

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

POLINIZAÇÃO POR MORCEGOS GLOSSOPHAGINAE *VERSUS*
PHYLLOSTOMINAE EM FLORESTA DE TERRA FIRME NA
AMAZÔNIA CENTRAL

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

Erich Arnold Fischer

Orientação: Marlies Sazima

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Erich Arnold Fischer
e aprovada pela Comissão Julgadora.
22/11/2000
Marlies Sazima

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

Campinas - 2000

UNIDADE BC
 N.º CHAMADA: Unicamp
F522p
 V. _____ Ex. _____
 TOMBO BC/ 43452
 PROC. 16-592101
 C ☐ D ☒
 PREÇO R\$11,00
 DATA 25/03/01
 N.º CPD _____

UNICAMP
 BIBLIOTECA CENTRAL
 SEÇÃO CIRCULANTE

CM-00153682-4

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

F522p **Fischer, Erich Arnold**
 Polinização por morcegos Glossophaginae versus Phyllostominae em
 floresta de terra firme na Amazônia Central./Erich Arnold Fischer. --
 Campinas, SP. [s.n.], 2000.
 107f. illus.

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

1. Amazônia. 2. Morcegos nectarívoros. 3. Polinização. I. Sazima,
 Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
 III. Título.

Campinas, 22 de novembro de 2000.

Banca Examinadora:

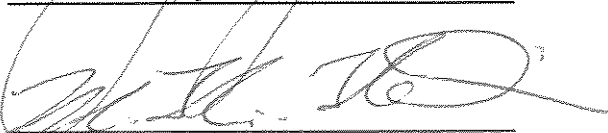
Profa. Dra. Marlies Sazima *(orientadora)*



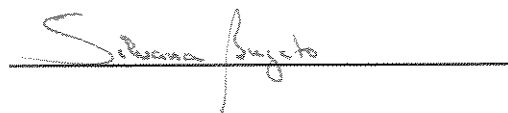
Prof. Dr. Jader Soares Marinho Filho



Prof. Dr. Michael John Gilbert Hopkins



Profa. Dra. Silvana Buzato



Prof. Dr. Ivan Sazima



Prof. Dr. João Semir



Prof. Dr. José Roberto Trigo



**À memória de meu pai, Evaldo
e ao nascimento do Leon, meu filho**

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi possível devido a ajuda de diversas pessoas, colegas e amigos. Agradeço à Marlies Sazima pela orientação desde a graduação e por apoiar esta "empreitada" tão longe da Unicamp, além de encorajar o contato com novas pessoas. À Marlies e ao Ivan Sazima pela amizade, pelo apoio constante e crítica honesta durante toda a minha formação profissional. Aos amigos Marcelo Gordo, Mike Hopkins e Alberto Vicentini, que proporcionaram minha ida à Manaus, à Ducke e às copas das árvores. Agradeço também ao Mike pela orientação informal durante o desenvolvimento do projeto e pelo apoio logístico fornecido através do Projeto Flora da Reserva Ducke. Andréa Araujo, Silvana Buzato, Wagner Fischer, Mike Hopkins, Frederico Lopes, Jader Marinho-Filho, Paulo Eugênio de Oliveira, Ivan Sazima, Marlies Sazima, Eduardo Venticinque e Alberto Vicentini fizeram sugestões e críticas sobre a análise de dados e versões deste manuscrito. Particularmente, agradeço a revisão crítica detalhada pelos membros da banca e pré-banca, Silvana Buzato, Mike Hopkins, Jader Marinho-Filho, Paulo Eugênio de Oliveira, Ivan Sazima, Marlies Sazima. À Andréa Araujo, Paulo Assunção, Sérgio Borges, George Camargo, Cibele Castro, Maria Auxiliadora Costa, Wagner Fischer, Marcelo Gordo, Rogério Gribel, Mike Hopkins, Lúcia Lohmann, Mariana Mesquita, Everaldo Pereira, Marcos Pinheiro, Lilian Procópio, José Eduardo Ribeiro, Cosmo da Silva, Ronis da Silveira, Maria Anália de Souza, Tereza Sposito e Alberto Vicentini pelas sugestões, informações, ajuda e companhia durante o trabalho de campo. Ao Valdir Taddei pela identificação de material zoológico. Ao Claude Gascon pelo apoio logístico através Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. À administração do INPA pelo apoio logístico e permissão para trabalhar na Reserva Ducke; ao CNPq pela bolsa de doutorado. Aos alunos, professores e amigos da Universidade Federal do Amazonas e da Fundação Vitória Amazônica que me levaram a outras partes da Amazônia. Aos colegas e amigos da Unicamp e da UFMS que de diferentes maneiras ajudaram durante a interminável "fase" de redação da tese. Por me aturarem, incentivarem e acompanharem em todos os momentos, quero finalmente agradecer à grande companheira Andrea, à minha mãe, Marlene, e ao maninho Wagão.

Segundo Popper *não precisamos de nenhum sistema definido de referência para a nossa crítica*, podemos até revisar as regras mais fundamentais e abandonar as exigências mais fundamentais se surgir a necessidade de uma medida diversa de estimação. É irracional essa posição? Supõe ela que a ciência é irracional? Não podemos presumir, por certo, que o que é possível no caso de crianças – deslizar, à menor provocação, para padrões de reação inteiramente novos – deveria estar fora do alcance de adultos e inacessível a uma das mais notáveis atividades adultas, a ciência

P. Feyerabend, 1970

CONTEÚDO

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	xii
ABSTRACT	xiii
INTRODUÇÃO	1
MÉTODOS	
<i>Local de estudo.....</i>	4
<i>Espécies estudadas.....</i>	8
<i>Coleta de dados.....</i>	8
<i>Análise de dados.....</i>	14
RESULTADOS	15
<i>Habitat e densidade das espécies quiropterófilas.....</i>	16
<i>Posição no dossel e relações alométricas.....</i>	16
<i>Fenologia e densidade de flores.....</i>	25
<i>Características das unidades de visita.....</i>	29
<i>Concentração de açúcares e volume de néctar.....</i>	33
<i>Efeito de tamanho na quantidade de flores e néctar.....</i>	44
<i>Polinizadores e outros visitantes florais.....</i>	51
DISCUSSÃO	
<i>O conjunto das espécies quiropterófilas da Reserva Ducke.....</i>	60
<i>Densidade e distribuição em três habitat da floresta de terra-firme.</i>	61
<i>Posição no estrato vertical, tamanho e forma das árvores.....</i>	65
<i>Fenologia de floração e densidade de flores.....</i>	67
<i>Características das flores.....</i>	69
<i>Concentração de açúcares e volume de néctar.....</i>	71
<i>Taxa de secreção de néctar.....</i>	73
<i>Efeito de tamanho na quantidade de flores e néctar.....</i>	74
<i>Morcegos polinizadores e outros visitantes.....</i>	77
CONCLUSÕES	81
REFERÊNCIAS	84
APÊNDICE	91

LISTA DE FIGURA

Página

Figura 1. A) Localização da Reserva Ducke (★) na América do Sul . B) Detalhe da região de Manaus a partir de imagem de satélite (INPE/1992). O quadrado central escurecido corresponde à área da Reserva. As áreas com tonalidades vermelha, rosa e branca indicam áreas urbanizadas, desmatadas e/ou abertas. A parte em preto corresponde ao leito do Rio Negro e de outros rios de água preta; a parte azul corresponde às águas do Rio Solimões. C) Esquema da Reserva Ducke, mostrando os igarapés (linhas azuis), as regiões de platô (em verde) e as trilhas percorridas (linhas vermelhas).....	5
Figura 2. Médias mensais de temperatura e pluviosidade durante período de 1990-1996, na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	6
Figura 3. Visão geral dos habitat platô (A) e baixio (B) e detalhes da variação do solo (areia/argila) entre os habitat platô (C), vertente (D) e baixio (E), em floresta de terra-firme, Reserva Ducke, Amazônia Central.....	9
Figura 4. Altura média das árvores vizinhas em relação à altura de indivíduos focais (veja procedimentos), para oito espécies polinizadas por morcegos Glossophaginae (círculos) e Phyllostominae (losangos) na Reserva Ducke, Amazônia Central. Abreviaturas cf. Tabela 1.....	20
Figura 5. Altura média das árvores vizinhas, dentro de classes de porcentagem de sobreposição das copas, em relação à altura de indivíduos focais (veja procedimentos), para espécies polinizadas por morcegos Glossophaginae (à esquerda da linha pontilhada) e Phyllostominae (à direita da linha pontilhada), na Reserva Ducke, Amazônia Central. Abreviaturas dos nomes das espécies segue Tabela 1.....	21
Figura 6. Variação do número de copas sobrepostas acima (losangos) e abaixo (círculos) em função do raio da copa de indivíduos focais (veja procedimentos) de oito espécies polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	22
Figura 7. Variação do diâmetro da copa (acima) e do diâmetro do tronco (abaixo) em função da altura, para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (círculos preenchidos) e Phyllostominae (círculos vazios), na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	23
Figura 8. Fenologia de floração de nove espécies arbóreas na Reserva Ducke, Amazônia Central. Linhas pontilhadas representam as espécies polinizadas por Glossophaginae e linhas inteiras as espécies polinizadas por Phyllostominae. Código das espécies segue Tabela 1.....	26
Figura 9. Variação da densidade de flores ou capítulos funcionais por noite para nove espécies arbóreas polinizadas por Glossophaginae (A) e Phyllostominae (B), bem como variação do número de flores ou capítulos funcionais por noite por indivíduo destas mesmas espécies polinizadas por Glossophaginae (C) e por Phyllostominae (D), ao longo de vinte e quatro quinzenas, entre abril de 1996 a março de 1997, na Reserva Ducke, Amazônia Central. Note variação de escala nos eixos das ordenadas, inclusive escala logarítmica na figura B.....	27
Figura 10. Variação da densidade de flores e/ou capítulos funcionais por noite, ao longo de vinte e quatro quinzenas (de abril de 1996 a março de 1997), em três habitat (Platô, Vertente e Baixio), para nove espécies arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central. Note eixo das ordenadas em escala logarítmica.....	28

Figura 11. A) Flor de *Ep. duckeana*, B) Flores de *Co. longipendula*, C) Capítulo de *Pa. nitida* em corte longitudinal, indicando diferentes tipos de flores, D) Capítulo de *Pa. pendula*..... 30

Figura 12 Disposição das flores nas inflorescências de espécies polinizadas por Glossophaginae e *Ph. discolor* na Reserva Ducke, Amazônia Central..... 31

Figura 13. Variação da concentração de açúcares (%) no néctar em função do volume (µl) para flores de dois indivíduos de *Couepia longipendula* (flores de cada indivíduo estão indicadas por marcas diferentes), na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha contínua indica a relação negativa quando tomados todos os pontos juntos ($Y = 21,8 - 0,031 X$; $p < 0,01$, $r^2 = 0,48$, $n = 15$); a linha pontilhada indica a relação positiva quando tomados apenas os pontos circulares, correspondentes a um mesmo indivíduo ($Y = 18,2 + 0,029 X$; $p < 0,05$, $r^2 = 0,68$, $n = 15$)..... 36

Figura 14. Variação da concentração de açúcares (%) no néctar em função do volume (µl) entre capítulos de *Parkia pendula*, na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha indica a relação positiva das variáveis ($Y = 10,7 + 0,006 X$; $p < 0,01$, $r^2 = 0,69$, $n = 9$)..... 37

Figura 15. Valores de concentração de açúcares (%) contra os valores de volume de néctar (µl) para as flores de *Caryocar villosum*, na Reserva Ducke, Amazônia Central..... 38

Figura 16. Variação da concentração de açúcares (A) e do volume de néctar (B) para flores de dois indivíduos de *Couepia longipendula* (pontos azuis indicam indivíduo = 1 e os vermelhos, indivíduo = 2; cf. Tabela 6), amostradas em intervalos constantes (veja Tabela 6), durante o período de antese..... 39

Figura 17. Variação da concentração de açúcares (A) e do volume de néctar (B) entre flores de *Parkia pendula* ao longo do período de antese. A classe de horário = 1 corresponde ao intervalo entre 1901-2000h, a classe = 2 entre 2001-2100h, e assim sucessivamente..... 40

Figura 18. Variação da concentração de açúcares (A) e do volume de néctar (B) entre flores de *Caryocar villosum* ao longo do período de antese. A classe de horário = 1 corresponde ao intervalo entre 1901-2000h, a classe = 2 entre 2001-2100h, e assim sucessivamente..... 41

Figura 19. Variação da taxa de secreção de néctar (µl.min⁻¹) em função do diâmetro da flor (na região da abertura do cálice; valores em mm), para flores de dois indivíduos (um identificado por círculos preenchidos e outro por círculos vazios) de *Couepia longipendula*, na Reserva Ducke, Amazônia Central. As linhas contínuas correspondem às funções estimadas para cada intervalo de amostragem e os pontos correspondem às médias da taxa de secreção de néctar, para cada flor, entre os diferentes intervalos. A linha pontilhada representa a função estimada a partir dos valores médios. Veja regressões na Tabela 7..... 43

Figura 20. Variação da taxa de secreção de néctar ($\mu\text{l}.\text{min}^{-1}$) em função do diâmetro da flor (na região da abertura do cálice; valores em mm), para flores de <i>Caryocar villosum</i> , na Reserva Ducke, Amazônia Central. As linhas contínuas correspondem às funções estimadas para cada intervalo de amostragem e os pontos correspondem às médias da taxa de secreção de néctar, para cada flor, entre os diferentes intervalos. A linha pontilhada representa a função estimada a partir dos valores médios. Veja regressões na Tabela 7.....	45
Figura 21. Variação da taxa de secreção de néctar ($\mu\text{l}.\text{min}^{-1}$) vs o diâmetro do capítulo (na região das flores nectaríferas; valores em mm) de <i>Parkia pendula</i> , na Reserva Ducke, Amazônia Central. As marcas vermelhas correspondem aos valores da primeira amostragem (entre 2000-2200 h) e as azuis aos da segunda amostragem (entre 2300-0100 h). Os pontos pretos correspondem às médias da taxa de secreção de néctar, para cada flor, entre os intervalos.....	46
Figura 22. Diagrama de caminhos mostrando as direções das relações entre sete variáveis usadas para testar o efeito de tamanho sobre a quantidade de unidades de visita (flores ou capítulos) produzidas e sobre o volume de néctar, para árvores polinizadas por morcegos na Amazônia Central. Ao lado das setas, são apresentados os respectivos coeficientes de regressão parcial padronizados. DCOPA = diâmetro da copa, PSECO = Peso seco médio das flores ou capítulos, NINF = número de inflorescências produzidas, FLOINF = número médio de flores ou capítulos por inflorescência, TFLOR = total estimado de flores produzidas, FNOITE = número de flores ou capítulos funcionais por noite, NECVOL = volume médio de néctar por flor ou capítulo.....	49
Figura 23. A-B) Visitas de Glossophaginae a <i>Co. longipendula</i> . C-D) Visitas de <i>Ph. discolor</i> a <i>Parkia pendula</i>	53
Figura 24. Variação do tempo de intervalo entre os turnos de visita contra o tempo de duração dos turnos de visita para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	55
Figura 25. Variação do tempo de duração dos turnos de visita (acima) e do tempo de intervalo entre turnos de visita (abaixo) contra o número máximo de morcegos presentes simultaneamente em cada turno de visita, para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	57
Figura 26. Variação da proporção entre o tempo de duração e de intervalo dos turnos de visita em função do número máximo de morcegos presentes simultaneamente em cada turno de visita, para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha pontilhada corresponde a equação estimada tomando juntos os valores de ambos os tipos de morcegos.....	58
Figura 27. Variação do número máximo de morcegos presentes simultaneamente em cada turno de visita em função da quantidade de flores ou capítulos funcionais por noite, para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha pontilhada corresponde a equação estimada tomando juntos os valores de ambos os tipos de morcegos.....	59

LISTA DE TABELAS

	Página
TABELA 1. Espécies estudadas na Reserva Ducke, Amazônia Central, e as abreviaturas usadas neste estudo	10
TABELA 2. Densidade de indivíduos em flor ($n \cdot ha^{-1}$) para nove espécies arbóreas polinizadas por morcegos (amostradas ao longo de 12 meses em 14,8 ha), na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	17
TABELA 3. Média e desvio padrão (n) das medidas de tamanho de nove espécies arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	19
TABELA 4. Regressões de diâmetro da copa (m) (DCOPA) e diâmetro do tronco (cm) (DTRON) em função da altura (m) (ALT), para árvores polinizadas por morcegos Phyllostominae e Glossophaginae em três habitat na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	24
TABELA 5. Quantidade de inflorescências (ou de conjuntos de capítulos, para as espécies de <i>Parkia</i>) e de flores (ou de capítulos, para as espécies de <i>Parkia</i>) produzidas, e a biomassa das unidades de visitas, para nove espécies arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	32
TABELA 6. Tamanho, taxa de secreção de néctar e concentração de açúcares de flores mantidas ensacadas durante a antese, pertencentes a quatro árvores de três espécies polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central. Valores correspondem a média $\pm$ DP (número de flores ou de capítulos). Valores em azul correspondem às médias incluindo as flores de ambos os indivíduos de <i>Couepia longipendula</i>	34
TABELA 7. Regressões da taxa de secreção de néctar (TSN) como função do diâmetro da flor (DFLO), para duas espécies arbóreas polinizadas por morcegos, na Reserva Ducke, Amazônia Central. São apresentados os resultados das regressões para cada intervalo de amostragem, bem como para os valores médios da taxa de secreção de néctar por flor.....	42
TABELA 8. Coeficientes de correlação (Pearson) entre as variáveis usadas para testar o efeito de tamanho na produção de flores e de néctar, para árvores polinizadas por morcegos, na Reserva Ducke, Amazônia Central. Valores em negrito são significativos ($p < 0.05$).....	47
TABELA 9. Proporção da determinação conferida pelas variáveis independentes do diagrama de caminhos apresentado na Figura 22, bem como a proporção da variância não-explicada através da análise de caminhos e da análise de regressão, para árvores polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	50
TABELA 10. Espécies de morcegos capturados próximos às flores de seis espécies arbóreas na Reserva Ducke, Amazônia Central.....	52
TABELA 11. Visitantes registrados nas flores de nove espécies arbóreas na Reserva Ducke, Amazônia Central. PHY = <i>Phyllostomus discolor</i> ; GLO = Glossophaginae; CAR = <i>Carollia perspicillata</i> ; POT = <i>Potos flavus</i> ; MAR = Mariposas; CAL = <i>Caluromys philander</i> ; BEF = Beija-flores; BRO = <i>Brotogeris chrysopterus</i>	61

RESUMO

O objetivo deste estudo é comparar atributos entre plantas polinizadas por morcegos Glossophaginae e Phyllostominae, em floresta de "terra-firme" na Amazônia Central; em três habitat: floresta de baixio (BAI), floresta de platô (PLA) e floresta de vertente (VER). Trinta e quatro indivíduos de plantas quiropterófilas, pertencentes a nove espécies arbóreas, foram registradas em flor ao longo de um ano em 14,8 ha, sendo que metade delas foi polinizada por Glossophaginae e metade por Phyllostominae. Cinco espécies de dois gêneros, *Caryocar* e *Parkia*, foram polinizadas principalmente por Phyllostominae. As demais quatro espécies, dos gêneros *Caryocar*, *Lecythis*, *Eperua* e *Couepia*, utilizaram principalmente morcegos Glossophaginae como polinizadores. Árvores polinizadas por Phyllostominae ocorreram em maior densidade no PLA e não foram registradas no BAI, ao passo que árvores polinizadas por Glossophaginae tiveram maior densidade no BAI e ocorreram em baixa densidade no PLA. Em VER, a densidade de árvores polinizadas por Glossophaginae foi a mesma que a de polinizadas por Phyllostominae. As espécies polinizadas por morcegos Glossophaginae foram mais baixas e apresentaram menor diâmetro de copa e do tronco, que as espécies polinizadas por Phyllostominae. As espécies deste último grupo ocuparam posições mais altas no estrato vertical da floresta de platô, que as espécies polinizadas por Glossophaginae. Por outro lado, relações alométricas mostraram que espécies polinizadas por um ou outro tipo de morcego não diferem quanto às proporções entre diâmetro da copa, diâmetro do tronco e altura.

Estratégias fenológicas do tipo cornucópia foi uma tendência para espécies polinizadas por Phyllostominae e também para espécies polinizadas por Glossophaginae no PLA. Florações do tipo "estado constante" caracterizaram as espécies polinizadas por Glossophaginae no BAI. As flores e capítulos visitados por Phyllostominae têm simetria radial e as flores polinizadas por Glossophaginae foram principalmente zigomorfas. As espécies polinizadas por Glossophaginae apresentaram volume de néctar muito mais baixo que as espécies polinizadas por Phyllostominae. A concentração de açúcares no néctar foi pouco maior para espécies polinizadas por Glossophaginae que para as polinizadas por Phyllostominae. A quantidade de flores e a de néctar produzidos por árvores quiropterófilas variaram em função do tamanho dos indivíduos e das unidades de visita. O diâmetro da copa e a biomassa média das flores/capítulos afetaram direta e/ou indiretamente o número de inflorescências por árvore, o número médio de flores/capítulos produzidos por inflorescência, o total de flores/capítulos produzidos por árvore, o número de flores/capítulos funcionais por noite e o volume médio de néctar por flor/capítulo.

Lonchophylla thomasi (Glossophaginae) e *Phyllostomus discolor* (Phyllostominae) foram os polinizadores das espécies de plantas estudadas. Os Glossophaginae forragearam solitariamente ou em duplas visitando as flores em voo pairado. As visitas de *Ph. discolor* foram feitas em grupos de 5-30 indivíduos. Durante as visitas, estes morcegos agarraram-se às inflorescências ou ramos. Foram também registradas visitas de *Potos flavus* (Procyonidae) e *Caluromys philander* (Didelphidae) a flores polinizadas por Phyllostominae.

As diferenças encontradas entre espécies polinizadas por Glossophaginae e Phyllostominae, no local de estudo, indicam a ocorrência de duas categorias de plantas neotropicais que utilizam morcegos como vetores de pólen.

ABSTRACT

The aim of this study is to contrast attributes between plants pollinated by Glossophaginae and Phyllostominae bats in the "terra-firme" Amazonian forest. The study was conducted in three habitats: "floresta de baixo" (BAI), "floresta de platô" (PLA) and "floresta de vertente" (VER). Thirty four individuals of bat-pollinated plants belonging to nine tree species were recorded throughout one year in 14.8 ha, half of them being pollinated by Glossophaginae and half by Phyllostominae. Five species in two genera, *Caryocar* and *Parkia*, were mainly pollinated by Phyllostominae. Glossophaginae were pollen vectors of the other four species, in the genera *Caryocar*, *Lecythis*, *Eperua* and *Couepia*. Density of Phyllostominae-pollinated species was higher in PLA but density of Glossophaginae-pollinated species was higher in BAI and lower in PLA. In VER the density was similar between the two groups of bat-pollinated plants. Trees pollinated by Glossophaginae were smaller and presented smaller canopies and trunk diameters than those pollinated by Phyllostominae bats. Phyllostominae-pollinated trees occupied the upper canopy profile than the Glossophaginae-pollinated ones. However, allometric relationships for canopy diameter, trunk diameter and height did not indicate differences in shape between trees pollinated by Glossophaginae and Phyllostominae bats.

The "cornucopia" phenological strategy was found among the Phyllostominae-pollinated species, as well as among the Glossophaginae-pollinated ones in PLA. The "steady state" flowering pattern was recorded for plants pollinated by Glossophaginae in BAI. Blossoms visited by Phyllostominae have radial symmetry, whereas flowers pollinated by Glossophaginae are mainly zygomorphic. Total nectar volume per blossom was much lower for Glossophaginae-pollinated flowers than for those pollinated by Phyllostominae. However, nectar sugar concentration was slightly higher for species pollinated by Glossophaginae than for species pollinated by other group. The quantities of blossoms and nectar produced by the bat-pollinated trees at the study site varied as a function of the tree and the blossom sizes. Canopy diameter and mean blossom biomass directly and/or indirectly affected the number of inflorescences per tree, the mean number of blossoms per inflorescence, the total number of blossoms produced per tree, the mean number of open blossoms per night and the mean nectar volume per blossom.

Lonchophylla thomasi (Glossophaginae) and *Phyllostomus discolor* (Phyllostominae) were the pollinators for the studied bat-pollinated plants. The Glossophaginae foraged alone or in pairs, and hovered while approaching flowers and drinking nectar. In contrast, visits by *Ph. discolor* were typically in flocks of 5-30 individuals. These latter bats clung on the inflorescences and/or branches while visiting flowers. Visits of *Potos flavus* (Procyonidae) and *Caluromys philander* (Didelphidae) were also recorded to Phyllostominae-pollinated blossoms.

Differences found between species pollinated by Phyllostominae and those pollinated by Glossophaginae, at the study site, support the occurrence of two categories of neotropical plants which use bats as pollen vectors.

INTRODUÇÃO

Visitas de morcegos às flores são conhecidas há mais de duzentos anos, mas a atuação destes animais como vetores de pólen foi reconhecida apenas no final do século passado (Endress 1994, Proctor et al. 1996). Este reconhecimento tardio (veja também Fleming & Sosa 1994) é devido, em parte, às dificuldades de registrar o comportamento dos morcegos durante suas visitas noturnas às flores. Atualmente, são conhecidas mais de 750 espécies de angiospermas em 64 famílias, cujas flores são polinizadas por morcegos, sendo que 80 % destas espécies são neotropicais (Heithaus 1982, Endress 1994). Estas plantas freqüentemente apresentam hábito arbóreo, mas podem também ser arbustos, trepadeiras lenhosas e herbáceas, bem como ervas terrestres e epífitas. Embora sejam restritas aos trópicos, flores polinizadas por morcegos são encontradas em quase todos os tipos de ambiente, desde desertos e campos de altitude até savanas e florestas pluviais (Vogel 1968, 1969a, 1969b, Baker 1973, Start & Marshall 1976, Sazima & Sazima 1975, 1977, Sazima et al. 1989, 1994a, 1999, Fischer et al. 1992, Gribel & Hay 1993, Helversen 1993, Endress 1994, Fleming et al. 1994, Petit 1997, Ruiz et al. 1997, Machado et al. 1998).

Em diferentes partes dos trópicos, as flores polinizadas por morcegos apresentam um conjunto de características mais ou menos semelhantes entre si, conhecido como "síndrome de quiropterofilia" (Faegri & van der Pijl 1971, Vogel 1990, Proctor et al. 1996). Comparativamente a flores de espécies aparentadas e polinizadas por outros tipos de vetores, as flores quiropterófilas são geralmente maiores e mais robustas, produzem maior quantidade de pólen e de néctar, porém com baixa concentração de açúcares. A composição química do néctar de flores quiropterófilas também difere daquela de flores polinizadas por outros tipos de vetores (Baker 1978, Baker et al. 1998). Outras características das flores quiropterófilas são (cf. Faegri & van der Pijl 1971, Proctor et al. 1996) antese noturna, localização exposta, odor forte e geralmente desagradável (veja também Knudsen & Tollsten 1995, Sazima et al. 1999), coloração geralmente branca ou verde, mas também amarela ou vermelha pouco conspicua.

Com base nos registros fósseis, as flores quiropterófilas neotropicais e paleotropicais parecem ter evoluído independentemente (Heithaus 1982, Endress 1994, Proctor et al. 1996). Assim, gêneros pantropicais (e.g. *Ceiba*, *Eperua*, *Parkia* e *Mucuna*)

com espécies quiropterófilas de ambos os lados do Atlântico seriam casos de convergência (Baker 1973, Heithaus 1982, Hopkins 1984, Vogel 1990, Hopkins & Hopkins 1993). Por outro lado, com base na biologia floral, polinização e em estudos taxonômicos, Hopkins (1998) sugere que espécies quiropterófilas de *Parkia* não devem ter evoluído independentemente, apontando que a dispersão trans-oceânica seria uma possibilidade.

Espécies de morcegos que visitam flores pertencem a duas famílias geograficamente separadas (veja Nowak 1994 e referências incluídas), Phyllostomidae (Microchiroptera) nos neotrópicos e Pteropodidae (Megachiroptera) nos paleotrópicos. Além de apresentarem sistema de ecolocação, ausente entre os Pteropodidae (exceto numa espécie), os Phyllostomidae são em média menores, apresentam dieta mais diversificada e maior capacidade de manobras em vôo que os Pteropodidae (veja Fleming 1982 e referências incluídas). Duas subfamílias são descritas como principalmente nectarívoras. Ambas, Glossophaginae (Phyllostomidae) e Macroglossinae (Pteropodidae), apresentam espécies de pequeno porte, morfologicamente adequadas às visitas às flores e cujas dietas incluem néctar e pólen (Start & Marshall 1976, Gardner 1977, Fleming 1982, Heithaus 1982, Hopkins & Hopkins 1993, Law 1995).

Nos neotrópicos, a maioria das espécies de plantas quiropterófilas conhecidas utilizam exclusiva ou principalmente morcegos Glossophaginae como vetores de pólen (e.g. Sazima & Sazima 1980, Sazima et al. 1989, 1995, 1999, Fischer et al. 1992, Gribel & Hay 1993, Valiente-Banuet et al. 1996, Petit 1997, Ruiz et al. 1997), mas algumas plantas podem ser polinizadas também por morcegos de outras subfamílias, como Phyllostominae, Stenodermatinae e Carollinae (e.g. Heithaus et al. 1974, Sazima & Sazima 1975, 1978a, Hopkins 1984). Dentre os não-Glossophaginae, espécies de *Phyllostomus* (Phyllostominae) destacam-se como polinizadores principais de algumas espécies de plantas quiropterófilas (e.g. Carvalho 1960, Baker 1973, Hopkins 1984, 1998) e como vetores adicionais de outras, que são polinizadas também por Glossophaginae (e.g. Heithaus et al. 1974, Sazima & Sazima 1977, Fischer 1992, Gribel & Hay 1993). De modo geral, apenas morcegos Glossophaginae e Phyllostominae têm sido considerados como “polinizadores principais” de plantas quiropterófilas neotropicais, sendo que morcegos Stenodermatinae e Carollinae têm sido considerados vetores secundários. Dentre os Phyllostominae, entretanto, apenas um de onze gêneros inclui espécies de morcegos que visitam flores. Este gênero,

Phyllostomus, por sua vez, compreende quatro espécies das quais apenas duas (*P. discolor* e *P. hastatus*) são consideradas antófilas ou visitantes de flores (Carvalho 1960, Gardner 1977, Sazima e Sazima 1977, Fleming 1982, Heithaus 1982, Hopkins 1984, Gribel e Hay 1993, Nowak 1994). É interessante notar também que a evolução do “ramo” de Glossophaginae, assim como o de Stenodermatinae e o de Carolliinae, ocorreu possivelmente a partir do gênero *Phyllostomus* (veja revisão em Fleming 1988).

