar ao meu lado. A Marlies Sazima pela orientação, por me apoiar nesta pesquisa tão longe de Campinas, pela paciência e compreensão em todos momentos, especialmente em relação ao meu pouco conhecimento do idioma português. Agradeço também a Marlies por ter acreditado em mim, mesmo que não tendo me orientado no mestrado, por me apoiar inclusive nos momentos mais difíceis no final desta tese. Agradeço ao Gary Stiles, pela orientação informal no início da proposta da pesquisa, pelas sugestões e informações, ao Patricio von Hildebrand pelo apoio logístico fornecido durante minha estadia na Estação Puerto Abeja em Chiribiquete, a Maritza Acevedo e Liliana Chisacá pela ajuda e companhia durante o trabalho de campo e a Carolina Arenas, Javier Cajiao e Germán Mejía pela ajuda no trabalho de coleta das cargas de pólen dos beija-flores.

Meus agradecimentos, também, ao Ministério do Meio Ambiente pela permissão para trabalhar na área de Chiribiquete, a Orlando Rangel por facilitar o uso do laboratório de Palinologia do Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colômbia, ao Instituto de Ciencias Naturales por permitir a consulta às coleções de plantas, a Julio Betancur pela identificação das bromélias, a Janeth Castro pela identificação do espécimen de *Markea* e a Rocio Cortés pela identificação do espécimen de *Retiniphyllum* e pelas informações. A Catalina Giraldo, Vladimir Torres, Francis Chaves e Juan Carlos Berrio por ter compartilhado seu conhecimento palinológico, a Guillermo Bustos pela grande ajuda na edição com as diversas fotos e imagens inseridas no documento da tese, a Marcela Morales e Juan Carlos Pinzón pelas ilustrações das flores e beija-flores, a Marisol Amaya por permitir o uso de seu escritório e computador na

Universidade Nacional e a Marta Fuentes pela ajuda em Campinas com os diversos documentos e informações e pelo apoio ao longo do meu doutorado, estendo os meus agradecimentos. Aos colegas da Unicamp e do Laboratório de Biossistemática, em especial Márcia A. Rocca de Andrade e Carla Magioni Fracasso, pela ajuda essencial nas várias fases da tese, agradeço imensamente. Agradeço, ainda, ao órgãos CAPES e FAEP/Unicamp pela bolsa e apoio financeiro, respectivamente.

ÍNDICE

RESUMO.....	ix
ABSTRACT.....	xi
INTRODUÇÃO GERAL.....	xiii

CAPITULO 1. Polinização por beija-flores em comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas.

Introdução.....	2
Material e Métodos.....	2
Resultados.....	9
Discussão.....	42
Referências.....	49

CAPITULO 2. Beija-flores como vetores de pólen em comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia).

Introdução.....	53
Material e Métodos.....	54
Resultados.....	58
Discussão.....	72
Referências.....	81

CAPITULO 3. *Tabernaemontana macrocalyx*: a second case of hummingbird-pollinated Apocynaceae.

Abstract.....	96
Material and Methods.....	97
Results.....	98
Discussion.....	102
References.....	104

CAPITULO 4. Polinização de *Retiniphyllum rhabdocalyx* Müll. Arg. (Rubiaceae) um caso especial com apresentação secundária de pólen no estigma mediada por beija-flores.

Abstract.....	106
Introdução.....	106
Material e Métodos.....	107
Resultados.....	109
Discussão.....	117
Referências.....	121

RESUMO

Na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, foram estudadas as interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais diferenciadas em estrutura e composição florística: bosque de terra firme, bosque baixo das formações rochosas do Tepuy e bosque de “colúvio”, que é transicional entre as duas anteriores comunidades. Foi determinada a composição florística das plantas ornitófilas, os atributos florais, fenologia da floração e oferta do recurso floral ao longo do ano nas três comunidades, assim como a ocorrência dos beija-flores nos diferentes tipos de bosque e seu comportamento durante a visita as flores. Para complementar os registros de campo, foram analisadas as cargas de pólen de beija-flores capturados ao longo do período de estudo. Um dos resultados importantes para destacar é a alta diversidade de recursos florais na área de estudo: 44 espécies ornitófilas, cujo total aumenta para, cerca de 80 quando consideradas as espécies registradas nas cargas do pólen. Foram encontradas diferenças em relação a oferta de recurso floral entre os três tipos de bosques, sendo maior a oferta de flores nos bosques baixos, no entanto, a diversidade nesta comunidade é menor do que nos outros dois tipos de bosques. Outro fato a salientar é o papel de *Phaethornis bourcierii* e *Phaethornis malaris* na polinização de pelo menos 30 espécies vegetais cujo habitat habitual são os estratos baixos do sub-bosque dos bosques de terra firme e de “colúvio”. *Thalurania furcata* poliniza, principalmente, espécies ornitófilas localizadas nos estratos mais altos do sub-bosque e *Chlorostilbon olivaresi* forrageia, principalmente, nos habitats das formações rochosas ou nos bosques de “colúvio”. Os registros visuais adicionados aos registros das cargas de pólen possibilitaram definir e distinguir subconjuntos de espécies ornitófilas associadas a uma determinada espécie de beija-flor. Neste estudo foram diferenciados quatro principais subconjuntos de espécies de plantas ornitófilas associadas a: *Phaethornis malaris*, *Phaethornis bourcierii*, *Thalurania furcata* e *Chlorostilbon olivaresi*. Foi possível estabelecer divergências no referente à quantidade e diversidade de espécies vegetais cujo pólen é transportado por estas espécies de beija-flores, sendo os

Phaethornithinae, especialmente, *P. malaris* e *P. bourcieri* as espécies que transportam maior quantidade e diversidade de pólen. São detalhados, ainda, os mecanismos de polinização de duas espécies polinizadas por beija-flores: *Tabernaemontana macrocalyx* (Apocynaceae) e *Retiniphyllum rhabdocalyx* (Rubiaceae), duas espécies cujos atributos morfológicos e funcionais parecem bem adaptados para polinização por beija-flores.

ABSTRACT

Interaction between plants and hummingbirds in three vegetable communities, different in structure and floristic composition was studied in the south side of Parque Nacional de Chiribiquete. The three communities were: "floresta de terra firme", "bosque baixo", a forest established on the rocky formations of Tepuy, and "bosque de colúvio" or forest which is transitional between the previous two. Floristic composition of ornithophilous plants, floral attributes, phenology of blooming and the supply of floral resources in the three communities were determined along the year. Occurrence of hummingbirds in the types of forest and their behaviour during visits to the flowers were also determined. Pollen loads of the humming birds captured along the study period were analyzed as a complementary study to the field recordings. Among the results it is worth noticing the high flower resource diversity, 44 ornithophilous species that may reach to almost 80 if we consider the species registered in the pollen loads. Differences were found in the supply of flower resources between the three communities, being the highest one the flower supply in the "bosque baixo". However, the diversity in this community is lower than in the other two types of forest. Another fact worth noticing is the role of *Phaethornis bourcieri* and *Phaethornis malaris* in the pollination of at least 30 ornithophilous species whose usual habitat are the low strata of understory of "floresta de terra firme" and of "bosque de colúvio". *Thalurania furcata* pollinates mainly ornithophilous species located in the highest strata of understory and *Chlorostilbon olivaresi* forages mainly in the habitats of the rocky formations or in the "bosque de colúvio". Both the visual registers and the pollen registers favoured the definition and differentiation of subgroups of ornithophilous species associated to a definite species of hummingbird. Important subgroups of ornithophilous species, associated to *P. malaris*, *P. bourcieri*, *T. furcata* and *C. olivaresi* were differentiated in this study. It was possible to establish differences regarding quantity and diversity of vegetable species whose pollen is carried by these hummingbirds. The Phaethornithinae, specially *P. malaris* and *P. bourcieri* are the species that carry the highest quantity and diversity of pollen. The pollination mechanisms of two

species pollinated by hummingbirds: *Tabernaemontana macrocalyx* (Apocynaceae) and *Retiniphyllum rhabdocalyx* (Rubiaceae) are presented in detail. The morphology and functional attributes of these two species seem to be well adapted to hummingbird pollination.

INTRODUÇÃO GERAL

Os estudos sobre interação planta/beija-flor em nível de comunidades tem fornecido informações referentes a organização estrutural de um dado grupo de beija-flores e as espécies vegetais utilizadas como recurso, elucidando uma grande parte das questões evolutivas e ecológicas dessas interações. Entre os estudos desenvolvidos nos últimos 30 anos é importante destacar o de Feinsinger (1976); Wolf *et al.* (1976), os de Stiles (1978a, 1978b, 1979, 1985) que abordaram temas como fenologia da floração e sua influência nos ciclos reprodutivos dos beija-flores, nichos alimentares de beija-flores e suas relações evolutivas com flores ornitófilas e a organização de suas comunidades em períodos de estudo prolongados para uma melhor compreensão dessas interações. Estes estudos tem salientado padrões, estabelecido metodologias de estudo e de análise dos dados para um melhor entendimento das interações planta/beija-flor numa área dada. Estas pesquisas junto com as Grant & Grant (1968), de Snow & Snow (1980, 1986) foram importantes para início de estudos abrangentes e detalhados sobre polinização por beija-flores na América do sul (Fischer, 1994; I. Sazima *et al.* 1995; Sazima *et al.* 1996; Araujo, 1996; Cotton 1998a,b,c; Buzato *et al.*, 2000).

Para a região amazônica colombiana apenas existe informações da interação planta/beija-flor para a comunidade do Parque Nacional Amacayacu, ao sul do Amazonas (Amaya, 1991; Cotton, 1998 a,b,c; Amaya *et al.*, 2001). No entanto a região Amazônica é muito ampla e além do Amacayacú há pouco conhecimento dos bosques amazônicos no referente a polinização de modo geral. O Amazonas é considerado uma das regiões com maior diversidade em espécies vegetais (Gentry, 1988; Gentry & Dodson, 1987) e em mecanismos de polinização (Prance, 1985), porém não tão alta em espécies de beija-flores (Stiles, 1995).

Este estudo apresenta informações sobre composição florística, fenologia, biologia floral e atributos florais das plantas polinizadas por beija-flores em três comunidades vegetais próximas uma da outra mas que apresentam diferenças marcantes em sua estrutura e composição florística no sudeste do Parque

Nacional Natural Chiribiquete, Amazônia colombiana. Além de registrar a composição e ocorrência de beija-flores, seu comportamento ao visitar as flores em uma escala temporal e espacial, foi verificado o conjunto de espécies de plantas cujo pólen é transportado pelos beija-flores mais comuns nas três comunidades vegetais consideradas. Além disso, foram estabelecidas diferenças quanto à quantidade e diversidade de pólen transportado por beija-flores da subfamília Phaethornithinae e Trochilinae. Foi possível estabelecer, ainda, as espécies vegetais mais importantes para a comunidade de beija-flores. São detalhados os mecanismos de polinização para uma espécie de Apocynaceae, *Tabernaemontana macrocalyx*, e para uma espécie de Rubiaceae, *Retiniphyllum rhabdocalyx*, espécies nas quais os rasgos morfológicos e funcionais das flores parecem bem adaptados para polinização por beija-flores.

CAPITULO 1

Polinização por beija-flores em comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas

Liliana Rosero¹ & Marlies Sazima²

¹ Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas

² Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970,
Campinas, São Paulo, Brasil

INTRODUÇÃO

Estudos de processos ecológicos como a polinização ao nível de comunidade numa escala espacial e temporal ampla, apresentada nesta pesquisa, oferecem a oportunidade de descrever e elucidar os diversos mecanismos e processos gerados na interação planta/beija-flor num dado habitat. Vários estudos (Cotton, 1998a, 1998b; Feinsinger, 1978; Stiles, 1980 entre outros) tem estabelecido que os beija-flores dependem do néctar para suprir suas necessidades energéticas e portanto, apresentam alto grau de adaptação morfológica, fisiológica e comportamental para visitar as flores. No entanto, a dependência do ponto de vista das plantas com relação aos beija-flores polinizadores tem sido pouco considerada.

Até que ponto os atributos morfológicos, fenológicos e mecanismos que impedem a autopolinização e que estão presentes nas diversas espécies ornitófilas indicam o grau de especialização e/ou coevolução com seus polinizadores? O presente estudo inclui este último aspecto e tenta ressaltar a dependência bidirecional. Além disso, este estudo procura evidenciar a importância das diversas informações como, fenologia, análise do pólen transportado pelos beija-flores, registros visuais do comportamento de forrageio dos visitantes, oferta de flores e biologia floral, para obter um melhor entendimento das interações planta/beija-flor.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido no extremo sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, na faixa leste do rio Mesay a 0°04'N e 72°27' W a uma altitude entre 200-300 m (Figura 1). A área de estudo contém um afloramento rochoso de

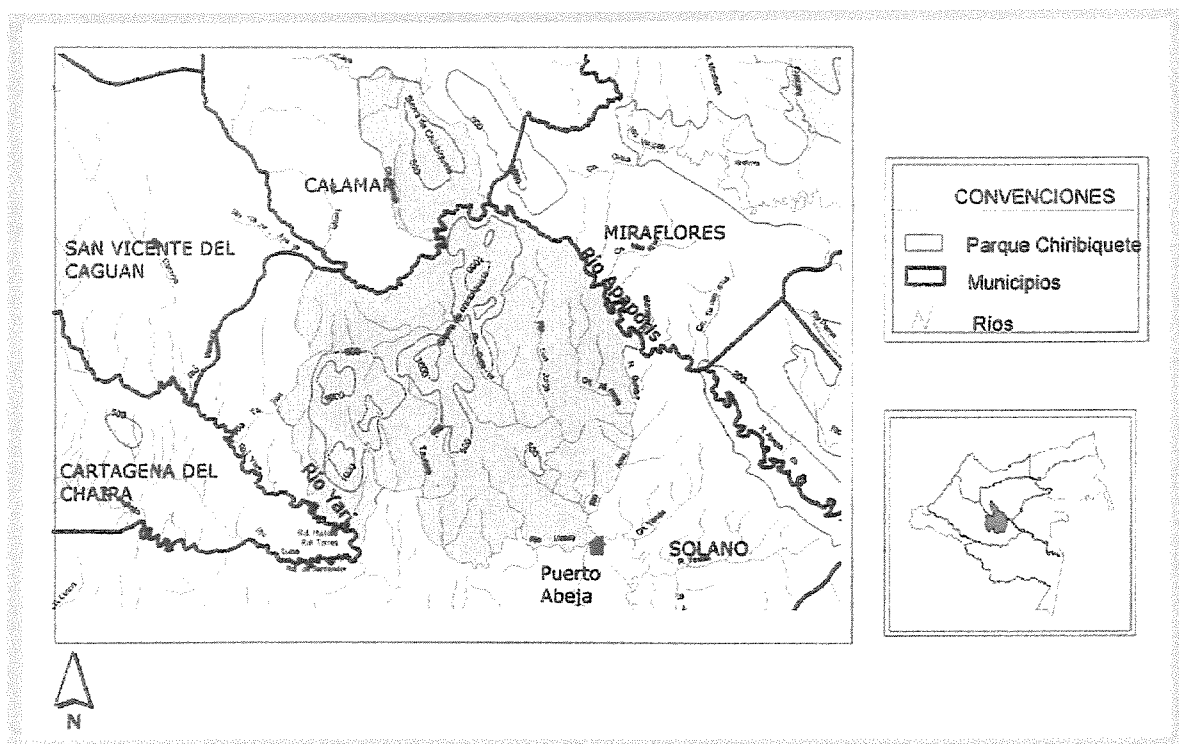


Figura 1. Localização do Parque Nacional Natural Chiribiquete e da estação Puerto Abeja onde foi desenvolvido o estudo.

100 m de altura acima do nível do rio Mesay. O clima da região é quente e úmido. A precipitação anual na Estação Puerto Abeja, em média, é de 3494 mm. A temperatura média é de 26°C. A área de estudo apresenta uma época chuvosa de abril a outubro e uma época de baixa precipitação de novembro a março (Eusse & Montes, 2000).

Com base nos estudos florísticos desenvolvidos pela Fundação Puerto Rastrojo (FPR) na parte sul do Parque e tendo em consideração os estudos florísticos de Estrada & Fuertes (1993) e Cortés *et al.* (1998) para a região norte do Parque Chiribiquete, foram selecionados três bosques que apresentam estrutura e composição florística descritas a seguir:

- Bosque de terra firme: caracterizado por ser denso e rico florísticamente. As árvores podem atingir alturas de até 35 m (Figura 2)

- Bosque de colúvio: situado em áreas de relevo inclinado, acentuado pela presença das formações rochosas que sobressaem no meio da floresta (Figura 3). Constitui a transição entre o bosque de terra firme e a vegetação baixa das zonas rochosas. Apresenta maior densidade de arvoretas e poucas árvores com até 25 m de altura.

- Bosque baixo dos afloramentos rochosos -Tepuy: assentado sobre as formações rochosas, apresenta árvores baixas e vegetação aberta tipo savana. São freqüentes as sub-comunidades de *Navia garcia-barrigae*, *Vellozia tubiflora* e arbustos de *Decagonocarpus cornutus* entre outros (Figura 4).



Figura 2. Aspecto do bosque de terra firme na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete



Figura 3. Aspecto do bosque de colúvio ou floresta transicional entre a floresta de terra firme e os bosques baixos dos afloramentos rochosos.



Figura 4. Panorâmica do bosque baixo dos afloramentos rochosos do Tepuy. Note a reduzida altura dos arbustos e a predominância de vegetação herbácea.

O trabalho foi realizado entre julho de 1999 e março de 2002, sendo dividido em duas fases: uma de campo, entre julho de 1999 e outubro de 2000 e outra de laboratório e de herbário, entre novembro de 2000 e março de 2002. Durante a fase de campo foram estudadas as espécies de plantas com flores visitadas pelos beija-flores e as espécies de beija-flores envolvidas nas interações para os três diferentes tipos de bosques : 1) bosque de terra firme, 2) bosque de colúvio e, 3) bosque baixo dos afloramentos rochosos (Tepuy).

O enfoque principal durante esta fase de campo foi determinar a composição florística das plantas ornitófilas, os atributos florais, a fenologia da floração e a oferta do recurso floral das plantas ornitófilas, assim como a ocorrência dos beija-flores nos diferentes tipos de bosques e seu comportamento durante a visita às flores.

A amostragem das plantas ornitófilas nos diferentes tipos de habitat foi realizada, principalmente, nas trilhas existentes na Estação Puerto Abeja, abertas por pesquisadores da Fundação "Puerto Rastrojo". No total foram percorridos, pelo menos, 8 km de trilhas de tal forma que todos os tipos de bosques eram amostrados mensalmente. Cada planta encontrada em flor era numerada e marcada, sendo revisada mensalmente para registro de seu estado fenológico e em, pelo menos, um indivíduo de cada espécie que estivesse em floração foram realizados registros mensais das visitas dos beija-flores. Para complementar os dados fenológicos, foram estabelecidos transectos de 400mX5m em cada uma das comunidades vegetais selecionadas. Em cada um desses transectos foram contados todos os indivíduos e as flores ornitófilas a cada mês para estabelecer a oferta de flores e indivíduos em floração ao longo do ano em cada comunidade vegetal. Além disso, foram realizados registros sobre biologia floral para cada uma das espécies como, horário de antese, volume e concentração do néctar, duração da flor e medidas das partes florais. As medições de concentração de açúcares no néctar foi feita com auxílio de refratômetro de bolso e o volume foi medido

utilizando-se microcapilares. Para ambos procedimentos foram utilizadas flores ensacadas um dia antes da antese, sendo as medidas feitas em torno de quatro horas após o início da antese. Para medidas florais foram utilizadas flores frescas e considerados o comprimento interno “efetivo” do tubo da corola (Buzato *et al.*, 2000) excluindo lobos livres. Foram calculadas a média e o desvio padrão para as medidas de cada espécie.

Os visitantes florais foram registrados a cada mês através de observações diretas em plantas focais, potencialmente ornitófilas, investindo cerca de 1175 horas/homem. No total foram observadas pelo menos 50 espécies de plantas ornitófilas ao longo do período de estudo. Em alguns casos particulares os beija-flores foram filmados durante a visita às flores. Foi registrado o comportamento de visita às flores e a duração das visitas.

No herbário foram identificadas as espécies de plantas utilizadas como recurso pelos beija-flores e no laboratório foram analisadas 290 cargas de pólen pertencentes a 12 espécies de beija-flores, três Phaethornithinae e nove Trochilinae capturados nas comunidades vegetais estudadas (q.v. Metodologia e Cap. 2).

RESULTADOS

As espécies ornitófilas

Com base nas observações foram registradas 44 espécies polinizadas pelos beija-flores, entretanto, com a inclusão dos 35 palinomorfos adicionais que foram registrados nas cargas de pólen, o total (79) de espécies ornitófilas é quase o dobro. De acordo com os dados a composição e a diversidade de plantas ornitófilas variou com a complexidade estrutural do habitat, sendo maior nos

bosques de terra firme e menor nos bosques baixos dos afloramentos rochosos. Foram registradas 26 espécies ornitófilas no bosque de terra firme, 13 no bosque de colúvio e cinco nos bosques baixos dos afloramentos rochosos (Tabelas 1,2,3). A composição florística indica que Rubiaceae (dez espécies) e Bromeliaceae (oito espécies) constituem as principais famílias polinizadas pelos beija-flores na área de estudo. Poucos gêneros apresentam mais de três espécies ornitófilas.

Tabela 1. Espécies ornitófilas registradas no bosque de terra firme no sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)

Espécies	Hábito	Cor corola/bráctea	Forma da flor ¹
Apocynaceae			
<i>Tabernaemontana macrocalyx</i> ^a	arvoreta	creme	tubulosa reta
Bromeliaceae			
<i>Aechmea contracta</i> ^a	epífita	amarela/vermelha	tubulosa reta
<i>Billbergia decora</i> ^a	epífita	verde/rosa	tubulosa curva
<i>Bromelia sp.</i> ^a	herbácea	violeta	tubulosa reta
	terrestre		
<i>Pepinia cf. sprucei</i> ^a	herbácea	vermelha	tubulosa curva
	terrestre		
Clusiaceae			
<i>Symphonia globulifera</i> ^{a,b}	arbórea	vermelha	Pseudotubo
Costaceae			
<i>Costus scaber</i> ^b	herbácea	branca/vermelha	tubulosa reta
Cucurbitaceae			
<i>Gurania rufipila</i> ^a	liana	laranja	tubulosa reta
Flacourtiaceae			
<i>Ryania pyrifera</i> ^a	arbórea	branca e rosa	píncel
Gesneriaceae			
<i>Drymonia semicordata</i> ^a	epífita	amarela/vermelha	tubulosa curva
<i>Columnea ericae</i> ^a	epífita	amarela/vermelha	tubulosa curva
Heliconiaceae			
<i>Heliconia tarumaensis</i> ^a	herbácea	amarela	tubulosa curva
<i>Heliconia sp.</i> ^a	herbácea	verde/vermelha	tubulosa curva
Marantaceae			
<i>Monotagma secundum</i> ^a	herbácea	rosada/vermelha	tubulosa reta
Passifloraceae			
<i>Passiflora vitifolia</i> ^a	liana	vermelha	tubulosa reta
<i>Passiflora cf. skiantha</i> ^a	liana	rosa	tubulosa reta
Rubiaceae			
<i>Isernia hypoleuca</i> ^a	arbórea	vermelha	tubulosa curva e tubulosa reta
<i>Palicourea cf. nigricans</i> ^a	arbórea	violeta	tubulosa curva
<i>Palicourea subspicata</i> ^a	arbórea	laranja	tubulosa reta
<i>Palicourea quadrifolia</i> ^{a,b}	arbórea	amarela	tubulosa reta
<i>Psychotria bahiensis</i> ^{a,b}	arvoreta	branca	tubulosa curva
<i>Psychotria cf. platypoda</i> ^b	arbórea	branca	tubulosa reta
<i>Psychotria poeppigiana</i> ^b	arvoreta	amarela	tubulosa reta
Solanaceae			
<i>Markea coccinea</i> ^{a,b}	liana	laranja	tubulosa reta
Violaceae			
<i>Paysonia hulkiana</i> ^{a,b}	arbórea	amarela	tubulosa reta
Zingiberaceae			
<i>Renealmia sp.</i> ^a	herbácea	amarela	tubulosa curva

^a polinizadas por Phaethornithinae

^b polinizadas por Trochilinae

¹ denominação segundo Faegri & van der Pijl, 1980

Tabela 2. Espécies ornitófilas registradas no bosque de colúvio no sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)

Espécies	Hábito	Cor corola/bráctea	Forma da Flor ¹
Acanthaceae			
<i>Aphelandra macrostachya</i> ^a	arvoreta	vermelha	goela
<i>Justicia cuatrecasii</i> ^a	arvoreta	branca	goela
Bromeliaceae			
<i>Aechmea corymbosa</i> ^a	epífita	rosada/vermelha	tubulosa reta
<i>Aechmea rubiginosa</i> ^a	herbácea terrestre	amarelo/vermelha	tubulosa reta
Gentianaceae			
<i>Tachia occidentalis</i> ^a	arbusto	amarela	tubulosa curva
Gesneriaceae			
<i>Alloplectus savanarum</i> ^a	epífita	amarela/vermelha	tubulosa curva
Marantaceae			
<i>Ischnosiphon lasiocolus</i> ^a	herbácea	branca	tubulosa reta
<i>Calathea zingiberea</i> ^a	herbácea	amarela	tubulosa reta
Mimosaceae			
<i>Zygia lathetica</i> ^{a,b}	arbórea	branca	píncel
Rubiaceae			
<i>Isertia rosea</i> ^a	arbórea	rosada	tubulosa reta
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i> ^{a,b}	arbórea	rosada	tubulosa reta
<i>Ferdinandusa sprucei</i>	arbórea	branca	tubulosa reta
Verbenaceae			
<i>Amasonia arborea</i> ^a	herbácea	amarela/vermelha	tubulosa reta

^a polinizadas por Phaethornithinae

^b polinizadas por Trochilinae

¹ denominação segundo Faegri & van der Pijl, 1980

Tabela 3. Espécies ornitófilas registradas nos bosques baixos dos afloramentos rochosos no sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)

Espécies	Hábito	Cor corola/bráctea	Forma da flor ¹
Bromeliaceae			
<i>Aechmea chantinii</i> ^{a,b}	herbácea terrestre	branca-amarela/vermelha	tubulosa reta
<i>Vriesea chrysostachys</i> ^{a,b}	herbácea terrestre	amarela	tubulosa reta
Ericaceae			
<i>Satyria panurensis</i> ^{a,b}	liana	verde-vermelha	tubulosa reta
Loranthaceae			
<i>Psittacanthus lasianthus</i> ^{a,b}	parasita	laranja	tubulosa reta
Rutaceae			
<i>Decagonocarpus cornutus</i> ^{a,b}	arbusto	vermelha	tubulosa reta

^a polinizadas por Phaethornithinae

^b polinizadas por Trochilinae

¹ denominação segundo Faegri & van der Pijl, 1980

Características das flores polinizadas por beija-flores

Entre as plantas ornitófilas registradas nos três tipos de bosques predominaram as ervas e depois as árvores de pouca altura, o que esteve relacionado com a presença de famílias como Bromeliaceae, Heliconiaceae, Marantaceae e Zingiberaceae que apresentam hábito herbáceo e de várias espécies de Rubiaceae de hábito arbóreo. Quanto ao formato da flor/corola predominou a forma tubulosa (Tabelas 1,2,3). Com relação ao odor, em nenhuma das flores ornitófilas estudadas foi percebido odor perceptível. Com relação ao comprimento da corola, as flores podem ser divididas em três tamanhos de corola, curta (< 20 mm), média (21 - 30 mm) e longa (>30 mm) (Tabelas 4,5,6). Das 44 espécies de plantas ornitófilas, 18 apresentaram corolas com comprimentos maiores de 30 mm, 15 com medidas entre 21 - 30 mm e 11 apresentaram comprimentos menores de 20 mm. Com exceção de *Psittacanthus lasianthus*, as flores de corola longa ocorreram nos bosques de terra firme e/ou de colúvio (Tabelas 4,5,6).

Com relação às características do néctar, a média da concentração de açúcares das flores polinizadas por Phaethornithinae, foi de $25.27 \pm 5.04\%$, enquanto que a média do volume foi de $19.66 \pm 22.5 \mu\text{l}$. Os maiores volumes foram registrados nas flores de tamanho grande como as espécies de Passifloraceae, *Drymonia semicordata* (Gesneriaceae), *Billbergia decora* (Bromeliaceae) e em *Iserhia hypoleuca* (Rubiaceae) (Tabelas 4,5,6). Com relação à concentração de açúcares no néctar das flores, foram maiores especialmente nas Bromeliaceae, depois nas Passifloraceae, na espécie de Violaceae e em duas espécies de Gesneriaceae. Com relação ao grupo de flores polinizadas pelos Trochilinae os valores do néctar tiveram menores concentrações com relação às flores polinizadas pelos Phaethornithinae sendo, em média, $20.2 \pm 8.1 \%$. O volume foi, em média, de $19.7 \pm 30.7 \mu\text{l}$, este valor foi influenciado pelo volume alto das flores de *Symphonia globulifera*. Sem a inclusão do volume desta espécie a média é de $13.6 + 13.8 \mu\text{l}$.

