

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



Lorena Coutinho Nery da Fonseca

Transporte de pólen de espécies ornitófilas e energia disponível para
beija-flores em área de Mata Atlântica, Núcleo Picinguaba/PESM,
Ubatuba,SP

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
LORENA COUTINHO NERY DA FONSECA
Marlies Sazima
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título
de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Marlies Sazima

Campinas, 2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

F733t Fonseca, Lorena Coutinho Nery da, 1981-
Transporte de pólen de espécies ornitófilas e energia disponível para beija-flores em área de Mata Atlântica, Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, SP / Lorena Coutinho Nery da Fonseca. – Campinas, SP: [s.n.], 2012.

Orientador: Marlies Sazima.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. *Ramphodon naevius*. 2. Néctar. 3. Energia.
4. Pólen - Transporte. 5. Núcleo Picinguaba (Ubatuba, SP) I. Sazima, Marlies, 1944-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Pollen transport of ornithophilous species and available energy for hummingbirds in an Atlantic Forest area, Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, SP

Palavras-chave em Inglês:

Ramphodon naevius

Nectar

Energy

Pollen transfer

Núcleo Picinguaba (Ubatuba, SP)

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Marlies Sazima [Orientador]

Kayna Agostini

João Semir

Márcia Rocca de Andrade

Vânia Gonçalves Lourenço Esteves

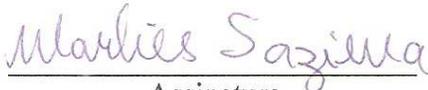
Data da defesa: 30-01-2012

Programa de Pós Graduação: Biologia Vegetal

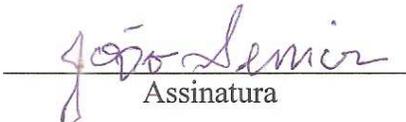
Campinas, 30 de janeiro de 2012

BANCA EXAMINADORA

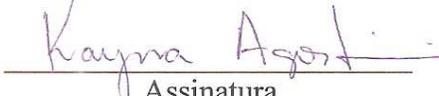
Profa. Dra. Marlies Sazima


Assinatura

Prof. Dr. João Semir


Assinatura

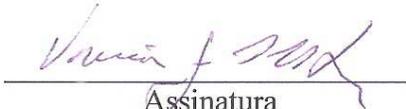
Profa. Dra. Kayna Agostini


Assinatura

Profa. Dra. Márcia Alexandra Rocca de Andrade


Assinatura

Profa. Dra. Vania Gonçalves Lourenço Esteves


Assinatura

Profa. Dra. Eliana Regina Forni-Martins

Assinatura

Profa. Dra. Silvana Buzato

Assinatura

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

Assinatura

Dedico este trabalho aos beija-flores, meus companheiros de trabalho;
e à Mata Atlântica, minha casa.

A floresta (Vinícius de Moraes)

“Eu penetrei o atalho, na floresta.
Tudo era força ali, tudo era força
Força ascensional da natureza.
A luz que em torvelinhos despenhava
Sobre a coma verdíssima da mata
Pelos claros das árvores entrava
E desenhava a terra de arabescos.
Na vertigem suprema do galope
Pelos ouvidos, doces, perpassavam
Cantos selvagens de aves indolentes.”

Agradecimentos

Agradeço a todos os professores que me ajudaram a chegar até aqui. Foram muitos, desde que eu era criança até agora, e muitos compartilharam ou compartilham comigo os seus conhecimentos durante o processo contínuo de enriquecimento da minha vida! Os funcionários da UNICAMP tornaram a parte burocrática do doutorado mais fácil, principalmente o pessoal da secretaria da pós-graduação, a Iara e o Tião. Muito obrigada! Agradeço aos professores e funcionários do Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal da Unicamp.

O CEMAVE/IBAMA concedeu a licença de captura dos beija-flores e as anilhas metálicas e o Instituto Florestal concedeu a autorização para que eu pudesse trabalhar no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (um dos lugares mais lindos do mundo). Obrigada! Agradeço à FAPESP que concedeu auxílio financeiro ao projeto; à CAPES pela bolsa, que me permitiu fazer o doutorado; e ao projeto BIOTA/FAPESP Gradientes Funcionais pelo auxílio logístico, pelos simpósios e reuniões. A locadora de carros em Paraty ajudou demais, diminuindo muito a burocracia... Luiz e Jú, muito obrigada!