Phyllostomus spp. (30-100 g) agarram-se às flores durante suas visitas, assim como morcegos Stenodermatinae e Carolliinae – e.g. *Artibeus*, *Platyrrhinus* (= *Vampyrops*), *Carollia*, *Sturnira*, *Rhinophylla* (Heithaus et al. 1974, Sazima & Sazima 1975, 1977, Hopkins 1984, Buzato & Franco 1992, Sazima et al. 1994b). Exceto talvez por uma espécie, *Phyllostomus discolor*, os morcegos neotropicais não-Glossophaginae, visitantes de flores, têm baixa demanda por néctar, uma vez que são principalmente frugívoros ou carnívoros (Gardner 1977, Nowak 1994, Sazima et al. 1994b, Fischer et al. 1997). Por outro lado, os Glossophaginae (6-30 g) tipicamente adejam defronte as flores durante suas visitas e apresentam alta demanda diária por néctar (Fleming 1982, Helversen & Reyer 1984, Nowak 1994, Helversen 1993, Sazima et al. 1994a, 1995, Arends et al. 1995). Os morcegos Glossophaginae geralmente visitam flores solitariamente ou em duplas, podendo também fazê-lo em grupos maiores (Howell 1979, Lemke 1984). Por outro lado, os Phyllostominae freqüentemente visitam flores em grupos de mais de cinco indivíduos, embora possam também forragear em duplas ou solitariamente (Sazima & Sazima 1977, McCracken & Bradbury 1981, Fischer 1992). Além do tamanho do grupo, o padrão de forrageamento de morcegos de ambas as subfamílias pode variar, desde visitas seguindo rotas preestabelecidas (“traplining”) até comportamento territorial em agrupamentos de flores. Encontros agressivos intra e interespecíficos têm sido citados tanto para os Phyllostominae como para os Glossophaginae (Sazima & Sazima 1977, 1980, Fleming 1982, Howell 1979, Lemke 1984, Eguiarte et al. 1987, Fischer 1992, Gribel & Hay 1993, Buzato et al. 1994).

Devido a grande variação de comportamento, de morfologia e de tamanho entre morcegos destas subfamílias, poderia ser esperado que o sistema de polinização e as características das flores diferissem entre espécies polinizadas por Glossophaginae e por Phyllostominae. Com base nisso, o propósito deste trabalho é comparar atributos entre espécies de plantas polinizadas por morcegos Glossophaginae e Phyllostominae, em 14,8

ha de floresta de "terra-firme" na Reserva Ducke, Amazônia Central. Os principais objetivos foram: verificar a proporção de espécies/indivíduos cujas flores são polinizadas por morcegos Glossophaginae e/ou Phyllostominae; verificar se há diferença de hábito, tamanho e forma entre plantas polinizadas por Glossophaginae e Phyllostominae; registrar a distribuição das espécies quiropterófilas nos diferentes habitat e sua posição relativa no estrato vertical da floresta; verificar a duração e o período de floração das espécies de plantas quiropterófilas; registrar as características morfológicas e funcionais das flores polinizadas por Glossophaginae e/ou Phyllostominae; verificar se há variação do volume e da concentração de açúcares no néctar entre flores polinizadas por morcegos de subfamílias diferentes; verificar se há efeito do tamanho das flores sobre a taxa de secreção de néctar; determinar o efeito do tamanho da planta sobre a produção de flores e de néctar por flor; determinar o comportamento de visitas dos morcegos Glossophaginae e Phyllostominae e, finalmente, verificar o efeito da quantidade de flores e de néctar sobre a frequência de visitas dos morcegos em plantas focais.

MÉTODOS

Local de estudo

O estudo foi feito em floresta de "terra-firme", na Reserva Florestal Adolfo Ducke – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazônia Central (2° 53' S, 59° 56' W; Km 26 da estrada AM-010; altitude 80-100 m; Figura 1). O clima é tropical úmido com baixa sazonalidade (Ribeiro & Santos 1975); há menor pluviosidade entre junho e agosto (50-150 mm por mês) e maior de novembro a abril (250-400 mm por mês) (Figura 2); a precipitação anual atinge *ca.* 2300 mm e a temperatura média anual é *ca.* 26 °C (Marques-Filho et al. 1981, Souza 1996). São conhecidas aproximadamente 2300 espécies de plantas vasculares na Reserva Ducke, distribuídas em 510 gêneros e 112 famílias (Prance 1990, Ribeiro et al. 1999). A reserva compreende área de 10 000 ha, sendo que 90 % é representada por vegetação primária (Prance 1990) contígua à floresta amazônica a leste e a norte, mas cercada por áreas alteradas nos limites sul e oeste (Figura 1b). A expansão acelerada da cidade de Manaus poderá, em breve, isolar a

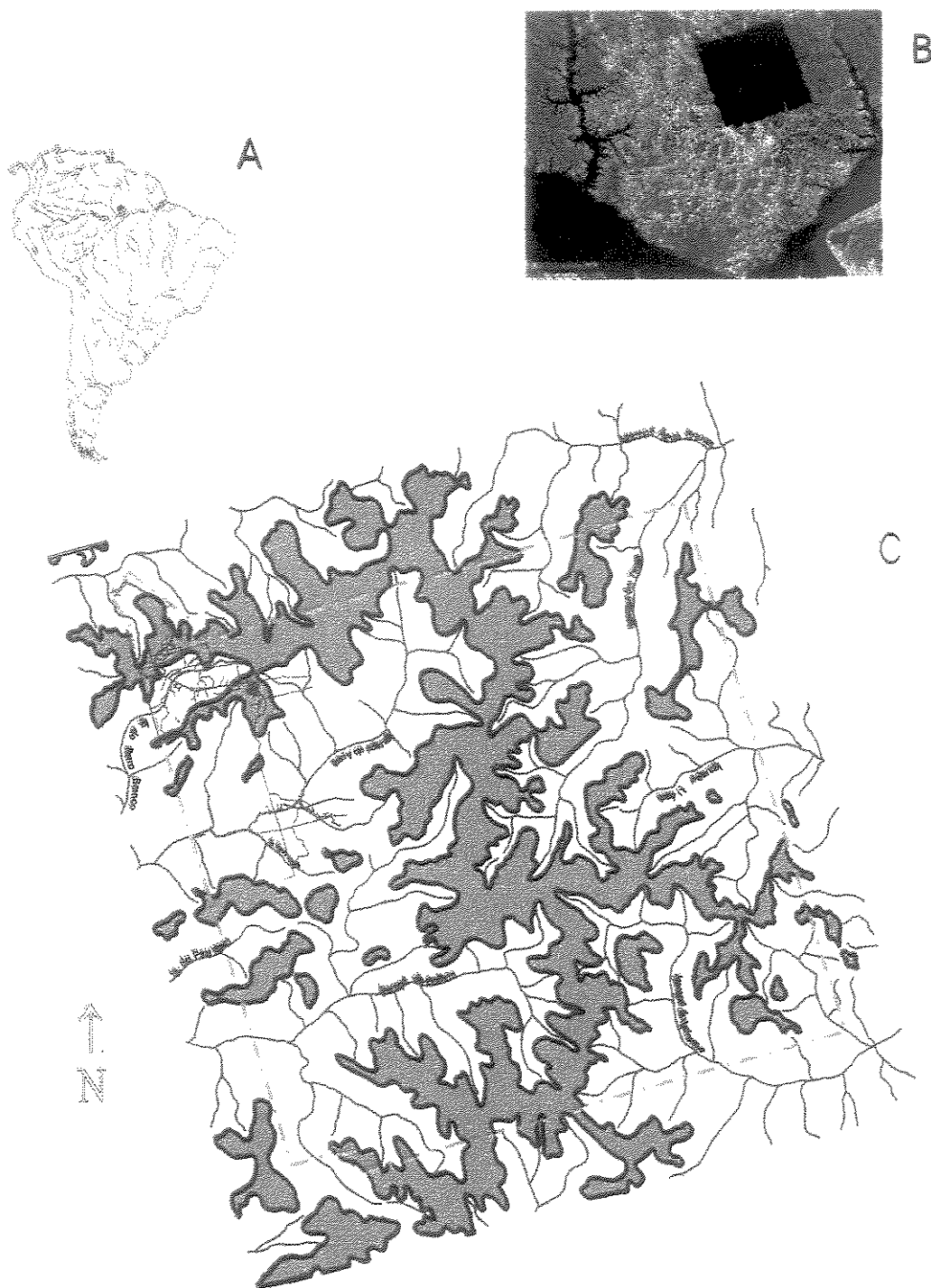


Figura 1. A) Localização da Reserva Ducke (★) na América do Sul . B) Detalhe da região de Manaus a partir de imagem de satélite (INPE/1992). O quadrado central escurecido corresponde à área da Reserva. As áreas com tonalidades vermelha, rosa e branca indicam áreas urbanizadas, desmatadas e/ou abertas. A parte em preto corresponde ao leito do Rio Negro e de outros rios de água preta; a parte azul corresponde às águas do Rio Solimões. C) Esquema da Reserva Ducke mostrando os igarapés (linhas azuis), as regiões de platô (em verde) e as trilhas percorridas (linhas vermelhas).

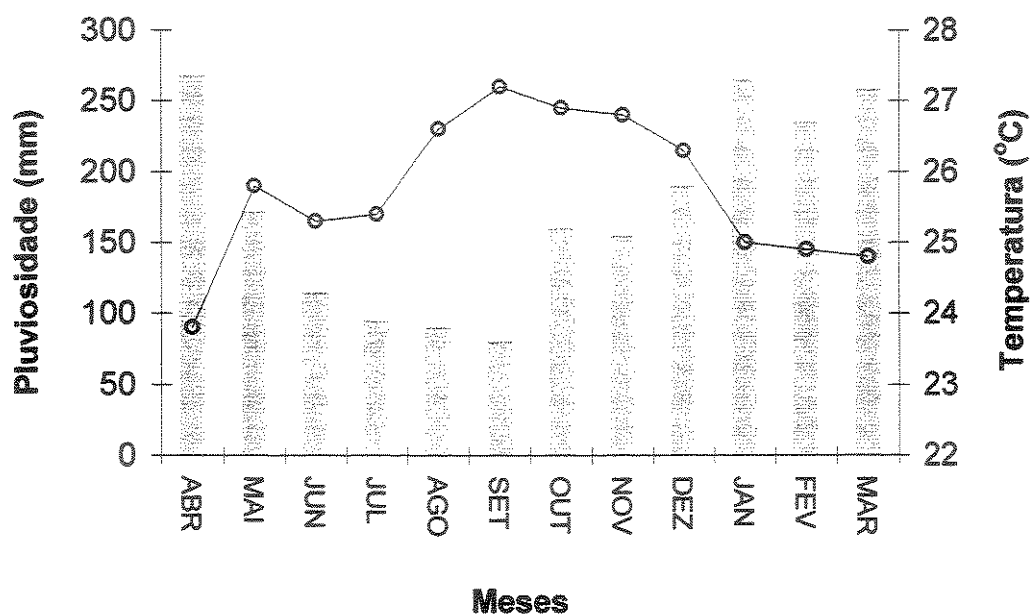


Figura 2. Médias mensais de pluviosidade (barras) e temperatura (linha-pontos) durante período de 1990-1996, na Reserva Ducke, Amazônia Central.

TABELA 1. Espécies de plantas quiropterófilas estudadas na Reserva Ducke, Amazônia Central, e as abreviaturas usadas neste estudo.

Espécies	Abreviaturas	Famílias
<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.	Cargla	Caryocaraceae
<i>Caryocar pallidum</i> A.C. Smith	Carpal	Caryocaraceae
<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	Carvil	Caryocaraceae
<i>Couepia longipendula</i> Pilger	Coulong	Chrysobalanaceae
<i>Eperua duckeana</i> Cowan	Epeduc	Caesalpinaceae
<i>Lecythis poiteauii</i> Berg	Lecpoi	Lecythidaceae
<i>Parkia decussata</i> Ducke	Pardec	Mimosaceae
<i>Parkia nitida</i> Miq.	Parnit	Mimosaceae
<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Walp.	Parpen	Mimosaceae

reserva num fragmento florestal urbano. A Reserva Ducke é considerada uma das áreas prioritárias para estudos na Amazônia Central devido a velocidade da ocupação humana na região de Manaus, bem como devido à sua localização na confluência de regiões fitogeográficas diferentes (Prance 1990, Nelson et al. 1990, Ribeiro et al. 1999).

As espécies polinizadas por morcegos foram amostradas em três habitat no local de estudo, determinados por diferenças de solo e vegetação (cf. Ribeiro et al. 1994, 1999) (Figura 3): "floresta de baixo" (BAI), área de deposição ao longo de igarapés, solo arenoso com acúmulo de matéria orgânica, com árvores de 20 a 35 m de altura; "floresta de platô" (PLA) que compreende áreas mais altas, de solo argiloso, bem drenado, com árvores de 25 a 45 m de altura; "floresta de vertente" (VER) ocorre em locais de declividade, entre o platô e o baixo, com solo areno-argiloso e árvores de 25 a 35 m de altura.

Espécies estudadas

Neste estudo são incluídas nove espécies arbóreas, distribuídas em cinco gêneros de famílias ou subfamílias distintas (Tabela 1). As espécies de plantas foram incluídas com base no registro de indivíduos em área amostral de 14,8 ha (veja próxima seção), durante o período de estudo. Exceto pelas espécies de *Parkia*, as demais espécies estudadas apresentam flores solitárias como unidades de visita para os polinizadores. As espécies de *Parkia* apresentam flores com funções diferentes reunidas em capítulos. Neste trabalho são apresentados dados sobre a quantidade de capítulos destas espécies, que podem ser convertidos em quantidade de flores com base em Hopkins (1984).

Coleta de dados

Para a amostragem da densidade das espécies de plantas polinizadas por morcegos, em diferentes habitat, foram estabelecidos, como transectos, trechos de trilhas existentes na mata. As áreas incluídas correspondem aos baixios ao longo do Igarapé do Barro Branco e Igarapé do Acará, além do platô entre estes dois igarapés (Figura 1). Estes trechos foram escolhidos de modo a formarem circuitos, evitando assim a necessidade de percorrer trechos repetidamente durante a mesma amostragem, e também com o



Figura 3. Habitats da floresta de terra-firme, Reserva Ducke, Amazônia Central. A) trecho do igarapé Acará e floresta de baixio; B) floresta de platô; C) detalhe do solo argiloso no platô (a camada de folhiço foi removida).

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

TABELA 1. Espécies de plantas quiropterófilas estudadas na Reserva Ducke, Amazônia Central, e as abreviaturas usadas neste estudo.

Espécies	Abreviaturas	Famílias
<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.	Cargla	Caryocaraceae
<i>Caryocar pallidum</i> A.C. Smith	Carpal	Caryocaraceae
<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	Carvil	Caryocaraceae
<i>Couepia longipendula</i> Pilger	Coulong	Chrysobalanaceae
<i>Eperua duckeana</i> Cowan	Epeduc	Caesalpinaceae
<i>Lecythis poiteau</i> Berg	Lecpoi	Lecythidaceae
<i>Parkia decussata</i> Ducke	Pardec	Mimosaceae
<i>Parkia nitida</i> Miq.	Parnit	Mimosaceae
<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Walp.	Parpen	Mimosaceae

intuito de incluir áreas representativas dos três habitat. A presença ou ausência de árvores quiropterófilas não foi considerada para a escolha dos trechos de trilha. No total, foram incluídos aproximadamente 14800 m de trilhas sendo 8400 m em PLA, 4400 m em BAI e 2000 m em VER. De abril de 1996 a março de 1997, *ca.* metade das trilhas foram percorridas quinzenalmente, de modo que todo o transecto (14800 m) fosse amostrado mensalmente. A busca de indivíduos em flor consistiu principalmente na procura por flores ou partes florais derrubadas a até cinco metros de ambos os lados do transecto, totalizando *ca.* 14,8 ha de área amostrada. Adicionalmente, nesta faixa de 10 m ao longo do transecto, as copas eram examinadas em busca de flores ou botões, a partir do solo com auxílio de binóculo. Cada árvore encontrada em flor foi numerada e marcada. Cada indivíduo marcado era revisitado mensal ou quinzenalmente para novo registro do seu estado fenológico. Algumas árvores quiropterófilas em flor, encontradas fora da área preestabelecida (14,8 ha), também foram marcadas e visitadas, mas foram excluídas dos cálculos de densidade.

Exceto pela amostragem de árvores em flor e pelo registro do diâmetro do tronco a 1,5 m de altura (DTRON), os demais dados foram tomados à partir do dossel da floresta. Com uso de equipamentos e métodos de alpinismo adaptados (cf. Perry 1978, Tucker & Powell 1991, Lowman & Wittman 1996) subi, repetidas vezes, à copa dos indivíduos em flor. A altura das árvores (ALT) foi medida desde o ponto mais alto da copa até o solo, através do lançamento de corda graduada com peso amarrado à sua extremidade inferior. Além de DTRON e ALT, outra “variável-índice” de tamanho amostrada foi o diâmetro da copa dos indivíduos focais (DCOPA), cujos valores correspondem a média entre os valores do maior e do menor diâmetro da copa, estimados com auxílio de corda graduada (precisão $\pm 0,5$ m). Adicionalmente, a partir da copa das árvores focais (quiropterófilas), foi estimada (com precisão de $\pm 0,5$ m) a altura das árvores vizinhas cujas copas apresentavam sobreposição com a copa do indivíduo focal. Foram incluídas apenas árvores vizinhas com altura mínima igual a altura da primeira ramificação da planta focal. Além disso, cada árvore vizinha foi categorizada (01-25 %, 26-50 %, 51-75 % e 76-100 %) conforme a sobreposição da sua copa com a copa do indivíduo focal. Os valores das categorias indicam a proporção da copa focal que está sobreposta pela copa do vizinho. A média da “altura relativa” dos vizinhos das árvores focais (ALTV) foi usada para estimar a posição ocupada

no estrato vertical pelos indivíduos focais. A altura relativa de cada árvore vizinha foi definida como sendo o resultado da sua altura subtraída a altura da planta focal, de modo que os vizinhos mais baixos que a planta focal apresentam valores negativos para ALTV.

O período de floração das espécies quiropterófilas foi determinado através de visitas diurnas quinzenais, incluindo também árvores encontradas fora dos transectos. Além das árvores registradas ao longo dos transectos, foram utilizadas mais três árvores de *Couepia longipendula*, duas de *Caryocar pallidum*, duas de *C. villosum* e uma de *C. glabrum*. A cada visita foram registrados o número de inflorescências imaturas (apenas com botões em desenvolvimento), o número de inflorescências maduras (que haviam aberto flores e ainda apresentavam botões) e o número de inflorescências velhas (que apresentavam apenas cicatrizes florais e/ou frutos, e ausência de botões). Para árvores que apresentavam copas amplas e centenas de inflorescências foram feitas contagens em 20-50 % da copa e os valores foram então extrapolados para 100% da copa (cf. Dafni 1992). O número médio de flores/capítulos por inflorescência para cada indivíduo (FLOINF), foi determinado através da contagem do número de cicatrizes em 5-10 inflorescências “velhas” de cada árvore. Para estimar o total de flores produzidas por árvore (TFLO), foi feita multiplicação dos valores de FLOINF por NINF. A média de flores ou capítulos funcionais por noite (FNOITE), por indivíduo, foi também estimada a partir da extrapolação de contagens cobrindo 20-50 % da copa, feitas principalmente à noite mas também durante o final da tarde através da identificação de botões em pré-antese. O peso seco das unidades de visita (PSECO) foi determinado a partir da coleta de flores e capítulos intactos, que posteriormente foram colocados em estufa a 60 °C durante 2-3 dias e a seguir foram individualmente pesados.

Dados sobre biologia floral das espécies quiropterófilas foram tomados entre abril de 1995 e março de 1997. Foram registrados o horário de antese, a disponibilidade de pólen e a apresentação do néctar. Para medir o volume de néctar acumulado, bem como a concentração de açúcares no néctar, as flores de *Eperua duckeana* e *Lecythis poiteaui* (polinizadas por Glossophaginae) e os capítulos de *Parkia decussata* e *P. nitida* (polinizados por Phyllostominae) foram coletados em diferentes horários, ao passo que as flores de *Couepia longipendula* (polinizadas por Glossophaginae) e *Caryocar villosum* e os capítulos de *P. pendula* (polinizados por Phyllostominae) foram mantidos ensacados e medidos em intervalos constantes ao longo do período de antese. A diferença de

procedimentos para amostragem de néctar deveu-se a possibilidade de acessar flores sem coletá-las ter sido restrita a algumas plantas. As medidas de volume foram tomadas com seringa (precisão $\pm 1 \mu\text{l}$) e as de concentração de açúcares com refratômetro portátil. Para as três espécies cujo néctar foi coletado em intervalos constantes, foi calculada a taxa de secreção de néctar (TSN; $\mu\text{l}.\text{min}^{-1}$) de flores/capítulos individuais, além de tomadas medidas do diâmetro das flores e capítulos (DFLO). O diâmetro das flores de *Couepia longipendula* e de *Caryocar villosum* foi medido na região superior do cálice, correspondente ao diâmetro da abertura do cálice; para os capítulos de *Parkia pendula*, o diâmetro foi tomado na sua parte superior correspondente à região de flores nectaríferas. Para todas as flores e os capítulos, foram tomadas duas medidas de diâmetro, uma perpendicular à outra, sendo usado o valor médio.

Os visitantes florais das nove espécies de plantas estudadas na Reserva Ducke foram registrados através de observações diretas, de fotografias tomadas durante as visitas às flores, além da captura de morcegos em redes de neblina ("mist nets") armadas defronte às inflorescências ou no interior da copa. As observações dos visitantes tiveram duração de 2-8 horas por dia, com início e término em horários variáveis, cobrindo os períodos noturno e diurno, exceto entre 0900-1300 h. As observações sobre comportamento dos morcegos foram feitas sob ausência de luz artificial, com registro de dados em gravador portátil. Foram registrados os horários de início e término dos turnos de visitação, bem como o número máximo de morcegos presentes simultaneamente em cada turno de visitação. Turnos de visitação foram definidos como sendo os períodos em que a copa da árvore focal foi continuamente visitada por pelo menos um morcego (Fischer 1992). Foram ainda registrados, o comportamento de visitas às flores, a duração das visitas e as interações entre indivíduos, bem como o comportamento e a frequência de outros tipos de visitantes. Em noites diferentes daquelas de observação, foram tomadas fotografias das visitas dos morcegos às flores, para registro do local de contato do corpo do visitante com as estruturas reprodutivas da flor/capítulo. Um espécime de *Lonchophylla thomasi* e três de *Phyllostomus discolor* foram coletados e depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC) como material testemunho.

Devido às diferenças de tamanho da área amostral entre os habitat, PLA, VER e BAI, foram calculadas a densidade absoluta e a densidade média de cada espécie. Os valores de densidade absoluta são desproporcionalmente influenciados pelas densidades no PLA, onde a área amostrada (8,4 ha) foi quase o dobro da área no BAI (4,4 ha) e quatro vezes maior que a área amostrada em VER (2 ha). Os valores de densidade média, calculados com base nas densidades particulares dentro de cada habitat, permitem comparar as espécies sob hipótese de igualdade de tamanho de área entre os três habitat.

Foi usado o Teste t para testar diferenças entre espécies polinizadas por Glossophaginae e por Phyllostominae para as variáveis ALT, DTRON, DCOPA, NINF, FLOINF, FNOITE. As três variáveis-índices de tamanho, ALT, DTRON e DCOPA foram também usadas para descrever relações alométricas e comparar variações de forma entre árvores polinizadas por morcegos de subfamílias distintas e também entre árvores quiropterófilas de habitat diferentes. Há ambigüidade na escolha da variável independente de relações alométricas, uma vez que nenhuma delas rigorosamente determina as demais (Ricker 1984, King 1996). A altura (ALT) foi escolhida como variável independente para permitir comparação com as relações descritas por King (1996) para espécies arbóreas na América Central. Para descrever o *status* dos indivíduos no estrato vertical, foram feitas regressões da variação do número de árvores vizinhas mais altas (cujas copas estão sobrepostas acima da copa da planta focal), bem como do número de vizinhas mais baixas (cujas copas estão sobrepostas abaixo da planta focal), em função de DCOPA.

Não foram testadas as diferenças entre espécies polinizadas por Glossophaginae e por Phyllostominae para o volume de néctar por flor e para a concentração de açúcares no néctar, uma vez que foram usados métodos diferentes entre as espécies. Entretanto, foi testada a correlação entre o volume de néctar e a concentração de açúcares no néctar para os valores médios das espécies quiropterófilas estudadas. Tomando apenas o grupo de árvores ($n = 2$ *Couepia longipendula*, 1 *Parkia pendula* e 1 *Caryocar villosum*) cujas flores ou capítulos foram amostrados em intervalos constantes ao longo do período de antese, foram repetidas as análises de correlação entre volume e concentração de açúcares. No caso de *C. longipendula*, foram ainda feitas comparações entre os dois indivíduos. Para estas três

espécies, *C. longipendula*, *P. pendula* e *C. villosum*, foi testado também o efeito de tamanho da flor ou capítulo sobre a taxa de secreção de néctar (TSN) através de regressões; o diâmetro das flores e dos capítulos (DFLO) foi utilizado como variável-índice de tamanho. Foram feitas regressões de TSN em função de DFLO para cada intervalo de tempo medido, bem como para os valores médios entre estes intervalos.

Para testar o efeito de tamanho sobre o total de flores produzidas e sobre o volume de néctar por unidade de visita (flor ou capítulo), foram feitas análises de regressão múltipla em etapas adicionando variáveis (forward stepwise). Os modelos resultantes foram usados para criação do diagrama de caminhos (path diagrams). Através da análise de caminhos (path analysis) foram calculados também os efeitos indiretos entre as variáveis (cf. Sokal e Rohlf 1981). Foram incluídas as seguintes variáveis: DCOPA e PSECO como variáveis-índices de tamanho; NINF e FLOINF, usadas para estimar TFLOR; e mais NECVOL e FNOITE. A definição dos modelos iniciais nas análises de regressão múltipla em etapas foi, em parte, baseada nos resultados da matriz de correlação entre as variáveis.

Através de análises de regressão foram testadas as relações de ambas as variáveis, duração média dos turnos de visita (TUR) e duração média dos intervalos entre turnos (INT), em função da média do número máximo de morcegos em cada turno de visita (MOR). A variação da proporção do tempo de visita relativa ao tempo de não-visita (PROPOR; resultante de $TUR.INT^{-1}$), também foi testada como função de MOR. Finalmente, foi testada a variação de MOR como função de FNOITE através de regressão múltipla em etapas, que excluiu NECVOL do modelo inicial. As análises de correlação e de regressão envolvendo TUR, INT, MOR, PROPOR foram repetidas usando o logaritmo natural dos valores, sendo que nos resultados são apresentadas as funções que apresentaram menores valores de p e maiores coeficientes de determinação (r^2). O logaritmo destas quatro variáveis foram definidos como LTUR, LINT, LMOR, LPROPOR.

RESULTADOS

Nas subseções que seguem, freqüentemente, as espécies estudadas são agrupadas segundo a subfamília dos morcegos polinizadores. Entretanto, os dados sobre os polinizadores são apresentados apenas na última subseção.

Habitat e densidade das espécies quiropterófilas

Trinta e quatro árvores quiropterófilas, pertencentes a nove espécies, foram registradas em flor ao longo de um ano em 14,8 ha, sendo que metade delas foi polinizada por Glossophaginae e metade por Phyllostominae. A densidade de indivíduos foi mais alta em vertente (VER), intermediária no baixio (BAI) e mais baixa no platô (PLA). Devido à menor densidade no PLA (8,4 ha), onde o esforço amostral foi maior do que nos demais, a densidade absoluta de plantas em flor, durante o período deste estudo ($2,3 \text{ indivíduos.ha}^{-1}$), foi mais baixa que a densidade média ($2,5 \text{ indivíduos.ha}^{-1}$). Árvores polinizadas por Phyllostominae ocorreram em maior densidade no PLA e não foram registradas no BAI, ao passo que árvores polinizadas por Glossophaginae apresentaram maior densidade no BAI que no PLA (Tabela 2). Em VER, a densidade de plantas polinizadas por Glossophaginae foi a mesma que a de plantas polinizadas por Phyllostominae.

Dentre as espécies estudadas, *Eperua duckeana*, *Caryocar glabrum* e *C. villosum* apresentaram densidades médias maiores que $0,5 \text{ indivíduo.ha}^{-1}$; *Caryocar pallidum* e *Parkia decussata* apresentaram média entre $0,1$ e $0,5 \text{ indivíduo.ha}^{-1}$; e *Couepia longipendula*, *Lecythis poiteaui*, *Parkia nitida* e *P. pendula* foram mais raras, com densidades médias menor que $0,1 \text{ indivíduo.ha}^{-1}$ (Tabela 2). *Eperua duckeana* ocorreu exclusivamente no BAI, ao passo que *L. poiteaui* e as três espécies de *Parkia* ocorreram apenas no PLA. As três espécies de *Caryocar* foram as únicas que apresentaram indivíduos florescendo em VER, sendo que *C. glabrum* e *C. pallidum* forma mais frequentes neste habitat do que nos demais e apenas *C. villosum* foi mais comum no PLA do que em VER; e ausente no BAI. Embora *C. pallidum* não tenha sido registrado ao longo dos transetos no PLA (Tabela 2), fora da área amostral foram registrados dois indivíduos neste habitat. Também fora da área amostral (VER), foi encontrada uma árvore de *Couepia longipendula*.