Tabela 4. Atributos florais de 26 espécies de plantas polinizadas por beija-flores no bosque de terra firme, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)

Espécie	Flores/ planta	Comp. efetivo da corola (x mm $\pm$ sd)	Concentração de açúcares (x % $\pm$ sd)	Volume de néctar (x μ l $\pm$ sd)
Apocynaceae				
<i>Tabernaemontana macrocalyx</i> ^a	1 - 2	23.3 $\pm$ 0.8 (N=8)	27.9 $\pm$ 2.9 (N=2)	14.5 $\pm$ 6.3 (N=7)
Bromeliaceae				
<i>Aechmea contracta</i> ^a	1 - 2	40.63 $\pm$ 2.10 (N=4)	27.13 $\pm$ 2.73 (N=3)	10.9 $\pm$ 1.27 (N=2)
<i>Billbergia decora</i> ^a	3 - 7	19.61 $\pm$ 2.70 (N=14)	32.83 $\pm$ 0.91 (N=6)	41.25 $\pm$ 22.12 (N=6)
<i>Bromelia</i> sp. ^a	10 - 12	33.06 $\pm$ 2.68 (N=8)	29.32 $\pm$ 2.66 (N=10)	8.05 $\pm$ 2.97 (N=10)
<i>Pepinia</i> cf. <i>sprucei</i> ^a	3 - 7	61.5 $\pm$ 10.6 (N=16)	25.6 $\pm$ 1.3 (N=5)	6.9 $\pm$ 3.9 (N=11)
Clusiaceae				
<i>Symphonia globulifera</i> ^{a,b}	>60	5.3 $\pm$ 0.1 (N=3)	8.4 $\pm$ 1.5 (N=12)	133.6 $\pm$ 36.6 (N=12)
Costaceae				
<i>Costus scaber</i> ^a	1	33.7 $\pm$ 2.1 (N=3)	21.6 $\pm$ 7.7 (N=4)	9.8 $\pm$ 2.4 (N=4)
Cucurbitaceae				
<i>Gurania rufipila</i> ^a	1	19.6 $\pm$ 0.9 (N=3)	13.2 $\pm$ 1.4 (N=2)	12.0 $\pm$ 7.1 (N=2)
Flacourtiaceae				
<i>Ryania pyrifera</i> (forma rosada) ^a	3 - 13	5.9 $\pm$ 0.6 (N=18) ^a	24.7 $\pm$ 2.6 (N=9)	32.4 $\pm$ 10.2 (N=9)
<i>Ryania pyrifera</i> (forma branca) ^a	8 - 28	5.4 $\pm$ 0.8 (N=23) ^a	27.8 $\pm$ 3.8 (N=11)	23.7 $\pm$ 6.6 (N=11)
Gesneriaceae				
<i>Drymonia semicordata</i> ^a	1	51.2 $\pm$ 5.3 (N=8)	28.9 $\pm$ 5.6 (N=7)	47.0 $\pm$ 29.3 (N=6)
<i>Columnnea ericae</i> ^a	1 - 2	25.3 $\pm$ 2.1 (N=2)	26.3 $\pm$ 5.2 (N=2)	5.0 $\pm$ 0.0 (N=2)
Heliconiaceae				
<i>Heliconia tarumaensis</i> ^a	1 - 4	54.5 $\pm$ 1.2 (N=11)	22.1 $\pm$ 2.3 (N=6)	36.0 $\pm$ 20.9 (N=7)
<i>Heliconia</i> sp. ^a	1	48.9 $\pm$ 3.1 (N=11)	21.3 $\pm$ 4.8 (N=8)	16.2 $\pm$ 22.1 (N=12)
Marantaceae				
<i>Monotagma secundum</i> ^a	1 - 20	21.3 $\pm$ 1.6 (N=13)	19.7 $\pm$ 6.2 (N=6)	3.7 $\pm$ 1.5 (N=6)
Passifloraceae				
<i>Passiflora vitifolia</i> ^a	1 - 5	32.0 $\pm$ 1.8 (N=7)	29.4 $\pm$ 2.6 (N=5)	74.8 $\pm$ 63.1 (N=5)
<i>Passiflora</i> cf. <i>skiantha</i> ^a	4	21.4 $\pm$ 1.3 (N=6)	29.5 $\pm$ 1.8 (N=5)	67.7 $\pm$ 32.5 (N=6)
Rubiaceae				
<i>Isertia hypoleuca</i> ^a	5 - 38	65.0 $\pm$ 2.0 (N=12)	27.4 $\pm$ 1.7 (N=5)	36.6 $\pm$ 30.2 (N=17)
<i>Palicourea</i> cf. <i>nigricans</i> ^a	14 - 30	27.2 $\pm$ 1.0 (N=8)		
<i>Psychotria poeppigiana</i>	2 - 4	13.4 $\pm$ 0.9 (N=12)	15.5 $\pm$ 4.7 (N=11)	8.0 $\pm$ 7.2 (N=15)
<i>Palicourea subspicata</i> ^a	15	16.0 $\pm$ 0.9 (N=4)		3.5 (N=1)
<i>Palicourea quadrifolia</i> ^{a,b}	6 - 9	10.4 $\pm$ 0.5 (N=22)	22.0 $\pm$ 1.9 (N=4)	18.6 $\pm$ 2.9 (N=13)
<i>Psychotria bahiensis</i> ^{a,b}	10 - 80	12.2 $\pm$ 1.3 (N=4)	27.1 $\pm$ 2.4 (N=7)	0.9 $\pm$ 0.2 (N=7)
<i>Psychotria platypoda</i> ^b	5 - 10	8.4 $\pm$ 0.5 (N=8)	25.9 $\pm$ 3.3 (N=10)	2.2 $\pm$ 0.9 (N=10)
Solanaceae				
<i>Markea coccinea</i> ^a	1 - 3	43.5 $\pm$ 4.8 (N=10)	28.5 $\pm$ 6.5 (N=9)	15.3 $\pm$ 7.4 (N=9)
Violaceae				
<i>Paysonia hulkiana</i> ^{a,b}	1 - 4	13.3 $\pm$ 1.4 (N=11)	29.3 $\pm$ 2.3 (N=8)	4.7 $\pm$ 1.8 (N=22)
Zingiberaceae				
<i>Renealmia</i> sp. ^a	2	38.5 (N=1)	11.0 (N=1)	9.5 $\pm$ 7.8 (N=2)

^a polinizadas por Phaethornithinae

^b polinizadas por Trochilinae

Tabela 5. Atributos florais de 14 espécies de plantas polinizadas por beija-flores no bosque de colúvio, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)

Espécies	Flores/ planta	Comp. corola (x mm $\pm$ ds)	Concentração de açúcares (x % $\pm$ sd)	Volume de néctar (x μ l $\pm$ sd)
Acanthaceae				
<i>Aphelandra macrostachya</i> ^a	1 - 6	39.6 $\pm$ 5.2 (N=9)	24.6 $\pm$ 1.4 (N=6)	13.3 $\pm$ 4.7 (N=11)
<i>Justicia cuatrecasii</i> ^a	2 - 3	26.3 $\pm$ 0.9 (N=9)	26.9 $\pm$ 1.4 (N=4)	5.7 $\pm$ 3.2 (N=9)
Bromeliaceae				
<i>Aechmea corymbosa</i> ^a	2 - 4	29.6 $\pm$ 1.3 (N=7)	28.4 $\pm$ 0.7 (N=6)	5.8 $\pm$ 5.0 (N=10)
<i>Aechmea rubiginosa</i> ^a	1	29.0 (N=1)		
Gentianaceae				
<i>Tachia occidentalis</i> ^a	1 - 8	53.5 $\pm$ 2.4 (N=12)	20.1 $\pm$ 2.7 (N=10)	9.9 $\pm$ 7.2 (N=10)
Gesneriaceae				
<i>Alloplectus savanarum</i> ^a	1	23.4 $\pm$ 2.6 (N=4)	21.8 $\pm$ 1.7 (N=2)	8.8 $\pm$ 8.8 (N=2)
Marantaceae				
<i>Ischnosiphon lasiocoleus</i> ^a	1 - 2	31.7 $\pm$ 1.5 (N=4)	31.0 ^d	0.9 (N=3)
<i>Calathea zingiberea</i> ^a	1 - 2	33.1 $\pm$ 2.4 (N=4)	24.5 $\pm$ 10.6 (N=2)	17.5 $\pm$ 3.5 (N=2)
Mimosaceae				
<i>Zygia lathetica</i> ^{a,b}	160 - 180	20.8 $\pm$ 0.8 (N=14) ^c	15.3 $\pm$ 0.7 (N=4)	1.4 $\pm$ 0.4 (N=11)
Rubiaceae				
<i>Isertia rosea</i> ^a	13	50.3 $\pm$ 0.5 (N=6)		
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i> ^{a,b}	4 - 119	26.8 $\pm$ 1.6 (N=8)	20.4 $\pm$ 2.0 (N=7) ^e 21.8 $\pm$ 1.9 (N=5) ^f	3.3 $\pm$ 2.0 (N=7) ^e 7.9 $\pm$ 10.3 (N=29) ^f 18.6 $\pm$ 10.9 (N=24) ^g 17.5 $\pm$ 16.9 (N=20) ^h
<i>Ferdinandusa sprucei</i> ^{a,b}	2 - 60	25.4 $\pm$ 0.7 (N=8)		4.9 $\pm$ 1.3 (N=4)
Verbenaceae				
<i>Amasonia arborea</i> ^a	1 - 2	33.2 $\pm$ 1.0 (N=14)	22.8 $\pm$ 3.1 (N=9)	12.4 $\pm$ 6.0 (N=9)

^a Flores polinizadas por Phaethornithinae

^b Flores polinizadas por Trochilinae

^c a medida corresponde ao tubo estaminal

^d acumulado de três flores

^e néctar na fase de botão

^{f, g, h} néctar em flores de 1º, 2º, e 3º dias, respectivamente

Tabela 6. Atributos florais de cinco espécies de plantas polinizadas por beija-flores nos bosques baixos das formações rochosas, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)

Espécies	Flores/ planta	Comp. corola (x mm $\pm$ sd)	Concentração de açúcares (x % $\pm$ sd)	Volume de néctar (x μ l $\pm$ sd)
Bromeliaceae				
<i>Aechmea chantinii</i> ^{a,b}	2 - 4	24.7 $\pm$ 3.0 (N=12)	23.8 $\pm$ 2.1 (N=15)	35.7 $\pm$ 18.9 (N=15)
<i>Vriesea chrysostachys</i> ^{a,b}	1	24.1 $\pm$ 0.7 (N=9)	18.1 $\pm$ 4.0 (N=10)	9.9 $\pm$ 7.2 (N=11)
Ericaceae				
<i>Satyria panurensis</i> ^{a,b}	3 - 4	28.1 $\pm$ 1.4 (N=13)	25.6 $\pm$ 0.9 (N=18)	27.2 $\pm$ 14.6 (N=19)
Loranthaceae				
<i>Psittacanthus lasianthus</i> ^{a,b}	15	34.1 $\pm$ 2.6 (N=10)	3.8 $\pm$ 0.6 (N=6)	19.3 $\pm$ 9.8 (N=6)
Rutaceae				
<i>Decagonocarpus cornutus</i> ^{a,b}	1 - 9	17.8 $\pm$ 1.2 (N=9)	23.1 $\pm$ 2.3 (N=16)	9.7 $\pm$ 6.5 (N=33)

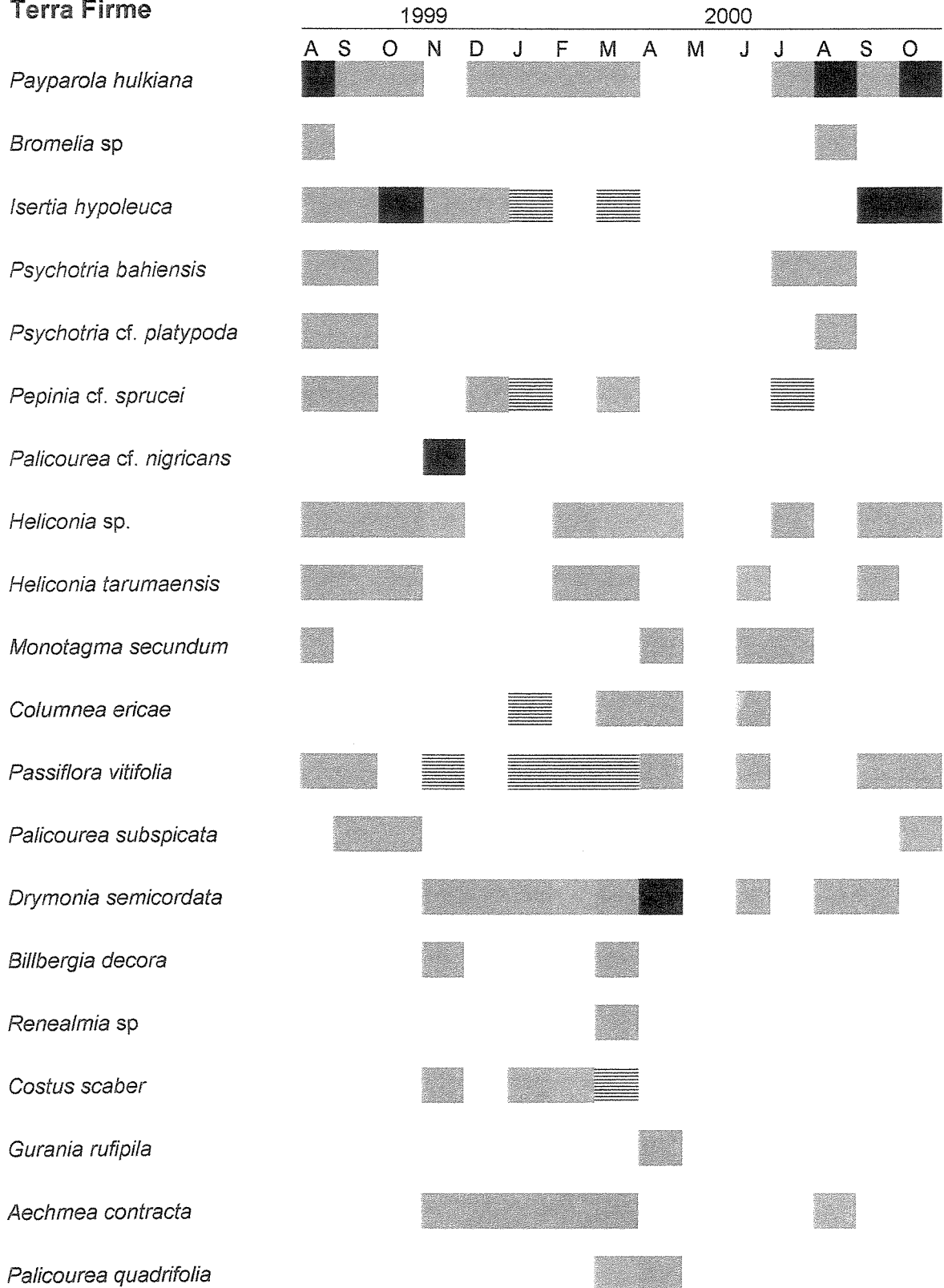
^a polinizadas por Phaethornithinae

^b polinizadas por Trochilinae

Fenologia das espécies ornitófilas

Os dados fenológicos das 44 espécies ornitófilas encontradas nos três tipos de bosques estão na Figura 5. Para cada uma das comunidades vegetais estudadas existem várias espécies ornitófilas que apresentaram períodos de floração longos. No bosque de terra firme foram registradas dez espécies ornitófilas com períodos de floração longo: *Heliconia tarumaensis*, *Heliconia* sp., *Iseria hypoleuca*, *Passiflora vitifolia*, *Drymonia semicordata*, *Markea coccinea*, *Aechmea contracta*, *Psychotria poeppigiana*, *Symphonia globulifera* (Figura 5). No bosque de colúvio foram registradas seis espécies: *Tachia occidentalis*, *Retiniphyllum rhabdocalyx*, *Aphelandra macrostachya*, *Justicia cuatrecasii*, *Iseria rosea* e *Ischosiphon lasiocolus* (Figura 5). No bosque baixo dos afloramentos rochosos quatro espécies apresentaram período de floração longo: *Decagonocarpus cornutus*, *Satyria panurensis*, *Psittacanthus lasianthus* e *Vriesea chrysostachys* (Figura 5). A maioria destas espécies representou um recurso importante para a comunidade de beija-flores de Chiribiquete de acordo com o índice IVIR (veja Capítulo 2).

Terra Firme



Psychotria poeppigiana



Markea coccinea



Ryania pyrifera



Symphonia globulifera



Passiflora cf. skiantha



Bosque de colúvio

Tachia occidentalis



Retiniphyllum rhabdocalyx



Aphelandra macrostachya



Justicia cuatrecasii



Alloplectus savanarum



*Tabernaemontana
macrocalyx*



Isertia rosea



Ischnosiphon lasiocolus



Calathea zingiberea



Aechmea corymbosa



Aechmea rubiginosa



Zygia lathetica



Ferdinandusa sprucei



Amasonia arborea



Bosque baixo (Tepuy)

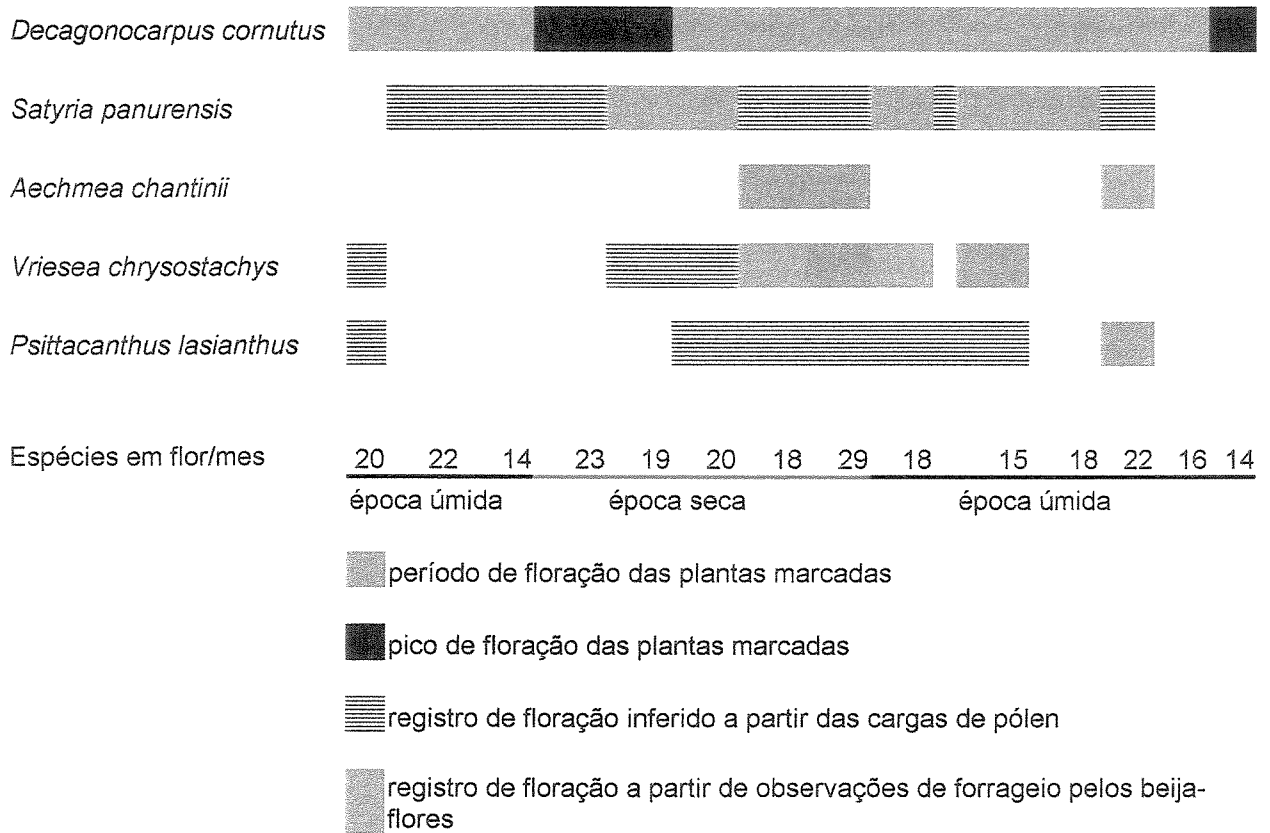


Figura 5. Fenologia das espécies ornitófilas do sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete.

Com relação à fenologia é importante mencionar que a partir das cargas de pólen nos beija-flores é possível inferir, pelo menos em parte, a extensão do período de floração de algumas espécies, como a da Asclepiadaceae e a do tipo 26. Segundo os meses em que apareceram estes palinomorfos nas cargas de pólen o período de floração foi longo, sendo de julho a março para a espécie de Asclepiadaceae e de julho a abril para a do tipo 26.

Oferta de flores ornitófilas

Os dados de oferta de flores, indivíduos e espécies registrados nos transectos nos três tipos de bosques estão nas Figuras 6 A, B e Tabelas 7,8 e 9. Há diferenças no número de flores nos três tipos de bosques sendo, maior nos bosques baixos das formações rochosas (Tepuy), depois nos bosques de terra firme e bosques de colúvio (Tabela 7). No entanto, a grande oferta de flores nos bosques baixos (Tabela 7) é devida, principalmente, a *Decagonocarpus cornutus* que apresentou alta quantidade de indivíduos em floração ao longo do ano (Fig. 6 B). A maior oferta de flores nas comunidades estudadas ocorreu na época seca com pico em março, apresentando um total de 307 flores para uma área de 6000 m² (Tabela 7).

É importante mencionar que houve diferenças nas tendências fenológicas entre os três tipos de bosques (Figuras 6 A, B). O bosque de terra firme apresentou comportamento bimodal na oferta de flores ocorrendo dois picos (Figura 6 A). O primeiro pico ocorreu na época seca, no mês de março e o outro, menor, na época úmida, no mês de agosto (Figura 6 A). No primeiro pico houve maior número de flores por indivíduo, enquanto que no segundo houve maior número de indivíduos com flores (Figura 6 B, tabelas 7 e 8). O bosque baixo apresentou três picos de floradas (Figura 6 A). O primeiro ocorreu na época seca, nos meses de novembro e dezembro, os outros dois durante a época úmida, em abril e setembro (Figura 6 A). O bosque de colúvio foi o que apresentou o menor número de flores ao longo do ano quando comparado com os outros bosques estudados. É interessante notar, ainda, que houve diferenças nas tendências entre o bosque de terra firme e o bosque de colúvio no referente ao número de flores e número de indivíduos em floração. Ou seja, houve pouca coincidência na escassez de flores ou de indivíduos em floração (Tabelas 7, 8 e Figuras 6 A, B) entre estes dois tipos de floresta, de tal forma que quando no bosque de terra firme houve pouca oferta de flores (p.e. em novembro e dezembro), no bosque de

colúvio ocorreu pequeno aumento tanto em flores como em indivíduos em floração. Por outro lado, quando houve diminuição no bosque de colúvio tanto em flores como indivíduos em floração (p.e. em agosto, abril e outubro) no bosque de terra firme ocorreu aumento nesses itens.

O número de espécies em floração obtido pelos transectos foi bastante semelhante ao longo do ano, sendo um pouco maior no mês de outubro, com dez espécies/6000m² abrangendo os três tipos de bosques, e muito baixo no mês de junho com apenas duas espécies/6000m² (Tabela 9). No entanto, os registros fenológicos incluindo os das plantas marcadas e das cargas de pólen (Figura 5) indicam que o maior número de espécies em floração ocorreu em março (29 espécies) e não em outubro como indica o método dos transectos (Figura 6 e Tabela 9). Menor número de espécies no mês de junho (Tabela 9), praticamente, concorda com os dados fenológicos apresentados na Figura 5.

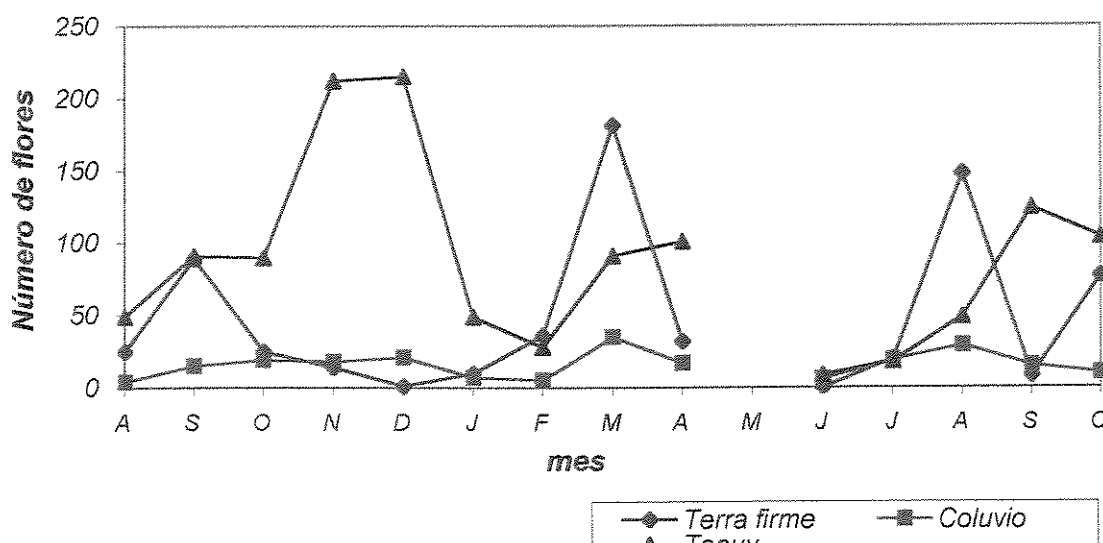


Figura 6A. Número de flores ornitófilas em uma área de 6000m² nos três tipos de bosques estudados, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia. Agosto de 1999 a outubro de 2000.

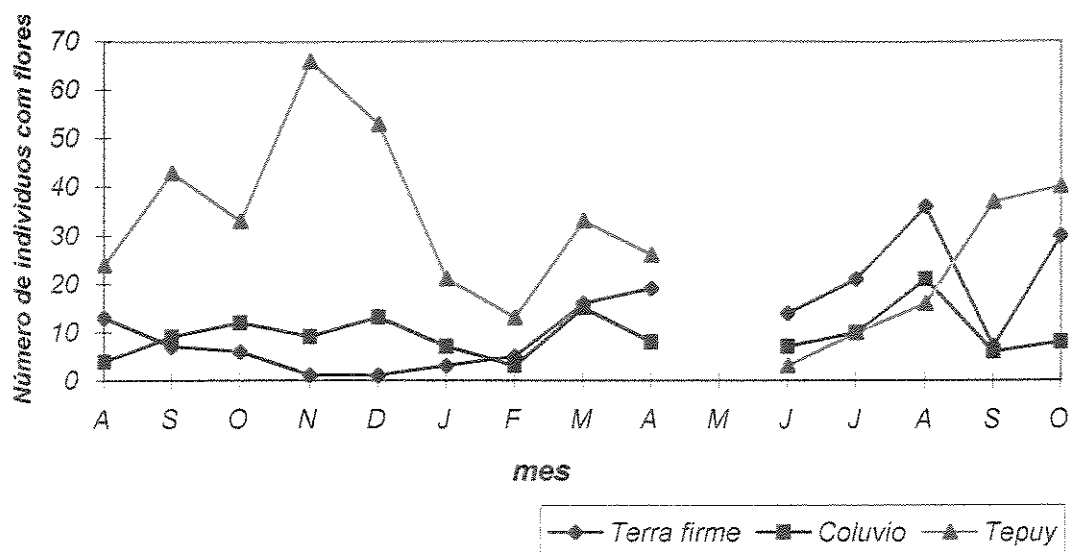


Figura 6B. Número de indivíduos ornitófilos em floração em uma área de 6000m² nos três tipos de bosques estudados, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. Agosto de 1999 a outubro de 2000.

Tabela 7. Número de flores ornitófilas em uma área de 6000m² nos três tipos de bosques entre agosto de 1999 e outubro de 2000, sudeste do Parque Nacional Chiribiquete.

	úmida					seca					úmida				
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Terra firme	25	89	25	14	1	10	36	181	32		B*	20	148	8	77
Colúvio	4	15	19	18	21	7	5	35	17		6	19	29	15	10
Tepuy	49	91	90	212	215	49	28	91	101		9	18	49	124	104
total	78	195	134	244	237	66	69	307	150		15	57	226	147	191

* botões próximos à antese

Tabela 8. Número de indivíduos ornitófilos em floração em uma área de 6000m² nos três tipos de bosques entre agosto de 1999 e outubro de 2000, sudeste do Parque Nacional Chiribiquete.

	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Terra firme	13	7	6	1	1	3	5	16	19		14	21	36	7	30
Colúvio	4	9	12	9	13	7	3	15	8		7	10	21	6	8
Tepuy	24	43	33	66	53	21	13	33	26		3	10	16	37	40
total	41	59	51	76	67	31	21	64	53		24	41	73	50	78

Tabela 9. Número de espécies ornitófilas em floração em uma área de 6000m² nos três tipos de bosque entre agosto de 1999 e outubro de 2000, sudeste do Parque Nacional Chiribiquete.

	úmida			seca					úmida						
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Terra firme	3	4	4	1	1	2	2	2	3	-	1*	4	3	4	4
Coluvio	1	3	4	5	4	3	2	3	2	-	1	3	4	2	4
Tepuy	1	1	2	2	1	1	1	2	1	-	1	1	1	1	1
Total	5	8	10	8	6	6	5	7	6	-	2	8	8	7	9

* 1 indivíduo com botões

As espécies de plantas e seus beija-flores polinizadores

De acordo com os registros visuais, oito espécies de beija-flores foram observadas no sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete (Tab. 10).

Destas espécies, *Phaethornis malaris*, *P. bourcieri*, *P. ruber* (Phaethornithinae) e *Thalurania furcata* e *Chlorostilbon olivaresi* (Trochilinae) foram as mais frequentemente observadas.

Tabela 10. Registros de visitas de oito espécies de beija-flores em 44 espécies ornitófilas no sudeste do Parque Nacional Chiribiquete. Período julho de 1999 - outubro de 2000. O primeiro número refere-se a quantidade de visitas observadas e o segundo, entre parenteses, a porcentagem relativa (%). Pb= *Phaethornis bourcierii*, Pm= *Phaethornis malaris*, Pr= *Phaethornis ruber*, Av= *Amazilia versicolor*, Tf= *Thalurania furcata*, Co= *Chlorostilbon olivaresi*, TP= *Topaza pyra*, Fm= *Florisuga mellivora*.

Espécies vegetais	espécies de beija-flores								Outros agentes
	Pb	Pm	Pr	Av	Tf		Co		Fm
					macho	fêmea	macho	fêmea	
Acanthaceae									
<i>Aphelandra macrostachya</i>	30 (57.7)	22 (42.3)							
<i>Justicia cuatrecasii</i>	3 (100)								
Apocynaceae									
<i>Tabernamontana macrocalyx</i>	13 (69.2)								4 (30.7)
Bromeliaceae									
<i>Aechmea chantinii</i>	13 (25.0)		1 (1.9)				20 (38.4)	18 (34.6)	
<i>Aechmea contracta</i>	23 (95.8)		1 (4.1)						
<i>Aechmea corymbosa</i>	10 (100)								
<i>Aechmea rubiginosa</i>	3 (100)								
<i>Billbergia decora</i>	16 (64.0)	9 (36.0)							
<i>Bromelia</i> sp.	3 (60.0)	2 (40.0)							
<i>Pepinia</i> cf. <i>sprucei</i>	8 (40.0)	12 (60)							
<i>Vriesea chrysostachys</i>	6 (75.0)						2 (25)		
Clusiaceae									
<i>Symphonia globulifera</i>	5 (27.8)			11 (61.0)	1 (5.6)				1 (5.6)
Costaceae									
<i>Costus scaber</i>	7 (100.0)								
Cucurbitaceae									
<i>Gurania rufipila</i>	3 (100)								
Ericaceae									
<i>Satyria panurensis</i>	11 (40.7)			6 (22.2)	1 (3.7)		9 (33.3)		
Flacourtiaceae									
<i>Ryania pyrifera</i>	7 (43.7)			3 (18.8)	6 (37.5)				
Gentianaceae									
<i>Tachia occidentalis</i>	23 (67.6)	11 (32.4)							
Gesneriaceae									
<i>Alloplectus savanarum</i>	19 (86.4)	3 (13.6)							
<i>Columnnea ericae</i>	5 (83.3)					1 (16.7)			
<i>Drymonia semicordata</i>	28 (96.6)	1 (3.4)							
Heliconiaceae									
<i>Heliconia</i> sp.	6 (25.0)	18 (75)							
<i>Heliconia tarumaensis</i>	3 (60.0)	2 (40)							
Loranthaceae									
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	10 (90.9)						1 (9.1)		
Marantaceae									
<i>Calathea zingiberea</i>	3 (50.0)					2 (33.3) *			1 (16.7)
<i>Monotagma secundum</i>	32 (78.0)		1 (2.4)			8 (19.5)			
<i>Ischnosiphon lasiocoleus</i>	2 (9.5)		17 (81)						2 (9.5)
Mimosaceae									
<i>Zygia lathetica</i>	3 (37.5)	2 (25.0)				3 (37.5)			
Passifloraceae									
<i>Passiflora vitifolia</i>	9 (36.0)	16 (64)							

<i>Passiflora cf. skiantha</i>	2 (40.0)	1 (20.0)		2 (40.0)			
Rubiaceae							
<i>Ferdinandusa sprucei</i>	1 (25.0)				1 (25.0)	1 (25.0)	1 (25.0)
<i>Isertia hypoleuca</i>	5 (8.5)	41 (69.5)		4 (6.7)		1 (1.7)	1 (1.7)
<i>Isertia rosea</i>		4 (50.0)		1 (12.5)	1 (12.5)		2 (25.0)
<i>Palicourea subspicata</i>	3 (100.0)						
<i>Palicourea cf. nigricans</i>	17 (81.0)						4 (19.0)
<i>Palicourea quadrifolia</i>	1 (7.1)	1 (7.1)		12 (85.7)			
<i>Psychotria bahiensis</i>	9 (39.1)	2 (8.7)			3 (13.0)		8 (34.7)
<i>Psychotria platypoda</i>				1 (6.7)	13 (86.7)		1 (6.7)
<i>Psychotria poeppigiana</i>	12 (57.1)						9 (42.9)
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	29 (39.2)			31 (41.9)	9 (12.2)	5 (6.8)	
Rutaceae							
<i>Decagonocarpus cornutus</i>					5 (4.9)	97 (94.2)	1 (0.9)
Solanaceae							
<i>Markea coccinea</i>	13 (86.7)			2 (13.3)			
Verbenaceae							
<i>Amasonia arborea</i>	4 (80.0)			1 (20)			
Violaceae							
<i>Payparola hulkiana</i>	33 (80.5)	1 (2.4)	3 (7.3)		4 (9.8)		
Zingiberaceae							
<i>Renealmia sp</i>			1 (100)				

^a visitas ilegítimas

As espécies ornitófilas e os beija-flores polinizadores, de acordo com o comprimento da corola, estão apresentadas nas Tabelas 11, 12 e 13. Nestas tabelas também estão incluídos os insetos visitantes para duas espécies (*Psychotria poeppigiana* e *Ferdinandusa sprucei*) que poderiam ser polinizadores secundários. Os dados sobre observações de forrageio e proporções de visitas (Tabelas 10) permitem estabelecer associações entre um dado grupo de plantas e uma espécie de beija-flor. Em primeira instância é possível estabelecer que os Phaethornithinae (especialmente *P. malaris* e *P. bourcier*) utilizam, principalmente, flores de corola longa a média (Tabelas 12, 13), enquanto que os Trochilinae forrageiam, principalmente, em flores de corola mediana a curta (Tabela 11), com exceção de *Psittacanthus lasianthus* cuja corola é longa. No entanto, é importante ressaltar que *Phaethornis bourcier*, que é dominante em Chiribiquete também forrageou em, pelo menos, 11 espécies ornitófilas com flores de corola curta (Tabela 11).