Agradeço à Marlies e ao Ivan pelas conversas e fotos de aves e plantas em Picinguaba! Todos que trabalham ou trabalharam na Pousada Betânia e todos que compartilharam o chalé comigo tornaram o trabalho de campo mais divertido, mesmo em dias chuvosos! Muito obrigada! Agradeço muito aos amigos que foram para Ubatuba especialmente para me ajudar no campo, principalmente ao Maurício Vecchi, que instalou os seis pontos para as redes de dossel. O Joselino, Manuel, Adriano e Edivaldo acordaram cedo muitas vezes para me ajudar no trabalho de campo e a presença deles foi fundamental para que eu pudesse trabalhar no Parque.

Agradeço a todos os queridos alunos e funcionários do Laboratório de Palinologia do Museu Nacional do Rio de Janeiro por me acolherem tão bem enquanto estive por lá, pela ajuda com os grãos de pólen, com as acetólises, com os ACLACs, com as medidas, por me ensinarem o pouquinho que eu sei sobre palinologia e por tornarem o trabalho muito mais divertido! A Vânia além de ter deixado que eu ficasse no laboratório por uns dois anos ocupando espaço, usando materiais e pedindo ajuda para as pessoas, fez com que eu me sentisse parte da “família”. Muito obrigada!

As plantas deste estudo foram identificadas por algumas pessoas que tiveram paciência de ver o meu material no meio de tantas coisas para fazer: André Freitas, Andréa Costa, Ivonne Gajardo, Eduardo Meireles e Thereza Lopes.

Agradeço aos amigos que conheci em Córbona, especialmente a dona Nene que nos recebeu tão bem na casa dela, ao professor Léo Galetto e a todos do laboratório pelas sugestões de trabalho, de passeios, de músicas e de comidinhas para provar!

Quando a gente abre a página do Google acadêmico aparece: “Sobre os ombros de gigantes”. É a mais pura verdade, cada trabalho novo só é realizado porque outros foram realizados antes dele. Agradeço a todos os pesquisadores que publicaram os artigos e livros que eu cito nesta tese e que fazem parte da minha formação acadêmica. Outra parte (mais divertida) da vida acadêmica é dar aulas. Portanto, agradeço ao prof. Luis Duarte e aos professores do

curso pré-vestibular PROCEU por me darem a oportunidade de compartilhar o que eu sei sobre biologia com os alunos da Unicamp e do curso; e aos alunos, que assistiram às minhas aulas.

As pessoas que participam da pré-banca e banca são fundamentais para que o trabalho fique melhor! Professores: João Semir, Kayna Agostini, Márcia Rocca e Vânia Esteves: muito obrigada por colaborarem com críticas e sugestões! Agradeço aos professores Eliana Forni-Martins, Silvana Buzato e Wesley Silva por aceitarem ser suplentes da banca.

Sem o super apoio da Marlies nem sei se eu teria feito o doutorado. Obrigada pela paciência enorme, carinho, bom humor, atenção e amizade nestes anos e obrigada por ser um exemplo tão bom para todos nós!

Agradeço à família onde eu nasci, especialmente aos meus queridíssimos pais e avós, e também à família que eu fui cultivando ao longo da vida. Obrigada por ensinarem o que eu carrego de melhor!