Posição no dossel e relações alométricas

As nove espécies encontradas em flor no período de estudo foram pertencentes ao dossel da floresta de terra-firme. A altura das árvores variou de 17 a 39 m, sendo que as espécies polinizadas por Glossophaginae foram significativamente mais baixas do que

TABELA 2. Densidade de indivíduos em flor ($n.ha^{-1}$) para nove espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos (amostradas ao longo de 12 meses em 14,8 ha), na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Tipo de polinizador	Espécie de planta ¹	Número de árvores	Densidade absoluta ²	Densidade média ³	Densidade por habitat ⁴		
					PLA	BAI	VER
Glossophaginae	Cargla	6	0,41	0,73	0	0,68	1,5
	Coulong	2	0,14	0,08	0,24	0	0
	Epeduc	8	0,54	0,61	0	1,82	0
	Lecpoi	1	0,07	0,04	0,12	0	0
	Subtotal	17	1,15	1,45	0,36	2,5	1,5
Phyllostominae	Carpal	2	0,14	0,33	0	0	1
	Carvil	10	0,68	0,52	1,07	0	0,5
	Pardec	3	0,2	0,12	0,36	0	0
	Parnit	1	0,07	0,04	0,12	0	0
	Parpen	1	0,07	0,04	0,12	0	0
	Subtotal	17	1,15	1,06	1,67	0	1,5
TOTAL		34	2,3	2,51	2,03	2,5	3,0

¹ Abreviaturas conforme Tabela 1.

² Densidade de indivíduos na área total de 14,8 ha.

³ Média das densidades encontradas por habitat.

⁴ PLA = densidade em platô (8,4 ha), BAI = densidade em baixio (4,4 ha), VER = densidade em vertente (2 ha).

SEÇÃO CIRCULANTE

as espécies polinizadas por Phyllostominae ($P < 0,001$; Teste t) (Tabela 3). A média da altura relativa dos vizinhos (ALTV) foi maior para as espécies polinizadas por Glossophaginae que para as polinizadas por Phyllostominae, sendo os valores de ALTV maiores que zero para *Couepia longipendula* e *Lecythis poiteaui* (Figura 4). Estas duas espécies, além de *Caryocar glabrum*, apresentaram vizinhos mais altos cuja sobreposição com a copa do indivíduo focal foi maior que 50 %; ao passo que as espécies polinizadas por Phyllostominae apresentaram vizinhos cujas sobreposições foram sempre menor que 50 % (Figura 5). Além de mais altas, as espécies polinizadas por Phyllostominae apresentaram copas maiores que as das espécies polinizadas por Glossophaginae ($P < 0,001$; teste t) (Tabela 3). A quantidade de copas sobrepostas acima da sua copa foi inversamente relacionada ao tamanho da copa (da árvore focal); ao passo que a quantidade de copas sobrepostas abaixo foi positivamente relacionada ($P < 0,05$) (Figura 6). O diâmetro do tronco também foi significativamente ($P < 0,001$; Teste t) maior para as árvores polinizadas por Phyllostominae do que para as polinizadas por Glossophaginae (Tabela 3).

Para as árvores estudadas na Reserva Ducke, a variação do diâmetro da copa (DCOPA) em função da altura (ALT) foi proporcional entre as espécies polinizadas por Phyllostominae e as polinizadas por Glossophaginae (Figura 7a). Embora $DCOPA = f[ALT]$ não tenha sido significativa ($P = 0,19$) para as plantas polinizadas por Glossophaginae, a inclinação encontrada para este grupo (0,31) foi semelhante ao valor encontrado (0,35) para as espécies polinizadas por Phyllostominae (Tabela 4). Agrupando os indivíduos conforme o tipo de habitat, o aumento de DCOPA em função da ALT foi proporcionalmente maior em VER do que no PLA (Tabela 4). No BAI o valor da inclinação (0,18) foi menor que nos outros dois habitat mas a função não foi significativa ($P = 0,55$). A relação do diâmetro do tronco (DTRON) em função da altura apresentou menor resíduo com as variáveis transformadas em logaritmo, por isso os valores são apresentados em escala log-log (Figura 7b). O aumento do diâmetro do tronco com o aumento da altura foi proporcionalmente maior para as espécies polinizadas por Glossophaginae do que para as polinizadas por Phyllostominae. Segundo o tipo de habitat, $LogDTRON = f[LogALT]$ apresentou maior inclinação em VER (inclinação = 4,0) do que no BAI (inclinação = 1,9) e no PLA (inclinação = 1,6). Agrupando conforme o tipo de habitat, ambas as funções ($DCOPA = f[ALT]$ e

TABELA 3. Média e desvio padrão (n) das medidas de tamanho de nove espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Tipo de polinizador	Espécie ¹	Altura (m)	Diâmetro do tronco (cm)	Diâmetro da copa (m)
Glossophaginae	Epeduc	19,8 ± 1,1 (4)	25,6 ± 4,4 (4)	7,8 ± 2,1 (3)
	Lecpoi	21,0 (1)	23,6 (1)	7,5 (1)
	Cargla	24,5 ± 3,1 (4)	37,2 ± 11,8 (4)	8,8 ± 2,7 (4)
	Coulong	18,5 ± 0,7 (2)	25,2 ± 6,3 (2)	6,5 ± 2,1 (2)
	Subtotal	21,4 ± 3,1 (11)	29,5 ± 9,4 (11)	7,9 ± 2,1 (10)
Phyllostominae	Carvil	28,9 ± 6,5 (9)	92,8 ± 35,7 (12)	13,3 ± 2,8 (9)
	Carpal	30,3 ± 3,2 (4)	80,3 ± 28,8 (3)	15,0 ± 3,4 (4)
	Parnit	29,0 (1)	65,5 (1)	13,5 (1)
	Parpen	23,5 (1)	72,3 (1)	14,5 (1)
	Pardec	34,4 ± 2,1 (3)	72,1 ± 0,9 (2)	15,0 ± 0,0 (2)
	Subtotal	29,8 ± 5,4 (18)	86,2 ± 31,0 (19)	14,0 ± 2,7 (17)
	Total	26,6 ± 6,2 (29)	65,4 ± 37,4 (30)	11,5 ± 3,9 (27)

¹Abreviaturas conforme Tabela 1.

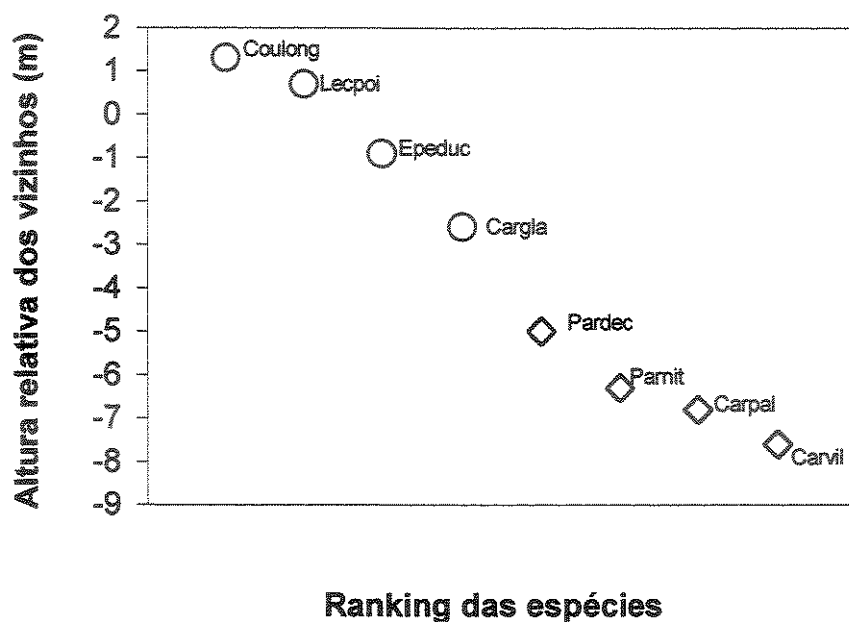


Figura 4. Altura média das árvores vizinhas em relação à altura de indivíduos focais (veja métodos), para oito espécies de plantas polinizadas por morcegos Glossophaginae (círculos) e Phyllostominae (losangos) na Reserva Ducke, Amazônia Central. Abreviaturas conforme Tabela 1.

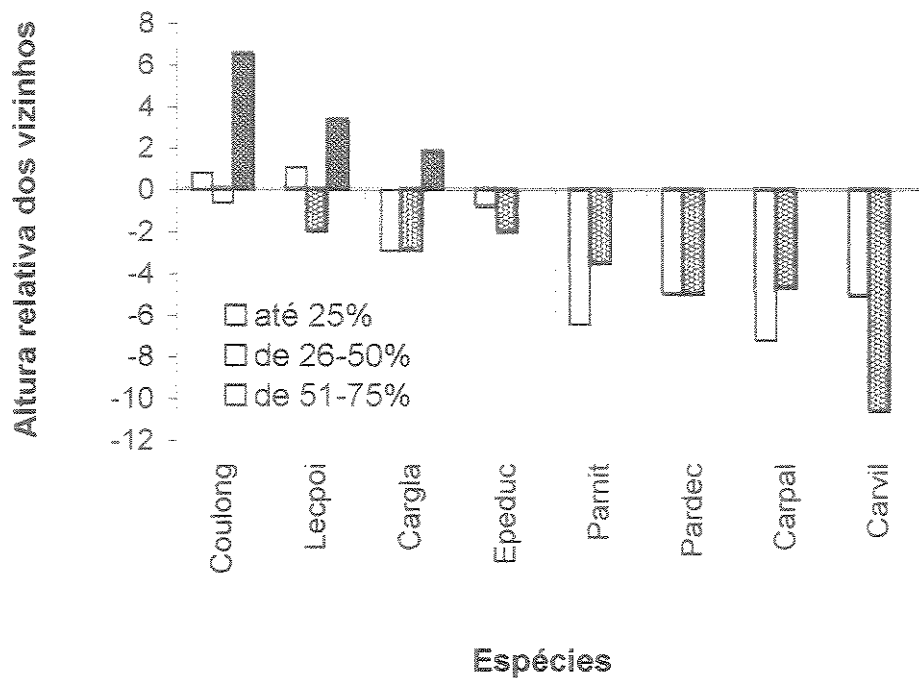


Figura 5. Altura média das árvores vizinhas, dentro de classes de porcentagem de sobreposição das copas, em relação à altura de indivíduos focais (veja métodos), para oito espécies de plantas polinizadas por morcegos Glossophaginae (à esquerda da linha pontilhada) e Phyllostominae (à direita da linha pontilhada), na Reserva Ducke, Amazônia Central. Abreviaturas dos nomes das espécies segue Tabela 1.

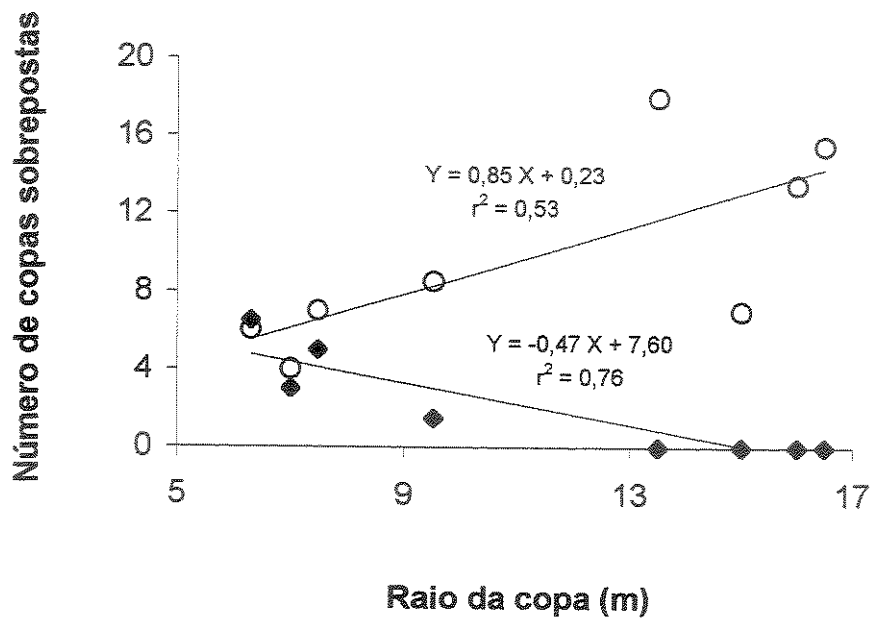


Figura 6. Variação do número de copas sobrepostas acima (losangos) e abaixo (círculos) em função do raio da copa de indivíduos focais (veja procedimentos) de oito espécies de plantas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.

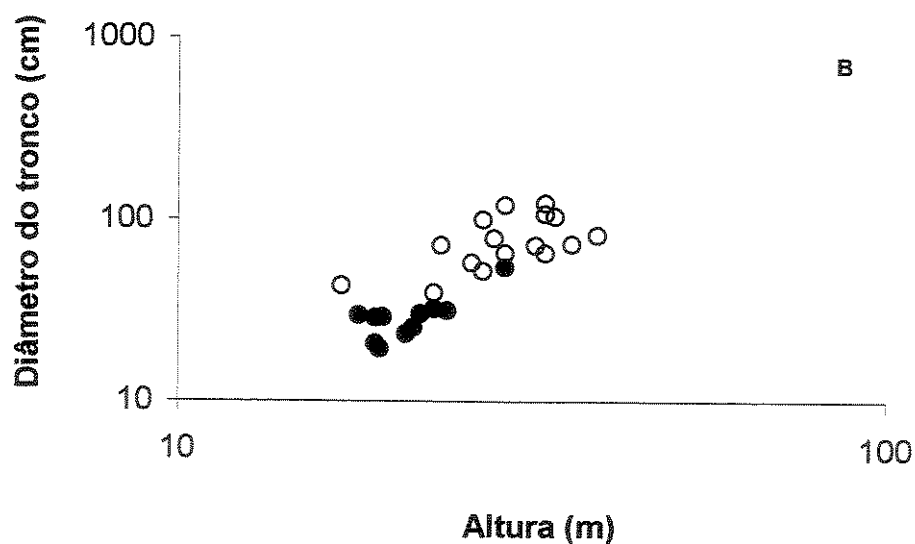
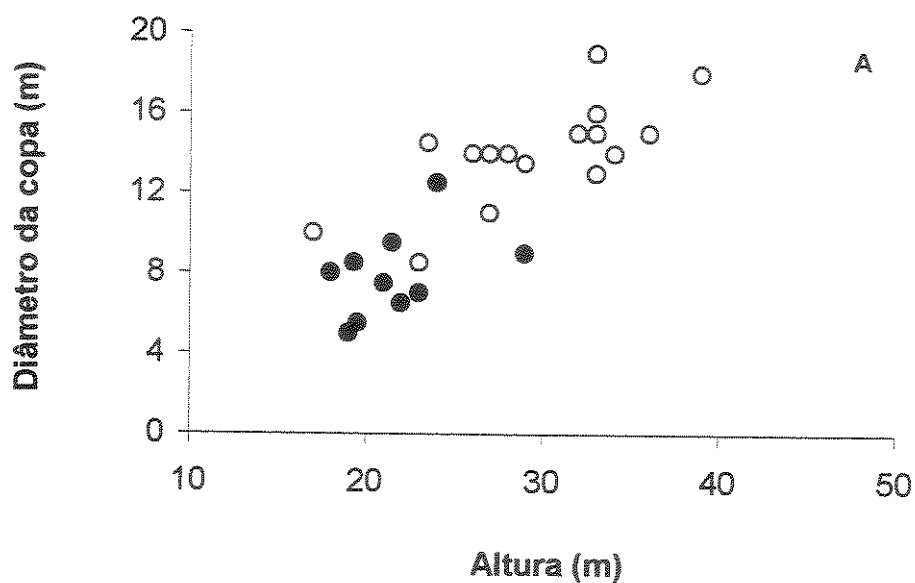


Figura 7. Variação do diâmetro da copa (A) e do diâmetro do tronco (B) em função da altura, para espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos Glossophaginae (círculos preenchidos) e Phyllostominae (círculos vazios), na Reserva Ducke, Amazônia Central.

TABELA 4. Regressões de diâmetro da copa (m) (DCOPA) e diâmetro do tronco (cm) (DTRON) em função da altura (m) (ALT), para espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos Phyllostominae e Glossophaginae em três habitats na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Agrupamento		Função	n	P	r ²
Tipo de polinizador	Glossophaginae	DCOPA = f (ALT)	10	0,19	-
	Phyllostominae	DCOPA = 0,35 ALT + 3,6	15	0,00	0,54
Tipo de habitat	Baixio	DCOPA = f (ALT)	4	0,55	-
	Platô	DCOPA = 0,46 ALT + 0,1	15	0,00	0,67
	Vertente	DCOPA = 0,84 ALT – 10,5	6	0,02	0,80
Total		DCOPA = 0,52 ALT – 2,1	25	0,00	0,66
Tipo de polinizador	Glossophaginae	Log DTRON = 1,55 Log ALT – 1,4	11	0,01	0,60
	Phyllostominae	Log DTRON = 1,01 Log ALT – 0,9	16	0,01	0,38
Tipo de habitat	Baixio	Log DTRON = 1,9 Log ALT – 2,3	5	0,05	0,76
	Platô	Log DTRON = 1,6 Log ALT – 1,3	17	0,00	0,59
	Vertente	Log DTRON = 4,0 Log ALT – 8,9	5	0,02	0,86
Total		Log DTRON = 2,00 Log ALT – 1,4	27	0,00	0,67

LogDTRON = f [LogALT]) apresentaram maiores coeficientes de determinação (r^2) do que quando os indivíduos foram agrupados segundo o tipo de polinizador (Tabela 4). A regressão múltipla do diâmetro da copa como função do diâmetro do tronco e da altura (DCOPA = $1,3 + 0,09 \text{ DTRON} + 0,21 \text{ ALT}$; $r^2 = 0,79$, $P < 0,001$, $n = 24$) reduz, respectivamente, em 12 e 13 % o total da variação não-explicada, separadamente, por LogDTRON = f [LogALT] e DCOPA = f [ALT].

Fenologia e densidade de flores

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

As florações das espécies quiropterófilas cobriram os doze meses de estudo, de abril de 1996 a março de 1997. Em dezembro de 1996 e janeiro de 1997, início do período mais chuvoso na Reserva Ducke, não foram encontradas flores polinizadas por Phyllostominae, apenas flores de *Caryocar glabrum* que são polinizadas por Glossophaginae. Entretanto, nos demais meses ocorreram flores polinizadas por morcegos de ambas as subfamílias (Figura 8). As florações das espécies polinizadas por *Phyllostomus discolor* tiveram duração de, no máximo, 2-3 meses e não apresentaram sobreposição entre si. As espécies polinizadas por Glossophaginae apresentaram sobreposição das estações de floração, que tiveram duração máxima de 2-10 meses (Figura 8).

Mesmo tendo apresentado sobreposição entre si, as espécies polinizadas por Glossophaginae apresentaram maior densidade de flores em períodos diversos, exceto pelo fato da floração de *Lecythis poiteau* ter ocorrido durante alta disponibilidade de flores de *Eperua duckeana* (Figura 9a). Além disso, *E. duckeana* e *Caryocar glabrum* não apresentaram pico de floração definido, como ocorreu para as demais espécies (Figura 9a-b). Quanto a quantidade de unidades de visitas funcionais por noite por indivíduo, *Couepia longipendula* apresentou valor bem maior que as outras espécies polinizadas por Glossophaginae (Figura 9c) e próximo aos menores valores estimados para as espécies polinizadas por Phyllostominae (Figura 9d). A comparação entre os habitat mostra que a disponibilidade de unidades de visitas foi relativamente constante no BAI, mas oscilou amplamente no PLA e VER; a disponibilidade de flores foi restrita a período mais curto em VER do que nos outros habitat (Figura 10).

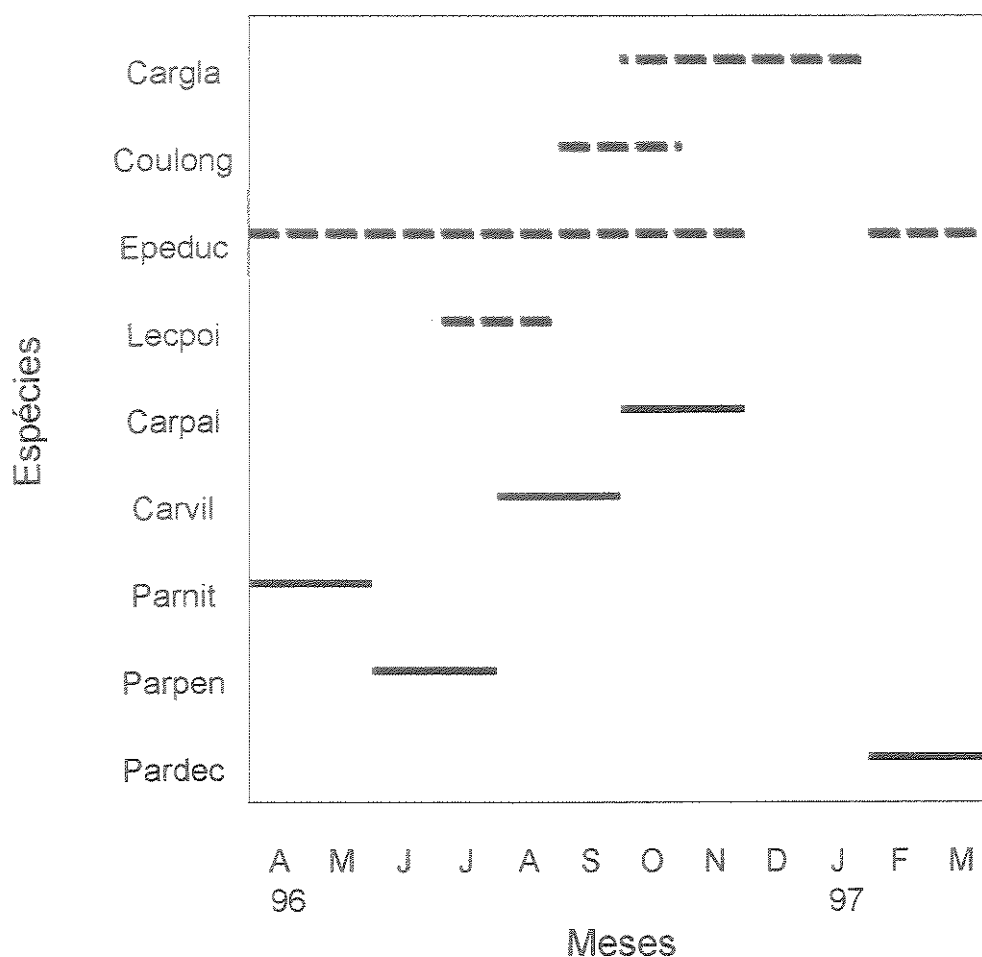


Figura 8. Fenologia de floração de nove espécies de plantas arbóreas na Reserva Ducke, Amazônia Central. Linhas tracejadas representam as espécies polinizadas por Glossophaginae e linhas inteiras as espécies polinizadas por Phyllostominae. Código das espécies segue Tabela 1.

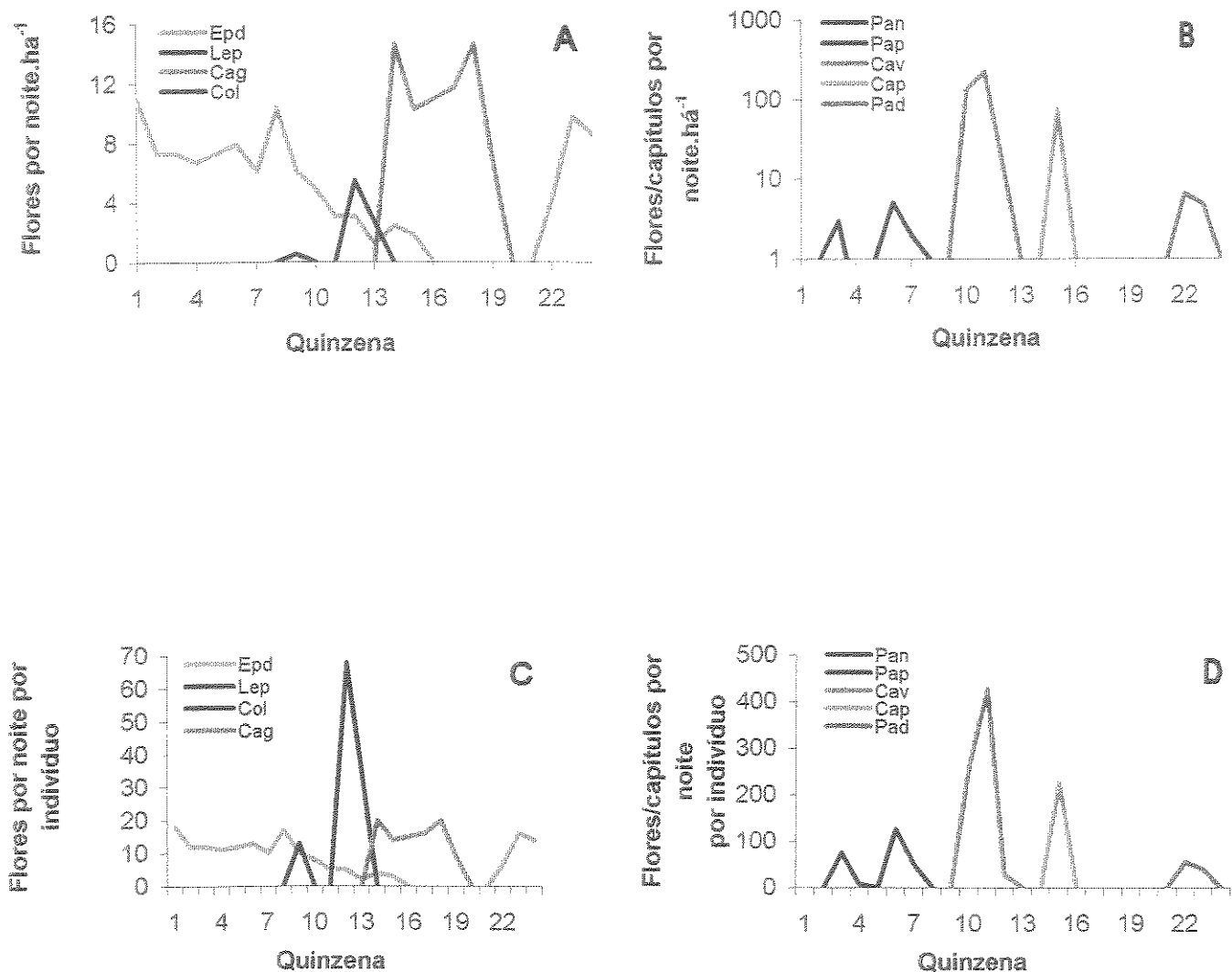


Figura 9. Variação da densidade de flores ou capítulos funcionais por noite para nove espécies de plantas arbóreas polinizadas por Glossophaginae (A) e Phyllostominae (B), bem como variação do número de flores ou capítulos funcionais por noite por indivíduo destas mesmas espécies polinizadas por Glossophaginae (C) e por Phyllostominae (D), ao longo de vinte e quatro quinzenas, entre abril de 1996 a março de 1997, na Reserva Ducke, Amazônia Central. Note variação de escala nos eixos das ordenadas, inclusive escala logarítmica na figura B.

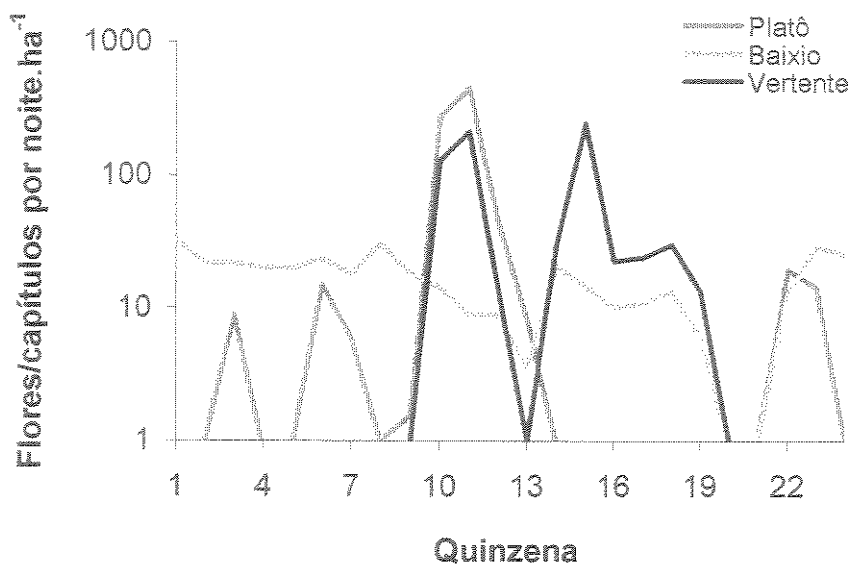


Figura 10. Variação da densidade de flores e/ou capítulos funcionais por noite, ao longo de vinte e quatro quinzenas (de abril de 1996 a março de 1997), em três habitats (Platô, Vertente e Baixo), para nove espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central. Note eixo das ordenadas em escala logarítmica.

As flores das nove espécies estudadas duram uma noite. Iniciam a abertura entre 1700 e 1800 h (exceto pelas espécies de *Parkia*, que iniciam a antese entre 1400 e 1600 h) e estão totalmente abertas, apresentando pólen e néctar, entre 1800 e 1900 h, com exceção das flores de *Lecythis poiteaui* que estão abertas e funcionais depois das 2000 h. Dentre as espécies polinizadas por Phyllostominae, as unidades de visita apresentam simetria radial. Por outro lado, as flores polinizadas por Glossophaginae são zigomorfas, exceto as de *Caryocar glabrum*. Dentre estas espécies, *Eperua duckeana* e *L. poiteaui* apresentam flores brancas; as flores de *Caryocar glabrum* e *Couepia longipendula* apresentam filetes avermelhados e corolas, respectivamente, amarelas e brancas (Figura 11). Das espécies polinizadas por Phyllostominae, as flores de *Caryocar villosum* e *C. pallidum* apresentam corola amarela e filetes brancos, e os capítulos das espécies de *Parkia* apresentam flores férteis amarelas ou vermelhas e flores estaminodiais vermelhas ou brancas (Figura 11).