Tabela 11. Espécies de plantas com flores de corola curta (≤ 20 mm) e os beija-flores polinizadores entre julho de 1999 e outubro de 2000, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete

Espécies	Beija-flores e outros visitantes
<i>Symphonia globulifera</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Thalurania furcata</i> (fêmea e macho)
<i>Gurania rufipila</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Ryania pyrifera</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Thalurania furcata</i> (fêmea e macho)
<i>Monotagma secundum</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis ruber</i>
<i>Billbergia decora</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Psychotria poeppigiana</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , Hesperidae
<i>Palicourea subspicata</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Palicourea quadrifolia</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Thalurania furcata</i> (fêmea e macho)
<i>Psychotria bahiensis</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Thalurania furcata</i> (fêmea e macho)
<i>Psychotria platypoda</i>	<i>Thalurania furcata</i> fêmea
<i>Paysonia hulkiana</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Thalurania furcata</i> fêmea
<i>Decagonocarpus cornutus</i>	<i>Chlorostilbon olivaresi</i> (macho e fêmea)
<i>Palicourea corymbifera</i>	<i>Chlorostilbon olivaresi</i> (macho e fêmea)
Espécies polinizadas por Phaethornithinae=10	
Espécies polinizadas por Trochilinae=8	
Espécies polinizadas somente por Phaethornithinae= 3	

Tabela 12. Espécies de plantas com flores de corola mediana (entre 21 e 30 mm) e os beija-flores polinizadores entre agosto de 1999 e outubro de 2000, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete

Espécies	Beija-flores e outros visitantes
<i>Columnnea ericae</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Monotagma secundum</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Thalurania furcata</i> fêmea
<i>Passiflora cf. skiantha</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i> , <i>Thalurania furcata</i> fêmea
<i>Palicourea cf. nigricans</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Justicia cuatrecasii</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Tabernaemontana macrocalyx</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Aechmea corymbosa</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Aechmea rubiginosa</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Alloplectus savanarum</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Zygia lathetica</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i> , <i>Thalurania furcata</i> fêmea
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Thalurania furcata</i> (fêmea, macho), <i>Chlorostilbon olivaresi</i> (macho e fêmea)
<i>Ferdinandusa sprucei</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Chlorostilbon olivaresi</i> macho e fêmea, borboletas
<i>Aechmea chantinii</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Chlorostilbon olivaresi</i> macho e fêmea
<i>Vriesea chrysostachys</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Chlorostilbon olivaresi</i> fêmea
<i>Satyria panurensis</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Chlorostilbon olivaresi</i> fêmea, <i>Thalurania furcata</i> macho
Espécies polinizadas por Phaethornithinae=15	
Espécies polinizadas por Trochilinae=8	
Espécies polinizadas unicamente por Phaethornithinae=7	

Tabela 13. Espécies de plantas com flores de corola longa (> 31 mm) e os beija-flores polinizadores entre julho de 1999 e outubro de 2000, sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete

Espécies	Beija-flores visitantes
<i>Aechmea contracta</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis ruber</i>
<i>Bromelia</i> sp.	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Pepinia</i> cf. <i>sprucei</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Costus scaber</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Drymonia semicordata</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Heliconia tarumaensis</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Heliconia</i> sp.	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Passiflora vitifolia</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Isertia hypoleuca</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i> , <i>Thalurania furcata</i> fêmea
<i>Markea coccinea</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Thalurania furcata</i> macho
<i>Renealmia</i> sp.	<i>Phaethornis ruber</i>
<i>Aphelandra macrostachya</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Tachia occidentalis</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Phaethornis malaris</i>
<i>Ischnosiphon lasiocoleus</i>	<i>Phaethornis ruber</i> , <i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Calathea zingiberea</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Isertia rósea</i>	<i>Phaethornis malaris</i> , <i>Thalurania furcata</i> fêmea e macho
<i>Amasonia arborea</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i>
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	<i>Phaethornis bourcieri</i> , <i>Chlorostilbon olivaresi</i> fêmea

Espécies polinizadas por Phaethornithinae= 18

Espécies polinizadas por Trochilinae= 3 (2 muito ocasionalmente)

Pelo registro visual o número de espécies utilizadas por uma espécie de beija-flor foi menor do que o assinalado pelo registro palinológico. Por exemplo, a partir dos dados sobre as cargas de pólen foi encontrado que *P. bourcieri* visita 32 espécies de plantas. Entretanto, pelos registros visuais *P. bourcieri* forrageou em 30 espécies. *P. malaris* visitou, de acordo com as cargas do pólen, 26 espécies mas pelo registro visual foi observado apenas em 15 espécies.

Uma vez que houve várias espécies de plantas associadas a duas ou três espécies de beija-flores ou outros agentes (Tabelas 10 a 13), foram utilizados os dados de proporções de visitas para inferir grupos de plantas associadas a uma espécie de beija-flor. Com estes dados, os de morfologia floral e os dados das

cargas de pólen, foram estabelecidos os principais polinizadores para as diferentes espécies de plantas (Tabelas 14, 15, 16 17).

Espécies polinizadas principalmente por *P. bourcieri*

Das 44 espécies ornitófilas registradas, trinta espécies (> 60%) são polinizadas por *P. bourcieri*, sendo sete polinizadas exclusivamente por este beija-flor como, por exemplo, *Justicia cuatrecasii*, *Tabernaemontana macrocalyx*, *Costus scaber*. Também é importante salientar que um pouco mais da metade das trinta espécies (18), apresentam algum atributo reprodutivo importante que indica que as espécies não são autógamas, dependendo de um vetor para sua polinização (cf. Tabela 14). Para a maioria das espécies (28), *P. bourcieri* parece ser o beija-flor dominante, sendo poucas as visitas de outras espécies de beija-flores. *P. bourcieri* está associado ao maior subconjunto floral na área de estudo. As características das flores apresentam ampla variação em comprimento de corola, estames e pistilo (Tabelas 4,5,6 e 14). De acordo com os registros, *P. bourcieri* utiliza, principalmente, as plantas localizadas nos bosques de terra firme e colúvio mas também pode utilizar flores de plantas localizadas nos bosques baixos (Tepuy), indicando que este beija-flor apresenta amplo deslocamento na área de estudo. Várias espécies forrageadas por este beija-flor também podem ser polinizadas por outros beija-flores como, *Thalurania furcata*, *Phaethornis malaris* ou *Chlorostilbon olivaresi*. Entretanto, algumas das flores aparentemente não parecem corresponder com a morfologia do bico de *P. bourcieri* como, por exemplo, *Psychotria bahiensis* (Fig. 8) cujas flores são curtas ou *Billbergia decora* de estames e pistilo muito longos (Fig. 7, Tabela 14).

Tabela 14. Espécies polinizadas por *P. bourcieri* no sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete.

Espécies	Atributos reprodutivos	Comprimento pistilo (x mm $\pm$ sd)	Comprimento estames (x mm $\pm$ sd)
TERRA FIRME			
Apocynaceae			
<i>Tabernaemontana macrocalyx</i>	autoincompatível?	14.6 $\pm$ 2.1	17.1 $\pm$ 0.6
Bromeliaceae			
<i>Aechmea contracta</i>		37.8 $\pm$ 1.6	37.8 $\pm$ 1.5
<i>Billbergia decora</i>	hercogamia	111.9 $\pm$ 9.3	100.5 $\pm$ 3.7
<i>Bromelia</i> sp.	hercogamia	23.7 $\pm$ 4.7	37.4 $\pm$ 4.7
Costaceae			
<i>Costus scaber</i>		31.6 $\pm$ 1.8	30.2 $\pm$ 1.2
Cucurbitaceae			
<i>Gurania rufipila</i>	monoícia tardia?		7.7 $\pm$ 0.4
Gesneriaceae			
<i>Drymonia semicordata</i>	protandria	34.1 $\pm$ 4.2	40.0 $\pm$ 4.4
<i>Columnea ericae</i>	protandria	18.1 $\pm$ 3.0	19.9 $\pm$ 2.3
Heliconiaceae			
<i>Heliconia tarumaensis</i>	hercogamia	52.3 $\pm$ 1.3	58.5 $\pm$ 1.9
Marantaceae			
<i>Monotagma secundum</i>	mecanismo de gatilho	20.9 $\pm$ 2.4	
Passifloraceae			
<i>Passiflora</i> cf. <i>skiantha</i> ^a	hercogamia	45.4/40.9 $\pm$ 2.9	39.9 $\pm$ 1.7
Rubiaceae			
<i>Palicourea</i> cf. <i>nigricans</i>	distília	19.4 $\pm$ 1.4	27.6 $\pm$ 1.8
<i>Psychotria poeppigiana</i>	distília	14.8 $\pm$ 1.1	9.2 $\pm$ 0.9
<i>Palicourea subspicata</i>		14.6 $\pm$ 0.5	12.3 $\pm$ 0.6
<i>Psychotria bahiensis</i>	distília	9.9 $\pm$ 1.5	15.5 $\pm$ 1.1
Solanaceae			
<i>Markea coccinea</i>		40.8 $\pm$ 4.7	39.8 $\pm$ 5.5
Violaceae			
<i>Payparola hulkiana</i>	hercogamia	4.2 $\pm$ 0.3	1.8 $\pm$ 0.2
BOSQUE DE COLÚVIO			
Acanthaceae			
<i>Aphelandra macrostachya</i>		61.1 $\pm$ 7.0	56.7 $\pm$ 4.9
<i>Justicia cuatrecasii</i>		40.0 $\pm$ 1.2	38.1 $\pm$ 1.4
Bromeliaceae			
<i>Aechmea corymbosa</i>		27.9 $\pm$ 0.5	26.9 $\pm$ 1.2
<i>Aechmea rubiginosa</i>			
Gentianaceae			
<i>Tachia occidentalis</i>	protandria	61.9 $\pm$ 3.5	62.3 $\pm$ 3.9

Gesneriaceae			
<i>Alloplectus savanarum</i>	protandria	21.6 ± 5.6	21.1 ± 3.2
Marantaceae			
<i>Calathea zingiberea</i>	mecanismo de gatilho	42.6 ± 0.6	
Mimosaceae			
<i>Zygia lathetica</i> ^a		44.0 ± 1.7	44.1 ± 1.2
Rubiaceae			
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i> ^a	protandria e PSP ^b	42.3 ± 2.0	
Verbenaceae			
<i>Amasonia arborea</i>	protandria	36.2 ± 3.7	39.0 ± 1.4

BOSQUE BAIXO

Bromeliaceae			
<i>Vriesea chrysostachys</i>		17.3 ± 1.1	17.8 ± 1.3
Ericaceae			
<i>Satyria panurensis</i>	hercogamia	31.3 ± 2.1	11.6 ± 0.9
Loranthaceae			
<i>Psittacanthus lasianthus</i>		38.9 ± 2.8	38.0 ± 2.8
	média	34.3	32.7
	Sd	21.3	21.2

^a visitada também por *T. furcata*

^b com apresentação secundária de polen

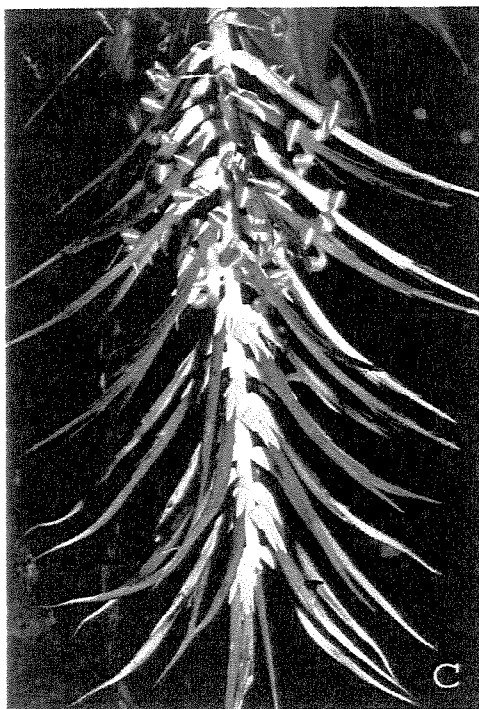
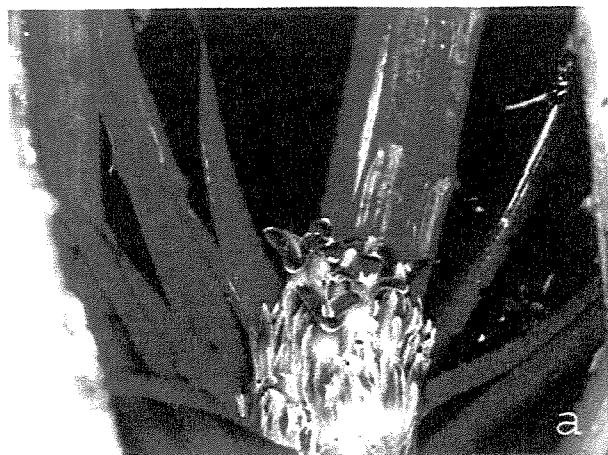


Figura 7. Flores polinizadas por *P. bourcierii* nos bosques de terra firme.

a, *Bromelia* sp. b, *Drymonia semicordata*. c, *Billbergia decora*. d, *Aechmea contracta*.

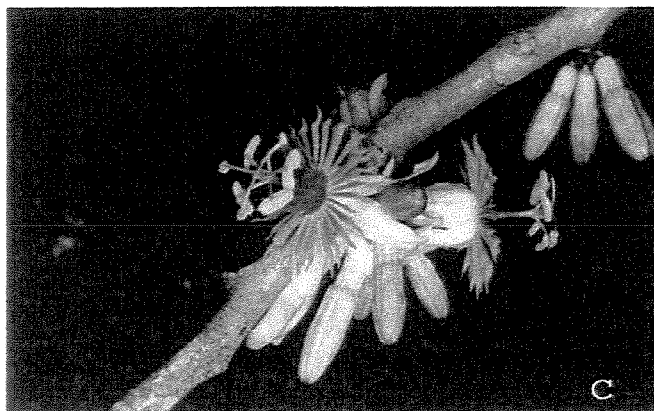
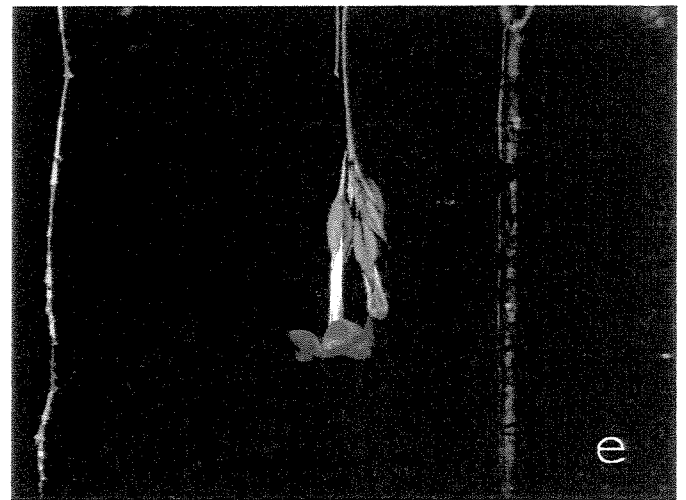
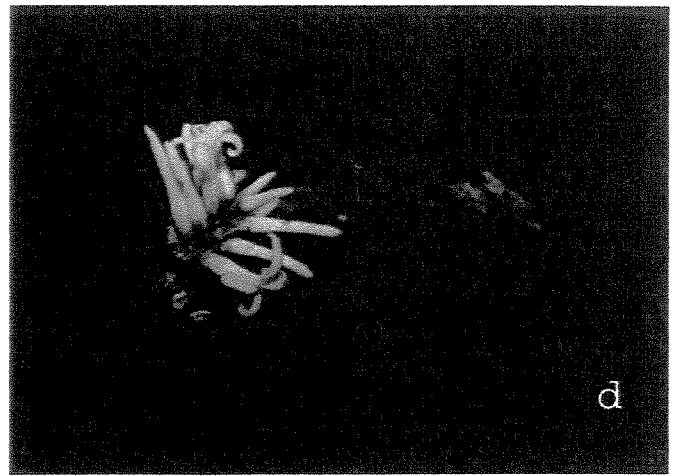


Figura 8. Flores polinizadas por *P. bourcierii* nos bosques de terra firme. a, *Gurania rufilia*. b, *Heliconia tarumaensis*. c, *Passiflora* cf. *skiantha*. d, *Payparola hulkiana*. e, *Markea coccinea*. f, *Psychotria bahiensis*

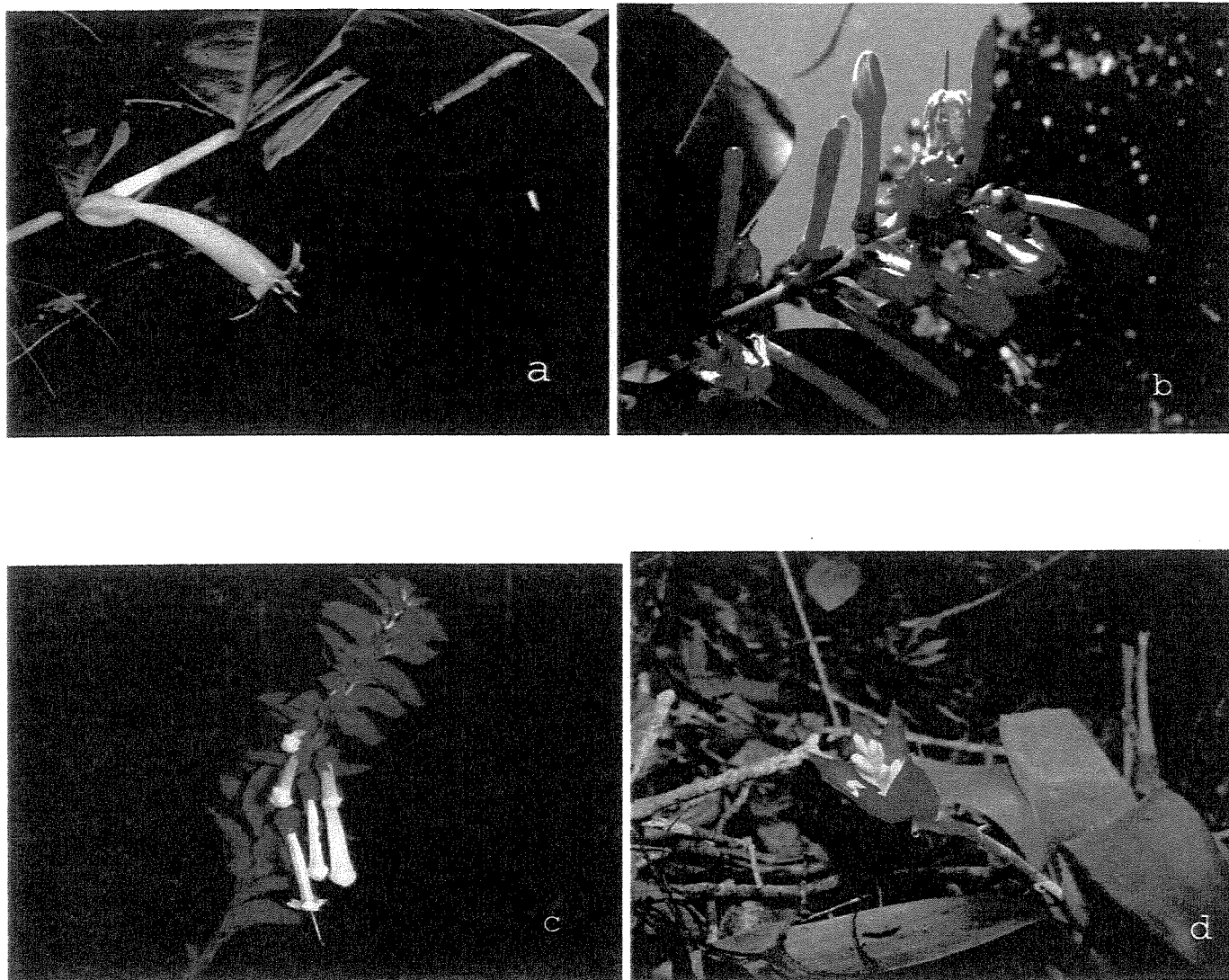


Figura 9. Flores polinizadas por *P. bourcier* nos bosques de colúvio. a, *Tachia occidentalis*. b, *Retiniphyllum rhabdocalyx*. c, *Amasonia arborea*. d, *Aechmea corymbosa*.

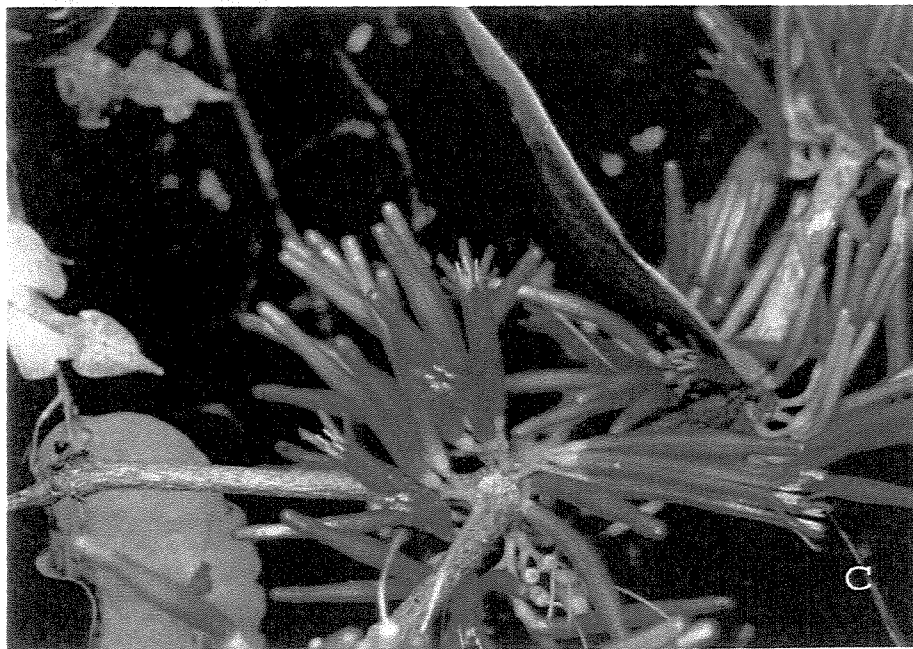


Figura 10. Flores polinizadas por *P. bourcier* nos bosques baixos das formações rochosas. a, *Satyria panurens* b, *Vriesea chrysostachys*. c, *Psittacanthus lasianthus*. Estas três espécies também constituem um recurso importante para *Chlorostilbon olivaresi*.

Espécies polinizadas principalmente por *P. malaris*

Phaethornis malaris visitou 15 das 44 espécies ornitófilas na área de estudo. Na Tabela 15 estão indicadas apenas as espécies das quais este beija-flor parece ser o principal polinizador, inferido a partir da maior porcentagem de visitas ao longo do período de estudo (Tabela 13). De acordo com os dados das cargas de pólen (do Índice IVIR, veja Cap. 1), este beija-flor parece ser o principal vetor de pólen de *Aphelandra macrostachya*, e de duas espécies não identificadas nas cargas de pólen (Tipo 19 e Tipo 26). As principais flores utilizadas por este beija-flor (Fig. 11) apresentam, em média, os maiores comprimentos de corola, pistilo e estames (Tab. 4,5,6 e15), correspondendo com a morfologia deste beija-flor (bico longo e porte grande). Pelo menos em duas espécies de flores (*Passiflora vitifolia* e *Pepinia* cf. *sprucei*), ocorre separação evidente entre os órgãos reprodutivos indicando também que não são autógamas e, portanto, necessitam desta espécie de beija-flor para sua polinização. A amplitude de utilização dos recursos florais deste beija-flor parece estar, principalmente, relacionada às plantas localizadas no bosque de terra firme e colúvio.

Tabela 15. Espécies de plantas polinizadas por *P. malaris*.

Espécies	Atributos reprodutivos	Comprimento pistilo (x mm $\pm$ sd)	Comprimento estames (x mm $\pm$ sd)
TERRA FIRME			
Bromeliaceae			
<i>Pepinia</i> cf. <i>sprucei</i>	lig. Hercogamia	65.4 $\pm$ 4.9	61.8 $\pm$ 2.3
Heliconiaceae			
<i>Heliconia</i> sp	Hercogamia	46.9 $\pm$ 2.9	54.6 $\pm$ 3.3
Passifloraceae			
<i>Passiflora vitifolia</i>	Hercogamia	61.1/56.4 $\pm$ 6.6	52.5 $\pm$ 9.4
Rubiaceae			
<i>Isertia hypoleuca</i>		58.5 $\pm$ 1.8	57.7 $\pm$ 2.1
COLÚVIO			
Rubiaceae			
<i>Isertia rosea</i>		40.1 $\pm$ 1.4	45.0 $\pm$ 1.6
	médio	54.4	54.3
	sd	10.5	6.3

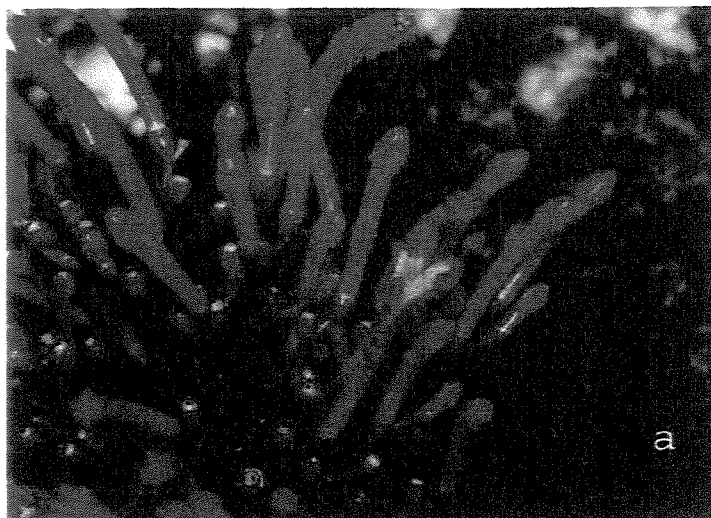


Figura 11. Flores polinizadas por *P. malaris*. a, *Isertia hypoleuca*. b, *Pepinia* cf. *sprucei*. c, *Passiflora vitifolia*.

Espécies polinizadas por *Thalurania furcata*

Houve diferenças entre os sexos no referente ao comportamento de forrageio e a diversidade de recursos florais utilizados. Os machos de *T. furcata* foram, predominantemente, territoriais e utilizaram menos recursos do que as fêmeas (Tabela 10). As fêmeas, de modo geral, adotaram comportamento de forrageio em linha de captura, utilizando flores com menor valor energético do que as utilizadas pelas duas espécies de *Phaethornis* mais comuns em Chiribiquete (Tabelas 4,5,6). Além disso, utilizaram maior número de espécies ornitófilas do que os machos de *T. furcata* (Tabela 10). Os comprimentos de corola das principais flores utilizadas por *T. furcata* variam, tendo algumas flores comprimento menor do que o seu bico e outras parecem corresponder bem com a morfologia do seu bico (Tabelas 4,5,6). É importante chamar atenção com relação a *Passiflora* cf. *skiantha* (Fig. 8), *Zygia lathetica*, *Retiniphyllum rhabdocalyx* (Fig. 9) e *Ryania pyrifera* (Fig. 12), quatro espécies visitadas também por *P. bourcierii* com a mesma frequência que *T. furcata* porém, *R. rhabdocalyx* teve mais visitas de *T. furcata* (veja Tabela 10 e Cap. 4). As flores destas quatro espécies apresentam órgãos reprodutivos muito longos para *T. furcata*, cujo comprimento médio do bico é de 19.5 mm. Os atributos reprodutivos de, pelo menos, três destas espécies parecem indicar que não são autógamas (Veja Cap. 4 e Tabela 16) portanto, dependem da mediação de um vetor para sua polinização. Parece que a estratégia de forrageio em rota que *P. bourcierii* utiliza ao visitar estas plantas, corresponderia melhor com os atributos reprodutivos destas espécies. No entanto, como é salientado no Cap. 4, para o caso de *R. rhabdocalyx*, são necessários mais dados (avaliação da eficiência dos polinizadores) para concluir sobre este aspecto. Portanto, para estas quatro espécies ainda é difícil estabelecer o papel de *T. furcata* como principal polinizador. No entanto, pelos dados de visitas estas espécies de plantas constituem um recurso importante para este beija-flor. A amplitude de utilização dos recursos florais deste beija-flor é grande, utilizando flores de espécies localizadas em bosques de terra firme, de colúvio e nos bosques baixos mas utiliza, principalmente, as plantas localizadas nos dois primeiros tipos bosques.



Figura 12. Principais recursos florais utilizados por *T. furcata*. a, *Symphonia globulifera*. b, *Ryania pyrifera* (forma branca).