Eu conheço mais pessoas maravilhosas do que cabe nos agradecimentos. E todas elas me ajudaram de alguma forma a chegar até aqui. Portanto, ao invés de escrever o nome de cada um, eu agradeço de uma vez só a todos vocês por toda a ajuda em diferentes momentos! Obrigada pelas conversas em geral e também sobre beija-flores, pelos cafés da tarde, pela ajuda com as minhas dúvidas estatísticas, pelos almoços e jantares comunitários, pelos “puxões de orelha”, pelas viagens, pelas piadinhas, por escutarem pacientemente as minhas reclamações sobre a vida acadêmica, pelos saraus, pelas reuniões de segunda, por lerem a minha qualificação, pelas cervejinhas, pelos cineminhas, por contribuírem com críticas e sugestões para a tese, pelos “chuchurras”, pelas comemorações de aniversário, por me emprestarem seus bichinhos de estimação, por cuidarem do bichinho de estimação que eu arrumei para vocês, por estarem ao meu lado nos momentos bons e nos ruins também. Agradeço por entenderem a minha ausência e por fazerem com que eu tivesse três lares: Rio de Janeiro, Campinas e Picinguaba. Que cada um de vocês receba este pedacinho de poesia como o meu sincero agradecimento:

“Tem gente que tem cheiro de passarinho quando canta.

De sol quando acorda.

De flor quando ri.

Ao lado delas, a gente se sente no balanço de uma rede que dança gostoso numa tarde grande, sem relógio e sem agenda.

Ao lado delas, a gente se sente comendo pipoca na praça. Lambuzando o queixo de sorvete.

Melando os dedos com algodão doce da cor mais doce que tem pra escolher.

O tempo é outro.

E a vida fica com a cara que ela tem de verdade, mas que a gente desaprende de ver.”

Almas Perfumadas (Carlos Drummond de Andrade)

Obrigada a todos que perfumam a minha vida!

ÍNDICE

Resumo	1
Abstract	2
Introdução geral	3
Área de estudo	7
Referências bibliográficas	9
Figuras	11
Capítulo 1 - Beija-flores e a energia do néctar de espécies ornitófilas em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar, Brasil	
Resumo	13
Introdução	14
Materiais e métodos	16
Resultados	17
Discussão	20
Referências bibliográficas	27
Tabelas e figuras	30
Capítulo 2 - Cargas de pólen e o papel do pólen interespecífico transportado por beija-flores em Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar, Brasil	
Resumo	41
Introdução	42
Materiais e métodos	45
Resultados	47
Discussão	49
Referências bibliográficas	56
Tabelas e figuras	59
Capítulo 3 - Transporte interespecífico de pólen entre duas espécies ornitófilas em área de Mata Atlântica	
Resumo	69
Introdução	70
Materiais e métodos	72
Resultados	74
Discussão	76
Referências bibliográficas	82
Tabelas e figuras	85
Considerações finais	91
Referências bibliográficas	95

Resumo

O estudo das relações entre beija-flores e plantas, do fluxo polínico entre as espécies polinizadas e da área utilizada por estas aves é importante para melhor entendimento dos processos evolutivos que levaram a estas interações, além de fornecer subsídios para a conservação das espécies envolvidas. O presente estudo fornece informações sobre a distribuição temporal do recurso alimentar (néctar), a disponibilidade de energia no néctar e o transporte de pólen de espécies polinizadas por beija-flores em área de Mata Atlântica. O estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar, sudeste do Brasil, em área de Mata Atlântica de terras baixas. Os beija-flores foram capturados mensalmente com redes de neblina, anilhados e os grãos de pólen foram retirados com fita adesiva para análise em laboratório. Para verificar a distribuição do recurso alimentar ao longo do ano, foi registrada a fenologia floral das espécies ornitófilas de uma área com 5000m². O volume e a concentração de açúcares do néctar das espécies foram medidos para o cálculo da quantidade de calorias disponíveis na área. Foram coletados estigmas de duas espécies de plantas (*Canistropsis seidelii* e *Psychotria nuda*) para verificar se há transporte de pólen interespecífico mediado por beija-flores. Foram capturadas seis espécies de beija-flores: *Amazilia fimbriata*, *Florisuga fusca*, *Phaethornis ruber*, *Phaethornis squalidus*, *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis*. *Ramphodon naevius* foi a espécie mais abundante e os dados de recaptura demonstraram que esta espécie permanece na área ao longo do ano. Foram registradas oito famílias com espécies ornitófilas: Bromeliaceae com 15 espécies, Gesneriaceae com três espécies, Rubiaceae com duas espécies e Acanthaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Loranthaceae e Orchidaceae com uma espécie cada. A disponibilidade de recursos variou ao longo do ano, o que influencia as áreas de forrageamento dos beija-flores. Segundo as estimativas realizadas, um beija-flor precisaria ao menos entre 0,37 ha e 4,7 ha para obter recurso (néctar) suficiente na área de estudo. Foram encontrados 31 morfotipos polínicos nos beija-flores, sendo Bromeliaceae a família que apresentou maior quantidade de morfotipos. As amostras apresentavam entre um e seis morfotipos de pólen e a maioria apresentou dois ou mais. Foram encontrados 29 morfotipos polínicos em *Ramphodon naevius*, cinco em *Thalurania glaucopis* e quatro em *Florisuga fusca*. Nos indivíduos de *Ramphodon naevius* que apresentaram sobreposição de grãos interespecíficos, houve predominância de um morfotipo por local de deposição. Houve deposição de grãos interespecíficos de pólen nos estigmas das duas espécies de plantas, porém o número de grãos interespecíficos foi baixo. Apesar de *Ramphodon naevius* transportar com frequência grãos de pólen entre as espécies de plantas, na maior parte das vezes os grãos transportados em determinado local da cabeça pertencem, em sua maioria, a apenas uma espécie. O transporte de pólen entre espécies é baixo, embora seja frequente. É sugerido que este transporte interfira pouco no sucesso reprodutivo das plantas que participam desta interação.