As inflorescências são terminais, expostas acima (principalmente as polinizadas por Phyllostominae) ou lateralmente (principalmente as polinizadas por Glossophaginae) à copa, exceto em *P. pendula* e *C. longipendula* cujas inflorescências pendentes estão dispostas abaixo da folhagem (Figura 12). A quantidade de inflorescências produzidas por árvore varia entre as espécies (Tabela 5), sendo que espécies polinizadas por Glossophaginae apresentam quantidade significativamente ($P < 0,01$; Teste t) menor de inflorescências por árvore ($97,4 \pm 52,8$; $n = 4$ espécies) do que as polinizadas por Phyllostominae ($786,1 \pm 516,9$; $n = 5$ espécies). Não foi significativa ($P = 0,4$; Teste t) a diferença da quantidade de flores/capítulos por inflorescência entre as espécies polinizadas por Glossophaginae ($16,3 \pm 11,3$; $n = 4$ espécies) e as polinizadas por Phyllostominae ($12,5 \pm 9,7$; $n = 5$ espécies). Os capítulos de *Parkia* apresentaram biomassa muito maior que as flores das demais espécies; *Lecythis poiteaui* foi a espécie que apresentou flores com maior biomassa (Tabela 5). Diariamente, cada inflorescência apresentou 0-4 flores/capítulos funcionais por noite. A média de unidades de visita funcionais por noite por árvore variou de 10,8 a 284,6 (Tabela 5), sendo significativamente ($P < 0,02$; Teste t) mais baixa para as espécies polinizadas por Glossophaginae ($25,3 \pm 24,2$; $n = 4$ espécies) que para as polinizadas por Phyllostominae ($165,8 \pm 106,7$; $n = 4$ espécies).

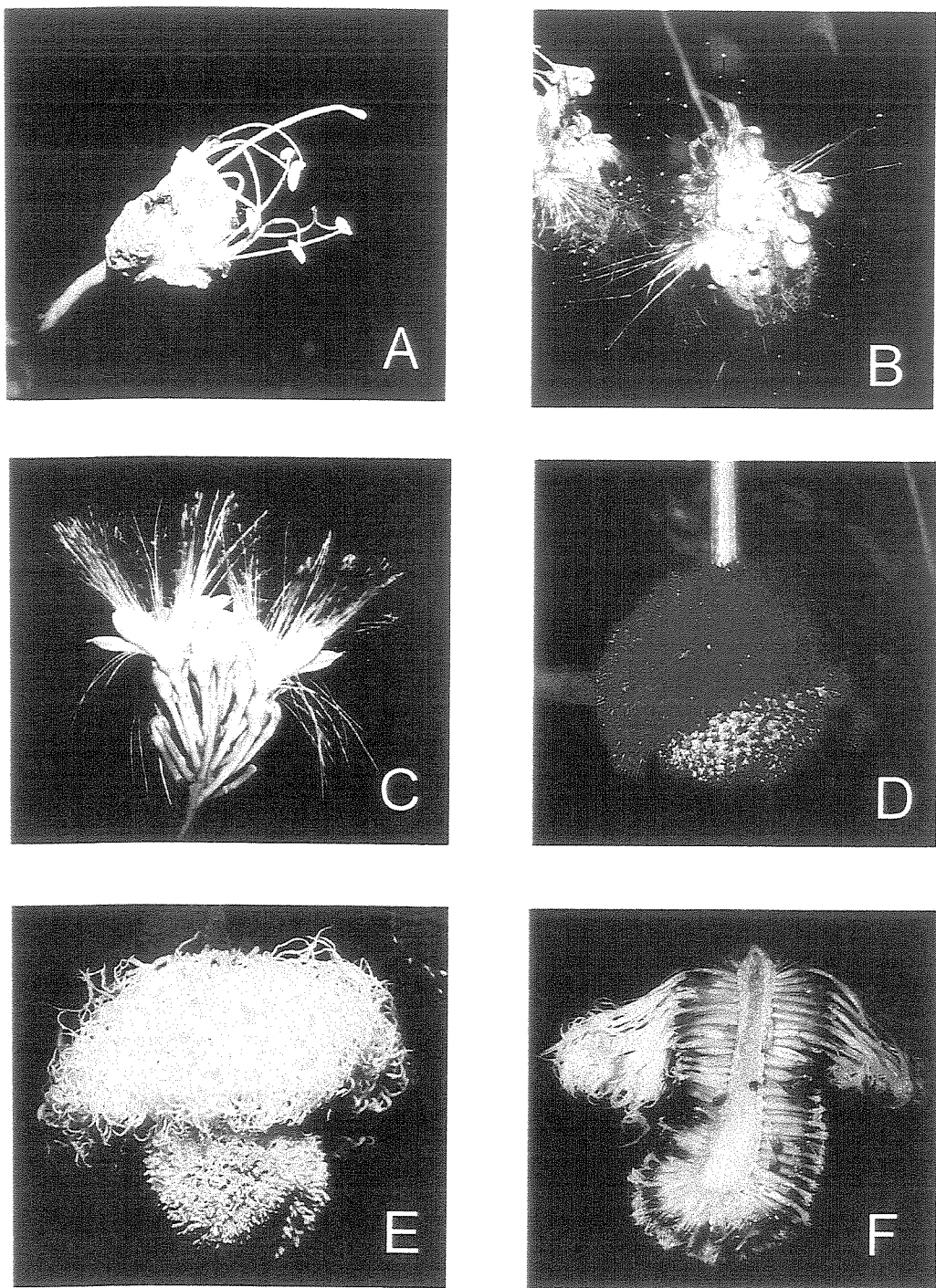


Figura 11. Flores polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central. A) flor de *Eperua duckeana*, B) flores de *Couepia longipendula*, C) flores de *Caryocar villosum*, D) capítulo de *Parkia pendula*, E) capítulo de *Parkia nitida* e F) *idem*, em corte longitudinal.

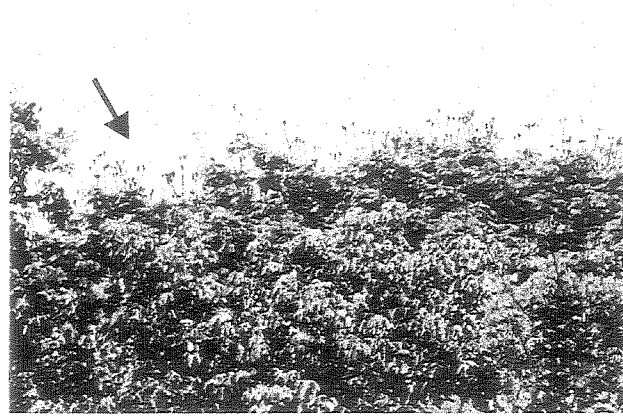
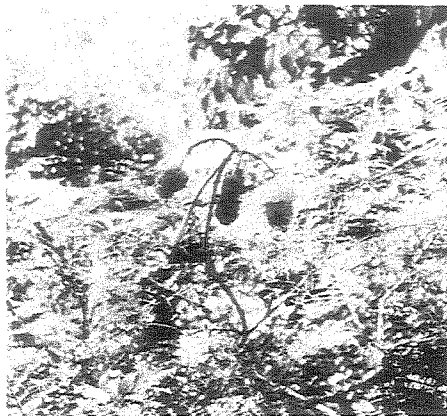


Figura 12. Posição das unidades de visita (flores ou capítulos) na copa de quatro espécies arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central. A) capítulos de *Parkia pendula* dispostos abaixo da copa; B) inflorescências de *Eperua duckeana* situadas acima da copa, em ramos terminais desfolhados (seta); inflorescências de C) *Parkia nitida* e D) *Caryocar villosum* (seta) acima da folhagem.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

TABELA 5. Quantidade de inflorescências (ou de conjuntos de capítulos, para as espécies de *Parkia*) e de flores (ou de capítulos, para as espécies de *Parkia*) produzidas, e a biomassa das unidades de visitas, para nove espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Tipo de polinizador	Espécie de planta ¹	Inflorescências por árvore ²	Flores por inflorescência ³	Total de flores/capítulos	Peso seco flores/capítulos	Flores/capítulos por dia por planta
Glossophaginae	Epeduc	157	32,3	5071,1	0,175	10,8
	Lecpoi	106	5,6	593,6	0,73	15
	Cargla	98,2	14,3	1404,26	0,244	13,8
	Coulong	28,5	13	367,9	0,105	61,5
Phyllostominae	Carvil	819,3	22,2	18188,46	0,25	284,6
	Carpal	665	23,6	15694	0,3	225
	Parnit	346	8,9	3079,4	3,7	58,1
	Parpen	1650	3,9	6435	4,6	95,4
	Pardec	450	4,1	1845	6,2	-

¹ Abreviaturas conforme Tabela 1.

² Para as espécies de *Parkia* os valores correspondem ao número de conjuntos de capítulos.

³ Para as espécies de *Parkia* os valores correspondem ao número de capítulos por conjunto.

Com base em Hopkins (1984), os capítulos de *P. nitida* e *P. decussata*, respectivamente, apresentam *ca* 1600 e 1800 flores cada um. Do total de flores em cada capítulo de *P. nitida*, 74 % correspondem a flores férteis, 10 % a flores que produzem néctar e 16 % a flores estaminodiais; ao passo que nos capítulos de *P. decussata*, 76 % das flores são férteis, 12 % são produtoras de néctar e os restantes 12 % são estaminodiais. Os capítulos de *P. pendula* apresentam *ca.* 1300 flores, mas flores estaminodiais são ausentes; em cada capítulo, 87 % das flores são férteis e apenas 13 % são produtoras de néctar (Hopkins 1984).

Concentração de açúcares e volume de néctar

Para quatro espécies, *Eperua duckeana*, *Lecythis poiteaui* (polinizadas por Glossophaginae), *Parkia nitida* e *P. decussata* (polinizadas por Phyllostomidae), as medidas de volume e de concentração de açúcares no néctar foram tomadas a partir de flores coletadas em diferentes horários e não previamente ensacadas. Respectivamente, as flores de *E. duckeana* ($n = 5$) e *L. poiteaui* ($n = 5$) apresentaram volume de $22,0 \pm 2,8$ e $25,0 \pm 4,2$ μ l e concentração de açúcares de $13,6 \pm 0,85$ e $9,9 \pm 0,8$ %. As flores de *P. nitida* ($n = 7$) e *P. decussata* ($n = 5$) apresentaram, respectivamente, volume de $401,0 \pm 72,8$ e $52,4 \pm 13,9$ μ l e concentração de açúcares igual a $18,7 \pm 2,6$ e $20,5 \pm 1,0$ %. Para outras três espécies, *Couepia longipendula* (polinizada por Glossophaginae), *Caryocar villosum* e *Parkia pendula* (polinizadas por Phyllostominae), as medidas de volume e de concentração de açúcares no néctar foram tomadas em intervalos periódicos (Tabela 6), em flores mantidas ensacadas durante seu período de antese. Para estas sete espécies em conjunto, o volume médio de néctar por flor foi de $145,1 \pm 160,4$ μ l e a concentração média de açúcares no néctar foi de $16,0 \pm 4,0$ %. As espécies polinizadas por Glossophaginae ($n = 3$) apresentaram, em média, volume de néctar bem mais baixo do que as espécies polinizadas por Phyllostominae ($n = 4$), respectivamente $28,0 \pm 7,9$ e $293,1 \pm 139,3$ μ l; ao passo que a concentração média de açúcares no néctar foi pouco maior para espécies polinizadas por Glossophaginae ($17,0 \pm 3,1$ %) do que para as polinizadas por Phyllostominae ($14,7 \pm 5,5$ %).

TABELA 6. Tamanho, taxa de secreção de néctar e concentração de açúcares de flores mantidas ensacadas durante a antese, pertencentes a quatro indivíduos de três espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central. Valores correspondem a média $\pm$ DP (número de flores ou de capítulos). Valores em negrito correspondem às médias incluindo as flores de ambos os indivíduos de *Couepia longipendula*.

Espécie ¹ (indivíduo)	Tamanho da flor ²	Taxa de secreção de néctar ³	Intervalo ⁴	Volume ⁵	Concentração de açúcares ⁶
Carvil	11,0 $\pm$ 0,5 (7)	1,84 $\pm$ 0,6 (7)	64,6 $\pm$ 0,3 (7)	118,3 $\pm$ 38,7 (7)	13,8 $\pm$ 1,1 (7)
Parpen	34,5 $\pm$ 1,7 (9)	108,5 $\pm$ 20,7 (9)	6,6 $\pm$ 0,8 (9)	702,8 $\pm$ 150,3 (9)	14,8 $\pm$ 1,1 (9)
Coulong (1)	7,3 $\pm$ 0,2 (7)	0,88 $\pm$ 0,2 (7)	62,0 $\pm$ 0,3 (7)	54,5 $\pm$ 12,9 (7)	19,8 $\pm$ 0,5 (7)
Coulong (2)	6,9 $\pm$ 0,3 (8)	0,27 $\pm$ 0,1 (8)	62,9 $\pm$ 1,2 (8)	17,0 $\pm$ 9,0 (8)	21,5 $\pm$ 0,4 (8)
Coulong (1+2)	7,1 $\pm$ 0,3 (15)	0,6 $\pm$ 0,4 (15)	62,5 $\pm$ 0,9 (15)	34,5 $\pm$ 22,1 (15)	20,7 $\pm$ 1 (15)

¹ Abreviaturas conforme Tabela 1

² Para *Cav*, os valores correspondem ao diâmetro da base da flor; no caso de *Col*, corresponde ao diâmetro da abertura do cálice; e no caso de *Pap* ao diâmetro da região nectarífera do capítulo (valores em mm)

³ Valores em $\mu\text{l} \cdot \text{min}^{-1}$

⁴ Intervalo (min) de tempo entre as amostragens de volume acumulado

⁵ Volume de néctar (μl) acumulado durante os intervalos

⁶ Valores em %

Tomando as médias das sete espécies, a variação da concentração de açúcares no néctar não foi correlacionada ($P = 0.75$) à variação do volume. Entretanto, tomando todas as flores que foram mantidas ensacadas e amostradas em intervalos constantes (Tabela 6), a concentração de açúcares foi negativamente correlacionada ao volume ($r_{\text{Pearson}} = -0.54$, $P < 0.01$, $n = 31$ flores). Considerando apenas as flores de ambos os indivíduos de *Couepia longipendula*, a concentração foi negativamente correlacionada ao volume de néctar ($r_{\text{Pearson}} = -0.69$, $P < 0.01$, $n = 15$ flores); entretanto, separadamente para cada indivíduo, houve correlação positiva entre estas variáveis para um dos indivíduos e não houve correlação significativa para o outro (Figura 13). Entre as flores do indivíduo de *Parkia pendula* a concentração de açúcares no néctar também variou positivamente ($r_{\text{Pearson}} = 0.83$, $P < 0.01$, $n = 9$ flores) com o volume de néctar (Figura 14). Finalmente, não houve correlação significativa ($P > 0.05$) entre a concentração de açúcares e o volume de néctar para as flores do indivíduo de *Caryocar villosum* (Figura 15).

Para *Couepia longipendula*, a concentração de açúcares decresceu ao longo da antese (Figura 16a). A correlação entre a concentração de açúcares e o tempo transcorrido após a antese é mais baixa quando tomadas as flores de ambas as árvores juntas ($r_{\text{Spearman}} = -0.26$, $n = 76$) que para as flores de cada indivíduo separadamente (“indivíduo 1”: $r_{\text{Spearman}} = -0.69$, $n = 36$; “indivíduo 2”: $r_{\text{Spearman}} = -0.86$, $n = 40$; o número dos indivíduos segue Tabela 6 e Figura 16a). A variação do volume de néctar entre as flores do indivíduo 1 foi muito ampla se comparada à das flores do indivíduo 2 (Figura 16b). A concentração de açúcares e o volume foram significativamente ($P < 0,001$; Teste t) diferentes entre os dois indivíduos, assim como o volume ($P < 0,001$; Teste t). A concentração de açúcares de *Parkia pendula* atingiu o pico após ca. 2200h (Figura 17a), horário em que o volume também foi maior (Figura 17b). Nas flores de *Caryocar villosum*, entretanto, a concentração de açúcares foi pouco mais alta no final do período de antese, sendo relativamente constante durante todo o período (Figura 18a). O volume de néctar nas flores de *C. villosum* foi alto no período inicial, e depois houve pouca variação no transcorrer do período de antese (Figura 18b).

Para flores de *Couepia longipendula*, a taxa de secreção de néctar (TSN) variou positiva e linearmente com o diâmetro da flor (DFLO), sendo significativas as funções estimadas para os valores absolutos dentro de cada intervalo de amostragem assim como para os valores médios entre estes intervalos (Tabela 7, Figura 19). As flores de

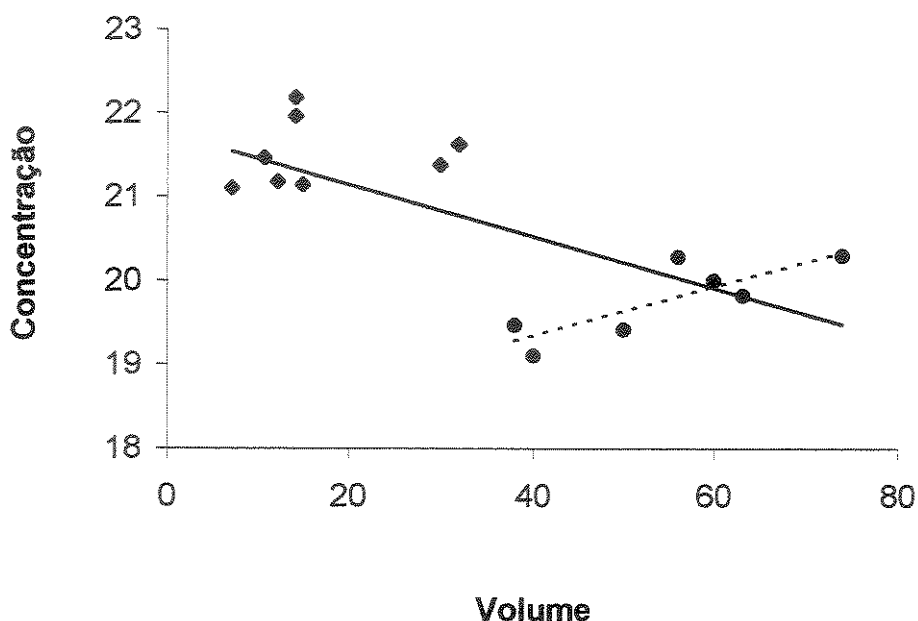


Figura 13. Variação da concentração de açúcares (%) no néctar em função do volume (μl) para flores de dois indivíduos de *Couepia longipendula* (flores de cada indivíduo estão indicadas por marcas diferentes), na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha contínua indica a relação negativa quando tomados todos os pontos juntos ($Y = 21,8 - 0,031 X$; $p < 0.01$, $r^2 = 0,48$, $n = 15$); a linha pontilhada indica a relação positiva quando tomados apenas os pontos circulares, correspondentes a um mesmo indivíduo ($Y = 18,2 + 0,029 X$; $p < 0.05$, $r^2 = 0,68$, $n = 15$).

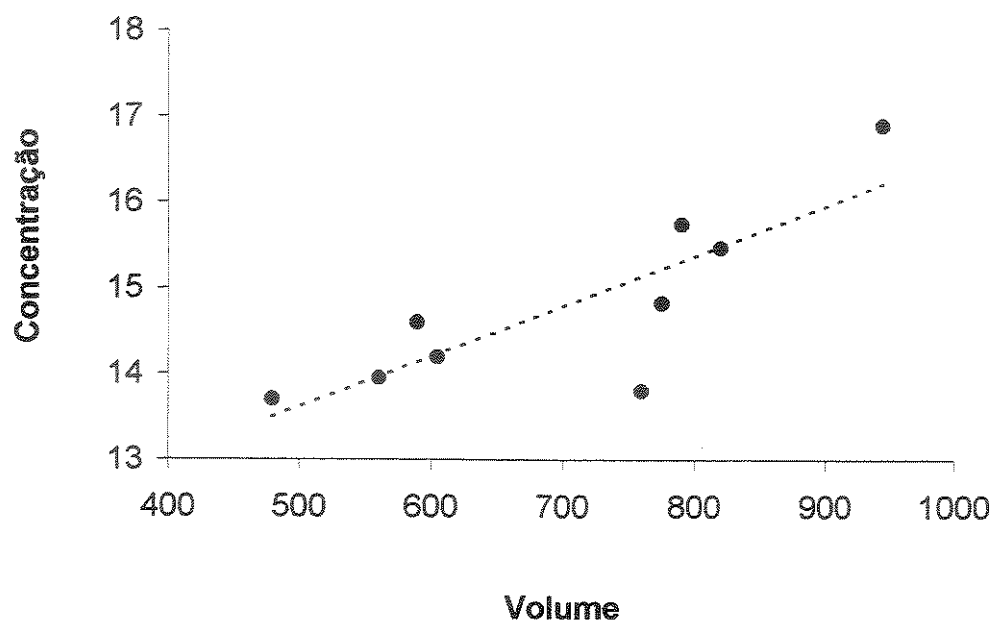


Figura 14. Variação da concentração de açúcares (%) no néctar em função do volume (μl) entre capítulos de *Parkia pendula*, na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha indica a relação positiva das variáveis ($Y = 10,7 + 0,006 X$; $p < 0,01$, $r^2 = 0,69$, $n = 9$).

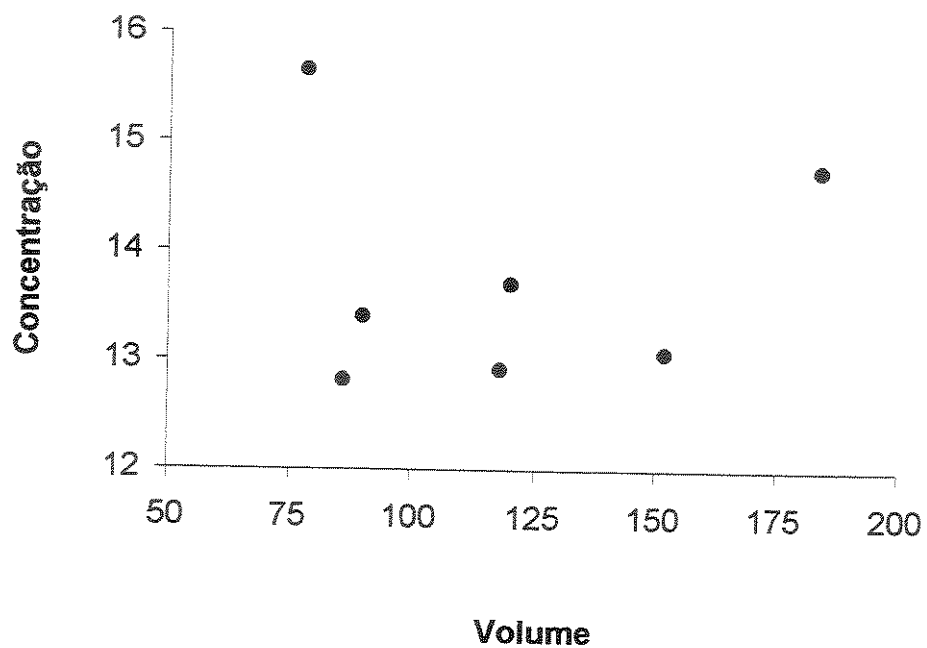


Figura 15. Valores de concentração de açúcares (%) contra os valores de volume de néctar (μl) para as flores de *Caryocar villosum*, na Reserva Ducke, Amazônia Central.

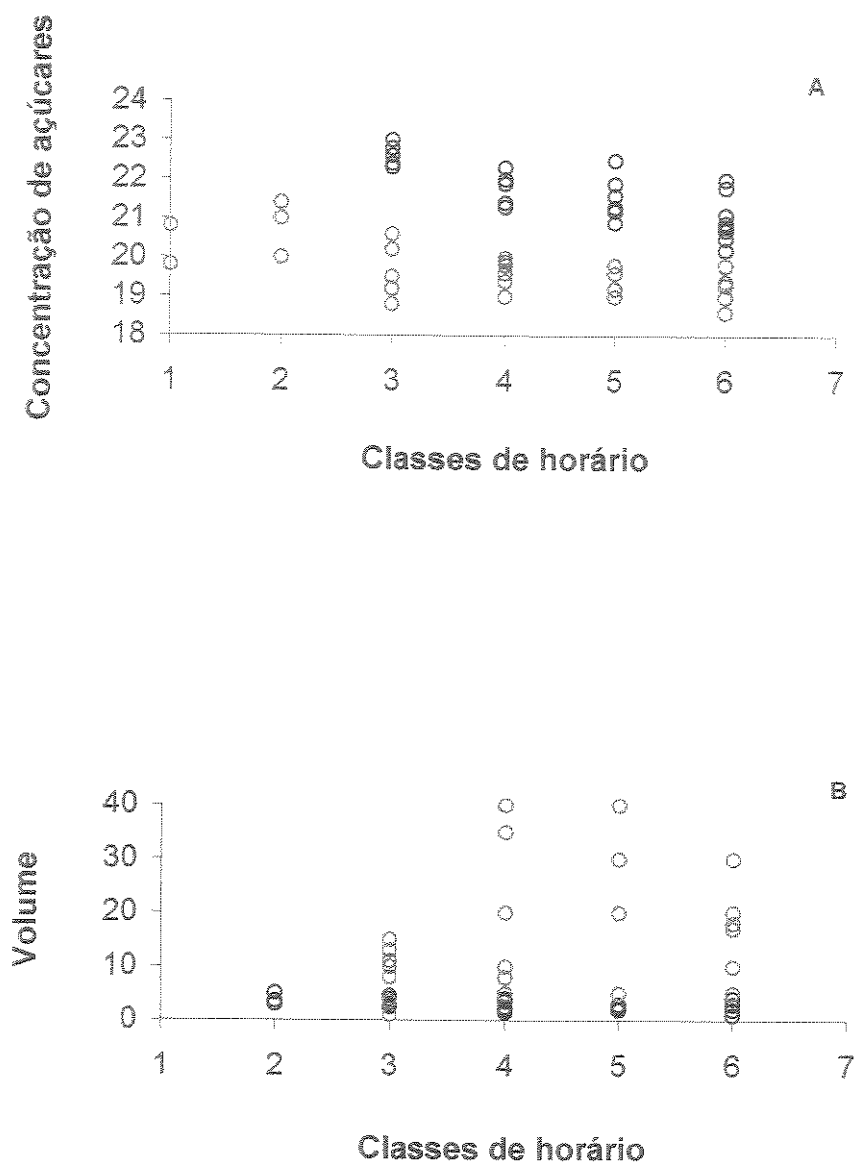


Figura 16. Variação da concentração de açúcares (A) e do volume de néctar (B) para flores de dois indivíduos de *Couepia longipendula* (pontos azuis indicam indivíduo = 1 e os vermelhos, indivíduo = 2; cf. Tabela 6), amostradas em intervalos constantes (veja Tabela 6), durante o período de antese. Classe de horário 1 = 1900-2000 h, 2 = 2001-2100 h e assim sucessivamente.

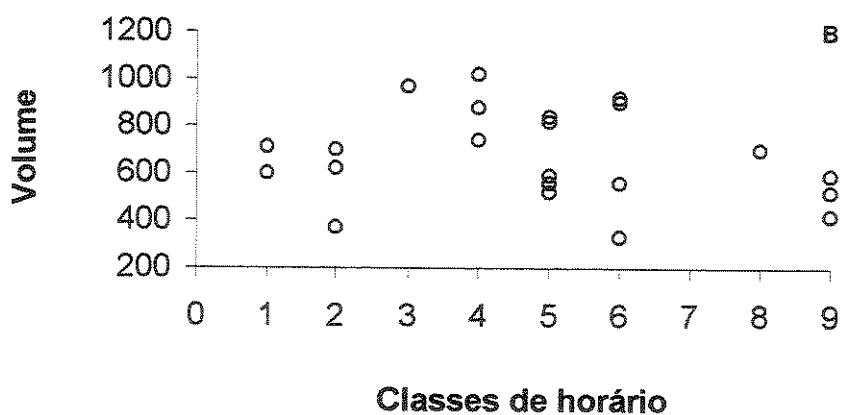
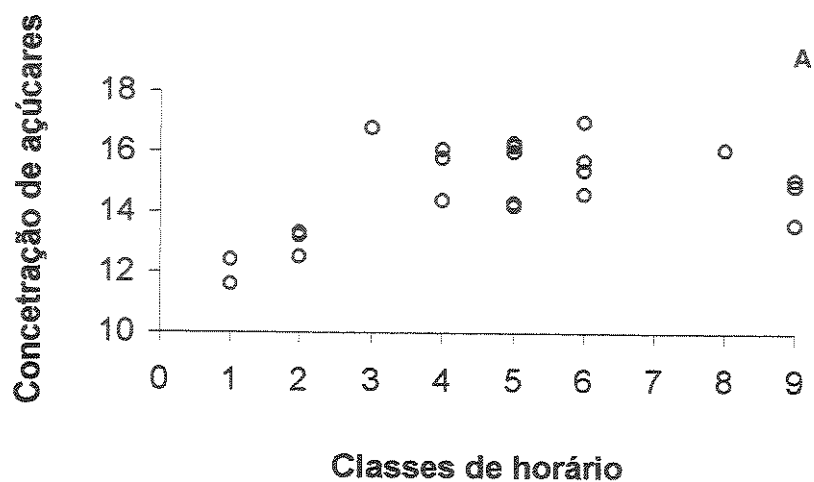


Figura 17. Variação da concentração de açúcares (A) e do volume de néctar (B) entre flores de *Parkia pendula* ao longo do período de antese. Classe de horário 1 = 1900-2000h, 2 = 2001-2100 h e assim sucessivamente.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

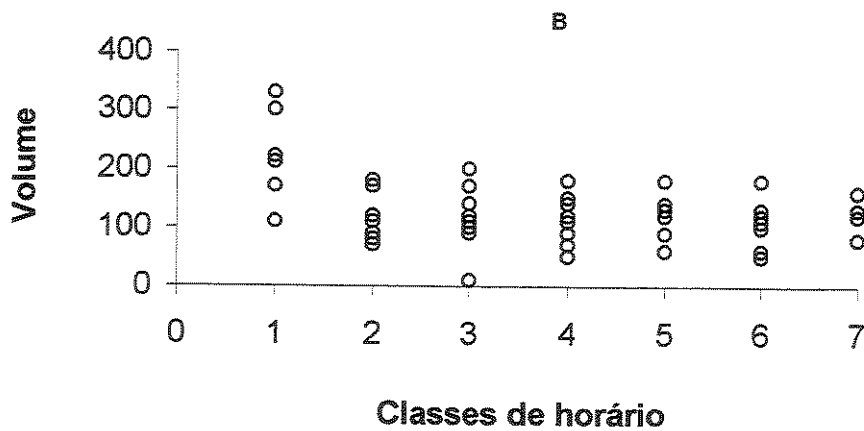


Figura 18. Variação da concentração de açúcares (A) e do volume de néctar (B) entre flores de *Caryocar villosum* ao longo do período de antese. Classe de horário 1 = 1900-2000h, 2 = 2001-2100 h e assim sucessivamente.