Tabela 16. Espécies de plantas polinizadas por *T. furcata*

Espécies	Atributos reprodutivos	Comprimento pistilo (x mm $\pm$ sd)	Comprimento estames (x mm $\pm$ sd)
TERRA FIRME			
Clusiaceae			
<i>Symphonia globulifera</i>		7.4	7.7
Flacourtiaceae			
<i>Ryania pyrifera</i> (forma rosada)	hercogamia e andromonoiccia funcional?	19.1 $\pm$ 4.3	32.9 $\pm$ 2.3
<i>Ryania pyrifera</i> (forma branca)	hercogamia e andromonoiccia funcional?	19.1 $\pm$ 1.2	33.0 $\pm$ 2.9
Passifloraceae			
<i>Passiflora</i> cf. <i>skiantha</i>	hercogamia	45.4/40.9 $\pm$ 2.9	39.9 $\pm$ 1.7
Rubiaceae			
<i>Palicourea quadrifolia</i>	distilia	10.9 $\pm$ 0.6	9.2 $\pm$ 0.5
<i>Psychotria platypoda</i>		11.3 $\pm$ 0.3	7.4 $\pm$ 0.3
BOSQUE DE COLÚVIO			
Mimosaceae			
<i>Zygia lathetica</i>		44.0 $\pm$ 1.7	44.1 $\pm$ 1.2
Rubiaceae			
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	protandria e PSP ^a	42.3 $\pm$ 2.0	
	média	24.9	24.9
	Sd	16.2	16.2

^a com apresentação secundária do pólen

Espécies polinizadas principalmente por *Chlorostilbon olivaresi*

Da mesma forma que foi estabelecido para *T. furcata*, *C. olivaresi* também apresentou diferenças entre os sexos no referente ao comportamento de forrageio e a diversidade de recursos florais utilizados. Os machos foram mais territoriais e utilizaram menos recursos florais (4 espécies) do que as fêmeas, as quais forragearam em linhas de captura e utilizaram maior diversidade de flores (6 espécies).

Na Tabela 17 estão indicadas as espécies mais frequentemente visitadas por *C. olivaresi* (Tabela 10). Os atributos morfológicos das flores, no referente ao comprimento de corola, pistilo e estames parecem corresponder bem com a

morfologia do bico deste beija-flor. O recurso mais importante para *C. olivaresi* (*Decagonocarpus cornutus*, veja Fig. 13) também apresenta características reprodutivas que indicam a necessidade da mediação de *C. olivaresi* para sua polinização. Este beija-flor utiliza as flores de plantas localizadas nos bosques de colúvio e, principalmente, nos bosques baixos das formações rochosas do Tepuy, sendo *Decagonocarpus cornutus* seu principal recurso de néctar ao longo do ano (veja também Cap. 1).

Tabela 17. Espécies de plantas polinizadas por *Chlorostilbon olivaresi*.

Espécies	Atributos reprodutivos	Comprimento pistilo (x mm $\pm$ sd)	Comprimento estames (x mm $\pm$ sd)
Bromeliaceae			
<i>Aechmea chantinii</i>		23.2 $\pm$ 2.7	21.7 $\pm$ 2.7
Rubiaceae			
<i>Ferdinandusa sprucei</i>	Distília	30.7 $\pm$ 1.3	28.8 $\pm$ 1.3
Rutaceae			
<i>Decagonocarpus cornutus</i>	hercogamia e protandria	13.3 $\pm$ 1.5	22.4 $\pm$ 1.1
	médio	22.4	24.3
	sd	8.7	3.9



Figura 13. Flores polinizadas por *C. olivaresi* a, *Aechmea chantinii*. b, *Decagonocarpus cornutus*. Esta última espécie é o principal recurso floral de *C. olivaresi* nos bosques baixos das formações rochosas.

Espécies polinizadas principalmente por *P. ruber*

Este Phaethornithinae foi o menos freqüentemente avistado em relação às espécies anteriores. Visitou oito das 44 espécies ornitófilas na área de estudo (Tabela 10), sendo *Ischnosiphon lasiocoleus* o recurso mais importante para este beija-flor. Esta espécie de planta, como no caso de várias das espécies associadas aos outros beija-flores, apresenta uma característica reprodutiva interessante em seu mecanismo de polinização, isto é, ocorre a apresentação secundária do pólen no estigma de modo explosivo, por um mecanismo de gatilho, descrito para várias espécies de Marantaceae de modo geral (Kennedy, 1991; Schemske & Horvitz, 1988). A morfologia floral desta espécie e das outras Marantaceae ornitófilas em Chiribiquete, indica que em condições normais é mecanicamente impossível ocorrer autopolinização, o que sugere a necessidade da mediação de um vetor para polinização. Para a área de estudo *P. ruber* parece ser o principal polinizador de *Ischnosiphon lasiocoleus*.

DISCUSSÃO

As espécies ornitófilas

O número de espécies ornitófilas registradas neste estudo na parte sul de Chiribiquete é próximo ao mencionado por Cotton (1998a) para o Parque Nacional Amacayacu localizado em floresta Amazônica na Colômbia. Também é similar ao encontrado em outras áreas tropicais como 'La Selva' (Stiles, 1979), 'La Montura' (Stiles, 1985). No entanto, com a inclusão dos 35 palinomorfos registrados nas cargas de pólen, o número de espécies ornitófilas (79) é o mais alto registrado para uma certa área e de uma dada variação altitudinal.

Em Chiribiquete a maioria de famílias polinizadas por beija-flores esteve representada por uma ou duas espécies a semelhança do encontrado por Buzato

et al. (2000), Wolf *et al.* (1976), Snow & Snow (1980) e Stiles (1975) para outras áreas neotropicais.

Características das flores polinizadas por beija-flores

Na área de estudo houve predominância de ervas nas plantas polinizadas pelos beija-flores. Este aspecto também foi encontrado em outras regiões neotropicais (Stiles, 1981, 1985; Buzato *et al.* 2000; Ferreira de Vasconcelos & Lombardi, 2001).

Com relação às características do néctar é interessante notar que a grande maioria das flores polinizadas pelos Phaethornithinae apresentou altos valores de volumes no néctar e as maiores concentrações de açúcares do que as flores utilizadas pelos Trochilinae. Estes valores são muito semelhantes aos registrados por Buzato *et al.* (2000) para o grupo de plantas polinizadas pelos Phaethornithinae em três localidades da Mata Atlântica.

Em Chiribiquete como em três regiões da Mata Atlântica no sudeste do Brasil (Buzato *et al.* 2000) também foi encontrado que várias famílias apresentam flores em inflorescências. É o caso de Bromeliaceae, Costaceae, Heliconiaceae, Marantaceae, Acanthaceae, Apocynaceae, Rubiaceae. Algumas das espécies destas famílias têm a tendência de apresentar poucas flores ao longo do período de floração, o que para os beija-flores representa disponibilidade de flores mais o menos constante e favorece a estratégia de forrageio em rota. Estas famílias de plantas apresentaram, em Chiribiquete, espécies bastante importantes para o grupo dos Phaethornithinae, entretanto, as Rubiaceae constituem um recurso importante para ambas as subfamílias de beija-flores.

O comprimento médio do tubo da corola (28.9 mm) para o conjunto de flores em Chiribiquete é similar ao encontrado para outras comunidades neotropicais (Arizmendi & Ornelas, 1990; Buzato, *et al.* 2000). Segundo Buzato (1995) em espécies da Mata Atlântica o conjunto de flores polinizadas exclusivamente por Phaethornithinae possui o comprimento médio da corola acima do valor médio do

tubo da corola das flores polinizadas exclusivamente por Trochilinae. Este aspecto é apoiado por Gutierrez & Rojas (2001) em estudo feito ao nível de comunidades em áreas de altitude na Colômbia, onde foram encontrados apenas beija-flores do grupo Trochilinae com comprimento de bico curto a muito longo (de 11 e 79 mm), sendo que a maioria das flores (80%) que estes beija-flores utilizaram apresentou comprimento de corola <22 mm, algumas flores (17%) mediam de 31- 47mm e só uma espécie ornitófila media 112 mm de comprimento. A proporção de flores ornitófilas com corola longa no estudo de Gutierrez & Rojas (2001) é menor em relação às reportadas em comunidades onde ocorrem espécies de beija-flores Phaethornithinae como é o caso de Chiribiquete, do estudo de Buzato *et al.* (2000) e o de Sazima *et al.* (1995), o que pode estar indicando que flores de corola longa estão mais relacionadas com espécies ornitófilas localizadas nas terras baixas coincidindo com a predominância no uso desses recursos florais por beija-flores do grupo dos Phaethornithinae.

Este é um aspecto interessante considerando que na área onde Gutierrez & Rojas (2001) desenvolveram o estudo ocorrem vários beija-flores Trochilinae de bico longo como *Ensifera ensifera* (79.10 mm), *Coeligena lutetiae* (36.12mm), *Lafresnayi lafresnayi* (34.30mm), *Pterophanes cyanopterus* (37.24mm). É possível que na área estudada por Gutierrez & Rojas (2001), tenha ocorrido forte pressão antrópica e houve perda de espécies ornitófilas, tendo como resultado a aparente diminuição de espécies ornitófilas para os beija-flores de bico mais longo. No entanto, são necessários estudos mais completos sobre a história dessa região, bem como sobre as atividades de forrageio das espécies de Trochilinae de bico longo. Outro fato interessante no estudo de Gutierrez & Rojas (2001) foi a menor concentração no néctar (<21%) na maioria das espécies de Bromeliaceae ornitófilas, em comparação com as concentrações de outras espécies de Bromeliaceae ornitófilas em terras baixas (Tabelas. 4,5 e 6; Buzato *et al.* 2000; Sazima *et al.* 1995), o que apoia a idéia de Stiles & Freeman (1993) sobre a concentração do néctar de flores ornitófilas em relação a diferenças altitudinais. Stiles & Freeman (1993) verificaram que o volume e a concentração de açúcares no néctar das flores polinizadas por beija-flores Phaethornithinae foram maiores

nas terras baixas do que nas terras altas de várias regiões da Costa Rica. Segundo estes autores, o maior valor calórico das flores utilizadas pelos beija-flores eremitas, torna estas flores mais atrativas para estes beija-flores cuja estratégia de forrageio em rota, torna necessária a procura de flores com néctar de alto valor energético (Feinsinger & Colwell, 1978).

Por outro lado, é necessário considerar que as interações planta/beija-flor no grupo dos Phaethornithinae são mais especializadas. Parece que ocorreu uma seleção mais refinada de características morfológicas e funcionais nas flores desse grupo, o que é apoiado por alguns atributos (morfológicos e funcionais) das espécies utilizadas pelos Phaethornithinae (veja Cap. 3 e 4) em Chiribiquete. Se isto é fato, essa especialização é devido ao longo tempo evolutivo de plantas e beija-flores Phaethornithinae nessa região? Na região de Chiribiquete a intervenção do homem não tem sido tão drástica como em outras áreas da cordilheira dos Andes. A destruição da floresta nos Andes pode ter acarretado uma perda de espécies e portanto um certo desajustamento nas interações planta/beija-flor com relação a áreas mais conservadas como Chiribiquete?

Fenologia e oferta de flores ornitófilas

A distribuição bimodal dos recursos ao longo do ano, tendo um pico de florada na estação seca e outro pico na estação chuvosa como acontece em Chiribiquete também foi encontrada por Cotton (1998a); Stiles (1978b; 1979) e Wolf *et al.* (1976). Stiles (1985) relacionou esses picos com os ciclos reprodutivos dos beija-flores tendo, um pico relação com a muda e o outro com a reprodução. No presente estudo não é possível relacionar com os ciclos dos beija-flores pois isto não foi abordado. As diferenças apresentadas entre o bosque de colúvio e o bosque de terra firme no referente ao número de flores e indivíduos em floração são importantes, uma vez que a maior parte das plantas dessas duas comunidades representa o recurso básico para as duas espécies de *Phaethornis*

mais frequentes em Chiribiquete, o que pode sugerir que o recurso floral está sendo complementado entre estes dois habitats.

Com relação à fenologia, os registros de floração a partir das cargas de pólen, dos transectos de oferta floral, das observações de forrageio dos beija-flores, assim como os registros a partir das plantas individuais, foram metodologias complementares para obter informações mais precisas sobre a fenologia da floração das plantas ornitófilas na região de estudo. É possível que no método dos transectos a área amostrada tenha sido menor que a necessária para essa região. Provavelmente, transectos que abarquem uma área maior (1Km) serão necessários para obter dados mais precisos sobre a fenologia em Chiribiquete. De qualquer maneira, as metodologias complementares forneceram dados para uma melhor interpretação dos ritmos da floração das espécies ornitófilas na região de estudo.

As espécies de plantas e seus beija-flores polinizadores

Os registros de forrageio dos beija-flores em Chiribiquete indicam que as espécies de *Phaethornis* de bico longo e/ou reto/ curvo apresentam tendência a forragear em flores dispersas, com corolas tubulares retas ou curvadas e alto fluxo de néctar, as quais são, geralmente, visitadas e polinizadas exclusivamente por estas espécies, aspecto também mencionado por Stiles (1981) para regiões da Costa Rica.

Na área de estudo o maior número de espécies vegetais polinizadas por beija-flores Phaethornithinae do que por Trochilinae, parece estar indicando que há maior riqueza de espécies ornitófilas para os Phaethornithinae nas áreas baixas, coincidindo com a dominância desses beija-flores nessas áreas. Dominância no uso de recursos por uma espécie de beija-flor do grupo Phaethornithinae em terras baixas foi registrado em outras áreas baixas na Costa Rica (Stiles & Wolf, 1979) e em mata de baixada da Mata Atlântica no sudeste do Brasil (Buzato, 1995). Tanto em Chiribiquete como no sudeste do Brasil (Buzato, 1995) (terras baixas) poucas

espécies de beija-flores participaram efetivamente da polinização das flores e os Phaethornithinae atuaram como principais polinizadores do conjunto de flores ornitófilas dos estratos inferiores ou sub-bosque dessas florestas.

Para o grupo de beija-flores Trochilinae houve diferenças no uso dos recursos, *Thalurania furcata* utilizou diferentes espécies localizadas nas três comunidades vegetais consideradas no estudo ao passo que *Chlorostilbon olivaresi* utilizou espécies localizadas no bosque baixo, principalmente *Decagonocarpus cornutus*, ou no bosque de colúvio. Além disso, houve diferenças no comportamento de forrageio entre os sexos (mais territorial nos machos do que nas fêmeas de *Thalurania furcata* e *Chlorostilbon olivaresi*). Estas diferenças influenciaram na sobreposição do nicho. Considerando o Índice de sobreposição calculado utilizando as frequências de visitas (Anexo 1), a sobreposição entre estas duas espécies é baixa. No entanto, se são consideradas as cargas de pólen, o valor do índice é maior (veja Anexo 3 do Capítulo 2) mas não é tão alto como poderia esperar-se em espécies de morfologia de bico e massa corpórea similares, como é o caso destas duas espécies de beija-flores (veja Tabela 11 do Capítulo 2).

Bromeliaceae, Costaceae, Heliconiaceae constituem importantes fontes de néctar para os beija-flores, especialmente, os Phaethornithinae na área de estudo. Estas famílias também foram consideradas recurso importante para os beija-flores em mata de baixada no sudeste do Brasil (Buzato, 1995). Em Chiribiquete, as Heliconiaceae representam recurso importante para as duas espécies de *Phaethornis* mais comuns. Por outro lado, a importância de Bromeliaceae para os beija-flores também foi encontrada para diferentes áreas da Mata Atlântica (Buzato *et al.* 2000; Buzato, 1995; Fischer, 1994; Araujo, *et al.* 1994).

Uma boa parte das plantas utilizadas pelas duas espécies de *Phaethornis* apresentou floração longa e contínua. Isto sugere que os Phaethornithinae apresentam certa dependência de plantas com floração longa, constituindo o recurso floral básico para estes *Phaethornis* (ver Capítulo 2). Este padrão de floração longa e contínua em espécies ornitófilas utilizadas por beija-flores Phaethornithinae também foi encontrado por Araujo *et al.* (1994) e Sazima *et al.* (1995) para *Ramphodon naevius* no sudeste de Brasil. Por outro lado, Buzato *et al.*

(2000) encontraram em três comunidades de Mata Atlântica no sudeste do Brasil que a maioria das espécies ornitófilas apresenta padrões de floração do tipo contínuo ou contínuo modificado e que este padrão de floração parece ser comum em flores polinizadas por vertebrados nos neotrópicos (Wolf *et al.* 1976; Stiles, 1978b; 1985) estando associado a espécies polinizadas por animais com períodos de vida longo e que estabelecem rotas alimentares (“trapliners” de Janzen, 1971).

REFERÊNCIAS

- Amaya, M. 1991. Análisis palinológico de la flora del parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Trabajo de grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Araujo, A.C. 1996. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas (Unicamp). 69 pp.
- Araujo, A. C., E. A. Fischer & M. Sazima. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revta. Brasil. Bot.* 17(2): 113-118.
- Buzato, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas (Unicamp). 85 pp.
- Cotton, P. 1998a. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140:639-646.
- Cotton, P. 1998b. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. *Ibis* 140: 512-521.
- Cotton, P. 1998c. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140: 647-653.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of néctarivorous birds. *Ecological Monographs* 46(3):257-291.
- Feinsinger, P. & Colwell, R. 1978. Community organization among neotropical néctarfeeding birds. *American Zoology* 18: 779-785.
- Ferreira de Vasconcelos, M. & J.A. Lombardi. 2001. Hummingbirds and their flowers in the campos rupestres of Southern Espinhaço Range, Brazil. *Melospittacus* 4(1):3-30.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 75(1): 1-34.
- Gutierrez, E.A. & S.V. Rojas. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-205.
- Kennedy, H. 1991. *Calathea insignis* (Marantaceae) (Hoja Negra, Hoja de sal, Bijagua, Rattlesnake Plant). In *Historia Natural de Costa Rica*. Ed. D.H. Janzen.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 136: 195-206.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a Montane Forest in Southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109: 149-160.

- Schemske, D. W. & Horvitz, C. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 69(4): 1128-1134.
- Snow, D.W. & Snow, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero*, 12: 286-296.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a Tropical west forest. *Biotropica* 10(3): 194-210.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 68: 323-351.
- Stiles, F.G. 1985a. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithol. Monogr.* 36: 757-787.
- Stiles, F.G. 1985b. On the role of birds in the dynamics of neotropical forests. In: *The Conservation of tropical forest birds*. Diamond, A.W. & Lovejoy, T.E. (Eds.). Proceeding of a Workshop and Symposium held at the XVIII World Conference of the International Council for Bird Preservation. Cambridge, England. 49-59 pp.
- Stiles, F.G. & L.L. Wolf. 1979. The ecology and evolution of lek mating behavior in the Long-tailed Hermit hummingbird. *Monogr. Amer. Ornithol. Union. Monogr.* No. 27.

Anexo 1. Índice de sobreposição (a partir de Feinsinger, 1976) para as observações de forrageio dos beija-flores no sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete. Período de julho de 1999 - outubro de 2000.

<i>P. malaris</i>	<i>P. bourcieri</i> 0.286	<i>P. ruber</i> 0.007	<i>T. furcata</i> 0.083	<i>C. olivaresi</i> 0.00	<i>A. versicolor</i> 0.00	<i>F. mellivora</i> 0.283	<i>T. pyra</i> 0.283
<i>P. bourcieri</i>	<i>P. ruber</i> 0.255	<i>T. furcata</i> 0.32	<i>C. olivaresi</i> 0.097	<i>A. versicolor</i> 0.009	<i>F. mellivora</i> 0.012	<i>T. pyra</i> 0.012	
<i>P. ruber</i>	<i>T. furcata</i> 0.36	<i>C. olivaresi</i> 0.053	<i>A. versicolor</i> 0.00	<i>F. mellivora</i> 0.00	<i>T. pyra</i> 0.00		
<i>T. furcata</i>	<i>C. olivaresi</i> 0.078	<i>A. versicolor</i> 0.00	<i>F. mellivora</i> 0.031	<i>T. pyra</i> 0.031			
<i>C. olivaresi</i>	<i>A. versicolor</i> 0.00	<i>F. mellivora</i> 0.00	<i>T. pyra</i> 0.00				
<i>A. versicolor</i>	<i>F. mellivora</i> 0.00	<i>T. pyra</i> 0.00					
<i>F. mellivora</i>	<i>T. pyra</i> 1.00						

CAPITULO 2

Beija-flores como vetores de pólen em comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia)

Liliana Rosero Lasprilla¹

¹Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas,
13083-970, Campinas, São Paulo, Brasil

INTRODUÇÃO

Estudos desenvolvidos nos últimos 20 anos têm abordado a interação de plantas e beija-flores salientando as relações coevolutivas e ecológicas entre um determinado grupo de plantas e seus beija-flores visitantes (Stiles, 1975, 1978, 1981, 1985a; Feinsinger, 1976; Feinsinger & Colwell, 1978, Snow & Snow, 1986; Wolf *et al.*, 1976. Na última década na América do Sul foram desenvolvidos diversos estudos (Fischer, 1994; Buzato, 1995; Araujo, 1996; Sazima *et al.* 1995; Sazima *et al.* 1996; Cotton, 1998 a,b,c; Buzato *et al.*, 2000) em relação a interação de conjuntos florais de um dado habitat e o grupo de beija-flores.

Entretanto, estudos envolvendo a interação planta/beija-flor abordando perspectivas palinológicas são escassos (Amaya, 1991; Fraga, *et al.*, 1997; Amaya, *et al.*, 2001), mas são altamente relevantes uma vez que têm fornecido informações importantes proporcionando um melhor entendimento da interação planta/beija-flor, além de evidenciar aspectos concernentes à organização estrutural de uma dada comunidade de Troquilídeos.

O presente estudo teve como objetivos verificar o papel dos beija-flores como vetores de pólen e caracterizar subconjuntos de espécies de plantas cujo pólen é transportado por uma ou um grupo de beija-flores em comunidades vegetais no sudeste do Parque Nacional Natural Chiribiquete, caracterizadas por apresentar diferenças marcantes na estrutura e composição florística. Para este fim, foram quantificadas e identificadas as espécies de plantas cujo pólen é transportado pelos beija-flores. Além disso, foram identificadas as diferentes relações planta e beija-flor entre o grupo dos Phaethornithinae e o grupo dos Trochilinae.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido no extremo sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, na faixa leste do rio Mesay a 0°04' N e 72°27' W a uma altitude entre 200-300 m. A área de estudo contém um afloramento rochoso de 100 m de altura acima do nível do rio Mesay. O clima da região é quente e úmido. A precipitação anual na Estação Puerto Abeja, em média, é de 3494 mm. A temperatura média é de 26°C. A área de estudo apresenta uma época chuvosa de abril a outubro e uma época de baixa precipitação de novembro a março (Eusse & Montes, 2000).

Foram utilizadas as mesmas formações vegetais descritas no Capítulo 1: Bosque de terra firme, Bosque transicional ou Bosque de Colúvio e Bosque baixo (tepuy), selecionadas para estudar a composição florística das plantas ornitófilas, os atributos florais, a fenologia da floração e o comportamento dos beija-flores polinizadores, aspectos tratados no Capítulo 1.

Captura de beija-flores e coleta de cargas de pólen

A fase de campo foi desenvolvida entre agosto de 1999 e outubro de 2000. Em cada uma das florestas selecionadas, foram amostrados os beija-flores do sub-bosque usando redes de neblina standard (ca. 2X9 m, 32 mm de malha). As redes foram colocadas a cada mês, por 2 a 3 dias/mês ao longo de um sistema de trilhas, com o objetivo de obter amostras mensais da comunidade de beija-flores nos três tipos de habitats. Apenas em setembro de 2000 não foram colocadas redes de neblina. As trilhas haviam sido feitas pela Fundação "Puerto Rastrojo" em anos anteriores ao período de estudo. O esforço total da amostragem foi de 6912 horas-rede. Em cada estação de amostragem foram colocadas 12 a 20 redes/dia e em cada dia de amostragem, as redes permaneciam estendidas das

0600h até as 1200h. As redes eram revisadas a intervalos de 30 min. Os beija-flores capturados eram identificados seguindo Hilty & Brown (1986), pesados, medidos e sexados, sendo libertados a seguir.

De cada beija-flor foi removido o pólen do bico e das penas da cabeça com fita adesiva transparente. Foram obtidas duas fitas, uma dorsal (com pólen da fronte e da mandíbula superior) e uma ventral (com pólen da mandíbula inferior) seguindo o método de Stiles (com. pess.) e Feinsinger (1992). Essas amostras foram colocadas em lâminas para posterior análise ao microscópio. A essas amostras de pólen foram acrescentadas as cargas de pólen de beija-flores coletados por pesquisadores da Fundação “Puerto Rastrojo” (Colômbia), que estavam desenvolvendo um estudo sobre a composição de aves na mesma área de estudo, nesta ocasião. Cerca de um 40 % das cargas obtidas foram coletadas por pesquisadores da Fundação “Puerto Rastrojo”.

Análise das cargas do pólen

Em cada uma das lâminas, foram contados e identificados todos os grãos de pólen. Para os Phaethornithinae foi registrada a deposição relativa dos grãos no bico e na cabeça dividindo as amostras em quatro regiões: fronte, base do bico, região média e ponta do bico. Para a grande maioria dos Trochilinae só foi diferenciada a deposição dos grãos na fronte e/ou no bico. A identificação dos grãos de pólen foi feita com auxílio de uma coleção de referência de amostras de flores de todas as espécies ornitófilas coletadas no campo (veja Capítulo 1). Para a análise foi utilizada a técnica de acetólise seguindo Erdtman (1986), sendo desenvolvida no Laboratório de Palinologia do Instituto de Ciencias Naturales da Universidade Nacional de Colômbia. Para algumas amostras com baixo número de flores ou com grãos de pólen susceptíveis a danos pela técnica de acetólise, foram realizadas montagens em lâminas com gelatina glicerizada colorida seguindo a técnica de Amaya (1991).

Índice de valor de importância dos recursos (IVIR)

Para determinar a importância de cada um dos recursos florais utilizados pela comunidade de beija-flores, foi utilizado o índice de valor de importância dos recursos (IVIR) proposto por Amaya *et al.* (2001). Esse índice é expressado como a razão entre a somatória das intensidades de uso de um dado recurso (PixFix) e o número total de espécies de beija-flores estudadas nas comunidades (N)

$$\text{IVIR} = \frac{\sum_{x=1}^n (\text{PixFix})}{N}$$

onde:

Pix= frequência de uso do recurso floral i por parte da espécie x de beija-flor/ frequência total de recursos utilizados pela espécie x de beija-flor.

O valor Pix é resultado da razão entre a frequência de registros de pólen i na espécie x de beija-flor e a frequência total de registros de pólen de todos os recursos florais utilizados pela espécie de beija-flor x.

Fix= número de indivíduos da espécie x de beija-flor que utilizaram o recurso i/número total de indivíduos da espécie x avaliados.

N= número total de espécies de beija-flores estudadas na comunidade.

Maiores detalhes sobre o IVIR podem ser encontrados em Amaya *et al.* (2001).

Intensidade de uso

De acordo com Amaya *et al.* (2001) a intensidade de uso é definida como o produto de P_{ix} (porcentagem de uso do recurso i por parte da espécie de beija-flor x) por F_{ix} (taxa de fidelidade ou porcentagem de indivíduos de uma espécie que usa o recurso). A razão de amplitude (P_{ix}), calculada para cada uma das espécies que fazem uso do recurso, evidencia a intensidade de uso dos beija-flores e reflete, com alguma restrição o seu comportamento de forrageio (generalista ou especialista). O valor máximo de intensidade de uso é 1.0, e neste caso uma determinada espécie de beija-flor usa unicamente o recurso floral i .

Índice de sobreposição

Para conhecer o grau de sobreposição entre as diferentes espécies de beija-flores, foram calculados os valores de sobreposição entre o espectro total de plantas visitadas por cada par de espécies de beija-flores, utilizando a fórmula de translação percentual de Feinsinger (1976). Para isto, primeiro são obtidas as frequências de registro polínico de uma dada espécie de beija-flor para cada uma das plantas registradas nas cargas (Anexo 2). O valor do índice vai de zero (beija-flores que não compartilham nenhuma planta) até um (ambas as espécies de beija-flores compartilham as mesmas plantas).

RESULTADOS

Beija-flores capturados e ocorrência nas comunidades vegetais.

Durante esse estudo foram capturadas 13 espécies de beija-flores, três Phaethornithinae e dez Trochilinae. As espécies de beija-flores mais freqüentemente capturadas foram *Phaethornis bourcieri* e *Phaethornis malaris* entre os Phaethornithinae e *Thalurania furcata* e *Chlorostilbon olivaresi* entre os Trochilinae (Tabela 1). Há diferenças no número de espécies e indivíduos capturados entre a época úmida e a seca, entretanto, na época seca (novembro a março) ocorreu o maior número de espécies e indivíduos capturados, sendo o pico em fevereiro (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies de beija-flores e número de indivíduos capturados entre agosto de 1999 e outubro de 2000.

	seca								úmida						
Mês	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	O	total
Espécies															
Phaethornithinae															
<i>Phaethornis bourcier</i>		10	2	9	9	11	10	10	4	8	8	10	12	7	110
<i>Phaethornis malaris</i>		2	1	5	3	7	4	5	3	1	5	7	3	4	50
<i>Phaethornis ruber</i>					1	1	1			2					5
Trochilinae															
<i>Thalurania furcata</i>				1	6	4	8	11	5	8	8	4	2	6	63
<i>Chlorostilbon olivaresi</i>	1	3	2		7	4	16		1	3	2	6	5	1	51
<i>Amazilia versicolor</i>		1		1	1	1	6	1				2	1	2	16
<i>Polyplancta aurescens</i>		1		1		2	4		1		1	2	1		13
<i>Florisuga mellivora</i>		1		1	1	3	3					1	1		11
<i>Hylocharis sapphirina</i>					1		1				1			2	5
<i>Anthracothonax nigricollis</i>					1	1									2
<i>Heliostyris aurita</i>						1					1				2
<i>Polytmus theresiae</i>					1			1							2
<i>Discosura longicauda</i>													1		1
Total	1	18	5	18	31	35	53	28	14	22	26	32	25	22	

Excluindo da análise os beija-flores com baixo número de capturas (1 a 5), tanto os Phaethornithinae quanto os Trochilinae foram encontrados nos três tipos de bosque com exceção de *Chlorostilbon olivaresi* que não foi capturado nem observado nas áreas dos bosques de terra firme ao longo do período de estudo. Esta espécie somente ocorreu nos bosques de colúvio e nos bosques baixos das formações rochosas do Tepuy (Tabela 2). Um fato interessante foi o registro, pela primeira vez, de *Discosura longicauda* para Colômbia e na região de Chiribiquete. Para esta espécie de beija-flor, própria da região das Guianas da Venezuela, havia sido indicada a probabilidade de ocorrência na Colômbia, mas apenas para a região de Vichada e Vaupes (Hilty & Brown, 1986).

Tabela 2. Espécies de beija-flores capturadas entre agosto de 1999 e outubro de 2000 e as comunidades vegetais em que cada espécie de beija-flor ocorre, na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete.