Palavras-chave: Trochilidae, *Ramphodon naevius*, fenologia, néctar, energia, transporte interespecífico de pólen, Mata Atlântica de terras baixas.

Abstract

Studies about bird and plant interaction, pollen transfer between bird-pollinated plants and the area used by hummingbirds are needed to improve our knowledge about the processes involved in bird-plant interactions and about their conservation. In this study, we provide information about temporal distribution of food resources (nectar), energy availability on nectar and pollen transfer between hummingbird-pollinated species in a lowland Atlantic Forest area. The study was conducted at Parque Estadual da Serra do Mar, southeastern Brazil. Hummingbirds were captured monthly and received metallic bands. Pollen grains were collected from hummingbirds' bill and head with transparent tapes and then placed on a glass microscope slide for latter analyses. Records on the floral phenology of the ornithophilous species were made monthly in a 5000 m² area. The quantity of calories in the nectar was estimated from the values of volume and sugar concentration. We collected stigmas from two species (*Canistropsis seidelii* and *Psychotria nuda*) in order to quantify the pollen transfer between the species. We captured six hummingbird species: *Amazilia fimbriata*, *Florisuga fusca*, *Phaethornis ruber*, *Phaethornis squalidus*, *Ramphodon naevius* and *Thalurania glaucopsis*. *Ramphodon naevius* was the most abundant species and the data about recaptures through the year indicate that it is a resident species. We registered ornithophilous species from eight families: Bromeliaceae (15 species), Gesneriaceae (3 species), Rubiaceae (2 species) and Acanthaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Loranthaceae and Orchidaceae (one species each). The food resource availability varied through the year, influencing the size of the area used by hummingbirds. According to the estimations, a hummingbird would need an area of, at least, 0,37 ha to 4,7 ha to obtain enough resources. Hummingbirds carried 31 morphospecies of pollen grains and Bromeliaceae had many morphospecies. Each hummingbird carried from one to six morphospecies of pollen grains and most of them carried two or more of them. There were 29 morphospecies in *Ramphodon naevius*, five in *Thalurania glaucopsis* and four in *Florisuga fusca*. Individuals of *Ramphodon naevius* that carried two or more morphospecies at the same place of its body had one morphospecies more abundant than the others. There was deposition of interespecific pollen grains on the stigmas of the studied species, but the number of interespecific pollen grains was low. Despite transporting often pollen grains between species, *Ramphodon naevius* transported mainly one morphospecies on each part of its head or bill. The pollen transfer between species was low, although it was frequent. We suggest that the interespecific pollen transfer between these hummingbird-pollinated species may have little effect on its reproductive assurance.