TABELA 7. Regressões da taxa de secreção de néctar (TSN) como função do diâmetro da flor (DFLO), para duas espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos, na Reserva Ducke, Amazônia Central. São apresentados os resultados das regressões para cada intervalo de amostragem, bem como para os valores médios da taxa de secreção de néctar por flor.

Espécie ¹	Intervalo ²	Função estimada	n	P	r ²
Coulong	1900-2030	TSN = 1,02 DFLO – 6,7	14	0,01	0,55
	2000-2130	TSN = 0,86 DFLO – 5,5	15	0,01	0,51
	2100-2230	TSN = 0,55 DFLO – 3,3	15	0,01	0,40
	2200-2330	TSN = 0,86 DFLO – 5,5	15	0,00	0,67
	valores médios	TSN = 0,81 DFLO – 5,2	15	0,01	0,60
Carvil	1900-2030	(NS) ³	7	0,20	-
	2000-2130	Ln TSN = 0,47 DFLO – 4,4	7	0,05	0,59
	2100-2230	Ln TSN = 0,88 DFLO – 9,0	7	0,01	0,81
	2200-2330	Ln TSN = 0,55 DFLO – 5,5	7	0,06	0,53
	2300-0030	(NS) ³	7	0,24	-
	valores médios	Ln TSN = 0,24 DFLO – 2,3	7	0,03	0,63

¹ Abreviaturas conforme Tabela 1

² Desde o horário em que a primeira flor foi esvaziada até o horário da amostragem subsequente da última flor que havia sido esvaziada anteriormente

³ NS = não foi significativa

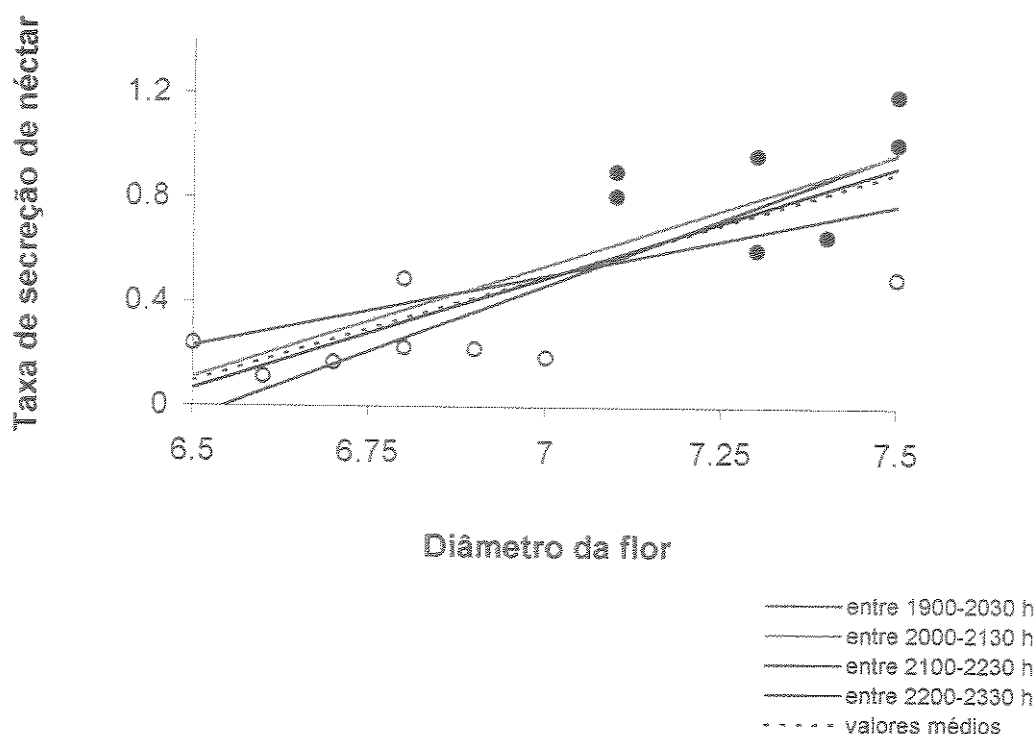


Figura 19. Variação da taxa de secreção de néctar ($\mu\text{l} \cdot \text{min}^{-1}$) em função do diâmetro da flor (na região da abertura do cálice; valores em mm), para flores de dois indivíduos (um identificado por círculos preenchidos e outro por círculos vazios) de *Couepia longipendula*, na Reserva Ducke, Amazônia Central. As linhas contínuas correspondem às funções estimadas para cada intervalo de amostragem e os pontos correspondem às médias da taxa de secreção de néctar, para cada flor, entre os diferentes intervalos. A linha pontilhada representa a função estimada a partir dos valores médios. Veja regressões na Tabela 7.

C. longipendula secretaram $0,55 \pm 0,36$ ($n = 15$) μl de néctar. min^{-1} , e apresentaram $7,1 \pm 0,34$ ($n = 15$) mm de diâmetro na região da abertura do cálice. Além disso, a taxa de secreção de néctar e o diâmetro da flor foram significativamente diferentes entre os indivíduos de *C. longipendula* ($P < 0,01$; Teste U de Mann-Whitney). Entre as flores de *C. villosum*, a taxa de secreção de néctar também aumentou conforme o aumento do diâmetro da abertura do cálice (Tabela 7, Figura 20), mas a função exponencial foi melhor ajustada aos dados (com menores valores de "P" e maiores valores de " r^2 ") do que a função linear. Tomando os valores dentro de cada intervalo de amostragem, não houve relação significativa entre TSN e DFLO para dois dos cinco intervalos, o primeiro e o último (respectivamente, 1900-2030 h e 2300-0030 h); além disso, no penúltimo intervalo (2200-2330 h) a função estimada foi marginalmente significativa (Tabela 7). A taxa média de secreção de néctar entre as flores de *C. villosum* foi $1,84 \pm 0,61$ $\mu\text{l}.\text{min}^{-1}$ ($n = 7$), e o diâmetro médio das flores (medido próximo à abertura do cálice) foi $10,95 \pm 0,47$ mm ($n = 7$). Finalmente, para os capítulos de *Parkia pendula*, a taxa de secreção de néctar ($108,53 \pm 20,66$ $\mu\text{l}.\text{min}^{-1}$, $n = 9$) não foi relacionada ao diâmetro do capítulo ($34,54 \pm 1,69$ mm, $n = 9$), medido na região que corresponde às flores nectaríferas. Dentre os nove capítulos de *P. pendula* monitorados em dois intervalos, três apresentaram taxa de secreção de néctar mais alta no primeiro (2000-2200 h) do que no segundo intervalo (2300-0100 h); ao passo que para os demais capítulos ocorreu o inverso (Figura 21).

Efeito de tamanho na quantidade de flores e néctar

O valor do coeficiente de correlação (Pearson) entre as duas variáveis usadas como índice de tamanho, diâmetro da copa (DCOPA) e peso seco médio das flores ou capítulos (PSECO), foi de 0,41 mas não significativo ($P = 0,27$). Foram encontradas correlações significativas ($P < 0,05$), com $r_{\text{Pearson}} > 0,70$, das variáveis usadas como índices de quantidade (total de flores produzidas por planta - TFLOR, quantidade de flores abertas por noite por planta - FNOITE, e volume médio de néctar por unidade de visita - NECVOL) com as variáveis-índices de tamanho, DCOPA e PSECO (Tabela 8). NECVOL foi a única variável-índice de quantidade significativamente correlacionada com ambas, DCOPA e PSECO (Tabela 8).

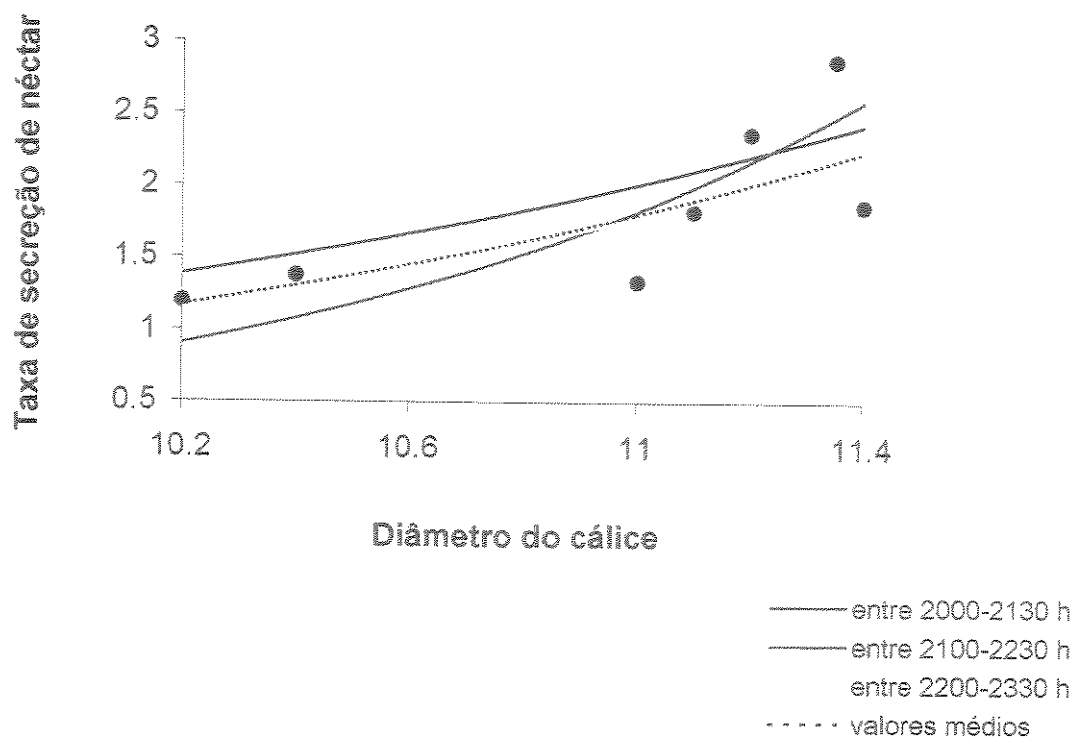


Figura 20. Variação da taxa de secreção de néctar ($\mu\text{l}.\text{min}^{-1}$) em função do diâmetro da flor (na região da abertura do cálice; valores em mm), para flores de *Caryocar villosum*, na Reserva Ducke, Amazônia Central. As linhas contínuas correspondem às funções estimadas para cada intervalo de amostragem e os pontos correspondem às médias da taxa de secreção de néctar, para cada flor, entre os diferentes intervalos. A linha pontilhada representa a função estimada a partir dos valores médios. Veja regressões na Tabela 7.

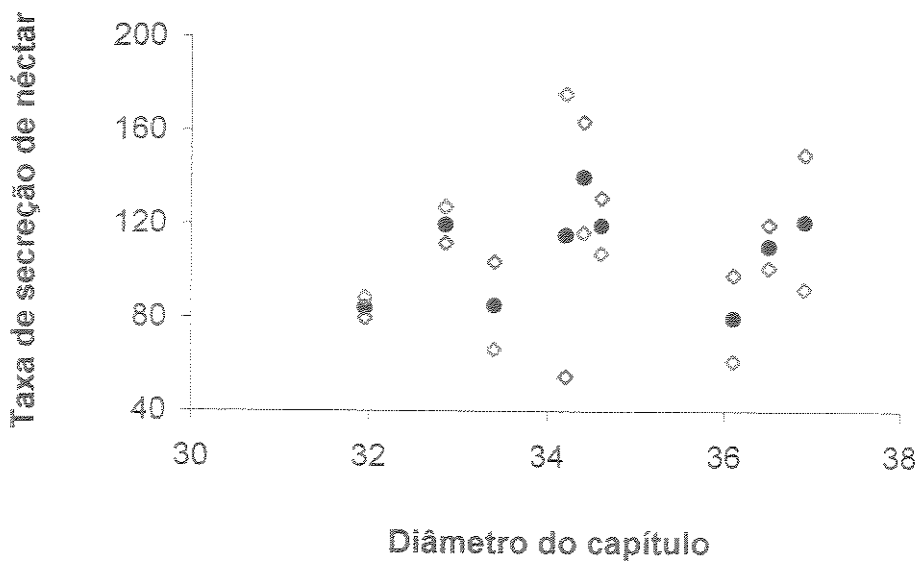


Figura 21. Variação da taxa de secreção de néctar ($\mu\text{l} \cdot \text{min}^{-1}$) vs o diâmetro do capítulo (na região das flores nectaríferas; valores em mm) de *Parkia pendula*, na Reserva Ducke, Amazônia Central. As marcas vermelhas correspondem aos valores da primeira amostragem (entre 2000-2200 h) e as azuis aos da segunda amostragem (entre 2300-0100 h). Os pontos pretos correspondem às médias da taxa de secreção de néctar, para cada flor, entre os intervalos

TABELA 8. Coeficientes de correlação (Pearson) entre as variáveis usadas para testar o efeito de tamanho na produção de flores e de néctar, para espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos, na Reserva Ducke, Amazônia Central. Valores em negrito são significativos ($P < 0,05$).

Variáveis ¹	DCOPA	PSECO	NINF	FLOINF	TFLOR	FNOITE
PSECO	0,41	-				
NINF	0,58	0,78	-			
FLOINF	- 0,14	- 0,58	- 0,41	-		
TFLOR	0,79	0,17	0,54	0,35	-	
FNOITE	0,73	- 0,10	0,22	- 0,06	0,62	-
NECVOL	0,77	0,84	0,89	- 0,51	0,16	0,38

¹ DCOPA = diâmetro da copa, PSECO = Peso seco médio das flores ou capítulos, NINF = número de inflorescências produzidas, FLOINF = número médio de flores ou capítulos por inflorescência, TFLOR = total de flores produzidas, FNOITE = número de flores ou capítulos funcionais por noite, NECVOL = volume médio de néctar por flor ou capítulo.

SEÇÃO CIRCULANTE

Através da análise de regressão múltipla, ambas as variáveis-índices de tamanho foram incluídas no modelo para explicar a variação da quantidade de inflorescências produzidas por árvore ($NINF = -278,1 + 53,3 \text{ PSECO} + 16,8 \text{ DCOPA}$; $r^2 = 0,66$, $P < 0,01$, $n = 16$). A média de flores ou capítulos produzidos por inflorescência é negativamente afetada pela biomassa das flores ou dos capítulos ($FLOINF = 20,6 - 3,6 \text{ PSECO}$; $r^2 = 0,27$, $P < 0,03$, $n = 17$), sendo que as variáveis DCOPA e NINF foram excluídas durante a análise de regressão múltipla. A quantidade de flores ou capítulos funcionais por noite por árvore (FNOITE) variou positivamente com o diâmetro da copa e negativamente com a biomassa média das flores ou capítulos ($FNOITE = -170,5 + 26,8 \text{ DCOPA} - 30,4 \text{ PSECO}$; $r^2 = 0,67$, $P < 0,01$, $n = 16$), sendo que NINF e FLOINF foram excluídas através da regressão múltipla. O volume médio de néctar por flor ou capítulo (NECVOL) foi uma função múltipla de DCOPA, PSECO e NINF ($NECVOL = -159 + 22,3 \text{ DCOPA} + 55,9 \text{ PSECO} + 0,15 \text{ NINF}$; $r^2 = 0,96$, $P < 0,01$, $n = 9$), sendo que FLOINF e FNOITE foram excluídas do modelo inicial. Os resultados parciais das análises de regressão múltipla, usados para selecionar variáveis independentes, são apresentados no Apêndice.

Diagrama de caminhos foi estabelecido a partir dos modelos descritos no parágrafo anterior mais a inclusão do total de flores produzidas por planta (TFLOR) (Figura 22), que é o produto de NINF e FLOINF. Conforme o diagrama, a biomassa média da flor ou capítulo (PSECO) afeta diretamente FLOINF, NINF e FNOITE, afeta indiretamente TFLOR através de NINF e FLOINF, além de afetar NECVOL direta e indiretamente, através de NINF (Figura 22). PSECO explicou 60 % da variância de NECVOL e muito pouco (7-9 %) da variância de TFLOR e FNOITE (Tabela 9). O aumento de PSECO tem efeito positivo sobre NINF, NECVOL e TFLOR, mas efeito negativo sobre FLOINF e FNOITE (Figura 22). O aumento de PSECO apresenta baixo efeito (indireto, via NINF e FLOINF) sobre TFLOR porque, se por um lado leva ao aumento de NINF, por outro leva à redução de FLOINF (Figura 22). A outra variável-índice de tamanho, DCOPA, tem efeito direto e positivo sobre FNOITE, NINF e NECVOL, sendo esta última variável afetada por DCOPA também indiretamente através NINF; além disso, DCOPA tem efeito indireto e positivo sobre TFLOR através de NINF (Figura 22). DCOPA explica 74 % da variância de FNOITE e 14-31 % das variâncias de TFLOR, NINF e NECVOL (Tabela 9).

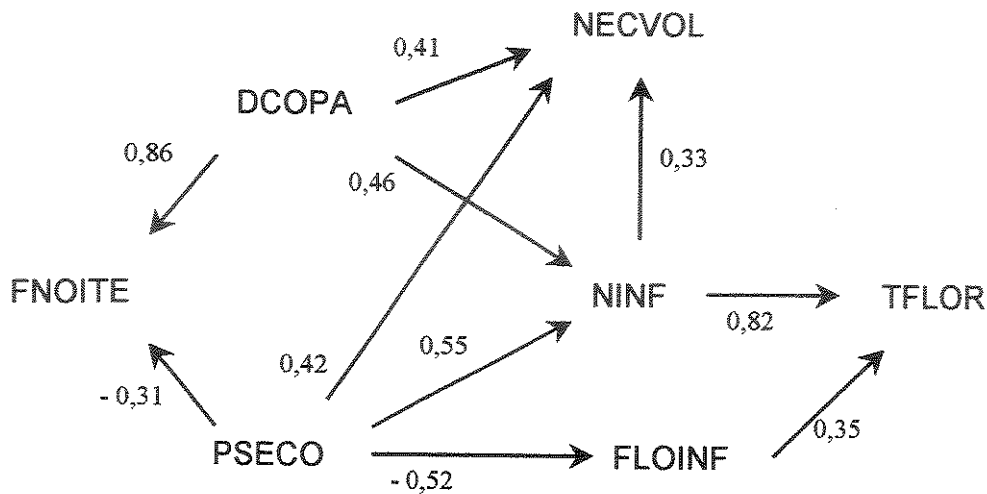


Figura 22. Diagrama de caminhos mostrando as direções das relações entre sete variáveis usadas para testar o efeito de tamanho sobre a quantidade de unidades de visita (flores ou capítulos) produzidas e sobre o volume de néctar, para espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos na Amazônia Central. Ao lado das setas, são apresentados os respectivos coeficientes de regressão parcial padronizados. DCOPA = diâmetro da copa, PSECO = Peso seco médio das flores ou capítulos, NINF = número de inflorescências produzidas, FLOINF = número médio de flores ou capítulos por inflorescência, TFLOR = total estimado de flores produzidas, FNOITE = número de flores ou capítulos funcionais por noite, NECVOL = volume médio de néctar por flor ou capítulo.

TABELA 9. Proporção da determinação conferida pelas variáveis independentes do diagrama de caminhos apresentado na Figura 22, bem como a proporção da variância não-explicada através da análise de caminhos e da análise de regressão, para espécies de plantas arbóreas polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Variável ¹ dependente e	Determinação (r^2) pelas variáveis ¹				Coeficiente de não-determinação	
	DCOPA	PSECO	NINF	FLOINF	da análise de caminhos	da regressão múltipla
NINF	0,21	0,30	-	-	0,49	0,34
FLOINF	-	0,27	-	-	0,73	0,73
FNOITE	0,74	0,09	-	-	0,17	0,33
NECVOL	0,31	0,60	0,11	-	0,28	0,04
TFLOR	0,14	0,07	0,67	0,12	0,20	0,17

¹ DCOPA = diâmetro da copa, PSECO = Peso seco médio das flores ou capítulos, NINF = número de inflorescências produzidas, FLOINF = número médio de flores ou capítulos por inflorescência, TFLOR = total de flores produzidas, FNOITE = número de flores ou capítulos funcionais por noite, NECVOL = volume médio de néctar por flor ou capítulo.

O total da variância de NINF não-explicada pela regressão é menor que o calculado através da análise de caminhos (Tabela 9). O total da variância de FNOITE não-explicada pela regressão múltipla foi maior do que a calculada através da análise de caminhos (Tabela 9). O total da variância de NECVOL não-determinada através da análise de regressão apresentou valor bem mais baixo que o calculado através da análise de caminhos (Tabela 9), que considerou DCOPA e PSECO como não-correlacionadas e que NINF é função múltipla de DCOPA e PSECO.

Polinizadores e outros visitantes florais

As nove espécies de plantas quiropterófilas foram polinizadas por morcegos Glossophaginae ou Phyllostominae. Cinco espécies, de dois gêneros - *Caryocar* e *Parkia*, foram polinizadas principalmente por Phyllostominae. As demais quatro espécies, de quatro gêneros - *Caryocar*, *Lecythis*, *Eperua* e *Couepia*, utilizam principalmente morcegos Glossophaginae como polinizadores. Apenas no gênero *Caryocar*, portanto, ocorreram espécies polinizadas por Phyllostominae e Glossophaginae. A única espécie de Phyllostominae registrada neste estudo foi *Phyllostomus discolor*, assim como a única de Glossophaginae foi *Lonchophylla thomasi*. Indivíduos de *L. thomasi* foram capturados defronte a flores de *Eperua duckeana* e de *Caryocar glabrum* (Tabela 10), mas os Glossophaginae que visitaram *Couepia longipendula* e *Lecythis poiteaui* não foram capturados, portanto sua identidade não foi determinada. Indivíduos de *P. discolor* foram capturados durante suas visitas a *Caryocar villosum*, *Parkia pendula* e *P. nitida* (Tabela 10). Em flores de *C. pallidum* e de *P. decussata* esta espécie de morcego foi identificada com base no seu tamanho e comportamento. Além de *L. thomasi* e *P. discolor*, foram capturados indivíduos de *Carollia perspicillata* (Carolliinae, Phyllostomidae) defronte a flores de *Parkia nitida* e *P. pendula* (Tabela 10). Os espécimes de *C. perspicillata* não apresentavam pólen aderido ao corpo e visitas destes morcegos não foram registradas.

O comportamento de visitas de *P. discolor* diferiu daquele dos Glossophaginae em diversos aspectos. Os Glossophaginae forragearam solitariamente ou em duplas ($1,2 \pm 0,2$ morcegos por turno de visita) abordando as flores em vôo pairado (Figura 23a-b), em visitas rápidas (< 1 segundo). As visitas de *P. discolor* tiveram duração de 1-2

TABELA 10. Espécies de morcegos capturados próximos às flores de seis espécies arbóreas na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Espécie de planta ¹	Noites de captura	Total de horas-rede ²	Espécie de morcego	N
Carvil	3	6	<i>Phyllostomus discolor</i>	7
Cargla	2	3	<i>Lonchophylla thomasi</i>	2
Parnit	2	2	<i>Phyllostomus discolor</i>	11
			<i>Carollia perspicillata</i>	2
Parpen	1	1	<i>Phyllostomus discolor</i>	4
			<i>Carollia perspicillata</i>	1
Epeduc	4	10	<i>Lonchophylla thomasi</i>	3
Coulong	1	2	-	0

¹ Abreviaturas conforme Tabela 1.

² Dimensões das redes: 3 x 6 m; exceto em *Parkia nitida*, em que foi rede de 1,5 x 2 m.

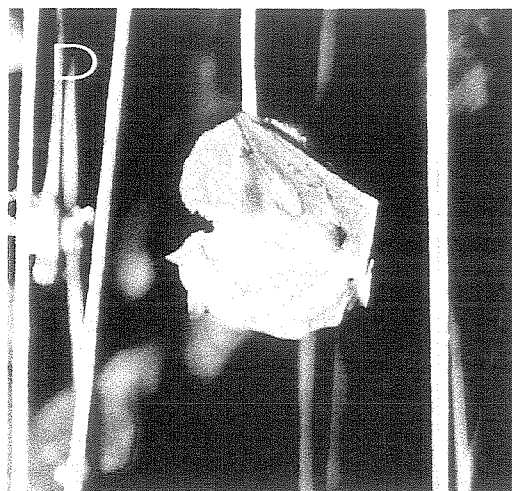
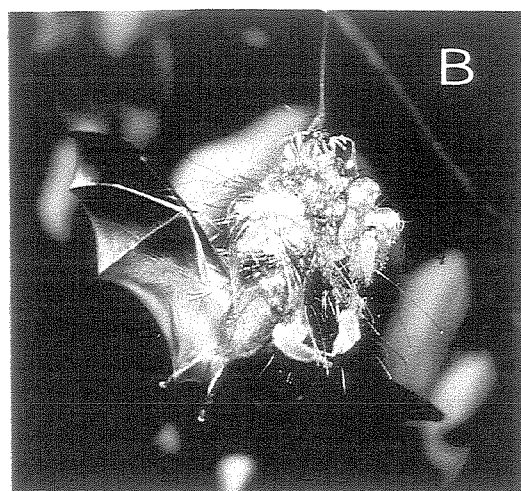
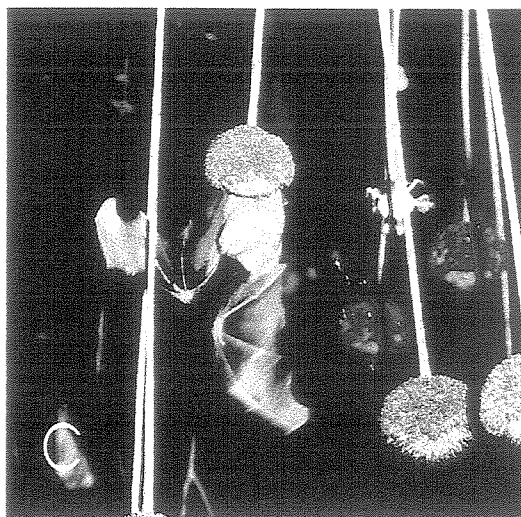
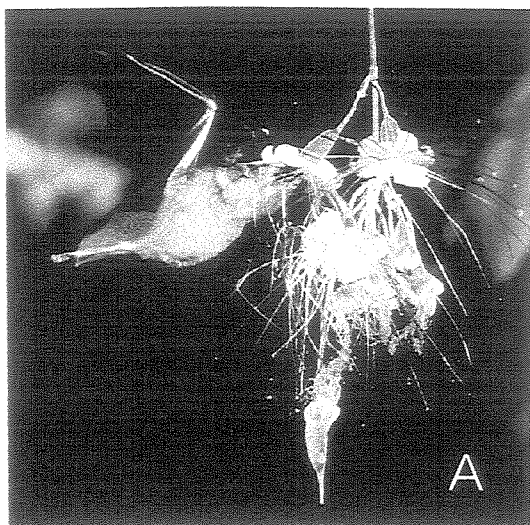


Figura 23. Visitas de morcegos Glossophaginae a flores de *Couepia longipendula* (A e B) e visitas de *Phyllostomus discolor* (Phyllostominae) a capítulos de *Parkia pendula* (C e D), em floresta de terra firme, Reserva Ducke, Amazônia Central.

segundos e foram feitas em grupos de 5-30 indivíduos ($14,8 \pm 12,2$ morcegos por turno de visitação). Durante as visitas, estes morcegos agarram-se à base das flores ou dos capítulos com os pés, lambendo o néctar em postura de cabeça para baixo (Figura 23c-d). Entretanto, foram registradas visitas de *P. discolor* com duração de até sete segundos a capítulos de *P. pendula*, bem como visitas de cabeça para cima (agarrado com os polegares) ocorreram, por vezes, em flores de *C. pallidum* e *C. villosum*.

Lonchophylla thomasi e possivelmente outras espécies, não identificadas, de Glossophaginae, iniciavam suas atividades de visita durante o ocaso (ca. 1810 h), quando ainda havia luminosidade acima do dossel mas muito pouca luz no interior da floresta. Nesta ocasião, os morcegos realizavam vôos rápidos e circulares em torno da copa, repetindo diversas vezes uma dada trajetória e, por vezes, pairavam defronte a ramos com flores sem, contudo, visitá-las. As primeiras visitas de Glossophaginae às flores de indivíduos focais de *Eperua duckeana*, *Couepia longipendula* e *Caryocar glabrum* ocorreram por volta das 1830 h. Entretanto, visitas de Glossophaginae a flores de *Lecythis poiteaui* foram registradas somente após as 2130 h.

A duração dos turnos de visitação dos Glossophaginae foi de $6,13 \pm 2,1$ min e o período entre os turnos foi de $31,7 \pm 19,6$ min. Foram registradas diariamente 1-5 visitas de Glossophaginae aos capítulos de *Parkia nitida* e *P. pendula* no período entre 1810-1830 h (antes das atividades de *P. discolor*). *Phyllostomus discolor* iniciou suas atividades de forrageamento a *P. pendula*, *P. nitida* e *C. villosum* por volta das 1830-1840 h, em grupos de 2-4 indivíduos. Os turnos de visitação de *Ph. discolor* tiveram duração de $129,8 \pm 87,0$ min e os intervalos entre turnos, duração de $4,9 \pm 3,3$ min. Durante as visitas, estes morcegos repetiam seguidamente uma dada trajetória em torno da planta (passando abaixo, acima e/ou por dentro da copa), visitando flores nesta rota. Além destes indivíduos visitando flores, havia outros da mesma espécie, que vocalizavam e voavam 2-5 m acima do dossel em trajetórias circulares ou erráticas, incluindo copas vizinhas àquela visitada.