Espécies de beija-flores	Comunidades vegetais
Phaethornithinae	
<i>Phaethornis bourcieri</i>	terra firme, colúvio, Tepuy
<i>Phaethornis malaris</i>	terra firme, colúvio, Tepuy
<i>Phaethornis ruber</i>	terra firme, Tepuy
Trochilinae	
<i>Thalurania furcata</i>	terra firme, colúvio, Tepuy
<i>Chlorostilbon olivaresi</i>	colúvio, Tepuy
<i>Amazilia versicolor</i>	terra firme, colúvio, Tepuy
<i>Polyplancta aurescens</i>	terra firme, colúvio, Tepuy
<i>Florisuga mellivora</i>	terra firme, colúvio, Tepuy
<i>Hylocharis sapphirina</i>	terra firme, Tepuy
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	Tepuy
<i>Heliathryx aurita</i>	terra firme
<i>Polytmus theresiae</i>	Tepuy
<i>Discosura longicauda</i>	Tepuy

Espécies cujo pólen é transportado pelos beija-flores

Das 13 espécies de beija-flores capturadas foram obtidas 290 cargas de pólen. A análise indica que *P. bourcieri* e *P. malaris* são os principais vetores de pólen das espécies vegetais do sub-bosque das formações de bosque propriamente ditas (Tabelas 3 e 4 e Tabelas 1,2 e 3 do Capítulo 2). Em função da composição de espécies cujo pólen é transportado pelos beija-flores, foram definidos subconjuntos de espécies de plantas cujo pólen é transportado por uma determinada espécie de beija-flor. O principal subconjunto está associado a *Phaethornis bourcieri* com 32 morfoespécies de pólen (Tabela 3) refletindo a dominância deste beija-flor no referente ao uso de recursos florais. As espécies mais freqüentes nas cargas de pólen deste beija-flor foram, *Satyria panurensis*, *Aphelandra macrostachya*, *Markea coccinea*, *Aechmea* sp., *Heliconia* sp., *Isertia hypoleuca*, *Retiniphyllum rhabdocalyx*, *Psittacanthus lasianthus*, *Isertia rosea*, *Decagonocarpus cornutus* e uma espécie de Asclepiadaceae não identificada.

Tabela 3. Espécies de plantas cujo pólen foi encontrado nas cargas de pólen de *Phaethornis bourcierii* na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de plantas	Frequência ^a	% ocorrência ^b	de local no beija-flor
<i>Satyria panurensis</i>	58	56.86	parte média e basal do bico
<i>Markea coccinea</i>	36	35.29	região média e basal do bico
<i>Aphelandra macrostachya</i>	35	34.31	fronte e região basal do bico
<i>Aechmea</i> spp	35	34.31	parte apical, média e basal do bico
<i>Heliconia</i> spp	20	19.61	fronte, parte média do bico
<i>Isertia hypoleuca</i>	20	19.61	região média e basal do bico
<i>Isertia rósea</i>	14	13.73	região média e basal do bico
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	13	12.75	fronte, parte média e basal do bico
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	12	11.76	região basal do bico
<i>Decagonocarpus cornutus</i>	12	11.76	região média e basal do bico
Asclepiadaceae	10	9.80	base do bico
<i>Amasonia arborea</i>	7	6.86	base do bico
Tipo 26	7	6.86	fronte e base do bico
<i>Justicia cuatrecasii</i>	6	5.88	região basal do bico
<i>Symphonia globulifera</i>	5	4.90	parte apical do bico
<i>Tachia occidentalis</i>	5	4.90	região basal do bico
Tipo 5	5	4.90	região média do bico
<i>Aechmea rubiginosa</i>	4	3.92	parte média do bico
<i>Pepinia</i> cf. <i>sprucei</i>	3	2.94	fronte e região basal do bico
<i>Costus scaber</i>	3	2.94	parte média do bico
<i>Couepia habranthe</i>	3	2.94	fronte e base do bico
<i>Payparola hulkiana</i>	3	2.94	região apical do bico
<i>Vriesea chrysostachys</i>	2	1.96	parte média do bico
<i>Tachigalia plumbea</i>	2	1.96	parte média do bico
<i>Passiflora vitifolia</i>	2	1.96	região basal do bico
<i>Passiflora</i> sp	2	1.96	região basal do bico
Tipo <i>Aechmea</i> – <i>Bromelia</i>	2	1.96	região média do bico
<i>Ryania pyrifera</i>	1	0.98	região basal do bico
<i>Alloplectus savanarum</i>	1	0.98	região média do bico
<i>Calathea zingiberea</i>	1	0.98	região basal do bico
<i>Zygia lathetica</i>	1	0.98	região basal do bico
<i>Psychotria bahiensis</i>	1	0.98	região média e apical do bico
Tipo <i>Heliconia</i> – <i>Amasonia</i>	1	0.98	região média do bico

^a: número de cargas nas quais aparecem grãos de pólen de uma dada espécie

^b: porcentagem de ocorrência de cada planta do total de cargas de *P. bourcierii*

Outro subconjunto está associado a *Phaethornis malaris* com 26 espécies de plantas (Tabela 4), das quais 16 foram compartilhadas com *P. bourcieri*.

O índice de sobreposição, calculado segundo Feinsinger (1976), entre estas duas espécies foi de 0.54. Além de *P. malaris*, *P. bourcieri* apresentou sobreposição com as duas espécies de Trochilinae mais comuns em Chiribiquete, *T. furcata* e *C. olivaresi*, sendo os valores do índice de sobreposição relativamente importantes (0.46 e 0.45 respectivamente).

Tabela 4. Espécies de plantas cujo pólen foi encontrado nas cargas de pólen de *Phaethornis malaris* na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de plantas	Frequência ^a	% ocorrência ^b	de local no beija-flor
<i>Heliconia</i> spp	40	86.96	fronte e região basal do bico
Tipo 26	30	65.22	fronte e região basal do bico
<i>Aphelandra macrostachya</i>	21	45.65	fronte e região basal do bico
<i>Isertia hypoleuca</i>	18	39.13	fronte e região média do bico
<i>Aechmea</i> spp	13	28.26	fronte, parte média e apical
<i>Markea coccinea</i>	11	23.91	região média do bico
<i>Passiflora vitifolia</i>	8	17.39	fronte e região basal do bico
Asclepiadaceae	6	13.04	região basal do bico
<i>Satyria panurensis</i>	5	10.87	região média do bico
<i>Isertia rósea</i>	5	10.87	fronte e região basal do bico
Tipo 19	5	10.87	região média do bico
Tipo 16	3	6.52	região média do bico
<i>Tachigalia plumbea</i>	2	4.35	região média do bico
<i>Tachia occidentalis</i>	2	4.35	região basal do bico
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	2	4.35	fronte e região média do bico
<i>Passiflora</i> sp	2	4.35	fronte e região basal do bico
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	2	4.35	região basal do bico
Tipo 25	2	4.35	região média do bico
Tipo 29	2	4.35	região média do bico
Tipo 31	2	4.35	região média do bico
<i>Justicia cuatrecasii</i>	1	2.17	região basal do bico
<i>Aechmea contracta</i>	1	2.17	região média do bico
<i>Billbergia decora</i>	1	2.17	região basal do bico
<i>Pepinia caricifolia</i>	1	2.17	fronte e região basal do bico
<i>Bromelia</i> sp	1	2.17	região basal do bico
Marantaceae	1	2.17	região basal do bico

^a: número de cargas nas quais aparecem grãos de pólen de uma dada espécie

^b: porcentagem de ocorrência de cada planta do total de cargas de *P. malaris*

Subconjuntos menores foram associados aos Trochilinae *Thalurania furcata* e *Chlorostilbon olivaresi*, os quais foram vetores de pólen de menor número de espécies de plantas em relação aos Phaethornithinae (Tabelas 5,6,7 e 8).

As espécies vegetais cujo pólen *Chlorostilbon olivaresi* transportou com maior frequência estão localizadas no bosque de colúvio ou nos bosques baixos das formações rochosas de Chiribiquete (Tabelas 1,2,3 do Capítulo 2), sendo, entre elas, *Decagonocarpus cornutus* a espécie mais frequente nas cargas (Tabelas 5,6) e depois *Aechmea* sp. No entanto, é importante salientar que houve sobreposição no uso de recursos florais entre *C. olivaresi* e *T. furcata* o que é refletido no maior índice de sobreposição (0.57) obtido para estas duas espécies e entre as espécies de Trochilinae (veja Anexo 2).

Tabela 5. Espécies de plantas cujo pólen foi encontrado nas cargas de pólen de *Chlorostilbon olivaresi* (fêmea) na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de plantas	Frequência ^a	% ocorrência ^b	de local no beija-flor
<i>Decagonocarpus cornutus</i>	9	29.03	Bico
<i>Aechmea</i> spp	8	25.81	Bico
<i>Satyria panurensis</i>	4	12.90	Bico
<i>Vriesea chrysostachys</i>	3	9.68	região basal do bico
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	2	6.45	região basal do bico
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	2	6.45	região basal do bico
Tipo 36	2	6.45	Bico
Asclepiadaceae	1	3.23	região basal do bico
Tipo 7	1	3.23	Bico
Tipo 8	1	3.23	Bico
Tipo 37	1	3.23	Bico
Tipo 38	1	3.23	Bico
Tipo 67	1	3.23	Bico
Tipo 68	1	3.23	Bico
Tipo 69	1	3.23	região basal do bico

^a: número de cargas nas quais aparecem grãos de pólen de uma dada espécie

^b: porcentagem de ocorrência de cada planta do total de cargas de *C. olivaresi* (fêmea)

Tabela 6. Espécies de plantas cujo pólen foi encontrado nas cargas de pólen de *Chlorostilbon olivaresi* (macho) na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de plantas	Frequência ^a	% ocorrência ^b	de local no beija-flor
<i>Decagonocarpus cornutus</i>	4	40.00	bico
<i>Aechmea</i> spp	3	30.00	bico
Tipo 36	2	20.00	bico
Asclepiadaceae	1	10.00	bico
<i>Satyria panurensis</i>	1	10.00	bico
<i>Couepia habranthe</i>	1	10.00	bico
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	1	10.00	região basal do bico
Tipo 70	1	10.00	bico
Tipo 71	1	10.00	bico
Tipo 72	1	10.00	bico

^a: número de cargas nas quais aparecem grãos de pólen de uma dada espécie

^b: porcentagem de ocorrência de cada planta do total de cargas de *C. olivaresi* (macho)

Thalurania furcata transporta pólen de espécies vegetais que estão nas diferentes formações vegetais consideradas no estudo (Tabelas 7 e 8 e Tabelas 1,2,3 do Capítulo 2). A espécie mais freqüente nas cargas de pólen foi *Psittacanthus lasianthus* e depois *Symphonia globulifera*. Cerca da metade das espécies, que tanto a fêmea de *Thalurania furcata* quanto a fêmea de *Chlorostilbon olivaresi* transportaram, não puderam ser identificadas, pois são espécies que não se encontram na coleção de referência de pólen que havia sido feita para este propósito.

Tabela 7. Espécies de plantas cujo pólen foi encontrado nas cargas de pólen de *Thalurania furcata* (fêmea) na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de plantas	Frequência ^a	% ocorrência ^b	de local no beija-flor
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	5	16.13	região basal do bico
<i>Symphonia globulifera</i>	4	12.90	região apical do bico
<i>Aechmea</i> spp	3	9.68	bico
<i>Tachigalia plumbea</i>	2	6.45	bico
<i>Inga edulis</i>	2	6.45	região basal do bico
<i>Payparola hulkiana</i>	2	6.45	bico
<i>Aphelandra macrostachya</i>	1	3.23	bico
Asclepiadaceae	1	3.23	bico
<i>Satyria panurensis</i>	1	3.23	bico
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	1	3.23	bico
Tipo 9	1	3.23	bico
Tipo 24	1	3.23	bico
Tipo 32	1	3.23	região basal do bico
Tipo 41	1	3.23	bico
Tipo 42	1	3.23	bico
Tipo 45	1	3.23	bico
Tipo 46	1	3.23	bico
Tipo 51	1	3.23	bico
Tipo 54	1	3.23	região basal do bico
Tipo 64	1	3.23	bico

^a: número de cargas nas quais aparecem grãos de pólen de uma dada espécie

^b: porcentagem de ocorrência de cada planta do total de cargas de *T. furcata* (fêmea)

Tabela 8. Espécies de plantas cujo pólen foi encontrado nas cargas de pólen de *Thalurania furcata* (macho) na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de plantas	Frequência ^a	% ocorrência ^b	de local no beija-flor
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	10	38.46	região basal do bico
<i>Symphonia globulifera</i>	3	11.54	ponta do bico
<i>Satyria panurensis</i>	3	11.54	bico
<i>Decagonocarpus cornutus</i>	3	11.54	bico
<i>Aechmea</i> spp	2	7.69	bico
Asclepiadaceae	1	3.85	bico
<i>Psychotria platypoda</i>	1	3.85	bico
<i>Payparola hulkiana</i>	1	3.85	bico
Tipo 13	1	3.85	bico
Tipo 15	1	3.85	bico
Tipo 17	1	3.85	bico

^a: número de cargas nas quais aparecem grãos de pólen de uma dada espécie

^b: porcentagem de ocorrência de cada planta do total de cargas de *T. furcata* (macho)

Estratificação horizontal das cargas de pólen

As cargas de pólen nos Phaethornithinae encontram-se distribuídas de acordo com uma estratificação horizontal nos bicos dos beija-flores. Para *P. malaris* foi registrado maior número de grãos de pólen na base do bico (35%), em seguida na região média do bico (32.5%), frente (27.5%) e poucos grãos (5%) na região apical do bico. Para *P. bourcieri* também foi encontrada grande quantidade de grãos de pólen na base do bico (41.3%), seguida da região média do bico (37%), depois na frente (13%) e só alguns grãos (8.7%) na parte apical do bico. É importante notar que algumas espécies de plantas apresentaram um certo grau de sobreposição na deposição do pólen nos beija-flores (é o caso de *Aphelandra macrostachya*, *Pepinia* cf. *sprucei*, Tipo 26, *Passiflora vitifolia*, cujos grãos de pólen se localizaram, especialmente, na frente e/ou região basal do bico nas duas espécies de *Phaethornis* mais abundantes).

Nos Trochilinae não houve estratificação das cargas de pólen como registrado para os Phaethornithinae, uma vez que o número de espécies de plantas e a quantidade de grãos/carga foram muito baixos para gerar uma estratificação. Em geral, os grãos de pólen estavam localizados, principalmente, no bico destes beija-flores.

Quantidade e diversidade de pólen nas cargas

Houve correlação positiva entre o comprimento do bico dos beija-flores tanto no número de espécies de plantas ($R_{\text{Spearman}} = 0.4936$, $p < 0.05$), quanto na quantidade de grãos de pólen transportados pelos beija-flores ($R_{\text{Spearman}} = 0.5411$, $p < 0.05$) (Figuras 1 A, B).

Quanto ao número de espécies vegetais e a quantidade de grãos transportados pelos beija-flores, *P. malaris* e *P. bourcieri* os beija-flores de bico mais longo, apresentaram a maior diversidade e quantidade. Tendo em

consideração as cargas individuais, *P. malaris* é a espécie que transporta maior quantidade de grãos de pólen sendo, em média, 2052.5 grãos de pólen/carga. Esta espécie também transporta o pólen de maior número de espécies vegetais, sendo, em média, 4.6 espécies/carga (Tabela 9). Após esta espécie, segue *P. bourcierii* que apresenta, em média, 719.7 grãos/carga e 3.4 espécies/carga (Tabela 9). As diferenças entre estas duas espécies de *Phaethornis* quanto ao número de espécies transportadas/carga são significativas (Mann-Whitney U= 1641.50; $p < 0.05$). Quanto a quantidade de grãos de pólen transportados/carga as diferenças são muito significativas (Mann-Whitney U= 1204.50; $p < 0.000$).

Comparadas com essas duas espécies de *Phaethornis*, as espécies de Trochilinae, em geral, transportam pólen de menor número de espécies e menores quantidades de pólen existindo variação nestes itens dependendo da espécie de beija-flor e do sexo. No entanto, as diferenças entre o grupo dos Trochilinae não são significativas nem para as espécies de planta/carga (Kruskal-wallis = 0.712; $p=2.986$) nem para a quantidade de grãos de pólen/carga (Kruskal-wallis = 2.986; $p=0.982$). Os valores, em média, oscilam entre 13.2 grãos/carga para *Thalurania furcata* fêmea até 233.5 grãos/carga para *Thalurania furcata* macho (Tabela 9). *Amazilia versicolor* e *Chlorostilbon olivaresi* fêmea transportam quantidades de pólen um pouco maiores do que a fêmea de *T. furcata*, enquanto o macho de *T. furcata* transporta quantidades um pouco maiores do que o macho de *C. olivaresi*.

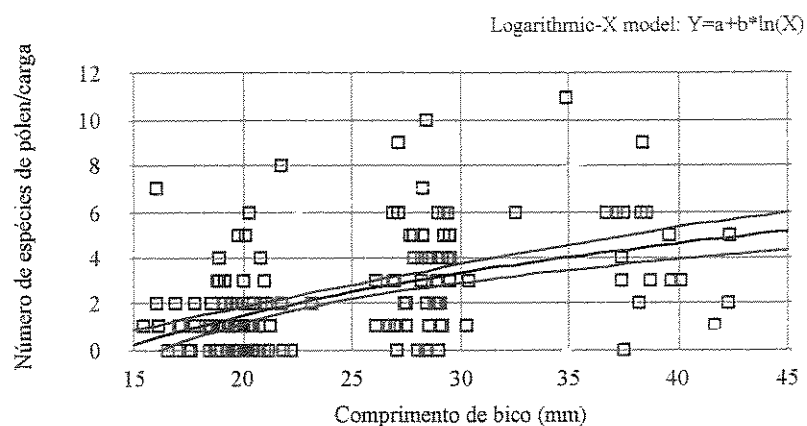


Figura 1A . Relação entre comprimento de bico de oito morfoespécies de beija-flores residentes no Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia e número de espécies transportadas por carga.

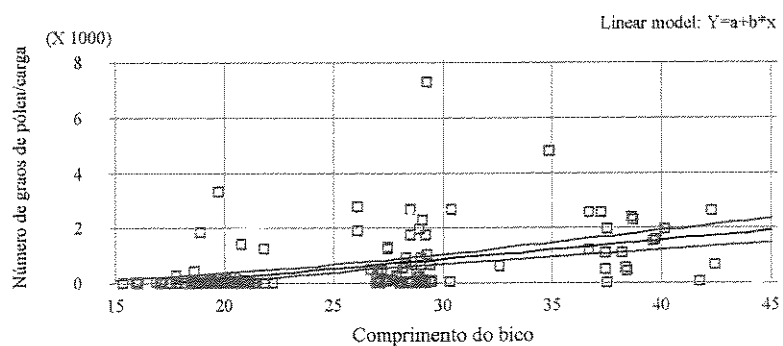


Figura 1B. Relação entre comprimento de bico de oito morfoespécies de beija-flores residentes no Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia e número de grãos de pólen transportados por carga.

Tabela 9. Dados quantitativos de 290 cargas de pólen de beija-flores capturados entre agosto de 1999 e outubro de 2000 na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de beija-flores	Número de grãos de pólen/carga ($\bar{x} \pm \text{sd}$)	Espécies/carga ($\bar{x} \pm \text{sd}$)	Número max. espécies/carga
<i>Phaethornis bourcieri</i> (n=101)	719.7 $\pm$ 6423.3	3.4 $\pm$ 2.4	10
<i>Phaethornis malaris</i> (n=46)	2052.5 $\pm$ 3434.5	4.6 $\pm$ 2.7	11
<i>Phaethornis ruber</i> (n=4)	11.5 $\pm$ 10.6	1.5 $\pm$ 0.6	2
<i>Amazilia versicolor</i> (n=15)	28.3 $\pm$ 84.6	1.4 $\pm$ 1.8	7
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> fêmea (n=31)	64.8 $\pm$ 250.3	1.4 $\pm$ 1.4	5
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> macho (n=10)	227.8 $\pm$ 572.1	1.5 $\pm$ 1.7	5
<i>Thalurania furcata</i> macho (n=26)	233.5 $\pm$ 774.8	1.2 $\pm$ 0.9	3
<i>Thalurania furcata</i> fêmea (n=31)	13.2 $\pm$ 25.5	1.0 $\pm$ 1.0	3
<i>Polytmus theresiae</i> macho (n=3)	4.0 $\pm$ 2.0	1.0 $\pm$ 0.0	1
<i>Polyplancta aurescens</i> macho (n=9)	68.7 $\pm$ 101.8	1.1 $\pm$ 1.1	3
<i>Polyplancta aurescens</i> fêmea (n=1)	4	2	
<i>Heliothryx aurita</i> fêmea (n=1)	1	1	
<i>Hylocharis sapphirina</i> macho (n=2)	4.0 $\pm$ 5.7	1.5 $\pm$ 2.1	3
<i>Hylocharis sapphirina</i> fêmea (n=1)	24	1	
<i>Anthracothorax nigricollis</i> fêmea (n=1)	718	2	
<i>Anthracothorax nigricollis</i> macho (n=1)	25	1	
<i>Florisuga mellivora</i> fêmea (n=5)	12.3 $\pm$ 18.4	1.8 $\pm$ 2.9	6
<i>Florisuga mellivora</i> macho (n=1)	0	0	
<i>Discosura longicauda</i> macho (n=1)	0	0	

Índice de valor de importância (IVIR)

Os valores do IVIR das espécies de plantas mais importantes para as espécies de beija-flores mais frequentes em Chiribiquete estão na tabela 10. Com este índice tornam-se evidentes as espécies de plantas mais frequentes que podem ser utilizadas por um ou um par de espécies de beija-flores, ou ainda aquelas que são utilizadas por, pelo menos, três espécies de beija-flores. O valor mais alto corresponde ao grupo das *Heliconia*, que são as espécies mais utilizadas por *Phaethornis malaris* e *Phaethornis bourcieri*. As espécies com maior intensidade de uso por diversos beija-flores foram *Psittacanthus lasianthus* e *Aechmea* spp. Estas espécies foram o recurso mais utilizado pela comunidade de beija-flores de Chiribiquete pois foram registradas nas cargas das oito morfoespécies dos beija-flores mais frequentes.

Tabela 10. Importância dos recursos florais (IVIR) para as espécies de beija-flores com maiores registros de capturas entre agosto de 1999 e outubro de 2000. Em negrito as intensidades de uso que mais influenciam no IVIR.

Espécie *	bour	mala	olif	olim	furf	furm	vers	aurm	Intensidade total	IVIR
heli	0.012	0.187	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.199	0.099
ti26	0.001	0.105	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.107	0.053
deca	0.004	0.000	0.069	0.100	0.000	0.013	0.003	0.000	0.189	0.038
psit	0.005	0.0005	0.003	0.000	0.025	0.142	0.026	0.040	0.243	0.035
aech	0.036	0.023	0.054	0.056	0.009	0.006	0.012	0.010	0.214	0.027
hypo	0.012	0.038	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050	0.025
aphe	0.036	0.051	0.000	0.000	0.001	0.000	0.003	0.000	0.091	0.023
saty	0.099	0.003	0.014	0.006	0.001	0.013	0.003	0.000	0.138	0.020
mark	0.038	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.055	0.018
symp	0.001	0.000	0.000	0.000	0.016	0.013	0.003	0.040	0.073	0.015
ti36	0.000	0.000	0.003	0.025	0.000	0.000	0.000	0.000	0.028	0.014
rose	0.006	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009	0.004
vrie	0.0001	0.000	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008	0.004
ascl	0.003	0.004	0.001	0.006	0.001	0.001	0.000	0.010	0.027	0.004
viti	0.0001	0.007	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008	0.004
reti	0.004	0.0005	0.003	0.006	0.001	0.000	0.000	0.000	0.017	0.003
ti19	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.003
payp	0.0003	0.000	0.000	0.000	0.004	0.001	0.000	0.000	0.006	0.002
tach	0.0001	0.0005	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	0.000	0.005	0.002
amas	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.001
tip5	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.001
just	0.001	0.0001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.001
occi	0.001	0.0005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.0004
pepi	0.0003	0.0001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0002

* veja anexo 1 para os códigos das espécies de plantas e de beija-flores

Dados morfométricos dos beija-flores

Os dados morfométricos dos beija-flores capturados estão apresentados na Tabela 11. No referente à morfologia dos beija-flores, a maioria das espécies de Trochilinae, apresentou claro dimorfismo sexual na coloração e no padrão das penas (*A. nigricollis*, *C. olivaresi*, *T. furcata*, *F. mellivora*, *D. longicauda*, *H. sapphirina*, *P. aurescens*). Somente *A. versicolor* não apresentou diferenças aparentes. A maioria das espécies apresentou comprimento do bico entre 17.0 e 21.0 mm. As duas espécies de Phaethornithinae mais freqüentes nas capturas, *P. bourcieri* e *P. malaris* apresentaram os maiores comprimentos de bico (>27.0 mm)

entre o conjunto de beija-flores capturados. Com relação à morfologia do bico, *P. malaris* apresentou bico claramente curvo. As outras espécies de beija-flores apresentaram bico ligeiramente curvo (*T. furcata*, *P. ruber*) ou totalmente reto (p.e. *C. olivaresi*, *P. bourcieri*, *F. mellivora*, *A. versicolor*). Muitas espécies (10) tiveram comprimento de asa entre 50-70mm, seis espécies entre 40-50 mm. Só uma espécie apresentou asa menor do que 32 mm. Com relação à massa corpórea a maioria das espécies (10) esteve no intervalo entre 3.0- 5.0 g, quatro espécies estiveram entre 6.0-8.0 g e para uma espécie a massa corpórea foi inferior a 2.5 g.

Tabela 11. Medidas morfométricas dos beija-flores capturados no Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia. Os dados são médias e desvio padrão e correspondem a 171 indivíduos capturados entre agosto de 1999 e outubro de 2000.

Espécies de beija-flores	N	Massa corpórea (g)	Culmen exposto (mm)	asa (mm)
Phaethornithinae				
<i>Phaethornis bourcieri</i>	42	4.4 ± 0.5	28.5 ± 1.3	53.0 ± 0.3
<i>Phaethornis malaris</i>	20	6.3 ± 1.4	38.5 ± 1.9	58.0 ± 0.3
<i>Phaethornis ruber</i>	3	2.3 ± 0.3	20.8 ± 0.4	31.0 ± 0.1
Trochilinae				
<i>Amazilia versicolor</i>	13	3.5 ± 0.5	17.2 ± 1.1	48.0 ± 0.3
<i>Anthracothorax nigricollis</i> fêmea	1	8.0	23.2	65.0
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> fêmea	31	3.5 ± 0.6	20.2 ± 0.8	45.0 ± 0.3
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> macho	14	3.7 ± 0.4	19.6 ± 0.6	46.0 ± 0.2
<i>Discosura longicauda</i> macho	1	3.0	11.1	42.0
<i>Florisuga mellivora</i> fêmea	3	6.3 ± 0.6	19.7 ± 0.7	65.0 ± 0.5
<i>Florisuga mellivora</i> macho	5	6.8 ± 0.4	19.0 ± 0.9	68.0 ± 0.3
<i>Hylocharis sapphirina</i> macho	1	3.4	18.9	51.0
<i>Hylocharis sapphirina</i> fêmea	1	3.5	18.8	48.0
<i>Polyplancta aurescens</i> fêmea	1	7.0	19.5	53.0
<i>Polyplancta aurescens</i> macho	7	6.0 ± 0.3	19.8 ± 1.8	56.0 ± 0.2
<i>Polytmus theresiae</i> macho	1	4.0	20.7	57.0
<i>Thalurania furcata</i> fêmea	16	4.1 ± 0.5	19.4 ± 0.9	49.0 ± 0.2
<i>Thalurania furcata</i> macho	11	4.6 ± 0.5	19.6 ± 1.0	53.0 ± 0.1

DISCUSSÃO

Beija-flores capturados e ocorrência nas comunidades vegetais

O alto número de indivíduos capturados de *P. bourcieri* e *P. malaris* está relacionado com a sua maior ocorrência nos níveis inferiores dos sub-bosques. As espécies de *Phaethornis*, em geral, são consideradas comuns nos estratos baixos das florestas tropicais (Hilty & Brown, 1986; Stiles, 1995; Cotton, 1998). *Thalurania furcata* também teve alto número nestas formações, sendo sua ocorrência nos habitat de terra firme considerada habitual nas florestas amazônicas (Cotton, 1998a). No entanto, é importante indicar que em Chiribiquete este beija-flor, diferente dos *Phaethornis* que foram vistos, principalmente, nos estratos inferiores do sub-bosque, foi observado forrageando em plantas cujas flores estavam localizadas em níveis altos do sub-bosque (principalmente árvores de baixa altura, como *Symphonia globulifera*, *Ryania pyrifera*, *Paysonia hulkiana*, *Retinophyllum rhabdocalyx*, *Zygia lathetica*, *Psychotria platypoda*). Feinsinger (1976) indica que a divergência na preferência dos estratos da floresta pelos beija-flores tem influência na seleção das diferentes plantas e faz parte da coexistência destas espécies. A ocorrência de *Chlorostilbon olivaresi* apenas nos bosques baixos das formações rochosas ou nos bosques de colúvio adjacentes aos primeiros, confirma a sugestão de Stiles (1996) no referente à restrição de *C. olivaresi* a estas formações vegetais em Chiribiquete. Esta restrição pode ser considerada como um tipo de divergência na utilização dos recursos por habitat (Feinsinger, 1976).

O maior número de espécies e indivíduos de beija-flores na época seca parece ter relação com a maior oferta de espécies e de flores ornitófilas nesses meses (Figuras 1,2 e Tabelas 7,8,9 do Capítulo 1). Segundo Feinsinger (1976), há correlação significativa com o número de flores e a diversidade de beija-flores numa dada época. No entanto, é interessante notar que no mês de fevereiro quando ocorreu a maior captura de indivíduos (especialmente de *Chlorostilbon*

olivaresi, veja Tabela 1) o número de indivíduos e flores ornitófilas foi relativamente baixo (especialmente de *Decagonocarpus cornutus*, veja Tabelas 7 e 8 do Capítulo 1). Também a oferta de flores na comunidade como um todo diminuiu (veja Figura 2 e Tabelas 7,8,9 do Capítulo 1), sugerindo que a maior taxa de captura nesse mês poderia estar relacionada com o maior deslocamento das espécies de beija-flores, em especial de *Chlorostilbon olivaresi* à procura de flores e/ou de outros itens complementares na dieta (insetos). Flutuações na abundância das aves devidas ao deslocamento, como ocorreu para *C. olivaresi*, foram indicadas por Wiens (1989 apud Souza da Mota Gomes). Essa mudança no padrão de forrageamento de *C. olivaresi* está relacionada a disponibilidade de recursos e, segundo Feinsinger (1976), se a oferta de recursos não é suficiente o beija-flor migra para outros habitats.

Espécies cujo pólen é transportado pelos beija-flores

No referente às características das espécies de plantas cujo pólen é transportado pelas espécies de beija-flores, é possível estabelecer diferenças entre as plantas utilizadas como recurso pelas duas espécies de *Phaethornis* mais freqüentes e o grupo dos Trochilinae em geral. Excluindo o pólen da espécie de Asclepiadaceae e o pólen tipo 26, (plantas das quais não temos informações de campo), as espécies de plantas que as duas espécies de *Phaethornis* transportam com maior freqüência apresentam as seguintes características: são espécies localizadas a baixas alturas no sub-bosque, até 10 m de altura; o número de flores (excluindo as árvores, ou seja, as duas espécies de *Isernia* e a espécie de *Retiniphyllum*) disponíveis num dado momento é baixo (Tabelas 4,5,6 do Capítulo 1); as flores são tubulosas, com corola de tamanho médio a longo, muitas (40%) acima de 31 mm (Tabela 4, Capítulo 1).

As espécies que os Trochilinae transportaram com maior freqüência apresentam como características contrastantes com as dos Phaethornithinae: uma maior oferta de flores (Tabelas 4,5,6, do Capítulo 1); as flores também são

tubulosas, mas de tamanho curto a médio, isto é, menor de 31 mm (Tabela 4, Capítulo 1).