Key-words: Trochilidae, *Ramphodon naevius*, phenology, nectar, energy, interespecific pollen transfer, lowland Atlantic forest

Introdução geral

Redes complexas de interações como predação, parasitismo, dispersão e polinização são importantes para a manutenção da biodiversidade (Bascompte et al. 2006). Os beija-flores (Trochilidae) formam o maior grupo de polinizadores vertebrados e ocorrem em diversos ambientes com elevada diversidade, colaborando para a manutenção das populações de plantas que polinizam (Buzato et al. 2000, Mendonça & Anjos 2003, Machado & Lopes 2004). A relação mutualística entre os beija-flores e as plantas tem sido amplamente estudada, principalmente em ambientes florestais (Mendonça & Anjos 2003). A maioria dos estudos realizados no Brasil descreve os visitantes florais de determinada espécie (Mendonça & Anjos 2003), alguns descrevem o conjunto de plantas que os beija-flores visitam (Buzato et al. 2000, Varassin & Sazima 2000), poucos abordam aspectos do transporte do pólen entre as espécies (Rocca 2006, Araujo 2010) ou estimam a quantidade de energia disponível para os beija-flores (Araujo 2010).

Como a maior parte da dieta de um beija-flor adulto é composta do néctar produzido pelas flores, é relativamente fácil estimar a quantidade disponível de recurso alimentar numa área (Montgomerie & Gass 1981, Sick 1997). As poucas estimativas sobre a disponibilidade de energia no néctar indicam que, para obter a energia necessária para o seu elevado metabolismo, os beija-flores necessitam percorrer grandes áreas ou utilizar diferentes fisionomias vegetais (Montgomerie & Gass 1981, Araujo 2010).

O comportamento e a morfologia dos polinizadores interferem no fluxo polínico das populações vegetais e, portanto, cada vetor de pólen tem eficiência diferente (Stiles 1975, Mayfield et al. 2001, Rocca 2006). Por exemplo, um polinizador pode ser mais eficiente porque deposita mais grãos da mesma espécie no estigma, aumentando a

chance da planta produzir sementes (Mayfield et al. 2001, Rocca 2006). Apesar dos beija-flores serem importantes polinizadores, no Brasil ainda há poucos estudos sobre como ocorre este transporte (Machado & Lopes 2004). Apesar da maioria dos estudos que tratam deste assunto ter sido realizada no norte da América do Sul, América Central ou na América do Norte (Brown & Kodric-Brown 1979, Amaya-Márquez et al. 2001, Borgella Jr et al. 2001, Rodrigues-Flores & Stiles 2005), no Brasil foi realizado um estudo sobre o transporte de pólen por beija-flores em diferentes fisionomias de cerrado (Araujo 2010). Segundo Araujo (2010), o beija-flor *Phaethornis pretrei* apresentou alto potencial de fluxo de pólen para a comunidade de plantas, pois transportava grandes quantidades de pólen e percorria longas distâncias.

Seria esperado que um polinizador “ideal” visitasse apenas uma espécie de planta, transportando os grãos de pólen desta espécie eficientemente. Entretanto, é comum que diversas espécies de plantas polinizadas por beija-flores apresentem sobreposição no período de floração (Buzato et al. 2000, Lasprilla 2003, Rocca 2006, Araújo 2010). Dessa forma, é possível que um indivíduo visite duas ou mais espécies, transportando os seus grãos de pólen. Nesse caso, podem ocorrer duas situações: pode haver separação espacial na deposição dos grãos interespecíficos de pólen no polinizador ou pode haver sobreposição destes grãos de pólen (Brown & Kodric-Brown 1979, Araujo 2010).