De modo geral, incluindo dados sobre quatro espécies de árvores polinizadas por Glossophaginae e seis polinizadas por Phyllostominae, o logaritmo natural do tempo de intervalo entre os turnos de visitação (LINT) foi negativamente correlacionado ($r = -0,85$; $P < 0,01$) ao logaritmo natural do tempo de duração (LTUR) destes turnos (Figura 24). Além disso, LTUR variou positivamente em função do logaritmo natural do

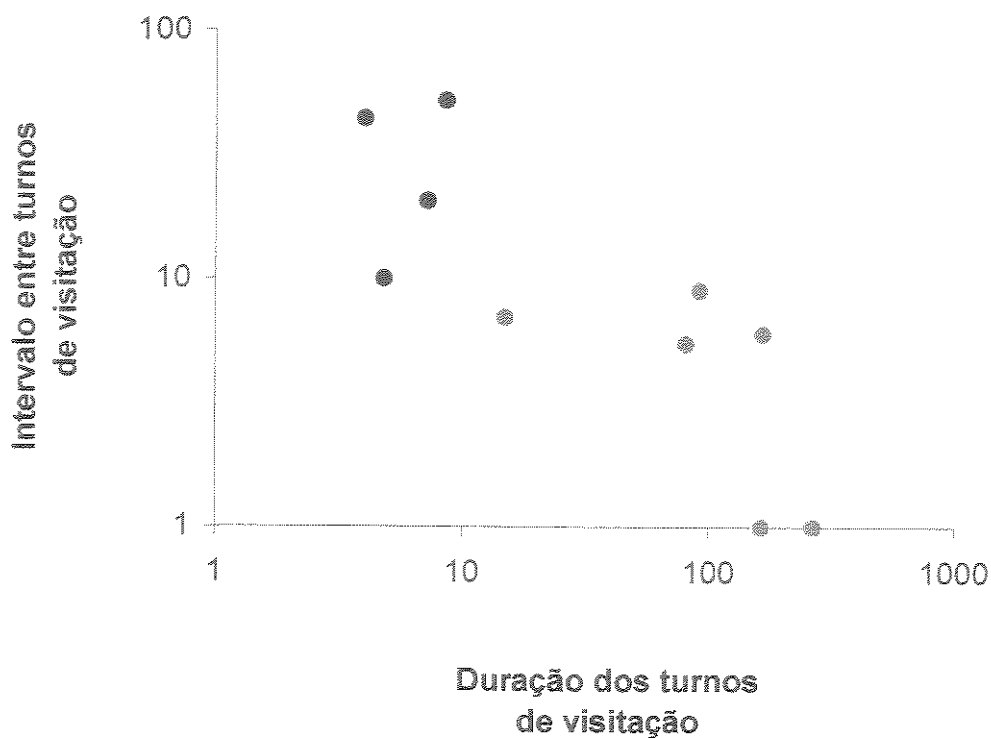


Figura 24. Varia  o do tempo de intervalo entre os turnos de visita  o contra o tempo de dura  o dos turnos de visita  o para  rvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amaz nia Central.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

número máximo de morcegos por turno de visitação (LMOR) ($LTUR = 1,16 LMOR + 1,7$; $P < 0,001$, $r^2 = 0,91$, $n = 10$), ao passo que LINT variou negativamente em função de LMOR ($LINT = -0,93 LMOR + 3,4$; $P < 0,001$, $r^2 = 0,87$, $n = 10$) (Figura 25a-b).

O tempo de visitação (duração do turno) proporcional ao tempo de “não-visitação” (intervalo entre turnos) (PROPOR) aumentou com o aumento do número máximo de morcegos em cada turno de visitação (MOR) ($PROPOR = 7,4 MOR - 21,2$; $P < 0,001$, $r^2 = 0,88$, $n = 10$). A transformação logarítmica de ambas as variáveis reduz ainda mais o resíduo ($LPROPOR = 1,2 LMOR + 1,7$; $P < 0,001$, $r^2 = 0,98$, $n = 10$) (Figura 26). A proporção do tempo médio de duração dos turnos de visitação pelo tempo médio dos intervalos entre turnos indica quantos minutos uma dada copa é visitada para cada minuto que permanece sem visitação (valores < 1 indicam que a planta permanece mais tempo sem visitação que sendo visitada, valores > 1 indicam o oposto). Para árvores polinizadas por Glossophaginae os valores desta proporção foram < 1 (0,09 a 0,34) e para árvores polinizadas por Phyllostominae foram > 1 , sendo que para *Parkia* spp. os valores (160 a 260) foram duas ordens de grandeza maiores que para *Caryocar* spp. (2,11 a 27,5).

Finalmente, MOR variou em função do número de flores ou capítulos funcionais por noite ($MOR = 0,16 FNOITE - 1,3$; $P < 0,001$, $r^2 = 0,88$, $n = 10$) (Figura 27) mas o volume de néctar por flor (NECVOL) foi variável descartada do modelo através da análise de regressão múltipla em etapas (veja Apêndice).

Interações agonísticas entre morcegos Glossophaginae foram raramente observadas, somente durante visitas às flores de *Eperua duckeana* e de *Couepia longipendula*. Em todas as ocasiões registradas, um Glossophaginae estava visitando solitariamente a planta focal quando um outro morcego se aproximava, causando perseguições acompanhadas de vocalizações, que terminavam distante da árvore focal. Por outro lado, interações agonísticas entre indivíduos de *P. discolor* foram comumente registradas durante o período de visitas. Foi possível identificar alguns indivíduos particulares, que concentravam suas visitas em porção definida da copa da árvore focal e, por vezes, perseguições e brigas acompanhadas de vocalizações tiveram início por ocasião da aproximação de um segundo indivíduo à mesma porção da copa para visitar as flores. Entretanto, numerosas outras interações agonísticas ocorreram em outras situações, não identificadas. Investidas de *P. discolor* contra outros morcegos menores

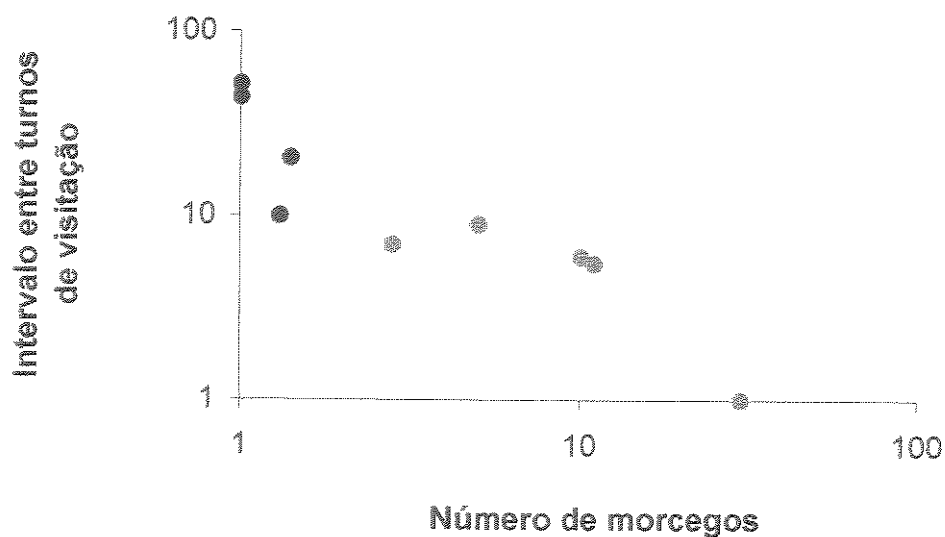
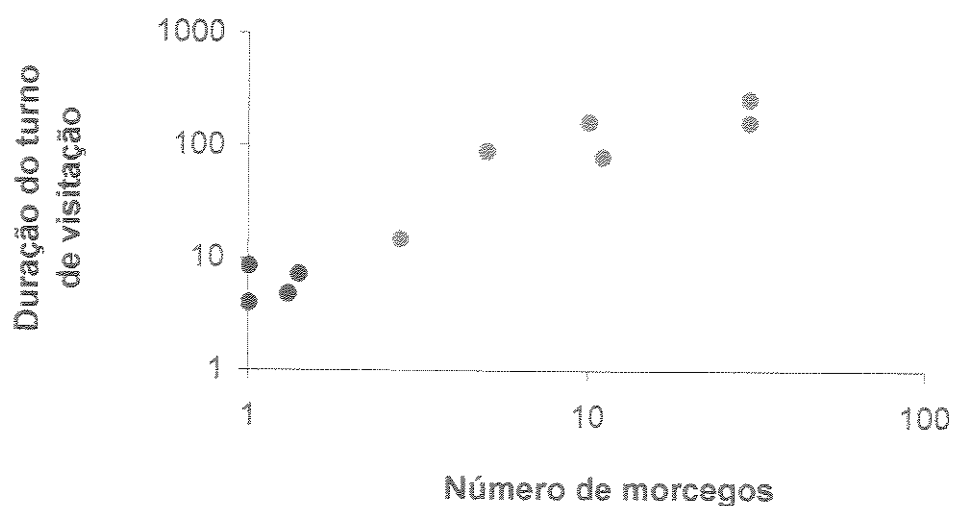


Figura 25. Variação do tempo de duração dos turnos de visitação (acima) e do tempo de intervalo entre turnos de visitação (abaixo) contra o número máximo de morcegos presentes simultaneamente em cada turno de visitação, para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amazônia Central.

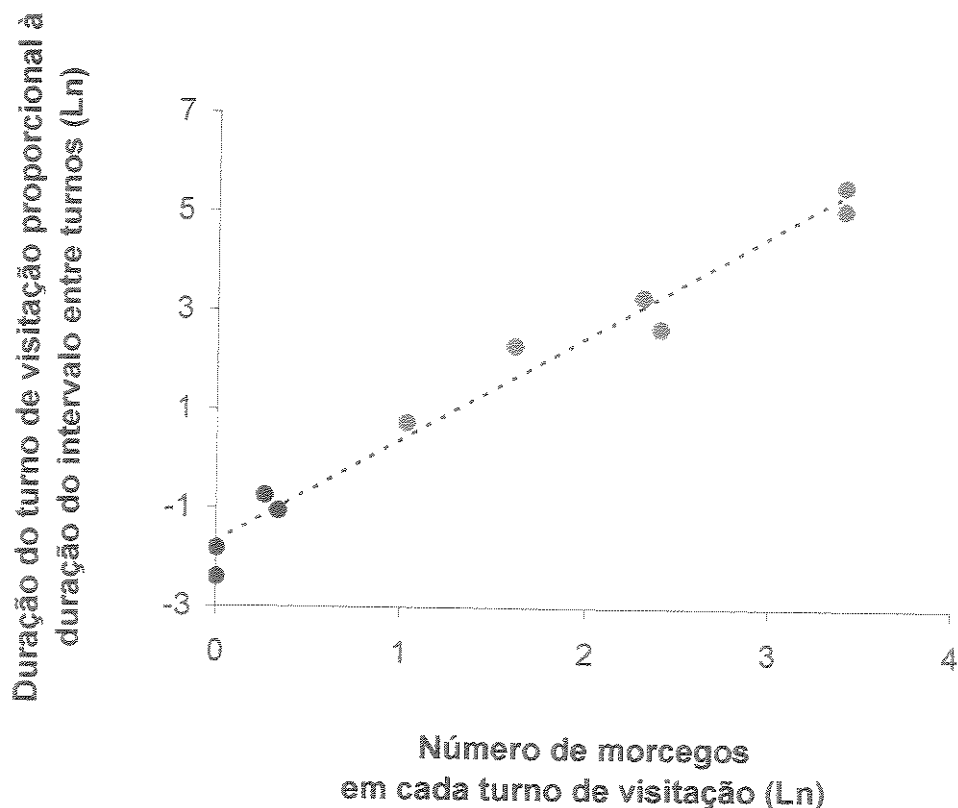


Figura 26. Variação da proporção entre o tempo de duração e de intervalo dos turnos de visitação em função do número máximo de morcegos presentes simultaneamente em cada turno de visitação, para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha pontilhada corresponde a equação estimada tomando juntos os valores de ambos os tipos de morcegos.

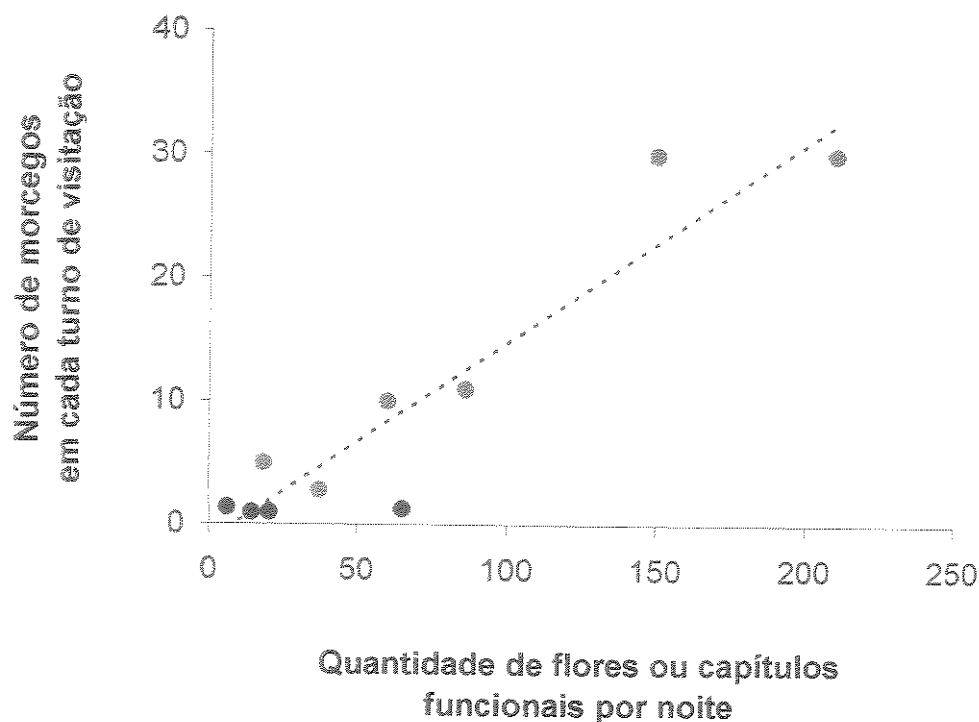


Figura 27. Variação do número máximo de morcegos presentes simultaneamente em cada turno de visitação em função da quantidade de flores ou capítulos funcionais por noite, para árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae (marcas azuis) e Phyllostominae (marcas alaranjadas), na Reserva Ducke, Amazônia Central. A linha pontilhada corresponde a equação estimada tomando juntos os valores de ambos os tipos de morcegos.

(Glossophaginae e/ou Carolliinae?) foram também registrados no início do período de visitas deste *Phyllostominae* a árvores de *Parkia nitida* e *P. pendula*.

Nas plantas polinizadas por *Phyllostomus discolor* foram registradas também visitas de mamíferos não voadores, particularmente visitas de *Potos flavus* (2000-3000 g; Procyonidae) a flores de *Caryocar villosum*, *C. pallidum* e *Parkia nitida* e visitas de *Caluromys philander* (140-270 g; Didelphidae) a flores de *P. pendula* (Tabela 11). Visitas de *P. flavus* foram freqüentes, geralmente solitárias mas também em duplas. Os indivíduos permaneciam 30-180 min na planta focal, percorrendo várias partes da copa para visitar flores durante os intervalos entre os turnos de visita dos morcegos, mantendo-se imóveis na presença de *Phyllostomus discolor*. Por outro lado, visitas de *Caluromys philander* foram raras e sempre por indivíduos solitários que permaneciam 5-10 min na planta focal. Mariposas, principalmente Sphingidae, visitaram flores de três espécies polinizadas por *P. discolor* e de outras três polinizadas por Glossophaginae (Tabela 11). No final da tarde e início da manhã, foram registradas visitas de beija-flores às flores quiropterófilas, *Thalurania furcata* (Trochilinae) a flores de *P. nitida*, *E. duckeana* e *C. villosum*; *Heliothryx aurita* (Trochilinae) a flores de *E. duckeana* e *C. villosum*; e *Phaethornis superciliosus* (Phaethorninae) a flores de *C. villosum*. Além dos beija-flores, foram registradas visitas de *Brotogeris chrysopterus* (Psittacidae) às flores de *C. villosum*, regularmente no início da manhã.

DISCUSSÃO

O conjunto das espécies quiropterófilas da Reserva Ducke

Quatro espécies de plantas deste estudo, *Eperua duckeana*, *Caryocar glabrum*, *C. pallidum* e *Lecythis poiteaui*, estão aqui sendo adicionadas ao conjunto de espécies quiropterófilas registradas para a região (nos gêneros *Caryocar* e *Eperua*, há outras espécies conhecidas como quiropterófilas, q.v. Carvalho 1961, Vogel 1968, Arroyo 1981, Gribel & Hay 1993). Para as demais cinco espécies encontradas na Reserva Ducke, *Parkia decussata*, *P. nitida*, *P. pendula*, *Caryocar villosum* e *Couepia longipendula*, a polinização por morcegos já é conhecida (Carvalho 1961, Vogel 1968, Hopkins 1984). Além destas nove espécies

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

TABELA 11. Visitantes registrados nas flores de nove espécies arbóreas na Reserva Ducke, Amazônia Central. PHY = *Phyllostomus discolor*; GLO = Glossophaginae; CAR = *Carollia perspicillata*; POT = *Potos flavus*; MAR = Mariposas; CAL = *Caluromys philander*; BEF = Beija-flores; BRO = *Brotoyeris chrysopterus*.

Espécie de planta ¹	Polinizador principal	Outros morcegos visitantes	Outros visitantes noturnos	Visitantes diurnos
Cav	PHY	CAR ?	POT/MAR	BEF/BRO
Cag	GLO	-	MAR	?
Cap	PHY	-	POT	?
Lep	GLO	-	MAR	?
Pan	PHY	GLO/CAR	POT/MAR	BEF
Pap	PHY	CAR ?	CAL/MAR	-
Pad	PHY	-	-	?
Epd	GLO	-	-	BEF
Col	GLO	-	MAR	?

¹Abreviaturas conforme Tabela 1.

encontradas em flor durante o presente estudo, com base em recente levantamento da flora (Ribeiro et al. 1999), mais cinco espécies polinizadas por morcegos ocorrem na Reserva Ducke, totalizando 14 espécies. Destas cinco, duas são arbóreas (*Parkia igneiflora* e *P. panurensis*, Mimosaceae), uma é liana (*Mucuna urens*, Fabaceae) e duas são herbáceas terrestres (*Irlbachia alata* e *Phenakospermum guyanense*, respectivamente, Gentianaceae e Strelitziaceae) (Vogel 1968, Sazima & Sazima 1978b, Arroyo 1981, Hopkins 1984, Machado et al. 1998).

Adicionalmente, com base em características das flores e/ou inflorescências, mais três espécies que ocorrem na Reserva Ducke poderiam também ser quiropterófilas (obs. pessoal): *Bombacopsis* sp. (Bombacaceae, arbórea), *Vriesea* sp. (Bromeliaceae, epífita) e *Marcgravia* sp. (Marcgraviaceae, liana). Flores de *Bombacopsis* sp. foram encontradas no solo, sob um indivíduo que havia recentemente encerrado a floração e estava localizado em floresta do tipo "campinarana" (veja descrição em Ribeiro et al. 1994, 1999); i.e., num habitat não incluído neste estudo. Inflorescências de *Vriesea* sp. e *Marcgravia* sp. (semelhante à *Marcgravia* sp1 de Ribeiro et al. 1999) foram encontradas, respectivamente, em região de baixio e vertente; foi registrado um indivíduo de cada espécie, ambos com a floração recém terminada. Portanto, ca. de 17 espécies compreenderiam o conjunto de plantas conhecidas que utilizam morcegos como vetores de pólen. Considerando que 0,15% da área da Reserva Ducke foi amostrada neste estudo e que a variação florística entre porções adjacentes da floresta de terra-firme é extremamente alta (Prance 1990, Oliveira 1997), é provável que outras espécies quiropterófilas sejam ainda registradas. Com base no conhecimento da flora da Reserva Ducke (Ribeiro et al. 1999), há outras famílias (e.g. Bombacaceae com 13 espécies e Passifloraceae com 19) e gêneros (e.g. *Inga* - Mimosaceae - com 28 espécies, e *Bauhinia* - Caesalpinaceae - com 10 espécies) bem representados no local de estudo e que são taxons conhecidos por incluir espécies polinizadas por morcegos (Vogel 1968, Arroyo 1981, Sazima & Sazima 1978a, Fischer et al. 1992, Sazima et al. 1999).

Dentre as espécies quiropterófilas na Reserva Ducke há forte predominância de árvores, sobre lianas e ervas. Mesmo considerando a provável adição de outras espécies quiropterófilas ainda não registradas, o fato de apenas espécies arbóreas terem sido encontradas em flor durante este estudo indica que há menor proporção de lianas e

herbáceas entre as espécies polinizadas por morcegos na floresta amazônica de terra-firme. Esta afirmação é também apoiada pela maior frequência do hábito arbóreo dentre as espécies conhecidas como quiropterófilas na Amazônia (e.g. Carvalho 1960, 1961, Vogel 1968, Hopkins 1984, Gribel & Abbott 1996, Gribel et al. 1999). A raridade de herbáceas e lianas quiropterófilas encontrada aqui contrasta com a de locais estudados da Mata Atlântica no sudeste do Brasil, onde a proporção de herbáceas é maior (Sazima et al. 1999). De modo geral, lianas e herbáceas (epífitas e/ou terrestres) polinizadas por morcegos são comuns nos neotrópicos (e.g. Sazima & Sazima 1980, Sazima et al. 1989, 1995, 1999, Buzato & Franco 1992, Petit 1997, Ruiz et al. 1997, Machado et al. 1998, Tschapka & Helversen 1999, Tschapka et al. 1999).

No local de estudo foram encontradas cinco espécies polinizadas por morcegos Phyllostominae e quatro, por Glossophaginae. Este resultado difere do esperado para as regiões neotropicais, onde a maioria das espécies quiropterófilas conhecidas utilizam morcegos Glossophaginae como principal vetor de pólen (Heithaus 1982, Sazima et al. 1999). A totalidade das herbáceas e lianas quiropterófilas conhecidas nos neotrópicos são principal ou exclusivamente polinizadas por morcegos Glossophaginae (e.g. Sazima & Sazima 1980, Buzato & Franco 1992, Petit 1997, Ruiz et al. 1997, Machado et al. 1998, Tschapka et al. 1999). Assim, a baixa proporção de espécies polinizadas por Glossophaginae pode estar associada à raridade de ervas e lianas quiropterófilas na Reserva Ducke. Por outro lado, a proporção maior de espécies polinizadas por morcegos Phyllostominae pode estar associada a predominância de espécies quiropterófilas de hábito arbóreo, característica comum às espécies polinizadas por este tipo de morcego (e.g. Heithaus 1982, Hopkins 1984).

Densidade e distribuição em três habitat da floresta de terra-firme

Com base na densidade de árvores em flor encontrada na Reserva Ducke é possível prever que duas a três árvores polinizadas por morcegos floresçam anualmente por hectare de floresta amazônica de terra firme. Tomando a densidade absoluta das espécies encontradas, poderíamos também esperar que a densidade de árvores polinizadas por morcegos Glossophaginae fosse semelhante a de árvores polinizadas por Phyllostominae. Entretanto,

a distribuição das espécies quiropterófilas diferiu entre os três habitat - platô (PLA), vertente (VER) e baixio (BAI). Devido às diferenças de densidade entre habitat, generalizações para a floresta de terra firme devem levar em conta a proporção da área relativa a cada habitat. Se os três habitat tivessem sido amostrados em áreas de mesmo tamanho, a densidade estimada de árvores quiropterófilas aumentaria de 2,3 para 2,5 indivíduos em flor por ano por hectare, e a densidade de árvores polinizadas por Glossophaginae (1,5 indivíduos em flor ano⁻¹ ha⁻¹) seria um pouco maior que a de árvores polinizadas por Phyllostominae (1,1 indivíduos em flor ano⁻¹ ha⁻¹). Com base em mapa topográfico da Reserva Ducke (Ribeiro et al. 1999), a área total acima da cota de 120 m.a.n.m. compreende ca. 2700 ha ao passo que a área total até a cota de 60 m.a.n.m. inclui ca. 1100 ha. Estes valores, grosseiramente, indicam que o PLA compreende maior área do que o BAI e, portanto, podemos esperar encontrar maior quantidade de árvores polinizadas por Phyllostominae do que por Glossophaginae na Reserva Ducke. Os restantes 6200 ha da reserva incluem áreas entre as cotas de 60 a 120 m.a.n.m. e compreenderiam florestas de vertente (e campinarana), que apresentou densidades semelhantes entre plantas polinizadas por Glossophaginae e plantas polinizadas por Phyllostominae. Com base nas densidades registradas dentro de cada habitat, no PLA poderíamos esperar encontrar duas árvores quiropterófilas em flor ano⁻¹ ha⁻¹, no BAI duas e meia árvores quiropterófilas em flor ano⁻¹ ha⁻¹, e em VER três árvores quiropterófilas em flor ano⁻¹ ha⁻¹.

Embora a densidade de árvores quiropterófilas tenha sido mais baixa no PLA, a riqueza de espécies polinizadas por morcegos foi maior neste habitat (n = 6) do que em VER e no BAI (respectivamente, n = 3 e 2). De modo geral, no PLA ocorreram mais espécies polinizadas por Phyllostominae (n = 5) do que por Glossophaginae (n = 2). Três espécies de *Caryocar* foram registradas em VER, sendo que *C. pallidum* (polinizada por Phyllostominae) foi exclusiva neste habitat, *C. villosum* (polinizada por Phyllostominae) ocorreu principalmente no PLA e *C. glabrum* (polinizada por Glossophaginae) ocorreu adicionalmente no BAI. Assim como no PLA, em VER mais espécies utilizaram morcegos Phyllostominae como vetores de pólen, embora a densidade de árvores polinizadas por este tipo de morcego tenha sido semelhante à de árvores polinizadas por Glossophaginae. Portanto, para o conjunto de espécies quiropterófilas no PLA e VER da floresta amazônica de terra firme, morcegos Phyllostominae parecem ser polinizadores mais frequentes do que

os Glossophaginae. Por outro lado, morcegos Glossophaginae seriam os principais vetores de plantas quiropterófilas no BAI. Porém, antes de generalizar os padrões encontrados na Reserva Ducke, há necessidade de mais estudos sobre a polinização por Phyllostominae e Glossophaginae em outras regiões da floresta amazônica de terra-firme.

Posição no estrato vertical, tamanho e forma das árvores

No local de estudo, as espécies de plantas polinizadas por morcegos Glossophaginae diferem das polinizadas por Phyllostominae quanto ao tamanho dos indivíduos e à posição no estrato vertical da floresta de platô. Na floresta amazônica de terra firme, árvores que utilizam morcegos Phyllostominae como principais vetores de pólen são mais altas e apresentam copa e tronco de maior diâmetro que as espécies polinizadas por Glossophaginae. De fato, árvores de grande porte têm sido descritas como polinizadas por Phyllostominae (e.g. Carvalho 1960, Hopkins 1984, Gribel et al. 1999). Esta tendência é também observada tomando novamente o gênero *Caryocar* (único que apresentou espécies polinizadas por um ou outro tipo de morcego): *C. glabrum*, polinizada por Glossophaginae, apresentou indivíduos menores que *C. villosum* e *C. pallidum*, polinizadas por Phyllostominae. Nas espécies de cerrado *Caryocar brasiliense* e *Bauhinia ungulata* ocorre polinização por ambos os tipos de morcegos, mas os Phyllostominae visitam predominantemente os indivíduos mais altos, de copas mais amplas que abrem mais flores por dia (Fischer 1992, Gribel & Hay 1993).

Embora as nove espécies quiropterófilas estudadas compreendam árvores do dossel da floresta de terra firme, as polinizadas por Phyllostominae parecem ocupar estratos mais altos que as polinizadas por Glossophaginae. Esta sugestão é apoiada pelo fato dos valores de altura média relativa das árvores vizinhas (ALTV) terem sido menores para espécies polinizadas por Phyllostominae que para as polinizadas por Glossophaginae. Além disso, a quantidade de copas vizinhas sobrepostas acima da copa de árvores quiropterófilas focais diminui com aumento do diâmetro do diâmetro da copa focal. Uma vez que as espécies polinizadas por Phyllostominae têm copa de maior diâmetro, com base na função acima pode também ser esperado que estas espécies ocupem estratos superiores aos das espécies polinizadas por Glossophaginae. Esta diferença de posição no estrato vertical coincide com

o fato de morcegos Glossophaginae deslocarem-se com maior frequência sob o dossel da floresta de platô enquanto os Phyllostominae tendem a voar acima das copas (obs. pessoal). Diferenças de estrato vertical das flores visitadas por Phyllostominae e Glossophaginae foram anteriormente relatadas por Heithaus et al. (1974) e Fischer (1992). Devido a ocorrência abaixo das copas, ao anoitecer, as flores polinizadas por Glossophaginae encontram-se no escuro antes das flores polinizadas por Phyllostominae, o que pode parcialmente explicar o fato do início da atividade de visitas dos Glossophaginae ocorrer antes da dos Phyllostominae (Heithaus et al. 1975, Fischer 1992).

Dentre as espécies polinizadas por Glossophaginae, as copas de *Couepia longipendula* e *Lecythis poiteaui* ocorrem no subdossel da floresta de platô enquanto as de *Eperua duckeana* e *Caryocar glabrum* estão no estrato superior do dossel da floresta de baixo, portanto os morcegos Glossophaginae tendem a forragear em estratos relativamente mais altos no baixo que no platô. Os valores para a altura média relativa dos vizinhos cujas copas sobrepuseram mais de 50% da área das copas de *C. longipendula* e *L. poiteaui*, foram positivos e maiores para estas duas espécies do que para as demais. Das espécies polinizadas por Glossophaginae, *E. duckeana* foi a única que não teve vizinhos mais altos com sobreposição maior que 50% e também a única que foi exclusiva da floresta de baixo. Portanto, as espécies polinizadas por Glossophaginae ocupam estratos verticais diferentes de acordo com o tipo de habitat na floresta de terra firme (veja Bourgeron 1983).

A variação do diâmetro da copa e do diâmetro do tronco, ambas em função da altura mostra que árvores polinizadas por Phyllostominae têm forma semelhante às árvores polinizadas Glossophaginae, embora as do primeiro grupo sejam maiores. De modo geral, as árvores quiropterófilas estudadas apresentam proporção entre diâmetro copa e altura semelhante à descrita para espécies emergentes em La Selva, na América Central (King 1996). Entretanto, também com base em King (1996), a variação do diâmetro do tronco em relação à altura foi proporcionalmente menor entre as espécies estudadas do que para as árvores emergentes em La Selva. A ocorrência de troncos proporcionalmente mais largos em árvores quiropterófilas na floresta de vertente pode estar relacionada ao relevo inclinado deste habitat, que poderia tornar as árvores mais suscetíveis a queda (Brokaw 1985, King 1990).