Com relação às espécies mais freqüentes nas cargas de pólen de *P. malaris* e *P. bourcierii*, parece que a maior freqüência destas espécies nas cargas de pólen está relacionada com o padrão fenológico de floração, pois a maioria apresentou indivíduos em floração durante boa parte do ano (Figura 1 Capítulo 1). Este fato sustenta a idéia de que estas espécies constituem o recurso floral básico para *P. malaris* e *P. bourcierii*. Períodos de floração longos, abrangendo vários meses, para espécies ornitófilas dos estratos inferiores das florestas tropicais, utilizadas por beija-flores Phaethornithinae também foram encontrados em áreas de Floresta Atlântica, no sudeste do Brasil (Sazima *et al.* 1995; Araujo, 1994). Este padrão de floração é próximo ao padrão “estádio estacionário” definido por Gentry (1974) e é considerado comum para flores polinizadas por beija-flores roteros (Wolf *et al.* 1976).

Estratificação horizontal das cargas de pólen

O fato das duas espécies de *Phaethornis* transportarem maior quantidade de pólen na base do bico e frente do que na parte média e apical do bico, pode estar relacionado com a maior dificuldade de removerem os grãos de pólen destas partes, representando locais seguros para o transporte de pólen. Segundo Harder & Wilson (1998) o pólen transportado por um polinizador pode estar situado em locais expostos e locais seguros e que a atividade habitual de um polinizador não desloca o pólen dos locais seguros, de tal forma que o pólen situado numa área segura tem maior probabilidade de conseguir alcançar os estigmas, enquanto que o pólen em local exposto é susceptível a limpeza e pode ser deslocado para outros locais ou se perder. Menor quantidade de pólen na parte média e apical do bico está relacionada ao hábito de limpeza dos beija-flores (Grant & Grant 1968) e pode estar sendo acentuada pelo fato da maioria do pólen apresentar colorido vistoso

(amarelo, branco) apoiando a idéia de Rose & Barthlott (1994) de que pólen colorido é reconhecido como objeto estranho, sendo removido com maior frequência do que pólen pouco vistoso (vermelho, marron). É preciso levar em consideração que os beija-flores do grupo dos Phaethornithinae utilizam a estratégia de forrageio em rota e se deslocam a grandes distâncias (Stiles, 1975, 1978, 1985; Feinsinger & Colwell, 1978; Sazima *et al.* 1995). Este fato foi constatado neste estudo, uma vez que nas cargas de pólen dos beija-flores capturados nos bosques de terra firme foi registrado pólen de espécies encontradas somente nos bosques baixos ou nos tepuy (p.e. *Decagonocarpus cornutus*), ou seja estes beija-flores percorreram distâncias de pelo menos 3 km. Portanto, o fato de percorrer longas distâncias com o pólen apóia a idéia de locais seguros no corpo dos beija-flores.

De um modo geral, os locais de deposição do pólen no corpo dos beija-flores foram variados em função da diversidade de formato e tamanho das flores, à semelhança de outros estudos (Stiles, 1975; Sazima *et al.*, 1995, 1996). Deposição de pólen em diversas partes do corpo da ave, reduz a mistura de pólen (Grant & Grant, 1968; Stiles, 1975, 1981). Entretanto, também ocorreu a deposição de pólen de algumas espécies de plantas na mesma região do corpo dos beija-flores, especialmente das duas espécies de *Phaethornis* mais freqüentes, indicando um certo grau de sobreposição e mistura do pólen.

A sobreposição de o nicho alimentar entre *P. malaris* e *P. bourcieri* é explicável dada a similaridade entre estas duas espécies em sua estratégia de forrageio (em rota, Stiles, 1975, 1978). Embora ocorram diferenças no bico (mais longo e claramente curvo em *P. malaris*) ambas espécies têm bico longo (Tabela 11). Porém, devido à curvatura acentuada do bico de *P. malaris* em relação ao de *P. bourcieri*, o acesso ao néctar de algumas das espécies de flores é restringido a *P. malaris* e vice-versa. Por exemplo *Pepinia* cf. *sprucei* de corola curva teve mais visitas por *P. malaris* ao passo que *Aechmea contracta* de corola reta, praticamente só foi visitada por *P. bourcieri* (q.v. Tabela 10 do Cap. 1).

A menor riqueza de espécies nas cargas de pólen nos Trochilinae em geral pode estar relacionada com o tipo de estratégia utilizada por estes beija-flores, que

tendem a ser mais territoriais (especialmente os machos) e concentram seu forrageio em um grupo menor de espécies de plantas (Stiles, 1975; Feinsinger & Colwell, 1978), mas que apresentam grande quantidade de flores. Algumas das espécies mais freqüentes nas cargas de pólen (como *Symphonia globulifera*, *Psittacanthus lasianthus*, *Decagonocarpus cornutus*, apresentam maior oferta de flores num dado momento do que as utilizadas mais freqüentemente pelos Phaethornithinae. A menor quantidade de grãos de pólen nas cargas destes Trochilinae pode estar relacionada com a morfologia floral das espécies que estes beija-flores utilizam com maior freqüência. São flores de corolas curtas ou de tamanho médio (menor de 31mm) cujos grãos de pólen são depositados nos bicos destes beija-flores. Os Trochilinae estudados possuem bico curto (entre 17 e 20 mm, q.v. Tabela 9) e o fato de transportarem quantidades baixas de pólen, em geral, pode estar relacionado com a deposição do pólen da maioria das espécies no bico, o que segundo Feinsinger *et al.* (1987) e Murcia & Feinsinger (1996) é um local do corpo dos beija-flores sujeito a perdas. Também pode ter acontecido que ao pilharem flores fazendo perfurações na corola, o pólen de outra flor que já está no bico fosse “limpado” do bico.

Um fato notável nas cargas de pólen do conjunto de beija-flores, foi o registro de uma espécie de Asclepiadaceae. Os polinários desta espécie encontravam-se depositados na base do bico dos beija-flores. Este palinomorfo foi encontrado nas cargas de pólen de sete das oito morfoespécies de beija-flores mais comuns no Chiribiquete. *Amazilia versicolor* foi a única espécie na qual não foram encontrados os polinários desta Asclepiadaceae. Até o momento não temos registros de polinários de Asclepiadaceae em bicos de beija-flores. Transporte de polinários de Asclepiadaceae por aves foi registrado por Paw (1998) no sul da África, sendo feito pela língua de *Nectarinia chalybea* (Nectarinidae).

Quantidade e diversidade de pólen nas cargas

O transporte de maior diversidade e quantidade de grãos de pólen nestas duas espécies de *Phaethornis* têm relação com sua estratégia de forrageio, na qual utilizam várias espécies de plantas como recurso ao longo de uma rota definida (Stiles 1975, 1985). As espécies que estes beija-flores utilizam como fonte de néctar se encontram dispersas e, caracteristicamente, apresentam poucas flores mas com quantidades de néctar relativamente altas. Estes atributos das plantas estimulam os beija-flores a procurarem néctar em várias espécies para suprir suas necessidades energéticas (Stiles 1985; Sazima *et al.* 1995). O fato de ter encontrado maior diversidade de espécies nas cargas de *P. bourcieri* e *P. malaris* em Chiribiquete apoia o indicado por Stiles (1985) e Sazima *et al.* (1995). Este aspecto também é sustentado pelos registros de Borgella Jr. *et al.* (2001) na Costa Rica, os quais também encontraram maior diversidade de espécies de pólen nas cargas de uma espécie de *Phaethornis*.

Com relação ao desenvolvido por Amaya *et al.* (2001) e por Gutierrez & Rojas (2001) é difícil fazer comparações uma vez que a metodologia de coleta das cargas de pólen diferiu, pois na coleta das cargas utilizaram gelatina colorida em vez de fita transparente. Gutierrez & Rojas (2001), estudaram beija-flores da subfamília Trochilinae com diferentes comprimentos de bico e encontraram uma tendência de maior número de espécies em relação ao comprimento do bico, mas essa relação não foi muito clara, uma vez que houve espécies de bico longo que tenderam a ter um nicho alimentar menor do que as de bico curto. De qualquer maneira, estes pesquisadores também utilizaram como metodologia de coleta das cargas de pólen a gelatina colorida o que dificulta comparações com o presente estudo.

Houve diferenças entre as duas espécies de *Phaethornis* mais frequentes na área de estudo ao nível populacional e individual na utilização das plantas. Ao nível da população, *P. bourcieri* registrou o maior número de espécies quando comparado com *P. malaris*, mas os indivíduos de *P. malaris* registraram maior

número de espécies, em média, do que os indivíduos de *P. bourcieri*. Isto parece razoável considerando que as necessidades energéticas de *P. malaris* são maiores por ter bico mais longo e maior porte do que *P. bourcieri*. Além disso, *P. malaris* utilizou, principalmente, flores com altos volumes de néctar e/ou concentração (p.e. *Passiflora vitifolia*, *Isertia hypoleuca*), ao passo que *P. bourcieri* utilizou mais recursos, mas algumas das flores apresentaram recursos energeticamente baixos (p.e. *Psychotria poeppigiana*, *Psychotria bahiensis*, veja Tabela 4 do Capítulo 2).

Índice de valor de importância (IVIR)

É interessante notar que oito das 24 espécies de plantas mais importantes para a comunidade de beija-flores só foram encontradas nas cargas das duas espécies de *Phaethornis* mais freqüentes (Tabela 10). Estas plantas, excluindo o tipo 26, são espécies cujos atributos morfológicos (corola tubulosa, longa) restringem o acesso ao néctar, somente para as duas espécies de *Phaethornis* de bico longo (Tabelas 1,2,3 Capítulo 1). Essas oito espécies representam o que Stiles (1985) chamou de “hermit-flower subset” e se assemelham ao conjunto de flores explorado por *Phaethornis eurynome* em Campos do Jordão, Brasil (Sazima *et al.* 1996).

Neste estudo o índice IVIR ressaltou as espécies que podiam ser utilizadas somente por uma ou pelas duas espécies de *Phaethornis* ou por várias das espécies de beija-flores (*Phaethornithinae* e/ou *Trochilinae*). Por outro lado, no estudo de Amaya *et al.* (2001) os valores de importância mais altos correspondiam às plantas utilizadas por todas as espécies de beija-flores.

Parece que o fator determinante do mais alto IVIR foi a maior freqüência de uso de uma dada espécie de planta por uma determinada espécie de beija-flor. O índice IVIR parece refletir de certa forma qual é a organização de uma comunidade de beija-flores/plantas numa dada região de estudo. Em Chiribiquete o IVIR está ressaltando as interações entre beija-flores do grupo *Phaethornithinae*

e as flores que eles mais utilizam como recurso.

Índice de sobreposição

O valor relativamente alto no índice de sobreposição entre *T. furcata* e *C. olivaresi* é explicável dada a similaridade entre estas duas espécies no comprimento do bico, massa corpórea (Tabela 11) e comportamento de forrageio, semelhante para as duas espécies (sendo os machos mais territoriais do que as fêmeas, em ambas espécies). Parece que o alto valor no índice é devido ao fato de *T. furcata* utilizar seis espécies, também utilizadas, freqüentemente, por *C. olivaresi*, localizadas nos bosques baixos ou nos bosques de colúvio. A sobreposição entre *P. bourcieri* e os beija-flores de bico curto é devida ao fato deste beija-flor utilizar várias das plantas, freqüentemente, utilizadas por estes beija-flores. *P. bourcieri* compartilha com *C. olivaresi* oito espécies, localizadas principalmente nos bosques das formações rochosas. Com *T. furcata* compartilha dez espécies de plantas e com *P. ruber* compartilha quatro espécies.

Dados morfométricos dos beija-flores

Na área de estudo, a comunidade de beija-flores pode ser diferenciada em dois grandes grupos, considerando os atributos morfológicos dos beija-flores mais comuns nas capturas e suas estratégias de forrageio.

O primeiro grupo formado pelos beija-flores eremitas com duas espécies de bico longo: *P. bourcieri* e *P. malaris* residentes na área de estudo transportaram pólen de plantas cujos atributos florais (flores de corola longa, tubulosa e ricas em néctar, veja Capítulo 1) corresponderam com as morfologias de seus bicos.

O segundo grupo formado por beija-flores Trochilinae de bicos medianos, pode corresponder à subcomunidade generalizada descrita por Stiles (1985) na Costa Rica. Este grupo semelhante à subcomunidade de Stiles (1985) utilizou, principalmente, flores de corola curta a média. Algumas destas espécies de beija-

flores apresentaram tamanho semelhante ao dos *Phaethornis* (p.e. *Florisuga mellivora* com *P. malaris* e *T. furcata* com *P. bourcieri*) mas apresentaram diferenças no comprimento e morfologia do bico. Além disso, suas estratégias de forrageio foram diferentes. *F. mellivora* foi pouco observado e capturado, mas nos poucos registros visuais foi visto pilhando néctar das flores. No caso de *T. furcata*, este é diferenciado de *P. bourcieri* pelo estrato de forrageio que mais utilizou (níveis superiores do sub-bosque). Porém, também utilizou flores de plantas de pouca altura localizadas nos bosques baixos. As duas espécies de Trochilinae mais freqüentes nas capturas *T. furcata* e *Chlorostilbon olivaresi* possuem comprimento de bico semelhante mas foram diferenciadas por habitat de forrageio, prevalecendo o uso de plantas localizadas nos bosques baixos das formações rochosas por parte de *C. olivaresi*, ao passo que *T. furcata* utilizou flores localizadas tanto nos bosques de terra firme, como nos bosques transicionais ou, ainda, aquelas encontradas nos bosques baixos.

Dentre os atributos morfológicos dos beija-flores parece que a morfologia do bico tem grande influência na quantidade e diversidade de recurso floral transportado pelos beija-flores, havendo correspondência entre comprimentos de bico e diversidade de recursos florais, sendo maior a diversidade de recursos florais nas espécies de *Phaethornis* de bico longo e menor nas espécies de Trochilinae de bico mediano.

REFERÊNCIAS

- Amaya, M., Stiles, F.G. & Rangel, J.O. 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacú (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia* 23(1): 301-322.
- Amaya, M. 1991. Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacú (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Trabajo de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.
- Araujo, A.C. 1996. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas (Unicamp). 69 pp.
- Buzato, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas (Unicamp). 85 pp.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32(4b): 824-841.
- Cotton, P. 1998a. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140:639-646.
- Cotton, P. 1998b. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. *Ibis* 140: 512-521.
- Cotton, P. 1998c. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140: 647-653.
- Borgella Jr. R., Snow, A. & Galvin, T. 2001. Species richness and pollen loads of hummingbirds using forest fragments in Southern Costa Rica. *Biotropica* 33(1):90-109.
- Cortés, R., Franco, P. & Rangel, J.O. 1998. La flora vascular de la Sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia* 20(2): 103-141.
- Erdtman, G. 1986. Pollen morphology and Plant Taxonomy. E.J. Brill, Leiden.
- Estrada, J. & Fuentes, J. 1993. Estudios botánicos en la Guayana colombiana. IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. *Revta. Aca. Colom. Cienc.* Vol XVIII, Número 17: 483-497.
- Eusse, A.M. & Montes, J.A. 2000. Fenología en las diferentes comunidades vegetales de una cuenca de la región de Chiribiquete en la Amazonía colombiana. Informe parcial Fundación Puerto Rastrojo.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological monographs* 46(3): 257-291.
- Feinsinger, P., Beach, J.H., Linhart, Y.B., Busby, W.H. & Murray, K.G. 1987. Disturbance, pollinator predictability and pollination success among costa Rican cloud forest plants. *Ecology* 68 (5): 1294-1305.

- Feinsinger, P. & Colwell, R. 1978. Community organization among neotropical néctarfeeding birds. *American Zoology* 18: 779-785.
- 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. 80pp.
- Fraga, R. M., Ruffini, A.E. & Grigera, D. 1997. Interacciones entre el picaflor rubi *Sphanoides sephaniodes* y plantas del bosque subantártico en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Hornero* 14:224-234.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 75(1): 1-34.
- Gentry, A.H. & Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Gomes, Verônica Souza da Mota. 2001. Variação espaço-temporal de aves frugívoras no sub-bosque e chuva de sementes em um trecho de Mata Atlântica no estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 82p.
- Grant, K. & Grant, V. 1968. Hummingbirds and their flowers. Columbia University Press, New York. 115pp.
- Gutierrez, E.A. & Rojas, S.V. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.
- Hilty, S.L. & Brown, W.L. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton. 836 pp.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* 68:745-760.
- Pauw, A. 1998. Pollen transfer on birds'tongues. *Nature* 394:731-732.
- Prance, G.T. 1985. The pollination of Amazonian plants. In: *Key environments: Amazonia*. (G.T. Prance & T.E. Lovejoy, eds.) pp 166-191. Pergamon Press, New York.
- Rose, M.-J. & Barthlott, W. 1994. Coloured pollen in Cactaceae: a mimetic adaptation to hummingbird-pollination? *Botanica Acta* 107:402-406.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 136: 195-206.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a Montane Forest in Southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109: 149-160.
- 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. & Snow, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 38:105-139.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, F.G. 1978a. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a Tropical wet forest. *Biotropica* 10(3): 194-210.
- Stiles, F.G. 1978b. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.* 18:715-727.
- Stiles, F.G. 1979. El ciclo anual en una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 27(1): 75-101.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 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. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97:853-878.
- Stiles, F.G. 1996. A new species of emerald hummingbird (Trochilidae, *Chlorostilbon*) from the Sierra de Chiribiquete, southeastern Colombia, with a review of the *C. mellisugus* complex. *Wilson Bull.* 108(1): 1-27.
- Wolf, L.L., Stiles, F.G. & Hainsworth, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32:349-379.

Anexo 1. Lista das morfoespécies de pólen e espécies de beija-flores do Parque Nacional Natural Chiribiquete, com código de espécies indicadas na Tabela 10.

Espécies de beija-flores	Código
<i>Phaethornis bourcieri</i>	bour
<i>Phaethornis malaris</i>	mala
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> fêmea	olif
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> macho	olim
<i>Thalurania furcata</i> fêmea	furf
<i>Thalurania furcata</i> macho	furm
<i>Amazilia versicolor</i>	vers
<i>Polyplancta aurescens</i> macho	aurm

Morfoespécies de pólen	Código
<i>Heliconia</i> spp	heli
Tipo 26	ti26
<i>Decagonocarpus cornutus</i>	deca
<i>Psittacanthus lasianthus</i>	psit
<i>Aechmea</i> spp	aech
<i>Isertia hypoleuca</i>	hypo
<i>Aphelandra macrostachya</i>	aphe
<i>Satyria panurensis</i>	saty
<i>Markea coccinea</i>	mark
<i>Symphonia globulifera</i>	symp
Tipo 36	ti36
<i>Isertia rosea</i>	rose
<i>Vriesea chrysostachys</i>	vrie
Asclepiadaceae	ascl
<i>Passiflora vitifolia</i>	viti
<i>Retiniphyllum rhabdocalyx</i>	reti
Tipo 19	ti19
<i>Paysonia hulkiana</i>	payp
<i>Tachigalia plumbea</i>	tach
<i>Amasonia arborea</i>	amas
Tipo 5	tip5
<i>Justicia cuatrecasii</i>	just
<i>Tachia occidentalis</i>	occi
<i>Pepinia</i> cf. <i>sprucei</i>	pepi

Anexo. 2. Registros polínicos (frequência relativa^a) nas cargas dos beija-flores capturados para cada espécie de planta.

Espécies de plantas	P. bourcierii	P. malaris	P. ruber	C. olivaresi	T. furcata	A. versicolor	P. aurescens	F. mellivora	So fre
<i>A. macrostachya</i>	0,105	0,113	0,333	0,000	0,017	0,087	0,000	0,000	0,6
<i>J. cuatrecasii</i>	0,018	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
Asclepiadaceae	0,030	0,032	0,000	0,037	0,034	0,000	0,111	0,000	0,2
<i>V. chrysostachys</i>	0,006	0,000	0,000	0,055	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>Aechmea</i> spp.	0,117	0,070	0,000	0,203	0,085	0,043	0,111	0,167	0,7
<i>P. cf. sprucei</i>	0,009	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>B. decora</i>	0,000	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>Bromelia</i> sp.	0,000	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>T. plúmbea</i>	0,006	0,011	0,000	0,000	0,034	0,000	0,000	0,167	0,2
<i>S. globulifera</i>	0,015	0,000	0,000	0,000	0,119	0,043	0,222	0,000	0,3
<i>C. scaber</i>	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
Marantaceae	0,000	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>S. panurensis</i>	0,175	0,027	0,167	0,092	0,068	0,043	0,000	0,000	0,5
<i>R. pyrifera</i>	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,1
<i>T. occidentalis</i>	0,015	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>A. savanarum</i>	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>Heliconia</i> spp.	0,060	0,215	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,2
<i>C. habranthe</i>	0,009	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>P. lasianthus</i>	0,039	0,011	0,000	0,037	0,254	0,130	0,222	0,000	0,6
<i>C. zingiberea</i>	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>I. edulis</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,034	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>Z. lathetica</i>	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,0
<i>P. vitifolia</i>	0,006	0,043	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>Passiflora</i> sp.	0,006	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>I. hypoleuca</i>	0,060	0,097	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,1
<i>I. rosea</i>	0,042	0,027	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>P. bahiensis</i>	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>P. platypoda</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>R. rhabdocalyx</i>	0,036	0,011	0,000	0,056	0,017	0,000	0,000	0,000	0,1
<i>D. cornutus</i>	0,036	0,000	0,000	0,240	0,051	0,043	0,000	0,000	0,3
<i>M. coccínea</i>	0,108	0,059	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,2
<i>A. arbórea</i>	0,021	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
<i>P. hulkiana</i>	0,009	0,000	0,167	0,000	0,051	0,000	0,000	0,000	0,2
Tipo Aech-Brome	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
Tipo Heli-Amas	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
T5	0,015	0,000	0,167	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,1
T7	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
T8	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
T9	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,0
T12	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,0
T13	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,0
T15	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,0
T16	0,000	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
T17	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,0
T19	0,000	0,027	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0

T24	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T25	0,000	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011
T26	0,021	0,161	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,182
T29	0,000	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011
T31	0,000	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011
T32	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T35	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T36	0,000	0,000	0,000	0,074	0,000	0,000	0,000	0,000	0,074
T37	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T38	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T41	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T42	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T43	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T44	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T45	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T46	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,043	0,000	0,000	0,060
T50	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,111	0,000	0,111
T51	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T53	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T54	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T55	0,000	0,000	0,167	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167
T57	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T58	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T59	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,111	0,000	0,111
T61	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,167
T62	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,167
T63	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,167
T64	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,017
T65	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,111	0,000	0,111
T67	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T68	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T69	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T70	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T71	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T72	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
T73	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T74	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T75	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
T82	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,043
Soma de frequências	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	

^a FR= Número de cargas em que aparece uma dada espécie ou palinomorfo
Frequência total de registros polínicos para uma dada espécie de beija-flor

Anexo 3. Valores para o índice de sobreposição (Feinsinger, 1976) usando dados de frequências de ocorrência nas cargas de pólen do Anexo 2.

	<i>P. bourcierii</i>	<i>P. ruber</i>	<i>T. furcata</i>	<i>A. versicolor</i>	<i>C. olivaresi</i>	<i>F. mellivora</i>	<i>P. aurescens</i>
<i>P. malaris</i>	0.53	0.14	0.19	0.19	0.15	0.08	0.11
	<i>P. ruber</i>	<i>T. furcata</i>	<i>A. versicolor</i>	<i>C. olivaresi</i>	<i>F. mellivora</i>	<i>P. aurescens</i>	
<i>P. bourcierii</i>	0.44	0.46	0.21	0.45	0.13	0.17	
	<i>T. furcata</i>	<i>A. versicolor</i>	<i>C. olivaresi</i>	<i>F. mellivora</i>	<i>P. aurescens</i>		
<i>P. ruber</i>	0.27	0.08	0.17	0.00	0.00		
	<i>A. versicolor</i>	<i>C. olivaresi</i>	<i>F. mellivora</i>	<i>P. aurescens</i>			
<i>T. furcata</i>	0.41	0.57	0.22	0.52			
	<i>C. olivaresi</i>	<i>F. mellivora</i>	<i>P. aurescens</i>				
<i>A. versicolor</i>	0.22	0.09	0.26				
	<i>F. mellivora</i>	<i>P. aurescens</i>					
<i>C. olivaresi</i>	0.16	0.23					
	<i>P. aurescens</i>						
<i>F. mellivora</i>	0.09						

Anexo 4. Fotografias dos grãos de pólen das plantas mais freqüentes nas cargas dos beija-flores na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete

CONTEÚDO

Lâmina 1. ACANTHACEAE

Aphelandra macrostachya Nees
Justicia cuatrecasii Nees

Lâmina 10. *Isertia rosea* Spruce ex K. Schum
Retiniphyllum rhabdocalyx Müll. Arg.

Lâmina 2. ASCLEPIADACEAE

BROMELIACEAE

Aechmea chantinii (Carrière)
Baker
Aechmea contracta (Mart. ex
Schult. f.) Baker

Lâmina 11. SOLANACEAE

Markea coccinea Rich

VERBENACEAE

Amasonia arborea H.B.K.

Lâmina 3. *Aechmea corymbosa* (Mart. ex
Schult. f.) Mez

Billbergia decora Poepp. & Endl.
Bromelia sp.

Lâmina 12 VIOLACEAE

Paysonia hulkiana Pulle
Tipo 36

Lâmina 4. *Pepinia* cf. *sprucei* (Baker)

Varadarajan & Gilmartin
Vriesea chrysostachys E. Morren

Lâmina 5. CLUSIACEAE

Symphonia globulifera L.f.

COSTACEAE

Costus scaber Ruiz & Pavon

Lâmina 6. ERICACEAE

Satyria panurensis (Bentham ex
Meissner) Benth. & Hook.

GENTIANACEAE

Tachia occidentalis Maguire &
Weaver

Lâmina 7. GESNERIACEAE

Alloplectus savanarum Morton

HELICONIACEAE

Heliconia sp.

Lâmina 8. *Heliconia tarumaensis* Barreiros

LORANTHACEAE

Psittacanthus lasianthus Sandw.

Lâmina 9. PASSIFLORACEAE

Passiflora vitifolia H.B.K.

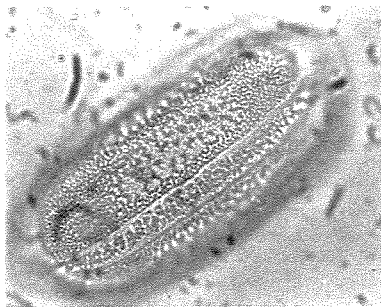
RUBIACEAE

Isertia hypoleuca Benth.

Lâmina 1

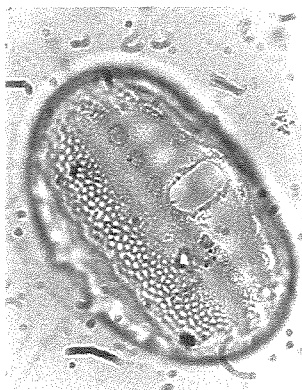
ACANTHACEAE

Aphelandra macrostachya Nees



Vista equatorial. Perprolado tricolporado reticulado
Técnica de preparação: acetolise

Justicia cuatrecasii Nees

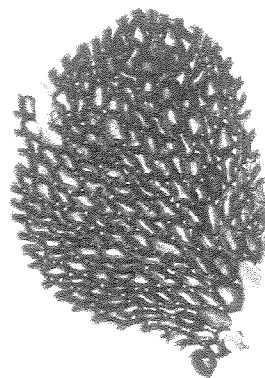


Vista equatorial. Perprolado tricolporado reticulado
Técnica de preparação: acetolise

Lâmina 2

ASCLEPIADACEAE

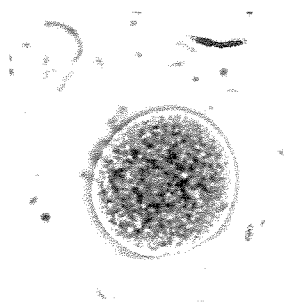
Espécie não-identificada



Parte de polinário transportado por
Phaethornis bourcier

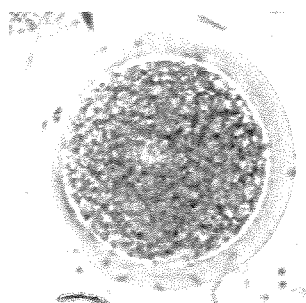
BROMELIACEAE

Aechmea chantinii (Carrieré) Baker



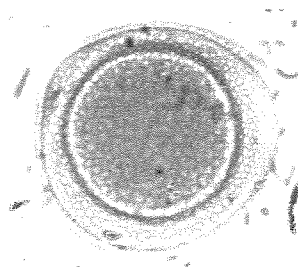
Esferoidal microreticulado inaperturado
Técnica de preparação: montagem em lâmina com gelatina glicerizada colorida

Aechmea contracta (Mart. ex Schult. f.)
Baker



Esferoidal microreticulado inaperturado
Técnica de preparação: montagem em lâmina com gelatina glicerinada colorida

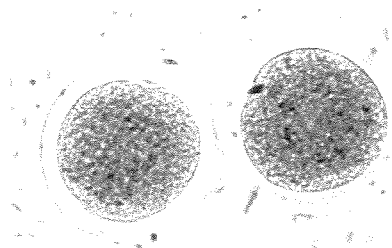
Bromelia sp.



Vista polar. Esferoidal reticulado inaperturado
Técnica de preparação: montagem em lâmina com gelatina glicerinada colorida

Lâmina 3

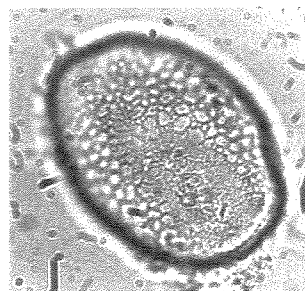
Aechmea corymbosa (Mart. ex Schult. f.)
Mez



Esferoidal microreticulado inaperturado
Técnica de preparação: montagem em lâmina com gelatina glicerinada colorida

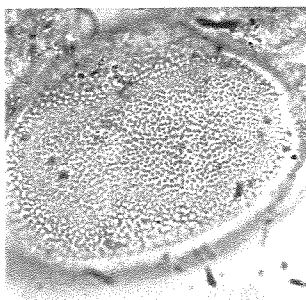
Lâmina 4

Pepinia cf. *sprucei* (Baker) Varadarajan & Gilmartin



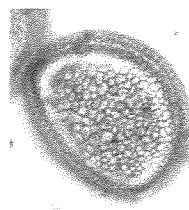
Vista equatorial. Elipsoidal reticulado inaperturado
Técnica de preparação: acetólise

Billbergia decora Poepp. & Endl.



Vista equatorial. Elipsoidal escabrado inaperturado
Técnica de preparação: acetólise

Vriesea chrysostachys E. Morren

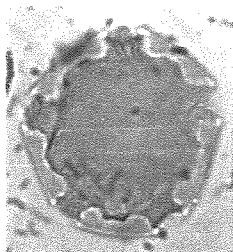


Vista equatorial. Elipsoidal reticulado inaperturado
Técnica de preparação: montagem em lâmina com gelatina glicerinada colorida

CLUSIACEAE

Lâmina 5

Symphonia globulifera L.f.



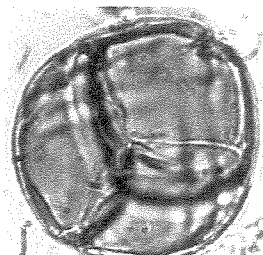
Vista polar. Esferoidal estefanoporado
psilado

Técnica de preparação: montagem em
lâmina com gelatina glicerizada colorida

ERICACEAE

Lâmina 6

Satyria panurensis (Bentham ex Meissner)
Benth. & Hook.

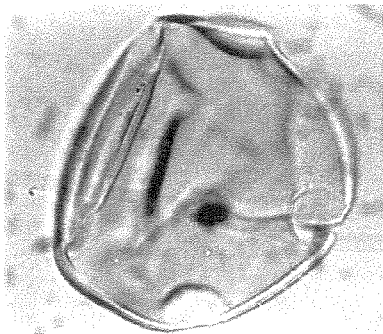


Tetrada tricolporado finamente reticulado

Técnica de preparação: acetólise

COSTACEAE

Costus scaber Ruiz & Pavon



Esferoidal periporado 4-5 poros Psilado

Técnica de preparação: acetólise

GENTIANACEAE

Tachia occidentalis Maguire & Weaver



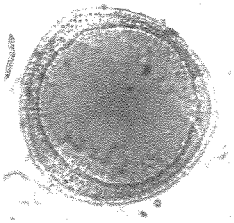
Vista equatorial. Esferoidal tricolporado
psilado-escabrado

Técnica de preparação: acetólise

GESNERIACEAE

Lâmina 7

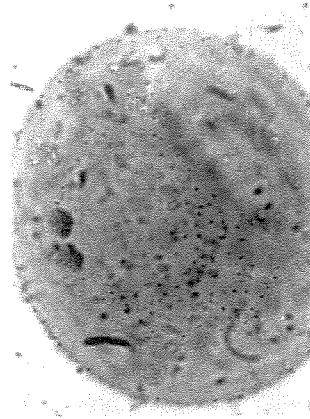
Alloplectus savanarum Morton



Vista polar. Esferoidal Tricolpado escabrado
Técnica de preparação: montagem em
lâmina com gelatina glicerizada colorida

Lâmina 8

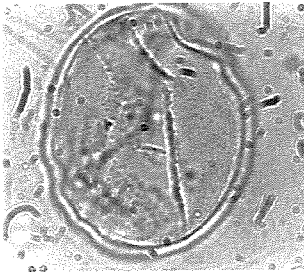
Heliconia tarumaensis Barreiros



Esferoidal equinado
Técnica de preparação: acetólise

HELICONIACEAE

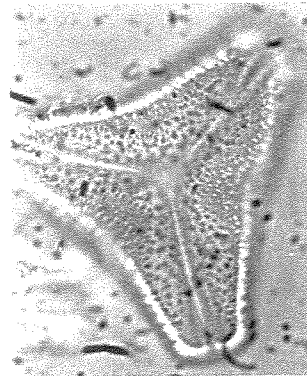
Heliconia sp.



Esferoidal equinado
Técnica de preparação: acetólise

LORANTHACEAE

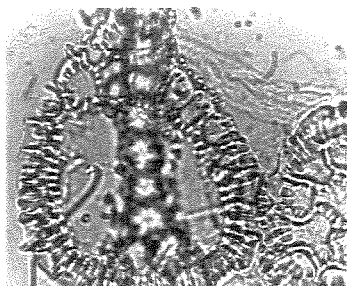
Psittacanthus lasianthus Sandw.



Vista polar. Trilobado tricolporado reticulado
Técnica de preparação: acetólise

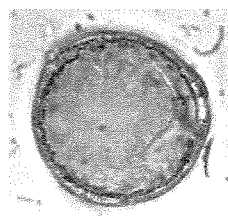
PASSIFLORACEAE

Passiflora vitifolia H.B.K.

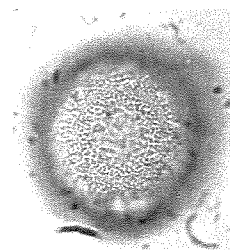


Vista equatorial. Forma de maçã parasincolpado reticulado
Técnica de preparação: acetólise

Iseria rosea Spruce ex K. Schum



Vista polar

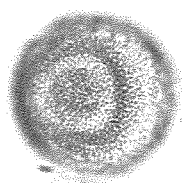


Vista equatorial

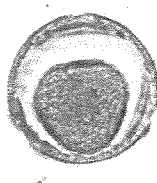
Esferoidal tri-tetraporado microescabrado
Técnica de preparação: acetólise

RUBIACEAE

Iseria hypoleuca Benth.



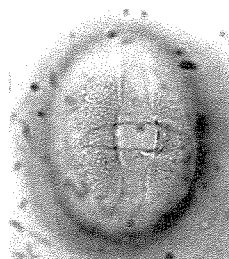
Detalhe da exina



Vista polar

Esférico a subtriangular triporado reticulado
Técnica de preparação: acetólise

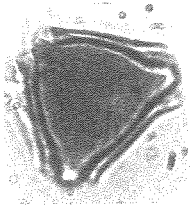
Retiniphyllum rhabdocalyx Müll. Arg.



Vista equatorial. Perprolato tricolporado reticulado
Técnica de preparação: acetólise

SOLANACEAE

Markea coccinea Rich



Vista polar. Triangular tricolporado
microreticulado
Técnica de preparação: acetólise

VIOLACEAE

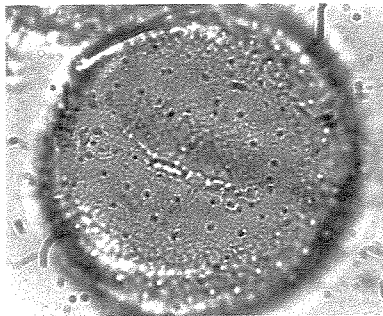
Payparola hulkiana Pulle



Vista equatorial. Tubular escabrado-gemado
Técnica de preparação: acetólise

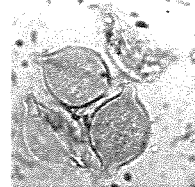
VERBENACEAE

Amasonia arborea H.B.K.



Vista equatorial. Esferoidal Lobado
tricolpado equinado
Técnica de preparação: acetólise

TIPO 36



Vista equatorial. Periporado. Tricolpado com
dois poros. Estriado nos colpos

CAPITULO 3

***Tabernaemontana macrocalyx*: a second case of hummingbird-pollinated Apocynaceae**

Liliana Rosero¹ and Marlies Sazima²

1 Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas

2 Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970,
Campinas, São Paulo, Brasil

Abstract: The floral biology of *Tabernaemontana macrocalyx* and its pollination by *Phaethornis bourcieri* was studied in the south of the Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. Individuals of this treelet grow scattered and have two flowering periods per year. Each inflorescence may produce two tubular, yellow flowers per day, which open at dawn and last one – two days. Nectar volume and sugar concentration were, on average, 14,5µl and 27,9%, respectively. The flowers of *T. macrocalyx* were visited only by the Straight-billed hermit, *P. bourcieri*, which visited the flowers mainly in the morning and using the ‘traplining’ foraging strategy. This is the only Phaethornithinae in Chiribiquete with a straight bill and strong enough to get through the rigid anther cone being, therefore, probably the hummingbird most adapted to pollinate this Apocynaceae. The large stigmatic ring and the curved and flexible style, apart from being adaptations to prevent selfing, as well as the rigid anther cone may represent preadaptations to pollination by hummingbirds.

Keywords: Apocynaceae, *Tabernaemontana macrocalyx*, pollination, hummingbird, *Phaethornis bourcieri*, Chiribiquete, Amazonas, Colombia.

Studies of pollination biology in the family Apocynaceae are relatively few. There are some reports on reproductive biology and functional aspects of the floral morphology of *Rauvolfia sellowii* (Koch et al. 2002) and pollination by butterflies, bees, hawkmoths in other species of this family (Lopes & Machado 1999 and references therein) but a very detailed study on pollination and reproductive biology was made by Lopes & Machado (1999) with *Rauvolfia grandiflora*, an Euglossine-pollinated species. Until now hummingbird pollination in the Apocynaceae was reported only for *Mandevilla hirsuta* whose flowers received visits from five hummingbird species, two of them being ‘constant’ visitors (Linhart & Feinsinger 1980). They visited *Mandevilla* flowers in ‘traplining’ fashion and follicle-set of this not self-fertilizing species was highest at one study site (Trinidad), reflecting the pollinating activity of the ‘constant’ hummingbirds (Linhart & Feinsinger 1980). To

our knowledge no studies on pollination biology in *Tabernaemontana macrocalyx* are available.

Here we describe a second case of hummingbird pollination in the Apocynaceae, including field observations on phenology, morphological analysis and floral biology. We propose that the flower of *T. macrocalyx* presents some specialized features for pollination by hummingbirds and more specifically by the straight - billed hermit, *Phaethornis bourcieri*.

Material and methods

Field observations were made in the area of the Río Mesay at the south end of the Parque Nacional Natural Chiribiquete (0°4'N, 72°26'W) at ca. 200 - 300 m elevation, in southeastern Colombia. The area, which is in the core of the Amazonian region, has a hot, wet climate with an average temperature of 26°C and precipitation around 3494 mm with a clearly demarcated rainy season from April to October; the dry season occurs from November to March (Eusse & Montes, 2000). In the study area there are different types of vegetation: Amazonian terra firme forests, transitional forests of lower stature located between the former and the savanna-type vegetation atop low sandstone mesas. Further details of topography, vegetation and geology of the Parque Nacional Natural Chiribiquete are given by Estrada and Fuentes (1993).

Fieldwork was conducted from July 1999 to October 2000. The phenology of *T. macrocalyx* was followed throughout the year by a monthly check on open flowers from 6 plants, which were the only ones located in the study area. Floral development and anthesis were registered on 8 live flowers, and other flowers were fixed in 70% alcohol for further morphological analysis. Plant voucher specimens were deposited in the herbarium of the Universidad Nacional de Colombia (COL). Flowers were covered with muslin bags in the bud phase on day prior to anthesis; then nectar was extracted with calibrated micropipettes and the volume was determined directly. Sugar concentration was measured with a Bertuzzi pocket

refractometer calibrated to read in grams solute per 100g of solution. Four flowers were bagged to exclude visitors. Hummingbirds visiting flowers were observed with naked eyes or binoculars and were identified using as a reference Hilty and Brown (1986). Direct visual records of hummingbirds visiting flowers were made once a month when the population was flowering in August 1999, April 2000 and August 2000. Observation periods lasted 3-6 hours, totaling ca. 16.5 man-hours. Hummingbirds were also caught in mist-nets in order to measure them and to remove the pollen transported by them using clear plastic tape. The nets were set in two different forest sites where the plants were flowering.

Results

Tabernaemontana macrocalyx is a treelet which grows mainly in terra firme forest in the study area. Flowering occurs twice a year during the rainy season in the area, in April and from August to September. The treelets are almost never grouped and the inflorescences usually produce two flowers per day.

The flowers are narrow-tubular, hermaphrodite, 22-24 mm length for the effective corolla, and 3mm wide in the median region, ca. 2.5- 3.0 mm diameter at the height of the insertion of the stamens and ca. 4.0 mm in diameter at the mouth (Fig.1 A,B). The corolla tube is pale yellow-green, the lobes and the throat are yellow. Anthers are sessile, connivent and fused one to another forming a tight and rigid cone below mouth of corolla tube (Fig. 2). The anthers dehisce introrsely and based on the report of Fallen (1986), shed their pollen into a pollen chamber above the pistil-head shortly before anthesis, a characteristic common to the tribe Tabernaemontaneae. The pistil is 14-17 mm long, with its apex below the bases of the anthers (Fig. 2B) ; the pistil head is similar to a lampshade with a basal ring and with 5 longitudinal grooves and 5 lobes around the stigmatic apex (Fig. 2C). The style is filiform and curved (Fig. 1B). The stigma of *T. macrocalyx* is type 2 as defined by Fallen (1986) and Simões (2000), which means morphological differentiation into three regions: an apical, sterile region where the pollen is accumulated; a median region or principal body where an adhesive

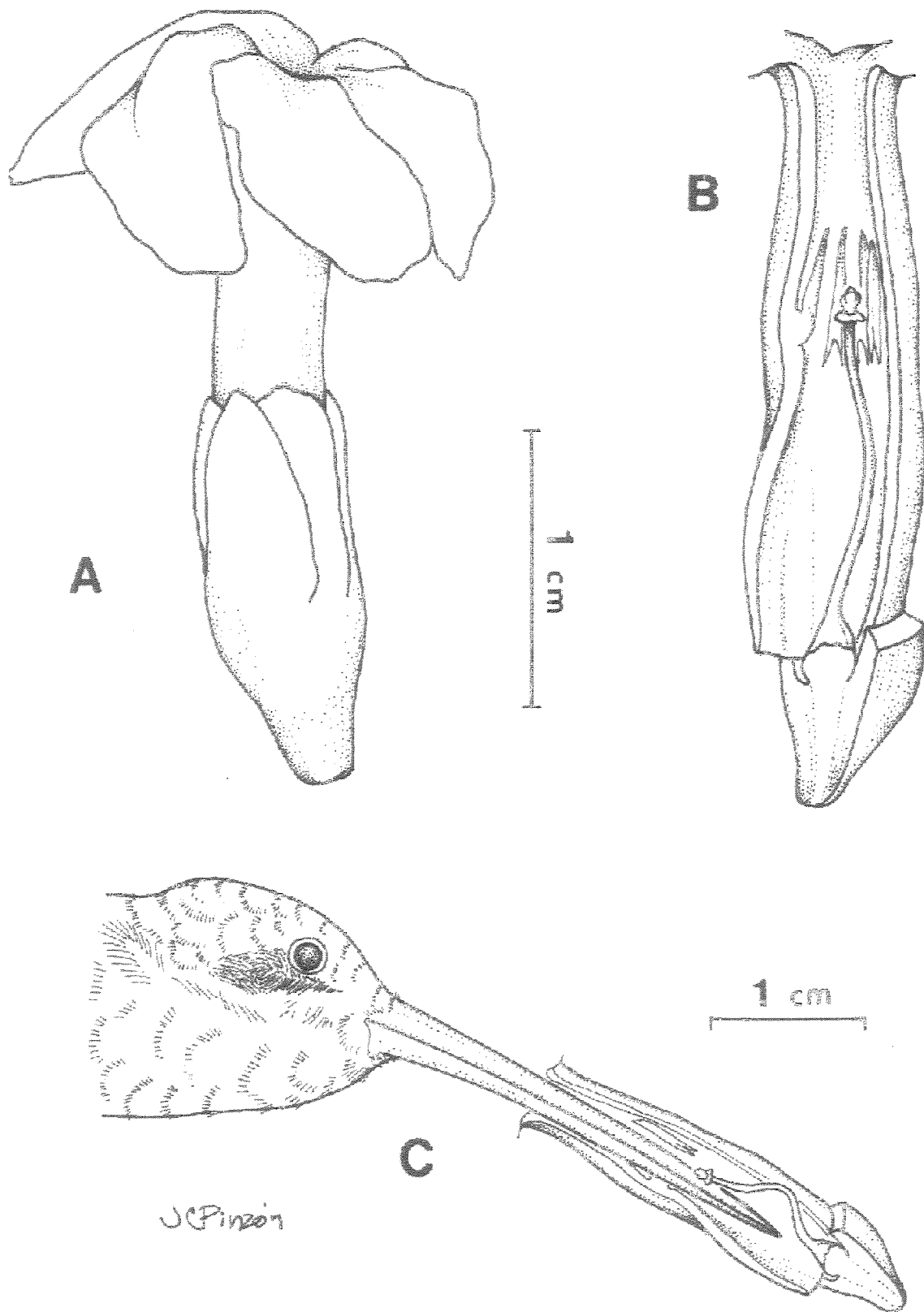


Figure 1. Flower of *Tabernaemontana macrocalyx* . A, Flower in lateral view. B, Longitudinal section of the flower. C, *Phaethornis bourcieri* introduce the bill into the flower. Note the displacement of the anther cone and the downward movement of the pistil.

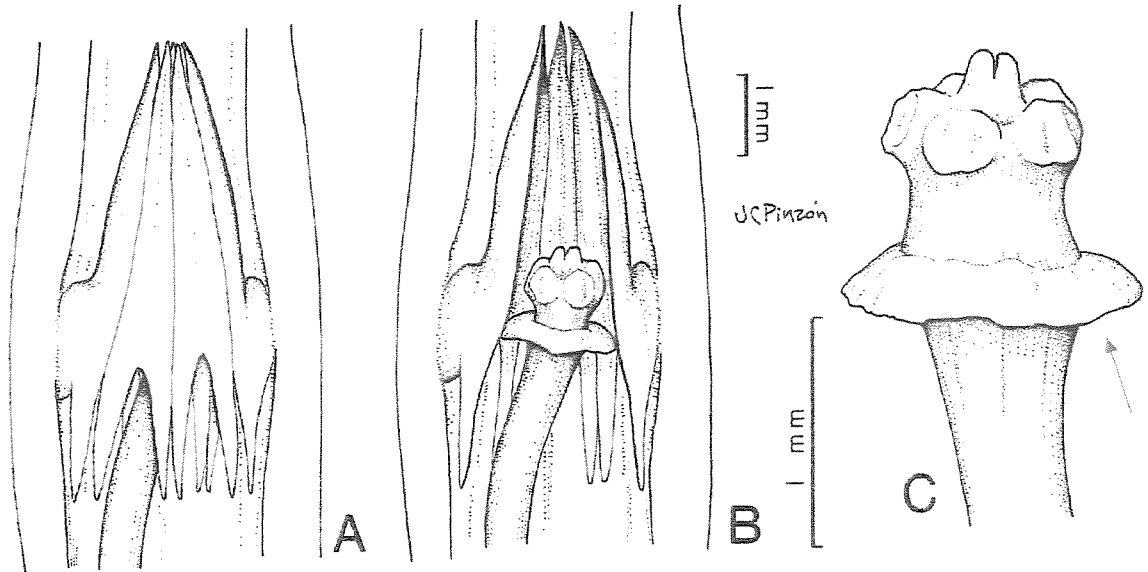


Figure 2. Detail of the anthers and pistil of *Tabernaemontana macrocalyx*. A, The rigid cone of the anthers. B, longitudinal section of the anther. Note the location of the pistil head in the middle of the anthers. C, detail of the pistil head with its different regions.

substance is produced, and a lower receptive region, beneath a very pronounced ring of soft tissue (Fig. 2C, arrow). Previously Leeuwenberg (1994) indicated that for the tribe Tabernaemontaneae, the receptive region of the stigma is at the base of the pistil head.

The ring-shaped nectary is located at the base of the corolla, where the nectar accumulates. The flowers open around 0600 h and last from one to two days and the nectar is available at flower opening. The nectar volume, produced between 2 and 5 h following anthesis, was $14.5 \pm 6.3 \mu\text{l}$ ($n=7$) and the concentration was $27.9 \pm 2.9\%$ ($n=2$). We only recorded one hummingbird species visiting the flowers of *T. macrocalyx* at the study site: the Straight-billed Hermit, *Phaethornis bourcieri* (Phaethornithinae). This resident hermit, with its $28.5 \pm 1.3 \text{ mm}$ ($n=42$) long straight bill is one of the most important flower visitors at the study site, being the main pollinator of more than 50% of the studied plant species (Rosero unpubl. data). *P. bourcieri* visited the flowers mainly in the morning using the “trap-line”

foraging strategy. During a visit the hummingbird introduced the tip of the bill (Fig. 1C) for 2-3 sec. and probed the flowers only once. The interval between visits was 1-2 h. During the total observation period (16.5 hours) *P. bourcierii* visited 20 flowers. Nevertheless, pollen from *T. macrocalyx* was not found in the pollen loads removed from this hummingbird species captured during the flowering of this Apocynaceae. During one visiting bout this hermit visited also flowers of *Alloplectus savanarum* Morton (Gesneriaceae). On two occasions we observed illegitimate probes to the flowers of *T. macrocalyx* by this hummingbird, in which it perforated the corolla tube at the base. Only once the Fork-tailed Woodnymph, *Thalurania furcata* (Trochilinae) was observed inspecting the flowers, but made no visits. In addition to *P. bourcierii*, some skipper butterflies (Hesperiidae) were observed on the flowers in one occasion.

We argue that the position of the pistil head just below the anthers and the flexible curved style prevents the receptive area from being impregnated with self-pollen by the hummingbird during its first visit. At the moment of arrival, *P. bourcierii* probably displaces the anthers with its bill, which goes in through the anther cone and not through the space between two anthers as occurs with some species of insect-pollinated Apocynaceae (Lopes & Machado, 1999 and references therein). The tip of the bill also produces a downward movement of the pistil due to the flexibility and curvature of the style (Fig. 1C), avoiding placing pollen on the receptive area of the stigma. When the hummingbird introduces its bill, probably receives pollen, but maybe it should receive more quantity when it leaves. Pollination probably occurs when *P. bourcierii* leaves the flower, during the backward movement of the bill which is rubbed against the receptive area beneath the soft ring where pollen adheres. We believe that the pistil is relocated to its initial position, at the median level of the anthers after each visit. As four flowers which pollinators were excluded by bagging them failed to produce fruits, self-pollination seems not to occur.

Discussion

Tabernaemontana macrocalyx shows some features which could be related to pollination by hummingbirds. The nectar volume is within the range of several hummingbird-pollinated species of the Atlantic rain forest (Buzato et al., 2000), and could be considered as moderate according to the terminology of Feinsinger and Colwell (1978). The sugar concentration in the nectar is also within the range registered for plants pollinated by hummingbirds (Baker, 1975; Buzato et al., 2000). Having from one to two flowers per inflorescence per plant, open each day, flower density is not high enough to attract territorial hummingbirds (Stiles, 1978; Stiles, and Wolf, 1979). Production of few flowers per day is a widespread trait among ornithophilous flowers, which forces the "trapline" mode of flower visitation (Stiles, 1981; Feinsinger and Colwell, 1978) and thus favours cross-pollination. On the other hand, the quantity and concentration of the nectar is probably appropriate for a hermit hummingbird of medium size like *P. bourcieri* (4.4 ± 0.5 g ; n= 42) (Rosero, unpubl. data). One of the most important features of *T. macrocalyx* flowers related to its pollination by *P. bourcieri* is the tight and rigid anther cone at the top of the corolla, which probably excludes the majority of potential visitors. The rigidity of the anther cone likely is related to the presence of lignified guide rails on the anthers, structural characteristic found in the Tabernaemontaneae tribe (Endress and Bruyns, 2000). Sclerenchyma is present only rarely in the stamens of flowering plants (Schmid, 1976 in Fallen, 1986). Fallen (1986) states that it is restricted to certain groups, where it has arisen independently in response to very different selective pressures; in the Apocynaceae the occurrence of sclerenchyma is a functional coadaptation toward the perfection of the pollinating mechanism. Fallen (1986) also states that another histological differentiation of the anthers is correlated with the occurrence of sclerenchyma is a zone of special tissue, which often is formed on the dorsal side of the anther, where it is joined to the corolla tube and allows a certain amount of flexibility to the otherwise rigid cone of anthers, necessary for the proper functioning of the delicate pollination mechanism. According to Fallen (1986) the presence of this tissue is better interpreted

functionally than phylogenetically.

We think that the rigidity of the anther cone is a decisive characteristic in the exclusion of shorter-billed hummingbirds like *Thalurania furcata* or the Reddish hermit *Phaethornis ruber* (common at the study site), although shorter bills would seem to be better adjusted to this flower, they are not strong enough to get through the anther cone to reach the nectar. We suggest that only *P. bourcieri* can disrupt the cone and displace the anthers to get the nectar. According to visual records the hummingbirds' bill is the part that receives the pollen load. The event that it was not found pollen of *T. macrocalyx* in the pollen loads may be explained by the position of the pollen on the hummingbirds' bill, the pollen located in this region is less protected and more susceptible to be lost (Murcia & Feinsinger, 1996). The shape of the stigma and the filiform curved style positioned below the anthers are morphological features that probably avoid self-pollination. The fact that some flowers failed to set fruits suggests that they are not self-fertilizing, as it was also stated for *Mandevilla hirsuta* (Linhart & Feinsinger 1980) and is in accordance with Rowley (1980) who stated that self-incompatibility seems to be prevalent in the few species of Apocynaceae so far studied. The large stigmatic ring and the curved and flexible style, apart from being adaptations to prevent selfing, as well as the rigid anther cone may represent preadaptations to pollination by hummingbirds.

Acknowledgments

We thank F.G. Stiles for critical reading of the manuscript and fruitful discussions concerning this study and for kindly improving our english; A. Rosero for help with the english; M. Acevedo for field work assistance; P.v. Hildebrand, manager of the Fundación Puerto Rastrojo for their logistic support and allowing us to work at Puerto Abeja Station (Chiribiquete); J.C. Pinzón for the drawings; CAPES/CNPq and FAEP/Unicamp.

References

- Baker, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7(1): 37-41.
- Buzato, S; Sazima, M. and Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32(4b):824-841.
- Endress, M.E. and Bruyns, P. V. 2000. A revised classification of the Apocynaceae s. l. The botanical review 66(1): 1-56.
- Estrada, J. and J. Fuertes. 1993. Estudios botánicos en la Guayana colombiana.IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. *Revta. Aca. Colomb. Cienc.* Vol XVIII, Numero 17: 483-497.
- Eusse, A.M. & Montes, J.A. 2000. Fenología en las diferentes comunidades vegetales de una cuenca de la región del Chiribiquete en la Amazonia Colombiana. Informe parcial Fundación Puerto Rastrojo.
- Fallen, M.E. 1986. Floral structure in the Apocynaceae: morphological functional and evolutionary aspects. *Bot. Jahrb. Syst.* 106(2):245-286.
- Feinsinger, P. and Colwell, R.K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18: 779-795.
- Koch, I., Bittrich, V. and Kinoshita, L.S. 2002. Reproductive biology and functional aspects of the floral morphology of *Rauvolfia sellowii* Müll. Arg. (Apocynaceae; Rauvolfioideae) – a report of dioecy in Apocynaceae.
- Leeuwenberg, A.J.M. 1994. A revision of *Tabernaemontana*. Two. The new world species and *Stemmadenia*. Royal Botanic Gardens, Kew. Great Britain. 450 pp.
- Linhart, Y.B. and Feinsinger, P. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* 68: 745-760.
- Lopes, A.V. & Machado, I.C. 1999. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (Apocynaceae): secondary pollen presentation, herkogamy and self-incompatibility. *Pl. Biol.* 1:547-553.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology* 77(2): 550-560.
- Rowley, G. D. 1980. The pollination mechanism of *Adenium* (Apocynaceae). *Natl. Cact. Succ. J.* 35:2-5.
- Simões, A.O. 2000. As Apocynaceae s.str. da região de Carrancas, MG. Tese de Mestrado Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 160pp.
- Stiles, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American zoologist* 18(4):715-727.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 68: 323-351.
- Stiles, F.G. and Wolf, L.L. 1979. Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit hummingbird. *Ornithological monographs*. No 27.

Address of the authors: Dr Marlies Sazima and Liliana Rosero, Depto de Botânica, C.P. 6109, IB - Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

CAPITULO 4

Polinização de *Retiniphyllum rhabdocalyx* Müll. Arg. (Rubiaceae): um caso especial com apresentação secundária de pólen no estigma, mediada por beija-flores

Liliana Rosero Lasprilla¹ e Marlies Sazima²

¹ Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas

² Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brasil

ABSTRACT

The floral biology and pollination of *Retiniphyllum rhabdocalyx* (Rubiaceae) were studied in the south of the Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. The species grows scattered and the main flowering period is between July and January with a peak in October when an individual may have, in average, 51 flowers. Flowers are tubular, pink, protandrous and last about three days. The stigma is receptive from the second day of anthesis. The nectar is available in buds prior to anthesis (3.3 μ l) until the third day of anthesis (17.4 μ l). Tests of spontaneous self-pollination show that this species is not autogamous and requires a vector for pollination. This study describes the pollination mechanism of *R. rhabdocalyx* and its secondary pollen presentation induced by hummingbirds. The morphological and functional characteristics of the flowers are very particular adaptations of *R. rhabdocalyx* for pollination by hummingbirds.

INTRODUÇÃO

A apresentação secundária de pólen é uma adaptação na qual o pólen é colocado em outro órgão da flor, diferente das anteras (Slater & Beardsell, 1991). Existem diversos mecanismos de apresentação secundária de pólen nos quais as flores possuem adaptações morfológicas especiais para apresentar o pólen (Yeo, 1993). Segundo Howell *et al.* (1993) há nove tipos de apresentação de pólen envolvendo 16 famílias de angiospermas, os quais são diferenciados pelo órgão utilizado na apresentação. Além disso, é importante considerar se o órgão apresentador se encontra exposto ou encoberto por alguma estrutura, bem como a forma como o pólen se encontra na superfície apresentadora.

Dentre os tipos de apresentação secundária de pólen conhecidos, não há informações sobre a participação ativa dos visitantes ou polinizadores das flores na apresentação do pólen. Rova *et al.* (2002) afirmam que ocorre apresentação secundária do pólen no gênero *Retiniphyllum* mas não fornecem informações detalhadas e nem indicam referências sobre o assunto. O presente estudo, aparentemente, é o primeiro registro sobre apresentação secundária do pólen em *Retiniphyllum*, bem como, é o primeiro a apresentar informações sobre a polinização no gênero.

Palavras-chave: *Retiniphyllum*, apresentação secundária de pólen, polinização, beija-flores, *Phaethornis*, Chiribiquete, Amazonas, Colômbia.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido no extremo sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, na área do rio Mesay, na estação Puerto Abeja (0°04'N e 72°27'W) a 200-300 m de altitude. A área está no centro da região amazônica, o clima é úmido e quente com temperatura média de 26°C e precipitação de 3494 mm, com uma estação chuvosa muito marcada de abril a outubro e uma estação seca de novembro a março (Eusse & Montes, 2000). Na área de estudo ocorrem diferentes tipos de vegetação: floresta de terra firme, floresta baixa das formações rochosas (tepuy) e bosque de colúvio que é uma floresta transicional entre os dois primeiros tipos de formações vegetais. Informações adicionais sobre topografia, vegetação e geologia do Parque Nacional Natural Chiribiquete se encontram em Estrada & Fuertes (1993) e Cortés *et al.* (1998).

O trabalho de campo foi realizado a partir de julho de 1999 até outubro de 2000. Foram feitos registros fenológicos mensais do número de flores em cinco plantas, as únicas que foram localizadas na área de estudo. O processo de antese, o mecanismo de apresentação secundária de pólen, e a duração da flor foram acompanhados em pelo menos 20 flores de três inflorescências. O volume e a concentração do néctar foram obtidos de botões e flores ensacadas desde a pré-antese. A concentração de açúcares foi obtida com um refratômetro de bolso Bertuzzi, calibrado para grama de soluto por 100 g de solução. Microcapilares de vidro calibrados foram utilizados para coleta e medida do volume de néctar. A receptividade do estigma foi testada com água oxigenada (5%) em botões e flores de primeiro e segundo dia de antese. Amostras de flores foram fixadas em álcool 70% para complementar as observações morfológicas no laboratório. Exsiccatas do material testemunho foram depositadas nos herbários da Universidad Nacional de Colômbia (COL) e do New York Botanical Garden (NY). A identificação da espécie foi feita por Rocío Cortés do New York Botanical Garden. O comportamento dos visitantes florais foi feito por observações visuais diretas com auxílio de binóculos, sendo as informações complementadas com filmagens em vídeo. Durante as visitas às flores foram registrados o modo dos beija-flores induzir a apresentação secundária de pólen, o período, a duração e a frequência das visitas. As espécies de beija-flores visitantes foram confirmadas através das descrições e ilustrações em Hilty & Brown (1986). Os registros das visitas foram feitos mensalmente em julho, agosto, setembro, novembro e dezembro de 1999 e em setembro de 2000. Os períodos de observação oscilaram entre uma a seis horas, totalizando cerca de 35 horas/homem. Durante o período de estudo, os beija-flores foram capturados mensalmente utilizando 12-20 redes de neblina para registros morfométricos e para remover o pólen aderido ao corpo. Esta remoção era feita com fita adesiva transparente (veja Cap. 1 para detalhes metodológicos). Duas inflorescências, cada uma de um indivíduo foram ensacadas e mantidas sem tratamento para verificar a formação de frutos por autopolinização espontânea.