As espécies quiropterófilas polinizadas pelo mesmo tipo de morcego - Phyllostominae ou Glossophaginae - parecem partilhar temporalmente o uso dos polinizadores, através da redução da sobreposição entre seus períodos de floração. Florações sequenciais de espécies simpátricas que utilizam o mesmo tipo de vetor têm sido registradas em outras florestas tropicais, principalmente para conjuntos de espécies polinizadas por vertebrados (e.g. Araujo et al. 1994, Fischer 1994, Sazima et al. 1999). Além disso, florações sequenciais de espécies que utilizam o mesmo polinizador permitem a fixação destes vetores como espécies residentes na comunidade (Koopman 1981, Fleming et al. 1993, Fischer 1994, Law 1996, Sazima et al. 1999). Portanto, as florações sequenciais das espécies quiropterófilas da Reserva Ducke provavelmente tornam os morcegos *P. discolor* e *L. thomasi* espécies residentes nesta área.

A separação temporal dos períodos de floração, entretanto, foi mais nítida entre as espécies polinizadas por Phyllostominae que entre as polinizadas por Glossophaginae. Vários fatores, não mutuamente excludentes, poderiam explicar este resultado. Em parte, o fato de espécies polinizadas por Phyllostominae serem mais aparentadas entre si (cinco espécies em dois gêneros) aumentaria a possibilidade de ocorrer fertilizações interespecíficas, e por isso pode haver maior pressão para a separação das florações destas espécies (Fischer et al. 1992, Araujo et al. 1994). Além das espécies polinizadas por Glossophaginae serem de famílias diferentes, também apresentaram maior segregação espacial, uma vez que *Couepia longipendula* e *Lecythis poiteau* foram registradas apenas no platô, *Eperua duckeana* foi exclusiva no baixio e *Caryocar glabrum* ocorreu principalmente em vertente. A segregação espacial poderia contribuir para que indivíduos de morcegos Glossophaginae visitassem seguidamente árvores de uma mesma espécie dentro da sua rota de forrageamento, desse modo diminuindo as chances de ocorrência de polinizações interespecíficas (Zimmerman 1979, Fischer 1994). Esta possibilidade é coerente com o fato de que as espécies polinizadas por Glossophaginae em habitat diferentes sobrepuseram mais seus períodos de floração do que as espécies no mesmo habitat (resultado semelhante foi encontrado em guilda de bromélias ornitófilas na Mata Atlântica, q.v. Fischer 1994, Fischer & Araujo 1995). É importante ressaltar também que os

Glossophaginae visitantes de *C. longipendula* e *L. poiteaui* não foram capturados e, portanto, há possibilidade destas plantas serem polinizadas por espécies de morcegos outras que *L. thomasi*. Finalmente, a maior densidade de árvores em flor poderia também explicar o registro de florações mais prolongadas para *C. glabrum* e *E. duckeana*. É possível que o período de floração registrado para as demais espécies fosse mais longo caso o levantamento de árvores tivesse incluído área maior.

Exceto *L. poiteaui*, as árvores quiropterófilas no platô apresentaram 10-50 vezes mais unidades de visita (flores ou capítulos) funcionais por noite do que as árvores no baixio; além disso, as florações no baixio tiveram maior duração (4-10 meses) do que no platô (2 meses). Portanto, estratégias fenológicas do tipo cornucópia ("cornucopia" *sensu* Gentry 1974) foi uma tendência tanto para espécies polinizadas por Phyllostominae como também para as espécies que ocorrem no platô; e florações do tipo estado constante ("steady state" *sensu* Gentry 1974) caracterizam as espécies polinizadas por Glossophaginae no baixio. Dividindo o total de unidades de visita produzidas pela quantidade média de flores funcionais por noite, é possível estimar o tempo de duração da floração dos indivíduos de cada espécie estudada. Extrapolações deste tipo indicam que o período de floração dos indivíduos variou pouco entre aqueles cujas flores são polinizadas por Phyllostominae ($63,5 \pm 7,4$ dias; $n = 4$ espécies), mas variou amplamente entre os polinizados por Glossophaginae ($154,5 \pm 214,1$ dias; $n = 4$ espécies). Árvores polinizadas por Glossophaginae no platô teriam período de floração mais curto (6-40 dias) do que as no baixio e em vertente (102-470 dias).

As estratégias de floração encontradas no local de estudo são de fato conhecidas para diversas espécies quiropterófilas neotropicais e paleotropicais, determinando diferenças no comportamento de visitas dos morcegos (Baker 1973, Sazima & Sazima 1977, Fleming 1982, Heithaus 1982, Hopkins 1984). Embora nenhuma revisão sistematizada tenha sido feita, florações do tipo estado constante parecem ser mais frequentes entre espécies polinizadas por morcegos Glossophaginae e florações do tipo cornucópia (e também "big bang" *sensu* Gentry 1974) são típicas de espécies polinizadas por Phyllostominae, embora isso não seja regra (veja, e.g., Sazima & Sazima 1977, 1978a, Howell 1979, Fleming 1982, Hopkins 1984, Fischer 1992, Fischer et al. 1992, Gribel & Hay 1993, Law 1996, Valiente-Banuet et al. 1996, Gribel et al. 1999, Sazima et al. 1999).

No local de estudo, espécies de plantas cujos indivíduos apresentaram maior quantidade de flores/capítulos por noite foram as que floresceram durante a estação seca, *Couepia longipendula* dentre as polinizadas por Glossophaginae e *Caryocar* spp. polinizadas por Phyllostominae. Maior oferta de flores por planta na estação seca tem sido também registrada para conjuntos de espécies neotropicais polinizadas por vertebrados (Frankie et al. 1974, Heideman 1989, Fischer et al. 1992, Fischer 1994, Sazima et al. 1996, 1999, Ruiz & Alencar 1999). A maior oferta de flores por planta no período seco (ou menos chuvoso) pode estar relacionada a menor riqueza de itens alimentares disponível para os vertebrados antófilos nesta estação que na estação mais chuvosa (Fischer et al. 1992, Fischer 1994).

Características das flores

Na Reserva Ducke, a cor branca predominou entre as flores visitadas por Glossophaginae, a cor amarela foi mais comum entre as polinizadas por Phyllostominae, a vermelha foi secundária em ambos os grupos de flores (somente os capítulos de *Parkia pendula* são totalmente vermelhos). A função das cores das flores quiropterófilas tem sido discutida por vários autores, que favorecem explicações diversas (e.g. Faegri & van der Pijl 1971, Hopkins 1984, Vogel 1990, Endress 1994). Uma sugestão é que flores escuras, incluindo as vermelhas, aumentam a percepção, pelos morcegos, da sua silhueta contra o céu, e que flores claras, brancas e amarelas, destacam-se contra a folhagem escura (A. N. Start, apud Hopkins 1984). Com base nisso, Hopkins (1984) sugeriu que a coloração das flores deve ser determinada pela sua posição em relação à folhagem e, de fato, encontrou que as cores dos capítulos de *Parkia* variam de acordo com esta expectativa. Assim, a predominância da cor branca entre as flores polinizadas por Glossophaginae, na Reserva Ducke, poderia estar relacionada ao fato das flores estarem posicionadas mais próximas à folhagem, e também sob maior sombreamento do dossel quando no platô, que as flores polinizadas por Phyllostominae.

Diferenças quanto à simetria das unidades de visita foram ainda mais marcantes, sendo as flores polinizadas por Glossophaginae predominantemente zigomorfas e as polinizadas por Phyllostominae, actinomorfas. Flores zigomorfas tendem a direcionar a

visita do polinizador e flores actinomorfas permitem visitas de direções diversas; além disso, a simetria bilateral é característica mais recente às Angiospermas (Richards 1986, Endress 1994). Embora morcegos de ambas as subfamílias tenham sido registrados como polinizadores de flores com ambos os tipos de simetria, aparentemente a diferença observada neste estudo já está registrada na literatura (e.g. Buzato et al. 1994, Fischer 1992, Vogel 1990, Hopkins 1998, Sazima et al. 1999). Dentre as espécies estudadas, a única polinizada por Glossophaginae, que apresenta flores actinomorfas, é justamente do gênero *Caryocar* (*C. glabrum*), que inclui principalmente espécies polinizadas por Phyllostominae (*C. pallidum* e *C. villosum*).

Embora uma espécie de cada grupo (*Parkia pendula* e *Couepia longipendula*) tenha apresentado inflorescências pendentes abaixo da copa, as demais quatro espécies visitadas por Phyllostominae apresentam inflorescências dispostas acima da copa, diferindo das demais polinizadas por Glossophaginae que apresentam inflorescências dispostas acima e lateralmente à copa. As flores e capítulos visitados por Phyllostominae são direcionados verticalmente, para cima ou para baixo, ao passo que as flores polinizadas por Glossophaginae tendem a ser direcionadas horizontalmente. Esta diferença foi também encontrada entre as duas espécies de inflorescências pendentes, sendo que *P. pendula* apresenta capítulos apontados para baixo mas as flores de *C. longipendula* são direcionadas lateralmente. Estas diferenças de posição das inflorescências e das unidades de visita podem também estar associadas ao fato mencionado dos Phyllostominae deslocarem-se acima das copas e os Glossophaginae voarem abaixo do dossel (Heithaus et al. 1974, Fischer 1992; obs. pessoal).

A biomassa das unidades de visita das espécies de *Parkia* foi uma ordem de grandeza maior que a das demais espécies quiropterófilas registradas na Reserva Ducke, resultado que pode estar parcialmente relacionado ao fato destas espécies apresentarem capítulos. Dentre as espécies que apresentaram flores solitárias como unidades de visita, as de *Lecythis poiteaui* apresentaram mais que o dobro da biomassa encontrada para as outras espécies, em parte devido a "robustez" das estruturas florais comum às Lecythidaceae (Prance & Mori 1979). Extrapolações com base no peso seco e no total de unidades de visita produzidas indicam que o total anual da biomassa investida na produção de flores, em média, é duas ordens de grandeza maior para as árvores polinizadas por Phyllostominae

(12338 ± 10230 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹; n = 5 espécies) do que para as polinizadas por Glossophaginae (426 ± 351 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹; n = 4 espécies). Das espécies polinizadas por Glossophaginae, poderia ser esperado que indivíduos de *Eperua duckeana* invistam, em termos de biomassa de flores por ano, mais que o dobro (887 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹) investido pelos indivíduos das demais espécies, *L. poiteaui* (433 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹), *Caryocar glabrum* (343 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹) e *Couepia longipendula* (39 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹). Entre as espécies polinizadas por Phyllostominae, indivíduos de *Parkia* spp. produzem duas a seis vezes mais biomassa de flores (*P. nitida* = 11394 , *P. decussata* = 11439 e *P. pendula* = 29601 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹) que indivíduos de *Caryocar* spp. (*C. villosum* = 4547 e *C. pallidum* = 4708 g.indivíduo⁻¹.ano⁻¹). Mais uma vez, vale notar que *C. villosum* e *C. pallidum* (polinizadas por Phyllostominae) investem, em termos de biomassa de flores por ano por indivíduo, muito mais que *C. glabrum* (polinizada por Glossophaginae), embora flores individuais destas três espécies apresentem biomassa semelhante.

Concentração de açúcares e volume de néctar

Na Reserva Ducke, as espécies polinizadas por Phyllostominae apresentaram maior volume de néctar, por unidade de visita, que as espécies polinizadas por Glossophaginae, uma tendência já registrada (e.g. Hopkins 1984, Hokche & Ramirez 1990, Gribel & Hay 1993, Gribel et al. 1999, Sazima et al. 1995, 1999). No local de estudo, dentre as espécies (n = 4) cujo néctar foi amostrado a partir de flores/capítulos não previamente ensacados, as flores visitadas por Glossophaginae apresentaram volume de néctar 2-16 vezes menor que as visitadas por Phyllostominae. Dentre as demais espécies (n = 3) cujo néctar foi amostrado a partir de flores/capítulos mantidos ensacados, o volume foi 3-21 vezes maior para as duas espécies polinizadas por Phyllostominae que para *Couepia longipendula*, polinizada por Glossophaginae. Portanto, independentemente do método de amostragem, o volume de néctar por unidade de visita é maior para as espécies polinizadas por Phyllostominae. Por outro lado, a concentração de açúcares no néctar foi pouco mais baixa entre as flores polinizadas por Phyllostominae ($14,7 \pm 5,5$) que para as polinizadas por Glossophaginae ($17 \pm 3,1$), diferença sutil, mas que parece estar apoiada pelos dados disponíveis para outras

espécies polinizadas por estes dois grupos de morcegos (e.g. Hokche & Ramirez 1990, Fischer et al. 1992, Gribel et al. 1999, Sazima et al. 1999).

A variação da concentração de açúcares no néctar, em relação ao volume, foi negativa entre flores de indivíduos diferentes mas positiva entre flores do mesmo indivíduo (um de *Couepia longipendula* e um de *Parkia pendula*). O fato de não ter sido encontrada relação significativa entre a concentração e o volume entre as flores de dois indivíduos (um de *C. longipendula* e outro de *Caryocar villosum*, veja Figuras 13 e 15) pode ser devido, em parte, à baixa quantidade de flores amostradas; mas em ambos os casos há tendência coerente com as relações encontradas para os outros dois indivíduos (veja Figuras 13 e 14). Mais estudos são necessários para confirmar estas diferentes tendências uma vez que os dados tomados aqui foram para poucas flores ($n = 7-9$ por planta), indivíduos ($n = 4$) e espécies ($n = 3$). Presumindo que a concentração de açúcares no néctar esteja positivamente correlacionada ao volume, entre as flores de um mesmo indivíduo, isto apoiaria a importância da memorização pelos morcegos de flores individuais numa mesma copa (veja Fleming 1982). Evidências da memorização de flores particulares, numa mesma copa, têm sido encontradas principalmente para morcegos Glossophaginae mas ocorrem também em Phyllostominae (Sazima & Sazima 1977, Fleming 1982; obs. pessoal). Presumindo que a concentração de açúcares no néctar varia negativamente com o volume entre flores de indivíduos diferentes, isto indicaria que os visitantes teriam de optar entre plantas com maior quantidade ou com maior qualidade de néctar.

Durante o período de antese, a concentração de açúcares no néctar e o volume de néctar variaram de modo diferente entre flores de *Couepia longipendula*, *Parkia pendula* e *Caryocar villosum*. Entre flores de *C. longipendula*, a concentração de açúcares é maior no início da noite e decresce continuamente ao longo do período de antese, assim como encontrado, e.g., para *Pseudobombax grandiflorum* e *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), polinizadas por Glossophaginae e Phyllostominae, respectivamente (Fischer et al. 1992, Gribel et al. 1999). Os capítulos de *P. pendula* apresentaram aumento (de 12-13 % para 14-16 %) da concentração de açúcares no néctar durante a primeira metade do período de antese e depois mantiveram a concentração entre 14 e 16 %, tipo de variação não registrada para outras espécies quiropterófilas. As flores de *C. villosum* apresentaram concentração de açúcares no néctar relativamente constante durante a maior parte do período de antese, com

aumento ao final da noite. Portanto, espécies de plantas polinizadas por morcegos podem diferir quanto ao padrão de variação da concentração do néctar, ao longo da noite, e determinados padrões de variação podem ser encontrados para espécies polinizadas por ambos tipos de morcegos, Phyllostominae e Glossophaginae.

Taxa de secreção de néctar

Estimativas da taxa de secreção de néctar através de medidas do volume acumulado em intervalos de tempo, ao longo da antese, permitem inferências acuradas sobre a produção de néctar (Ramirez et al. 1984, Gribel et al. 1999). Entretanto, o total de néctar produzido por uma dada flor pode variar com a taxa de retirada pelos visitantes, bem como pela frequência de visitas (Galletto et al. 1994). A taxa estimada de secreção de néctar dos capítulos de *Parkia pendula* (polinizada por Phyllostominae) é três ordens de grandeza maior que a das flores de *Couepia longipendula* (polinizada por Glossophaginae), e duas ordens de grandeza maior que a das flores de *Caryocar villosum* (polinizada por Phyllostominae). Flores de *Bauhinia unguolata*, polinizadas por ambos os tipos de morcegos, apresentam grande variação intraespecífica da taxa de secreção de néctar ($\approx 0,43$ a $1,23 \mu\text{l}.\text{min}^{-1}$; Ramirez et al. 1984), desde valores próximos ao encontrado para *C. longipendula* ($0,55 \mu\text{l}.\text{min}^{-1}$) até próximos ao registrado para *C. villosum* ($1,84 \mu\text{l}.\text{min}^{-1}$). Taxas muito altas de secreção de néctar, como encontrado para *P. pendula*, raramente são encontradas para outras espécies de plantas (Gribel et al. 1999). Considerando que os capítulos de *P. pendula* apresentam, cada um, ca. 170 flores nectaríferas (cf. Hopkins 1984), seria então esperada a produção média de $0,64 \mu\text{l}$ de néctar por minuto para cada flor. Este valor estaria ainda acima do encontrado para as flores de *C. longipendula*, embora seja quase três vezes mais baixo que para as de *C. villosum*. Desse modo, a taxa de secreção de néctar de um único capítulo de *P. pendula* equivaleria a de mais de 170 flores de *C. longipendula*. Mesmo sem dados quantitativos, flores individuais de *Eperua duckeana* e *Lecythis poiteaui* aparentemente secretam menor quantidade de néctar por unidade de tempo do que as flores de *C. longipendula* (obs. pessoal). A abundância de néctar oferecido pelas flores polinizadas por Phyllostominae é maior que a de flores polinizadas por aves que pousam (e.g. Sazima et al. 1993, Gribel et al. 1999, Vicentini & Fischer 1999, presente

estudo), ao passo que as flores polinizadas por Glossophaginae produzem néctar em taxas mais baixas, próximas àquelas das flores polinizadas por beija-flores (Sazima et al. 1994a, 1999).

A taxa de secreção de néctar variou positivamente em função do diâmetro das unidades de visita, tanto entre as flores de *C. longipendula* como as de *C. villosum*. Esta relação foi também encontrada para duas espécies de *Bauhinia* polinizadas por morcegos em região de cerrado (Vieira & Fischer 1993), bem como para uma espécie amazônica de *Passiflora* (Passifloraceae) polinizada por beija-flores (E. A. Fischer & I. R. Leal, manuscrito inédito). No caso de *C. longipendula* foram amostradas flores em dois indivíduos, e os valores encontrados indicam a mesma tendência de variação da taxa de secreção de néctar em função do diâmetro flor. A quantidade total de néctar secretado durante a vida de uma dada flor pode depender de condições microclimáticas, de características da planta, da disponibilidade de recursos e da frequência de retirada de néctar (Southwick 1984, Zimmerman & Pyke 1986, Rathcke 1992, Vieira & Fischer 1993, Bernardello et al. 1994, Galetto et al. 1994). Efeitos de características intrínsecas à planta e/ou de variações microclimáticas sobre a taxa de secreção de néctar foram evitados neste estudo uma vez que foram usadas flores/capítulos de um mesmo indivíduo e na mesma noite. Por outro lado, não houve relação significativa entre a taxa de secreção de néctar e o diâmetro dos capítulos de *P. pendula*. Além disso, alguns capítulos desta espécie produziram mais néctar na primeira amostragem (2000-2200 h) que na segunda (2300-0100 h) e outros apresentaram tendência contrária. Assim, é possível que a reunião de flores em capítulos resulte em maior complexidade sobre o modo de oferta de néctar destas unidades.

Efeito de tamanho na quantidade de flores e néctar

Com base nas análises de regressão múltipla, a quantidade de flores e a de néctar produzidos pelas espécies quiropterófilas na Reserva Ducke, variam em função do tamanho dos indivíduos e das unidades de visita. As duas variáveis índices de tamanho, diâmetro da copa (DCOPA) e biomassa média das flores/capítulos (PSECO), afetaram direta e/ou indiretamente as variáveis índices de quantidade: número de inflorescências por árvore (NINF), número médio de flores/capítulos produzidos por inflorescência (FLOINF), total

de flores/capítulos produzidos por árvore (TFLO), número de flores/capítulos funcionais por noite (FNOITE) e volume médio de néctar por flor/capítulo (NECVOL). A altura (ALT) e o diâmetro do tronco (DTRON) dos indivíduos não foram incluídas nos modelos iniciais de regressão múltipla (veja Apêndice) uma vez que ambas as variáveis são correlacionadas com DCOPA. A escolha de DCOPA para os modelos iniciais de regressão múltipla, ao invés de ALT ou DTRON, foi arbitrária. Entretanto, seria esperado que o número de gemas meristemáticas capazes de formar inflorescências bem como a capacidade fotossintética da árvore para produzir flores e néctar sejam primariamente relacionados ao tamanho da copa, e secundariamente à altura ou ao diâmetro do tronco (Tomlinson 1983, Schoen & Dubuc 1990).

A biomassa média das unidades de visita não foi significativamente ($p = 0,27$) correlacionada ao diâmetro da copa. Este resultado, em parte, pode ser explicado pelo fato das unidades de visita apresentarem características próprias que presumivelmente foram selecionadas ao longo de rotas evolutivas diferentes entre as espécies. Por exemplo, a presença de corola espessa é uma característica comum às Lecythidaceae, assim como a presença de capítulos é próprio das espécies de *Parkia*. Portanto, entre árvores polinizadas por morcegos na Reserva Ducke, DCOPA e PSECO variam independentemente entre si, e combinadas explicam a maior parte da variação da oferta de flores e de néctar por indivíduo durante uma estação de floração.

A quantidade total de inflorescências produzidas por indivíduo (NINF), aumentou com o aumento de DCOPA e PSECO. A variação positiva de NINF em função de DCOPA apoia a expectativa de que copas maiores produzem mais inflorescências. Por outro lado, o efeito positivo de PSECO sobre NINF poderia não ser esperado, uma vez que quanto maior a biomassa das unidades de visita maior seria o custo para produzi-las (sob condição de DCOPA ser mantida constante), presumivelmente causando redução do número total de inflorescências por indivíduo. Este possível efeito negativo de PSECO, contudo, foi encontrado sobre o número médio de flores/capítulos por inflorescência (FLOINF). Com base nestes resultados, então, o aumento da biomassa das unidades de visita levaria ao aumento do número de inflorescências mas à redução da quantidade de flores/capítulos por inflorescência. O efeito (indireto, via NINF e FLOINF) de PSECO sobre o total de unidades de visita produzidas (TFLO) foi muito baixo, justamente devido ao seu efeito ser

positivo através de NINF mas negativo através de FLOINF. Desse modo, devido ao efeito de PSECO, poderíamos esperar que NINF e FLOINF fossem inversamente correlacionadas; de fato o coeficiente de correlação entre estas duas variáveis foi negativo (-0,41) embora não tenha sido significativo ($p = 0,28$). Portanto, o aumento da biomassa das unidades de visita leva à maior distribuição das flores nas copas, devido ao aumento de inflorescências com menor quantidade de flores/capítulos em cada uma, mas tem efeito muito reduzido sobre o total de flores produzidas por indivíduo. A maior distribuição das flores (na copa) conforme aumento da sua biomassa específica concorda com modelos propostos anteriormente (veja Schoen & Dubuc 1990 e referências incluídas).

A variação da quantidade de unidades de visita funcionais por noite por indivíduo (FNOITE) foi função múltipla do diâmetro da copa e da biomassa média das flores/capítulos. Assim, sob condição hipotética de PSECO ser constante, o aumento de DCOPA levaria ao aumento do número de flores/capítulos funcionais por noite; por outro lado, se a variável DCOPA é mantida constante, o aumento de PSECO levaria à diminuição de FNOITE. Portanto, indivíduos que apresentam unidades de visita de tamanho grande e abrem muitas flores por noite deveriam apresentar copas de tamanho muito grande, como registrado para as espécies polinizadas por Phyllostominae na Reserva Ducke.

A variação do volume médio de néctar por flor/capítulo, por indivíduo (NECVOL), foi quase totalmente explicada ($r^2 = 0.96$) em função das variações de DCOPA, PSECO e NINF. Portanto, sob hipótese de PSECO e NINF serem mantidas constantes, o aumento de DCOPA levaria ao aumento de NECVOL, como poderia ser esperado (Southwick 1984). Além disso, PSECO também teria efeito positivo sobre NECVOL, uma vez que flores maiores tendem a secretar mais néctar por unidade de tempo (Opler 1983, presente estudo). Entretanto, o efeito positivo de NINF sobre NECVOL não parece ter explicação simples. Se DCOPA e PSECO são mantidas constantes, também podemos considerar que FNOITE seria constante porque esta variável é quase totalmente determinada pelas duas primeiras. Na condição de DCOPA, PSECO e FNOITE serem constantes, o aumento da quantidade de inflorescências reduziria o número de flores/capítulos funcionais em cada uma. A menor quantidade de flores funcionais por inflorescência poderia levar ao aumento do volume de néctar por unidade de visita, uma vez que ramos diferentes supririam menor quantidade de flores (veja também Tomlinson 1983, Rathcke 1992).

A combinação das variáveis: total de flores/capítulos produzidos, quantidade de flores/capítulos funcionais por noite e volume de néctar por flor/capítulo, indica a oferta total de néctar aos polinizadores e a maneira como é distribuída no tempo. Com base nos resultados deste estudo, portanto, podemos assumir que o tamanho do indivíduo e das unidades de visita determinam, em grande parte, quanto néctar é produzido e como é sua distribuição a cada noite, por indivíduo. Através do diagrama de caminhos (Figura 22), o tamanho da árvore (usando DCOPA como variável índice) tem maior peso na determinação do número de flores/capítulos funcionais por noite; e o tamanho das flores/capítulos (usando PSECO como variável índice) tem maior peso na determinação do volume médio de néctar por flor/capítulo. É importante ressaltar que, antes de ser um modelo definitivo, o diagrama de caminhos é o resultado da seleção de variáveis através de análises de regressão múltipla em etapas adicionando variáveis, método que leva a modelos mais simples (Sokal & Rohlf 1981). Diagramas de caminhos também não são modelos fixos, permitindo inclusão ou exclusão de variáveis e alterações dos caminhos (Sokal & Rohlf 1981, Shipley 1997).

Morcegos polinizadores e outros visitantes

Duas espécies de morcegos foram os principais polinizadores de flores quiropterófilas na Reserva Ducke, *Phyllostomus discolor* (Phyllostominae) e *Lonchophylla thomasi* (Glossophaginae). Este e outros estudos indicam que *P. discolor* é a principal espécie de morcego não-Glossophaginae utilizada como vetor de pólen por espécies quiropterófilas neotropicals (e.g. Hopkins 1984, Proctor et al. 1996). Morcegos Phyllostominae (11 gêneros) são principalmente predadores de invertebrados e pequenos vertebrados, embora utilizem secundariamente frutos (Emmons & Feer 1990, Nowak 1994). Morcegos do gênero *Phyllostomus* (4 espécies) apresentam o padrão alimentar da subfamília (Gardner 1977, Nowak 1994, Fischer et al. 1997), exceto pelo fato de duas espécies visitarem flores. *Phyllostomus discolor* é a menor espécie do gênero e a importância de néctar na sua dieta parece ser maior que para *P. hastatus*, que é a maior espécie do gênero e menos freqüente que a primeira em visitas às flores (Heithaus et al. 1975, Hopkins 1984, Gribel & Hay 1993, Proctor et al. 1996, Gribel et al. 1999). O fato de ser polinizador (exclusivo?) de

metade dos indivíduos, aqui estudados, indica que *P. discolor* tem função muito importante para a manutenção de guildas de espécies quiropterófilas em floresta amazônica de terra firme, podendo ser inclusive considerada como uma espécie-chave (*sensu* Terborgh 1986). A importância de *P. discolor* como polinizador, entretanto, parece ser menor em outras florestas da América do Sul. No cerrado brasileiro, *P. discolor* é vetor de pólen de algumas espécies mas as espécies de Glossophaginae parecem predominar como polinizadores (e.g. Sazima & Sazima 1977, Fischer 1992, Gribel & Hay 1993, Baumgarten & Vieira 1994). Na mata atlântica do sudeste do Brasil, onde a quantidade de espécies quiropterófilas parece ser proporcionalmente maior que em outros biomas, *P. discolor* não tem sido registrado como polinizador (e.g. Sazima & Sazima 1978a, Fischer et al. 1992, Sazima et al. 1999).

Lonchophylla thomasi é um dos menores Glossophaginae, subfamília cujas espécies são todas consideradas como especialistas em néctar e pólen, embora também incluam insetos e frutos na dieta (Gardner 1977, Koopman 1981). De fato, na Reserva Ducke, *L. thomasi* alternava suas visitas a flores de *Eperua duckeana* e de *Caryocar glabrum* com capturas de insetos na folhagem das mesmas plantas (obs. pessoal), comportamento descrito também para outros Glossophaginae (veja Koopman 1981, Buzato et al. 1994). Com base em tamanho e morfologia pode ser esperado que *L. thomasi* apresente alto consumo diário de néctar, comparável ao encontrado para *Anoura caudifer* (Glossophaginae) (Helvesen & Reyer 1984), um dos principais polinizadores de espécies quiropterófilas na mata atlântica, que também ocorre na Amazônia Central (Reis 1984, Fischer et al. 1992, Sazima et al. 1999).

Morcegos Glossophaginae pairam diante das flores ao tomar o néctar, ao passo que *Phyllostomus* spp. agarram-se às flores, aos ramos ou a partes da inflorescência (Vogel 1969, Sazima & Sazima 1977, Fleming 1982, presente estudo). Em contrapartida, as unidades de visita das espécies de plantas aqui estudadas apresentam características que favorecem as visitas pousadas de *Phyllostomus* e características que determinam as visitas pairadas de Glossophaginae, assim como relatado em outros estudos (e.g. Carvalho 1960, Vogel 1969, Hopkins 1984, Helvesen 1993). Há, entretanto, flores quiropterófilas neotropicais compatíveis com visitas de ambos os tipos de morcegos. Em *Bauhinia ungulata* e *Caryocar brasiliense* a interação entre morcegos Glossophaginae e *P. discolor* parece conferir vantagem adicional à polinização destas espécies (Fischer 1992, Gribel &

Hay 1993). *Phyllostomus discolor* apresenta grande variação na maneira de agarrar-se às plantas (Carvalho 1960, Hopkins 1984, Gribel et al. 1999; presente estudo), o que permite suas visitas a flores aparentemente pouco adaptadas ao pouso destes morcegos (Sazima & Sazima 1977).

Na Reserva Ducke, uma outra diferença marcante entre morcegos Glossophaginae e Phyllostominae é que os primeiros visitam flores solitariamente ao passo que *Phyllostomus* visitam em grupos com até dezenas de indivíduos, tendência também mencionada por Gribel et al. (1999) e Sazima et al. (1999). Entretanto, por vezes, os Glossophaginae podem forragear em grupos maiores, em plantas com alta disponibilidade de flores, bem como *P. discolor* pode visitar solitariamente ou em grupos pequenos em plantas com menor disponibilidade de flores (Sazima & Sazima 1977, Howell 1979, Lemke 1984, Fischer 1992).