RESULTADOS

Retiniphyllum rhabdocalyx é uma árvore que pode atingir até sete metros de altura. Na área de estudo esta espécie foi encontrada somente nos bosques transicionais (bosques de colúvio) localizados entre a mata de terra firme e os bosques baixos estabelecidos nas formações rochosas do Tepuy. O principal período de floração se estende de julho a janeiro com um pico em outubro, havendo, em média, 51 flores por indivíduo (n=5) (Figura 1). No mês de março alguns indivíduos apresentaram poucas flores (Figura1).

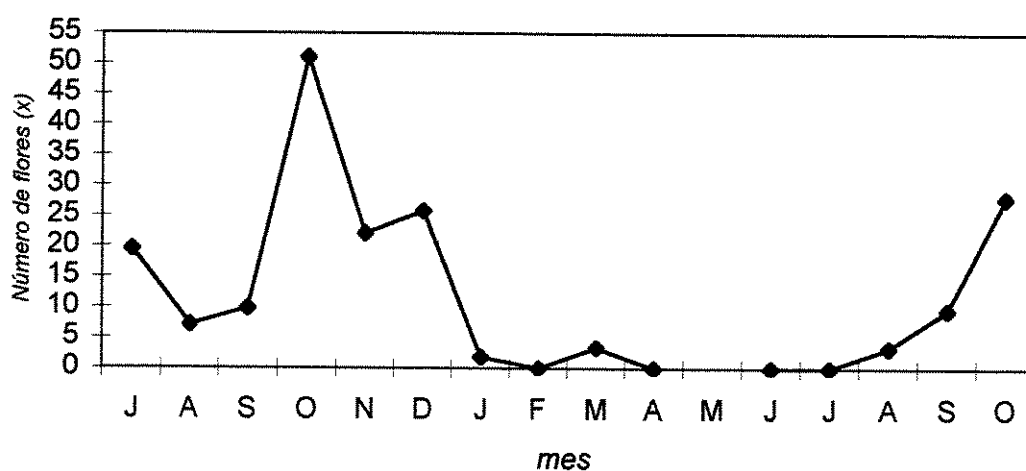


Figura 1. Fenologia da floração de *Retiniphyllum rhabdocalyx* na parte sul do parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas, Colômbia. Período de julho de 1999 a outubro de 2000.

As inflorescências são racemos simples terminais e cada uma pode apresentar de uma a seis flores por dia. As flores são tubulares e possuem cinco lobos cuja prefloração é contorta (Fig. 2 A), medem 26.8 ± 1.5 mm (n=8) de comprimento efetivo da corola, são protândricas, e murcham cinco dias após a antese. A corola é rosa, o pistilo e o pólen possuem coloração roxa (Fig. 2 B). O néctar está disponível desde a fase de botão (3.3 ± 2.0 µl, n=7) até o terceiro dia de antese (17.5 ± 16.9 µl n =20), a concentração do néctar na fase de botão é de 20.4 ± 2.0 % (n=7) e no primeiro dia é de 21.8 ± 1.9 (n=5). As anteras abrem no botão em pré-antese. A fase masculina da flor se caracteriza pela apresentação do pólen sobre a face dorsal do estigma e tem a duração de um dia. Ao final da antese, as anteras estão dispostas de modo que não há possibilidade de contato e posterior transporte de pólen pelos beija-flores (Fig. 2 D). No segundo dia de antese inicia-se a fase feminina da flor que se caracteriza pelo afastamento e a exposição dos cinco lobos estigmáticos receptivos. Nas inflorescências ensacadas para verificar autopolinização espontânea não houve formação de frutos, indicando que a espécie não é autógama.

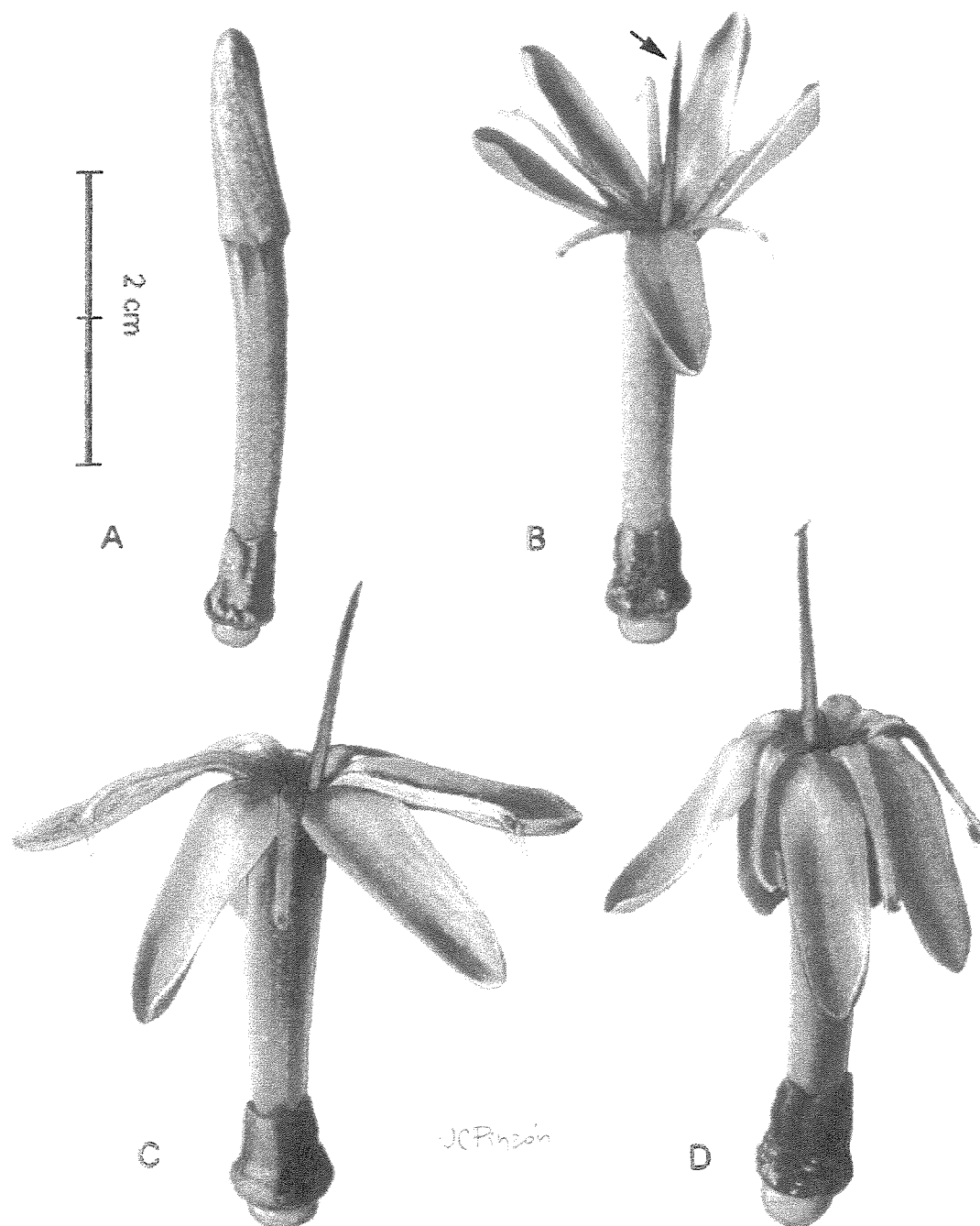


Figura 2. Fases da antese de *Retiniphyllum rhabdocalyx*. A, botão, B, início da antese, C, fase intermediária e D, fase final . Note estigma com pólen (B, C) e a posição das anteras ao final da antese (D).

MECANISMO DE APRESENTAÇÃO SECUNDÁRIA DO PÓLEN

Os lobos da corola estão envolvidos no processo de transferência do pólen. Por ocasião da abertura da flor, isto é, quando os lobos da corola se afastam expondo o pistilo, o pólen é depositado sobre o estigma (Fig. 2 B). A deposição do pólen no estigma ocorre como resultado da pressão dos lobos sobre as anteras imediatamente subjacentes, as quais se encontram no nível do estigma. A apresentação secundária do pólen em *R. rhabdocalyx* é do tipo estilar, ou tipo ixoróide (Imbert & Richards, 1993), no qual o pólen é apresentado principalmente na face dorsal, não receptiva, do estigma e quando os lobos estigmáticos ainda estão unidos. Aparentemente só o indumento do estigma e do estilete retém o pólen. Apesar dos lobos da corola poderem se afastar espontaneamente, a abertura de botões próximos à antese era provocada por três espécies de beija-flores, *Phaethornis bourcieri*, *Thalurania furcata* e *Chlorostilbon olivaresi*, que exerciam ligeira pressão com a ponta do bico sobre os lobos, à procura de néctar (Fig. 3). Nas flores que abrem sem a interferência dos beija-flores também há deposição de pólen no estigma, entretanto, a quantidade é menor do que nas flores abertas pelos beija-flores.

Durante as primeiras visitas dos beija-flores, a maior parte do pólen adere ao seu corpo, ocorrendo na região basal do bico em *P. bourcieri* e na fronte ou cabeça em *T. furcata* e *C. olivaresi*. No final do processo de abertura da flor, após ca. de uma hora, os lobos da corola estão totalmente refletidos, bem como os estames por estarem parcialmente fusionados aos lobos da corola (Fig. 2 D). Os estames refletidos estão numa posição que não possibilita contato e posterior transporte de pólen pelos beija-flores (Fig. 4). A corola permanece na flor até cinco dias, a partir do segundo ou terceiro dia de antese adquire coloração marron e no quinto dia está completamente marron e sofre abscisão.

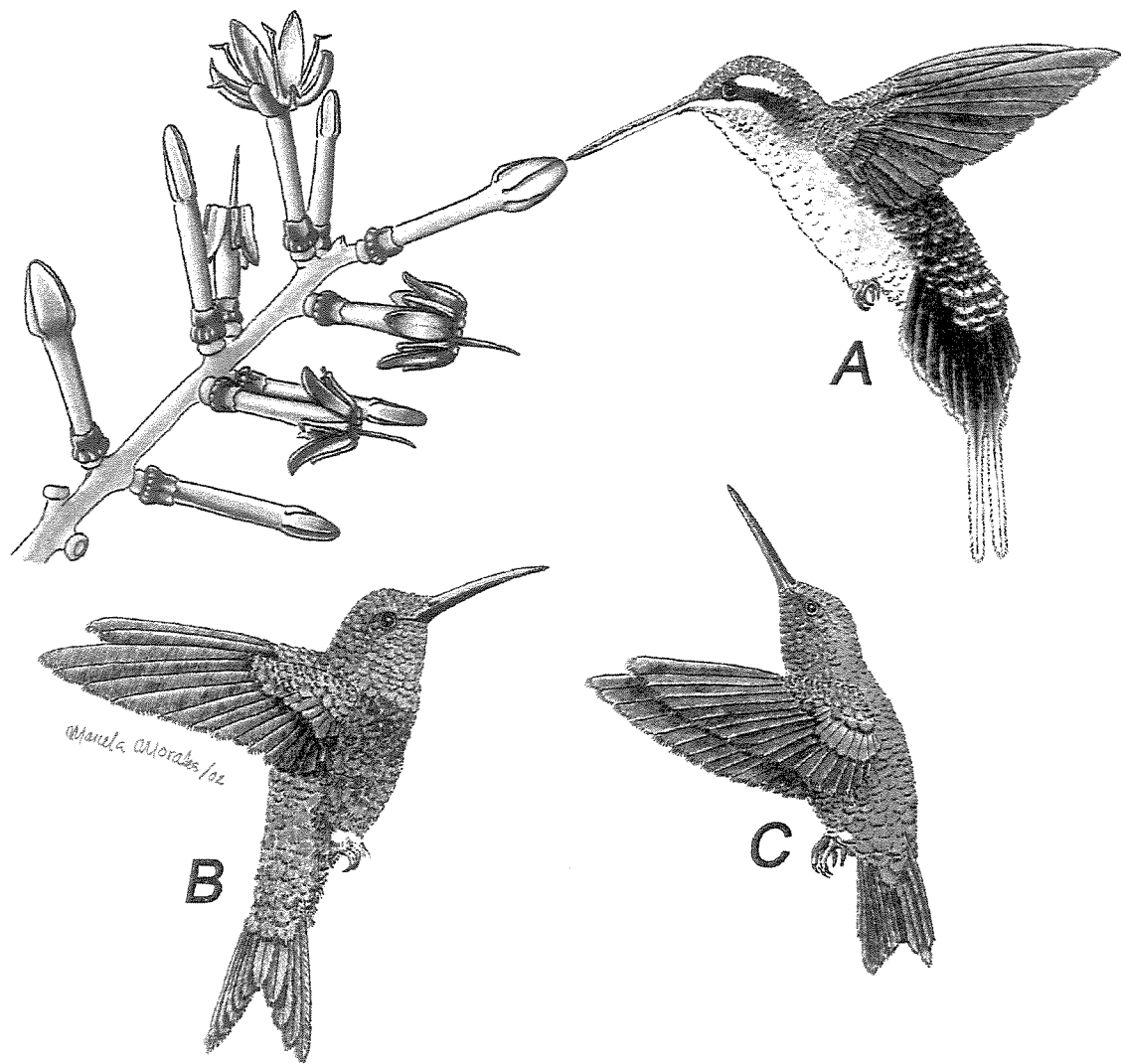


Figura 3. Beija-flores visitantes de *R. rhabdocalyx* que induzem a apresentação secundária do pólen no estigma. A, *Phaethornis bourcierii*. B, *Thalurania furcata* (macho). C, *Chlorostilbon olivaresi* (macho).

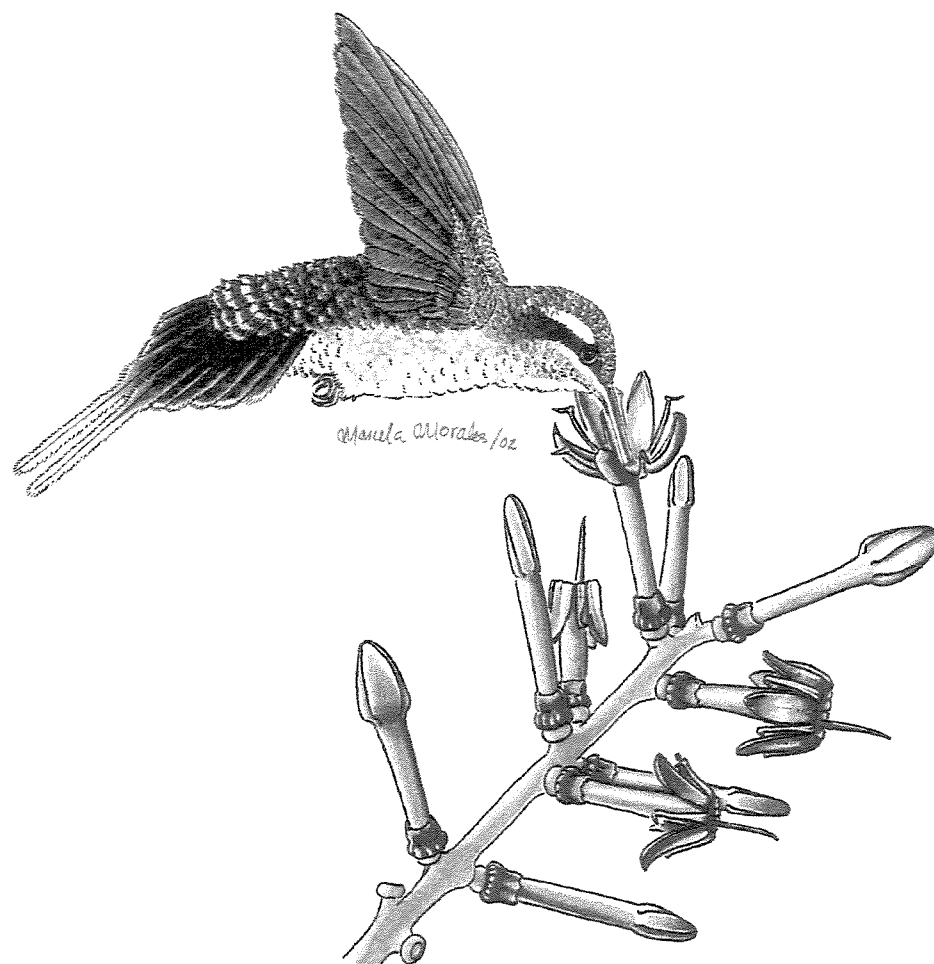


Figura 4. *Phaethornis bourcieri* visitando flor de *R. rhabdocalyx* depois de provocar sua abertura.

BEIJA-FLORES VISITANTES

As três espécies de beija-flores que visitavam as flores de *Retiniphyllum rhabdocalyx*, adotavam diferentes estratégias de forrageamento. *P. bourcieri* visitou as flores como parte de uma rota alimentar, *C. olivaresi*, aparentemente, forrageou de forma oportunística e *Thalurania furcata* era territorial. Defesa de território foi observada em uma oportunidade pelo macho de *T. furcata*. Com relação a frequência de visitas foram observadas diferenças entre as três espécies de beija-flores (Figura 5). Em julho e agosto houve maior proporção de visitas de *P. bourcieri*. Em agosto do ano seguinte a proporção de visitas de *P. bourcieri* foi igual a de *C. olivaresi* e não houve visitas de *T. furcata*. Em setembro, outubro e dezembro, *T. furcata* foi o beija-flor mais frequente e em novembro as proporções de visitas entre as espécies foram quase as mesmas, sendo um pouco mais altas para *C. olivaresi* (Figura 5).

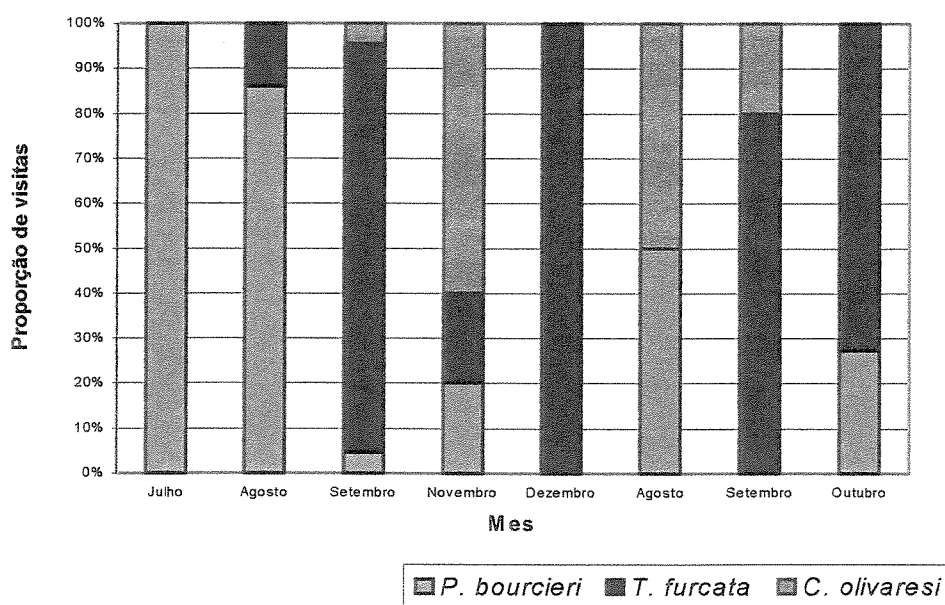


Figura 5. Proporção de visitas das três espécies de beija-flores a *Retiniphyllum rhabdocalyx*. Período de Julho de 1999 a setembro de 2000.

Pólen de *Retiniphyllum rhabdocalyx* foi encontrado nos bicos e/ou cabeças de quatro espécies de beija-flores, *Phaethornis bourcieri*, *Phaethornis malaris*, *Thalurania furcata* e *Chlorostilbon olivaresi*. Em *Phaethornis bourcieri* este pólen foi encontrado com maior frequência e maior quantidade (Tabela 1). É importante notar, ainda, que o pólen desta espécie de *Retiniphyllum* foi registrado nas cargas de pólen dos beija-flores também no mês de fevereiro, o que indica que há indivíduos de *R. rhabdocalyx* em flor neste mês e, portanto, seu período de floração é contínuo de julho a março.

Tabela 1. Espécies de beija-flores que transportam pólen de *Retiniphyllum rhabdocalyx* na parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia.

Espécies de beija-flores	Grãos de pólen (média)	Variação
<i>Phaethornis bourcieri</i> (N=12)	70.1	1-321
<i>Phaethornis malaris</i> (N=2)	17.5	8-27
<i>Thalurania furcata</i> fêmea (N=1)	38	
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> fêmea (N=2)	1.5	1-2
<i>Chlorostilbon olivaresi</i> macho (N=1)	4	

DISCUSSÃO

A ocorrência de *R. rhabdocalyx* apenas nos bosques de colúvio está de acordo com Cortés *et al.* (2002), segundo os quais o gênero *Retiniphyllum* somente se encontra em solos de areias brancas na América do Sul. Uma análise detalhada do solo na área de estudo não foi feita, mas foi observado que o solo do bosque de colúvio onde *R. rhabdocalyx* ocorre, é do tipo assinalado por Cortés *et al.* (2002). A restrição no tipo de solo para o gênero em geral, mas particularmente para *R. rhabdocalyx*, pode ser um fato interessante uma vez que estaria indicando uma história evolutiva bem antiga desta espécie de Rubiaceae na área de Chiribiquete, o que por sua vez poderia explicar, em parte, a sofisticação no mecanismo de polinização desta espécie. É interessante ressaltar também que, pelo menos, uma das espécies de beija-flores polinizadores (*Chlorostilbon olivaresi*) desta Rubiaceae é endêmica e está restrita às áreas secas de Chiribiquete, particularmente, às áreas de bosque baixo (tepuy) e às do bosque de colúvio adjacentes (Stiles, 1996).

Um período de floração ao ano, como ocorre em *R. rhabdocalyx*, de acordo com Newstrom *et al.* (1994) é definido como padrão anual. Entretanto, o período de floração desta espécie é bastante longo, o que constitui uma característica de diversas espécies de plantas polinizadas por beija-flores (veja Cap. 2; Araujo *et al.*, 1994; Sazima *et al.*, 1995; Buzato *et al.* 2000) e representa uma importante fonte de recursos, principalmente, para a espécie endêmica *Chlorostilbon olivaresi*.

Entre os atributos florais de *R. rhabdocalyx*, é interessante ressaltar a protandria e relacionar com o fato desta espécie não ser autógama, indicando que o seu sistema de reprodução, provavelmente, é xenógamo. De acordo com vários autores a protandria é comum nas angiospermas que apresentam polinização cruzada (veja referências em Imbert & Richards, 1993) e se pressupõe que esta característica tenha sido selecionada para evitar autofertilização. Segundo Lloyd & Webb (1986) a protandria também pode prolongar o período de apresentação do pólen, prevenir a interferência pólen-estigma e posicionar o pólen de modo a otimizar sua remoção e sua recepção. No caso de *R. rhabdocalyx*, a apresentação secundária de pólen no estigma e o fato de este permanecer pouco tempo na área estigmática ainda não receptiva, assim como a adesão e posterior transporte do pólen pelos beija-flores a outras flores possivelmente com estigma receptivo, são alguns dos atributos que Lloyd & Webb (1986) mencionam para espécies protândricas. O tipo de apresentação secundária de pólen que ocorre em *R. rhabdocalyx*, segundo Imbert & Richards (1993), ocorre na família Rubiaceae. As vantagens seletivas deste tipo de apresentação secundária podem ser, otimizar a recepção e a dispersão do pólen. A otimização do uso do pólen é favorecida, especialmente, pela seqüência de eventos desencadeada pelo comportamento dos beija-flores que assegura que o pólen seja recebido pelos beija-flores em seguida à abertura floral, minimizando perdas de pólen e evitando que permaneça exposto a influências desfavoráveis como, radiação ultravioleta, desidratação, umidade excessiva ou que seja removido por agentes abióticos (Howell *et al.* 1993). No caso de remoção por agentes bióticos, a coloração do pólen (roxo) pode ser uma característica selecionada para evitar pilhagem por abelhas. Segundo Lunau (2000) em muitas espécies de plantas o pólen e as anteras estão envolvidas na produção da cor amarela como um sinal para atrair polinizadores. Além disso, Dodson & Bergström (2000) indicam que o pólen serve também como alimento e atrai tanto polinizadores como consumidores por sinais químicos, tácteis e visuais, sendo a cor amarela o sinal visual mais comum para atrair insetos.

Os diversos atributos da flor de *R. rhabdocalyx* (coloração rosa, formato tubuloso, tamanho médio e características do néctar) estão relacionados com o mecanismo de polinização por beija-flores (Buzato, *et al.* 2000; Sazima, *et al.* 1996; Sazima *et al.* 1995; Stiles, 1978). Um dos atributos importantes é a presença de néctar na fase de botão, que assegura ou estimula a visita pelos beija-flores, induzindo a apresentação secundária do pólen no estigma. Além disso, o néctar disponível e em maior quantidade até o terceiro dia de antese, promove o fluxo do pólen entre flores de diferentes fases. O volume e a concentração do néctar estão dentro da variação de diversas espécies polinizadas por beija-flores (Buzato *et al.* 2000; Snow & Snow, 1980; Sazima *et al.* 1996).

A apresentação secundária do pólen no estigma e a disposição das anteras ao final da antese, indicam que apenas o pólen apresentado secundariamente é que tem possibilidade de ser transportado pelos beija-flores. O estilete longo é outro atributo importante, pois possibilita que o pólen contacte os locais seguros do corpo dos beija-flores, na base do bico no caso de *P. bourcieri*, e na cabeça no caso de *T. furcata* e *C. olivaresi*. Além disso, o estigma fechado no primeiro dia de antese, minimiza as possibilidades de autopolinização, pois o pólen é depositado na superfície externa dos lóbulos e somente no segundo dia de antese é que os lóbulos expõem a superfície receptiva. Estes fatos também indicam que *R. rhabdocalyx* necessita da mediação de um vetor biótico para sua polinização (Lloyd & Webb, 1986). De acordo com Lloyd & Webb (1986) ocorrem diversos tipos de seleção que favorecem a manutenção da protandria em algumas espécies vegetais. Em *R. rhabdocalyx* parece que ocorreu seleção para posicionar o pólen otimamente, uma vez que a protandria envolve mudança na posição das anteras e a colocação do pólen sobre o estigma, indicando que a recepção e remoção devem ocorrer de modo bastante preciso.

As três espécies de beija-flores induzem a apresentação secundária do pólen no estigma e transportam o pólen de *R. rhabdocalyx*. No entanto, o principal vetor de pólen parece ser *P. bourcieri* pela maior frequência de pólen de *Retiniphyllum* nas cargas, quando comparado com as outras espécies de beija-flores, e pelo tipo de estratégia de forrageio (em rota), a qual, segundo Janzen (1971), promove polinização cruzada. Nos meses de setembro e dezembro o macho de *T. furcata* é a espécie mais frequente, no entanto, o comportamento territorial deste beija-flor e, portanto, a sua tendência em forragear num maior número de flores numa mesma planta, promoveria autopolinização no sentido mais amplo (geitonogamia). Porém, é preciso observar o comportamento dos beija-flores mais em detalhe, para determinar o papel de cada espécie de beija-flor na polinização desta Rubiaceae e, concomitante, é necessário determinar o seu sistema de reprodução.

REFERÊNCIAS

- Araujo, A. C., E. A. Fischer & M. Sazima. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revta. Brasil. Bot.* 17(2): 113-118.
- Buzato, S., Sazima, M. & I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Forest Sites. *Biotropica* 32(4b): 824-841.
- Cortés, R. Delprete, P.G., Motley, T. 2002. Sistemática y biogeografía de *Retiniphyllum* (Rubiaceae). Resumen presentado al VIII Congreso Latinoamericano de Botánica.
- Cortés, R. Franco, P. & Rangel, J.O. 1998. La flora vascular de la Sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia* 20(2):103-141.
- Dodson, H.E.M. & Bergström, G. 2000. The ecology and evolution of pollen odors. *Plant. Syst. Evol.* 222: 63-87.
- Estrada, J. & Fuertes, J. 1993. Estudios botánicos en la Guyana colombiana. IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. *Revta. Acad. Colomb. Cienc.* Vol XVIII. Número 17: 483-497.
- Eusse, A.M. & Montes, J.A. 2000. Fenología en las diferentes comunidades vegetales de una cuenca de la región de Chiribiquete en la Amazonía colombiana. Informe parcial Fundación Puerto Rastrojo.
- Hilty, S.L. and Brown, W.L. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Howell, G.J., Slater, A.T. & Knox, R.B. 1993. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany* 41: 417-438.
- Imbert, F.M. & Richards, J. 1993. Protandry, incompatibility and secondary pollen presentation in *Cephalanthus occidentalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 80(4): 395-404.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossinae bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-205.
- Lloyd, D.G. & Webb, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. *New Zealand J. Bot.* 24: 135-162.
- Lunau, K. 2000. The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Syst. Evol.* 222: 89-111.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie & H.G. Baker. 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.

- Rova, J.H.E., Delpetre, P.G., Andersson, L. & Albert, V.A. 2002. A *TRNL-F* CPDNA sequence study of the *condamineae-Rondeletiae-Sipaneeae* complex with implications on the phylogeny of the *Rubiaceae*. *Amer. Journ. Botany* 89(1): 145-159.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Bot. Acta* 109: 149-160.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 136: 195-206.
- Slater, A.T. & Beardsell, D.V. 1991. Secondary pollen presentation in the *Chamelaucium* Alliance of the *Myrtaceae*: A compact substigmatic ring in *Chamelaucium*. *Aust. J. Bot.* 39: 229-239.
- Snow, D.W. & Snow, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* 38: 105-139.
- Stiles, F.G. 1996. A new species of emerald hummingbird (Trochilidae, *Chlorostilbon*) from the Sierra de Chiribiquete, southeastern Colombia, with a review of the *C. mellisugus* complex. *Wilson Bulletin* 108(1): 1-27.
- Stiles, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.* 18:715-727.
- Wolf, L.L.; Stiles, F.G. & Hainsworth, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Animal Ecol.* 32:349-379.
- Yeo, P. F. 1993. Secondary pollen presentation: form, function and evolution (Plant Systematics and Evolution Supplementum 6). Springer, Wien.

ANEXO 1. Fenologia da floração de *Retiniphyllum rhabdocalyx* no período de julho de 1999 a outubro de 2000. Os dados correspondem ao número de flores em cada mês.

Indivíduo	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
1	35.0	10.0	11.0	119.0	54.0	22.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0.0	0.0	8.0	8.0	32.0
2			6.0	19.0	8.0	42.0	0.0	0.0	8.0	0.0		0.0	0.0	2.0	14.0	31.0
3	4.0	4.0	6.0	20.0	36.0	34.0	2.0	0.0	0.0	0.0		0.0	0.0	botões	6.0	16.0
4			6.0	43.0	4.0	8.0	0.0	0.0	7.0	0.0		0.0	0.0	0.0	10.0	33.0
5			20.0	54.0	8.0	23.0	7.0	0.0	2.0	0.0		0.0	0.0			
Média de flores	19.5	7.0	9.8	51.0	22.0	25.8	1.8	0.0	3.4	0.0		0.0	0.0	3.3	9.5	28.0
Desvio padrão	21.9	4.2	6.1	40.9	22.0	12.9	3.0	0.0	3.8	0.0		0.0	0.0	4.2	3.4	8.0
Número de ind. com flores	2.0	2.0	5.0	5.0	5.0	5.0	2.0	0.0	3.0	0.0		0.0	0.0	2.0	4.0	4.0

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
CIRCULANTE