No local de estudo, *P. discolor* visitou árvores focais em turnos de, em média, duas horas de duração intercalados com intervalos de cinco minutos, em média. Por outro lado, os Glossophaginae visitaram árvores em turnos muito rápidos (média de 6 min) e intervalos entre turnos relativamente longos (média de 32 min). Além disso, a duração média dos turnos de visitação foi maior em árvores cujas copas foram visitadas por grupos maiores e/ou por mais grupos de morcegos simultaneamente. Uma vez que o número máximo de morcegos em cada turno de visitação variou ($P < 0,001$; $r^2 = 0,88$) em função do número de flores/capítulos funcionais por noite (FNOITE), é previsível que FNOITE tenha efeito importante sobre a proporção de tempo de visitação, como seria esperado para interações entre polinizador e planta (Heinrich 1975, Howell 1979, Fleming 1982, Winter et al. 1993).

Portanto, espécies polinizadas por Glossophaginae apresentam plantas com poucas flores por noite, atraindo poucos morcegos, que visitam suas flores em longos intervalos. Por outro lado, espécies polinizadas por *P. discolor* apresentam árvores com muitas flores/capítulos funcionais por noite, atraindo dezenas de morcegos, que visitam em grupos ao longo da noite, com curtos períodos de intervalo entre turnos de visitação. A atração de vários morcegos e o aumento da duração dos turnos de visitação potencializam a ocorrência de interações agonísticas, comum entre indivíduos de *P. discolor*, mas raras entre morcegos Glossophaginae, no local de estudo (veja também Carvalho 1960, Lemke 1984, Buzato et al. 1994).

Mamíferos não-voadores foram visitantes comuns nas espécies polinizadas por *P. discolor*, mas ausentes nas árvores polinizadas por Glossophaginae. A presença de mamíferos não-voadores em flores visitadas por *Phyllostomus* spp. havia sido também mencionada em outros estudos, mas é incomum em plantas polinizadas por Glossophaginae (Proctor et al. 1996, Gribel et al. 1999). As características morfológicas das inflorescências, bem como a concentração de grande quantidade de recursos florais, são fatores que podem estar favorecendo a ocorrência de visitas de *Potos flavus* e *Caluromys philander* às flores quiropterófilas aqui estudadas. Em visita a *Parkia pendula*, *C. philander* apoia-se totalmente no pedúnculo de cada capítulo, que suporta bem o peso do animal (obs. pessoal). Por ser muito mais pesado, e talvez menos hábil, *P. flavus* poderia ter dificuldades para apoiar-se sobre inflorescências pendulares de *P. pendula*. Por outro lado, visitas de *P. flavus* às inflorescências de *P. nitida*, *Caryocar villosum* e *C. pallidum*, podem ser favorecidas pois as flores estão próximas à copa e o animal apoia-se sobre ramos laterais mais fortes (obs. pessoal).

Além de néctar e frutos, *P. flavus* e *C. philander* podem apresar pequenos vertebrados, inclusive morcegos em visitas a flores e frutos (Fleming 1988). Observei *P. flavus* visitando também as copas de *Vantanea* sp. (Humiriaceae), cujos frutos são procurados por morcegos (Ribeiro et al. 1999). Em *Vantanea*, *P. flavus* repetiu o comportamento registrado nas copas com flores, permanecendo imóvel enquanto havia morcegos visitantes e movendo-se entre partes da copa nos momentos de ausência dos morcegos (obs. pessoal). Assim, permanecer imóvel durante os turnos de visita de *P. discolor* poderia ser uma estratégia para uma possível captura destes morcegos. Visitas longas e pousadas, em copas que atraem grande quantidade de morcegos durante a maior parte da noite, podem ser um fator de atração de predadores oportunistas, como *P. flavus* e *C. philander* (Hopkins & Hopkins 1982, Fleming 1988, Gribel 1988). Neste caso, a presença de flores distantes da copa, como em *P. pendula*, poderia ajudar a reduzir os riscos de predação dos polinizadores (Hopkins & Hopkins 1982, 1983).

CONCLUSÕES

Principais aspectos encontrados na Reserva Ducke

Dentre as espécies quiropterófilas da Reserva Ducke há forte predominância de árvores sobre lianas e ervas, indicando que esta pode ser uma característica comum às espécies polinizadas por morcegos na floresta amazônica de terra-firme. A raridade de ervas e lianas quiropterófilas pode explicar a proporção relativamente baixa de espécies polinizadas por Glossophaginae, que são morcegos visitantes de diversas espécies herbáceas e lianas em outras florestas. Morcegos Phyllostominae são os polinizadores mais importantes para as espécies quiropterófilas nas florestas de platô e de vertente, ao passo que os Glossophaginae são os principais vetores de pólen de plantas quiropterófilas no baixio da floresta amazônica de terra-firme.

As espécies polinizadas por morcegos Phyllostominae são mais altas e apresentam copa e tronco com maiores diâmetros que as espécies polinizadas por Glossophaginae. As nove espécies quiropterófilas registradas neste estudo são árvores do dossel da floresta de terra firme, mas as polinizadas por Phyllostominae ocupam estratos mais altos que as polinizadas por Glossophaginae. Embora apresentem diferença de tamanho, árvores polinizadas por Phyllostominae têm forma semelhante às árvores polinizadas por Glossophaginae, com proporções entre diâmetro da copa, diâmetro do tronco e altura similares entre si.

As espécies quiropterófilas polinizadas pelo mesmo tipo de morcego - seja Phyllostominae ou Glossophaginae - florescem seqüencialmente ao longo do ano, dividindo temporalmente o uso dos polinizadores e, provavelmente, favorecendo a ocorrência de *Phyllostomus discolor* e *Lonchophylla thomasi* durante o ano todo na Reserva Ducke. Estratégia fenológica do tipo cornucópia parece ser uma tendência tanto para espécies polinizadas por Phyllostominae como para as espécies polinizadas por Glossophaginae que ocorrem na floresta de platô. As espécies polinizadas por Glossophaginae na floresta de baixio apresentam florações do tipo estado contínuo.

As espécies polinizadas por Phyllostominae apresentam inflorescências dispostas principalmente acima das copas, com flores ou capítulos direcionados verticalmente,

diferindo das espécies polinizadas por Glossophaginae que apresentam inflorescências dispostas acima e lateralmente às copas e flores direcionadas horizontalmente. Além disso, as flores polinizadas por Glossophaginae são predominantemente zigomorfas e as polinizadas por Phyllostominae são actinomorfas. Estas diferenças de simetria e da disposição em relação à copa provavelmente estão associadas às diferenças, de comportamento de visita às flores, entre morcegos Glossophaginae e Phyllostominae.

As espécies polinizadas por Phyllostominae apresentam maior volume de néctar por unidade de visita que as espécies polinizadas por Glossophaginae. Por outro lado, o néctar das flores polinizadas por Phyllostominae é um pouco mais diluído do que o das flores polinizadas por Glossophaginae. As unidades de visita polinizadas por Phyllostominae secretam néctar em taxas muito mais altas que as polinizadas por Glossophaginae. A taxa de secreção de néctar dos capítulos de *Parkia pendula* (polinizada por Phyllostominae) é três ordens de grandeza maior que a das flores de *Couepia longipendula* (polinizada por Glossophaginae), e duas ordens de grandeza maior que a das flores de *Caryocar villosum* (polinizada por Phyllostominae).

As quantidades de flores e de néctar, produzidos por árvores quiropterófilas na Reserva Ducke, variam em função do tamanho dos indivíduos e das unidades de visita. O total anual estimado da biomassa investida na produção de flores, em média, é duas ordens de grandeza maior para os indivíduos cujas flores são polinizadas por Phyllostominae que para os indivíduos cujas flores são polinizadas por Glossophaginae. Indivíduos com flores/capítulos de maior biomassa apresentam flores mais amplamente distribuídas nas copas. Sob a condição da biomassa média por flor/capítulo ser constante, o diâmetro da copa determina positivamente a quantidade de flores/capítulos funcionais por noite por indivíduo. Por outro lado, se o diâmetro da copa é mantido constante, indivíduos cujas flores têm maior biomassa apresentam menor quantidade de flores/capítulos funcionais por noite. O diâmetro da copa tem peso maior na determinação do número de flores/capítulos funcionais por noite, ao passo que a biomassa de flores/capítulos tem peso maior na determinação do volume médio de néctar por flor/capítulo.

Phyllostomus discolor (Phyllostominae) e *Lonchophylla thomasi* (Glossophaginae) foram as principais espécies de morcegos polinizadores de flores quiropterófilas na Reserva Ducke. *Phyllostomus discolor* é a principal espécie de morcego não-Glossophaginae

utilizada como vetor de pólen por espécies quiropterófilas neotropicais, e sua importância como polinizador parece ser maior na floresta amazônica que em outras florestas da América do Sul.

Especulações

Os dados deste estudo e da literatura disponível permitem sugerir a hipótese de que plantas polinizadas por Phyllostominae e as polinizadas por Glossophaginae representam dois grupos coevoluídos, em grande parte, independentemente (cf. Thompson 1999; veja também Ollerton 1996). *Phyllostomus* é um possível ramo ancestral dos Glossophaginae e, portanto, poderia ter coevoluído com espécies de plantas desde antes do surgimento dos Glossophaginae (veja Fleming 1988, Ferrarezzi & Gimenez 1996). A polinização por Phyllostominae poderia ter originado a partir de plantas polinizadas por mamíferos não-voadores (e.g. marsupiais) ou aves que pousam durante as visitas às flores (Passeriformes e outros grupos) (Sussman & Raven 1978, mas veja também Hopkins 1998). As flores atualmente polinizadas por Phyllostominae são, freqüentemente, também visitadas por mamíferos não-voadores (e.g. Hopkins 1984, Gribel et al. 1999, presente estudo). Além disso, as flores de *Caryocar villosum*, na Reserva Ducke, foram também visitadas por *Brotogeris chrysopterus*, periquitos nectarívoros que visitam flores pousados, e voam em grupos (Vicentini & Fischer 1999).

A polinização por Glossophaginae pode ter evoluído principalmente de plantas polinizadas por beija-flores (e mariposas?), sendo o fato de adejar defronte às flores comum aos dois grupos de polinizadores (e.g. Sazima et al. 1994a, 1996, 1999). Os Macroglossinae, principais morcegos nectarívoros paleotropicals, polinizam flores principalmente através de visitas com pouso (e.g. Hopkins & Hopkins 1993, Hopkins 1998), como também ocorre com a polinização da maior parte das espécies ornitófilas naquela região (Westerkamp 1990). Morcegos Glossophaginae e Phyllostominae co-ocorrem em diversas regiões dos neotrópicos e, portanto, a polinização de uma espécie de planta por ambos os tipos de morcegos poderia ser esperada, mas ocorreria com pouca freqüência (e.g. Fischer 1992, Gribel & Hay 1993), como de fato a literatura atual indica.

REFERÊNCIAS

- ARAUJO, A. C., E. A. FISCHER & M. SAZIMA. 1994. Floração seqüencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17 (2): 113-118.
- AREND, A., F. J. BONACCORSO & M. GENOUD. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiarid thorn forest in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 76: 947-956.
- ARROYO, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: R. M. Polhill & P. H. Raven (eds.), *Advances in legume systematics*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- BAKER, H. G. 1973. Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests. In: B. J. Meggers, E. S. Ayensu & W. D. Duckworth (eds.), *Tropical forests ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- BAKER, H. G. 1978. Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics. In: P. B. Tomlinson & M. H. Zimmerman (eds.), *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BAKER, H. G., I. BAKER & S. A. HODGES. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559-586.
- BAUMGARTEN, J. E. & E. M. VIEIRA. 1994. Reproductive seasonality and development of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Brazil. *Mammalia* 58: 415-422.
- BERNARDELLO, L., L. GALETTO & I. G. RODRIGUEZ. 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* 114: 293-308.
- BOURGERON, P. S. 1983. Spatial aspects of vegetation structure. In: F. B. Golley (ed.), *Tropical rainforest ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: S. T. A. Pickett & P. S. White (eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.
- BUZATO, S. & A. L. M. FRANCO. 1992. *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). *Plant Systematics & Evolution* 181: 261-267.
- BUZATO, S., M. SAZIMA & I. SAZIMA. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora* 189: 327-334.
- CARVALHO, C. T. 1960. Das visitas de morcegos às flores (Mammalia, Chiroptera). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 32: 359-377.
- CARVALHO, C. T. 1961. Sobre os hábitos alimentares dos Phyllostomídeos (Mammalia, Chiroptera). *Revista de Biologia Tropical* 9: 53-60.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, New York.
- EGUIARTE, L., C. MARTINEZ DEL RIO, H. ARITA. 1987. El nectar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.

- EMMONS, L. H. & F. FEER. 1990. Neotropical rainforest mammals: a field guide. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- ENDRESS, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- FERRAREZZI, H. & E. A. GIMENEZ. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *Journal of Comparative Biology* 1: 75-94.
- FISCHER, E. A. 1992. Foraging of nectarivorous bats on *Bauhinia ungulata*. *Biotropica* 24: 579-582.
- FISCHER, E. A. 1994. Fenologia, polinização e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- FISCHER, E. A. & A. C. ARAUJO. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11 (4): 559-567.
- FISCHER, E. A., W. A. FISCHER, S. BORGES, M. R. PINHEIRO & A. VICENTINI. 1997. Predation of *Carollia perspicilata* by *Phyllostomus* cf. *elongatus* in Central Amazon. *Chiroptera Neotropical* 3: 67-68.
- FISCHER, E. A., F. A. JIMENEZ & M. SAZIMA. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 15: 67-72.
- FLEMING, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. In: T. H. Kunz (ed.), *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York and London.
- FLEMING, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. The University of Chicago Press, Chicago.
- FLEMING, T. H., R. A. NUÑEZ & L. S. L. STERNBERG. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- FLEMING, T. H., S. MAURICE, S. L. BUCHMANN & M. D. TUTTLE. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81: 858-867.
- FLEMING, T. H. & V. J. SOSA. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER & P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- GALETTI, L., L. M. BERNARDELLO & H. R. JULIANI. 1994. Characteristics of secretion of nectar in *Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl.) Miers (Bignoniaceae). *New Phytologist* 127: 465-471.
- GARDNER, A. L. 1977. Feeding habits. In: R. J. Baker, J. K. Jones & D. C. Carter (eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Special Publication Museum Texas Tech University 13: 293-350.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.

- GRIBEL, R. 1988. Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): a probable case of pollination by marsupials in Central Brazil. *Biotropica* 20: 344-347.
- GRIBEL, R. & R. J. ABBOTT. 1996. Genetics of cytosolic phosphoglucose isomerase (PGI) variation in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *Heredity* 76: 531-538.
- GRIBEL, R. & J. D. HAY. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology* 9: 199-211.
- GRIBEL, R., P. E. GIBBS & A. L. QUEIRÓZ. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247-263.
- HEIDEMAN, P. D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059-1079.
- HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology & Systematic* 6: 139-170.
- HEITHAUS, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. In: T. H. Kunz (ed.), *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York and London.
- HEITHAUS, E. R., T. H. FLEMING & P. A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- HEITHAUS, E. R., P. A. OPLER, H. G. BAKER. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-419.
- HELVERSEN, O. V. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by Glossophaginae bats. In: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske & K. L. Schuchmann (eds.), *Animal-plant interactions in tropical environments*. Zoologisches Forschungsinstitut & Museum Alexander Koenig, Bonn.
- HELVERSEN, O. V. & H. U. REYER. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63: 178-184.
- HOKCHE, O. & N. RAMIREZ. 1990. Pollination ecology of seven species of *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 559-572.
- HOPKINS, H. C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the Neotropical species of *Parkia*. *Journal of Ecology* 72: 1-23.
- HOPKINS, H. C. 1998. Bat pollination and taxonomy in *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). In: H. C. Hopkins, C. R. Huxley, C. M. Pannell, G. T. Prance & F. White (eds.), *The biological monograph*. Continental Printing, Bélgica.
- HOPKINS, H. C. & M. J. G. HOPKINS. 1982. Predation by a snake of a flower-visiting bat at *Parkia nitida* (Leguminosae: Mimosoideae). *Brittonia* 34: 225-227.
- HOPKINS, H. C. & M. J. G. HOPKINS. 1983. Fruit and seed biology of the neotropical species of *Parkia*. In: S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick (eds.), *Tropical rain forests: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HOPKINS, H. C. & M. J. G. HOPKINS. 1993. Rediscovery of *Mucuna macropoda* (Leguminosae: Papilionoideae), and its pollination by bats in Papua New Guinea. *Kew Bulletin* 48: 297-305.
- HOWELL, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114: 23-49.

- KING, D. A. 1990. Adaptive significance of tree height. *The American Naturalist* 135: 809-828.
- KING, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12: 25-44.
- KNUDSEN, J. T. & L. TOLLSTEN. 1995. Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119: 45-57.
- KOOPMAN, K. F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 352-369.
- LAW, B. S. 1995. The effect of energy supplementation on the local abundance of the common blossom bat, *Syconycteris australis*, in south-eastern Australia. *Oikos* 72: 42-50.
- LAW, B. S. 1996. Residency and site fidelity of marked populations of the common blossom bat *Syconycteris australis* in relation to the availability of *Banksia* inflorescences in New South Wales, Australia. *Oikos* 77: 447-458.
- LEMKE, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65: 538-548.
- LOWMAN, M. D. & P. K. WHITMAN. 1996. Forest canopies: methods, hypotheses, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 55-81.
- MACHADO, I. C. S., I. SAZIMA & M. SAZIMA. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematic & Evolution* 209: 231-237.
- MARQUES-FILHO, A. O., M. N. G. RIBEIRO, H. M. SANTOS & J. M. SANTOS. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke - Manaus, AM. *Acta Amazonica* 11: 759-786.
- MCCRACKEN, G. F. & J. W. BRADBURY. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 11-34.
- NELSON, B. W., C. A. C. FERREIRA, M. F. SILVA & M. L. KAWASAKI. 1990. Endemism centers, refugia and botanical collection density in the Brazilian Amazonian. *Nature* 345: 714-716.
- NOWAK, R. M. 1994. Walker's bats of the world. The Johns Hopkins University Press, London.
- OLIVEIRA, A. A. 1997. Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas. Dissertação de doutorado, Universidade de São Paulo.
- OLLERTON, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84: 767-769.
- OPLER, P. A. 1983. Nectar production in tropical ecosystems. In: B. Bentley & T. Elias (eds.), *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York.
- PERRY, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10: 155-157.
- PETIT, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* e *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao. *Biotropica* 29: 214-223.
- PRANCE, G. T. 1990. The floristic composition of the forests of Central Amazonian Brazil. In: A. H. Gentry (ed.), *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven and London.

- PRANCE, G. T. & S. A. MORI. 1979. Lecythidaceae. Flora Neotropica. Monograph No. 21.
- PROCTOR, M., P. YEO & A. LACK. 1996. The natural history of pollination. The Bath Press, United Kingdoms.
- RAMIREZ, N., C. SOBREVILA, N. X. ENRECH & T. RUIZ-ZAPATA. 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia benthamiana* Taub. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in the Venezuelan Llanos. American Journal of Botany 71: 273-280.
- RATHCKE, B. J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: M. D. Hunter, T. Ohgushi, and P. W. Price (eds.), Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego, California.
- REIS, N. R. 1984. Estrutura de comunidade de morcegos na região de Manaus, Amazonas. Revista Brasileira de Biologia 44: 247-254.
- RIBEIRO, J. E. L. S., M. J. C. HOPKINS, A. VICENTINI, C. A. SOTHERS, M. A. S. COSTA, J. M. BRITO, M. A. D. SOUZA, L. H. P. MARTINS, L. G. LOHMAN, P. A. C. L. ASSUNÇÃO, E. C. PEREIRA, C. F. SILVA, M. R. MESQUITA & L. P. PROCÓPIO. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA-DFID, Manaus.
- RIBEIRO, J. E. L. S., B. W. NELSON, M. F. DA SILVA, L. S. MARTINS & M. HOPKINS. 1994. Reserva Florestal Ducke: Diversidade e Composição da Flora Vascular. Acta Amazonica 24:19-30.
- RIBEIRO, M. N. G. & A. SANTOS. 1975. Observações microclimáticas no ecossistema Campina Amazônica. Acta Amazonica 5: 183-189.
- RICHARDS, A. J. 1986. Plant breeding systems. George Allen & Unwin, London.
- RICKER, W. E. 1984. Computation and uses of central trend lines. Canadian Journal of Zoology 62: 1897-1905.
- RUIZ, A., M. SANTOS, P. J. SORIANO, J. CAVELIER & A. CADENA. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona arida de La Tatacoa, Colombia. Biotropica 29: 469-479.
- RUIZ, J. E. A. & J. C. ALENCAR 1999. Interpretação fenológica de cinco espécies de Chrysobalanaceae na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. Acta Amazonica 29: 223-242.
- SAZIMA, I., S. BUZATO & M. SAZIMA. 1993. The bizarre inflorescence of *Norantea brasiliensis* (Marcgraviaceae): visits of hovering and perching birds. Botanica Acta 106: 507-513.
- SAZIMA, I., S. BUZATO & M. SAZIMA. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. Botanica Acta 109:149-160.
- SAZIMA, I., W.A. FISCHER, M. SAZIMA & E.A. FISCHER. 1994b. The fruit bat *Artibeus lituratus* as a forest and city dweller. Ciência e Cultura 46 (3): 164-168.
- SAZIMA, I. & M. SAZIMA. 1977. Solitary and group foraging: two flower visiting patterns of the Lesser Spear-Nosed Bat *Phyllostomus discolor*. Biotropica 9: 213-215.
- SAZIMA, I. & M. SAZIMA. 1978b. Polinização por morcegos em *Mucuna urens* (Leguminosae). Resumos XXX Reunião Anual da SBPC 30(7): 419.
- SAZIMA, I., S. VOGEL & M. SAZIMA. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. Plant Systematics and Evolution 168: 167-179.
- SAZIMA, M., S. BUZATO & I. SAZIMA. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. Bromélia 2: 29-37.

- SAZIMA, M., S. BUZATO & I. SAZIMA. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.
- SAZIMA, M. & I. SAZIMA. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ciência e Cultura* 27: 405-416.
- SAZIMA, M. & I. SAZIMA. 1978a. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. *Biotropica* 10: 100-109.
- SAZIMA, M. & I. SAZIMA. 1980. Bat visits to *Marcgravia myriostigma* Tr. et Planch. (Marcgraviaceae) in southeastern Brazil. *Flora* 169: 84-88.
- SAZIMA, M., I. SAZIMA & S. BUZATO. 1994a. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Plant Systematics and Evolution* 191: 237-246.
- SCHOEN, D. J. & M. DUBUC. 1990. The evolution of inflorescence size and number: a gamete-packaging strategy in plants. *The American Naturalist* 135: 841-857.
- SHIPLEY, B. 1997. Exploratory path analysis with applications in ecology and evolution. *The American Naturalist* 149: 1113-1138.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and company, New York.
- SOUTHWICK, E. E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65: 1775-1779.
- SOUZA, M. A. D. 1996. *Biologia reprodutiva de onze espécies de Myrtaceae em floresta de terra firme na Amazônia Central*. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas.
- START, A. N. & A. G. MARSHALL. 1976. Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia. In: J. Burley & B. T. Styles (eds.), *Tropical trees: variation, breeding and conservation*. Academic Press, London.
- SUSSMAN, R. W. & P. H. RAVEN. 1978. Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science* 200: 731-736.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: M. E. Soulé (ed.), *Conservation Biology*. Sinauer, Massachusetts.
- TOMLINSON, P. B. 1983. Structural elements of the rain forest. In: F. B. Golley (ed.), *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- TOMPSON, J. N. 1999. Specific hypothesis on the geographic mosaic of coevolution. *The American Naturalist* 153: S1-S14.
- TSCHAPKA, M. & O. V. HELVERSEN. 1999. Pollinators of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forest: bats and opossums. *Plant Biology* 1: 382-388.
- TSCHAPKA, M., O. V. HELVERSEN & W. BARTHOLOTT. 1999. Bat pollination of *Weberocereus tunilla*, an epiphytic rain forest cactus with functional flagelliflory. *Plant Biology* 1: 554-559.
- TUCKER, G. F. & J. R. POWELL. 1991. An improved canopy access technique. *Northern Journal of Applied Forestry* 8: 31-35.
- VALIENTE-BANUET, A., M. D. C. ARIZMENDI, A. ROJAS-MARTÍNEZ & L. DOMÍNGUEZ-CANSECO. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- VICENTINI, A. & E. A. FISCHER. 1999. Pollination of *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) by the Golden-Winged Parakeet in the Central Amazon. *Biotropica* 31: 692-696.

- VIEIRA, E. M. & E. A. FISCHER. 1993. The relation between flower size and nectar production in *Bauhinia*. In abstracts of the Association for Tropical Biology annual meeting, pp. 156-157.
- VOGEL, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. Flora Abteilung B. 157: 562-602.
- VOGEL, S. 1969a. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen II. Flora Abteilung B. 158: 185-222.
- VOGEL, S. 1969b. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen III. Flora Abteilung B. 158: 289-323.
- VOGEL, S. 1990. Radiacion adaptativa del sindrome floral en las familias neotropicales. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba, Argentina) 59: 5-30.
- WINTER, Y., O. V. HELVERSEN, U. M. NORBERG, T. H. KUNZ & J. F. STEFFENSEN. 1993. Flight cost and economy of nectar-feeding in the bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae). In: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske & K. L. Schuchmann (eds.), Animal-plant interactions in tropical environments. Zoologisches Forschungsinstitut & Museum Alexander Koenig, Bonn.
- ZIMMERMAN, M. 1979. Optimal foraging: a case for random movement. *Oikos* 43: 261-267.
- ZIMMERMAN, M. & G. H. PYKE. 1986. Reproduction in polemonium: patterns and implications of floral nectar production and standing crops. *American Journal of Botany* 73: 1405-1415.

APÊNDICE. Resultados parciais das análises de regressão múltipla em etapas adicionando variáveis (“forward stepwise”, cf. Sokal & Rohlf 1981), para cinco modelos propostos neste estudo. Foi estabelecido $p\text{-parcial} \leq 0.15$ para inclusão das variáveis.

Legenda: DCOPA = diâmetro da copa
PSECO = peso seco médio das flores ou capítulos
NINF = número de inflorescências produzidas
FLOINF = número médio de flores ou capítulos por inflorescência
TFLORE = total de flores produzidas por indivíduo
FNOITE = número de flores ou capítulos funcionais por noite
NECVOL = volume médio de néctar por flor ou capítulo
NBAT = Número máximo de morcegos em cada turno de visitação
CT = constante

Modelo 1: NINF = CT + DCOPA + PSECO

Etapas 1

Variáveis fora	Coefficiente de correlação parcial	$p - parcial$
DCOPA	0,63	0,009
PSECO	0,69	0,003

Etapas 2

Variável dentro	Coefficiente padronizado de regressão parcial	$p - parcial$
PSECO	0,69	0,003
Variável fora	Coefficiente de correlação parcial	$p - parcial$
DCOPA	0,60	0,019

Etapas 3

Variáveis dentro	Coefficiente padronizado de regressão parcial	$p - parcial$
PSECO	0,55	0,007
DCOPA	0,46	0,019

Modelo 2: FLOINF = CT + DCOPA + PSECO + NINF**Etapa 1**

Variáveis fora	Coeficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
DCOPA	- 0,06	0,814
PSECO	- 0,52	0,040
NINF	- 0,22	0,411

Etapa 2

Variável dentro	Coeficiente padronizado de regressão parcial	<i>p – parcial</i>
PSECO	- 0,52	0,040

Variáveis fora	Coeficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
DCOPA	0,13	0,66
NINF	0,22	0,43

Modelo 3: FNOITE = CT + DCOPA + PSECO + NINF + FLOINF**Etapa 1**

Variáveis fora	Coeficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
DCOPA	0,76	0,001
PSECO	- 0,03	0,904
NINF	0,42	0,107
FLOINF	0,03	0,901

Etapa 2

Variável dentro	Coeficiente padronizado de regressão parcial	<i>p – parcial</i>
DCOPA	0,76	0,001

Variáveis fora	Coeficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
PSECO	- 0,45	0,093
NINF	- 0,12	0,668
FLOINF	- 0,13	0,649

Etapa 3

Variáveis dentro	Coefficiente padronizado de regressão parcial	<i>p – parcial</i>
DCOPA	0,86	0,000
PSECO	- 0,31	0,093
Variáveis fora	Coefficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
NINF	0,27	0,359
FLOINF	- 0,14	0,627

Modelo 4: $NECVOL = CT + DCOPA + PSECO + NINF + FLOINF + FNOITE$

Etapa 1

Variáveis fora	Coefficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
DCOPA	0,77	0,015
PSECO	0,84	0,004
NINF	0,89	0,001
FLOINF	- 0,51	0,159
FNOITE	0,34	0,377

Etapa 2

Variável dentro	Coefficiente padronizado de regressão parcial	<i>p – parcial</i>
NINF	0,89	0,001
Variáveis fora	Coefficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
DCOPA	0,68	0,066
PSECO	0,52	0,190
FLOINF	- 0,36	0,378
FNOITE	0,32	0,441

Etapa 3

Variáveis dentro	Coefficiente padronizado de regressão parcial	<i>p – parcial</i>
NINF	0,67	0,007
DCOPA	0,38	0,066
Variáveis fora	Coefficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
PSECO	0,79	0,037

FLOINF	- 0,61	0,144
FNOITE	- 0,40	0,377

Etapa 4

Variáveis dentro	Coefficiente padronizado de regressão parcial	<i>p – parcial</i>
NINF	0,33	0,017
DCOPA	0,41	0,037
PSECO	0,42	0,109
Variáveis fora	Coefficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
FLOINF	- 0,47	0,350
FNOITE	0,11	0,833

Modelo 5: $NBAT = CT + FNOITE + NECVOL$

Etapa 1

Variáveis fora	Coefficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
FNOITE	0,95	0,004
NECVOL	0,15	0,772

Etapa 2

Variável dentro	Coefficiente padronizado de regressão parcial	<i>p – parcial</i>
FNOITE	0,95	0,004
Variável fora	Coefficiente de correlação parcial	<i>p – parcial</i>
NECVOL	0,34	0,574