Características das espécies de plantas e de polinizadores influenciam a deposição de pólen e, portanto, estão relacionadas ao transporte intra e interespecífico de grãos de pólen. Para que ocorra a transferência de pólen interespecífico é preciso que haja duas ou mais espécies de plantas sincronopátricas polinizadas pelo mesmo vetor de pólen e que estas depositem grãos de pólen no mesmo local do polinizador (Morales & Traveset 2008). Ao mesmo tempo, é preciso que o polinizador visite duas ou mais

espécies durante a sua atividade de forrageio. A quantidade de espécies polinizadas varia entre os beija-flores e está relacionada à morfologia e comportamento destas aves. De modo geral, beija-flores maiores ou que forrageiam em linhas de captura transportam mais morfotipos polínicos do que beija-flores menores ou que defendem territórios (Feinsinger & Colwell 1978, Borgella Jr et al. 2001, Araújo 2010). Quando os beija-flores transportam grãos de espécies diferentes no mesmo local, pode ocorrer deposição de grãos de pólen interespecíficos nos estigmas das espécies envolvidas nessa interação, o que por sua vez pode prejudicar o seu sucesso reprodutivo (Murcia & Feinsinger 1996, Morales & Traveset 2008).

No Brasil, a Mata Atlântica é o ambiente que apresenta maior riqueza de troquilídeos (27 espécies) e ao mesmo tempo é um dos mais ameaçados (Myers et al. 2000, Bencke et al. 2006, Sigrist 2007). Nesse ambiente, há recursos florais ao longo do ano para os beija-flores, cuja riqueza é maior em áreas com menor altitude (Buzato et al. 2000, Rocca 2006). Na Mata Atlântica há elevada riqueza de Bromeliaceae (Martinelli et al. 2008), família que apresenta grande número de espécies ornitófilas (Buzato et al. 2000, Rocca 2006, Machado & Semir 2006). O estudo das relações entre beija-flores e plantas e da área utilizada por estas aves é importante para melhor entendimento dos processos evolutivos que levaram a estas interações, além de fornecer subsídios para conservação de espécies endêmicas, como *Ramphodon naevius* (Bencke et al. 2006).

O presente estudo apresenta informações sobre quais são as espécies de beija-flores e as espécies de plantas que polinizam, sobre a distribuição temporal dos recursos alimentares (néctar), a disponibilidade de energia no néctar e o transporte de pólen de espécies polinizadas pelos beija-flores em área de Mata Atlântica. O primeiro capítulo trata das espécies de beija-flores e de plantas ornitófilas que ocorrem na área, da fenologia floral destas espécies e da estimativa de energia disponível para os beija-

flores. O segundo capítulo aborda as cargas de pólen transportadas por beija-flores, os locais de deposição de pólen e a quantidade e tipo dos grãos transportados. O terceiro capítulo é um estudo de caso sobre o transporte interespecífico de pólen entre duas espécies sincronopátricas polinizadas pelos beija-flores.

Área de estudo

O estudo foi realizado no núcleo Picinguaba (23° 31' a 23° 34'S e 45° 02' a 45° 05'W) do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), na região leste do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (Figura 1). A Serra do Mar é um conjunto de escarpas com cerca de 1000 km de extensão, desde o Rio de Janeiro até o norte de Santa Catarina (Almeida & Carneiro 1998), onde estão localizadas algumas das mais importantes Unidades de Conservação na Mata Atlântica (Aguiar et al. 2003). O PESM, com 315 mil ha, é a maior unidade de proteção integral da Mata Atlântica, foi criado em 1977 e abrange áreas de Restinga, Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Floresta Submontana e Floresta Montana (Instituto Florestal, Alves et al. 2010).

O clima da região é do tipo tropical úmido, com temperatura média acima de 18° C, índice pluviométrico anual maior que 2200 mm e chuvas o ano todo (Sanchez et al. 1999). Entre 1992 e 2010 as médias de precipitação foram maiores em janeiro e fevereiro e menores entre junho e agosto (CIIAGRO). Nos anos de 2008 e 2009 a precipitação média foi de 143 mm e 150 mm, a temperatura média foi de 20,69°C e 21,9°C (Figura 2) e a velocidade do vento de 4,1 m/s e 4,2 m/s respectivamente (Brito 2010).

O presente estudo fez parte do projeto Biota/FAPESP Gradiente Funcional, criado em 2005 (Biota FAPESP) com o objetivo de caracterizar a biodiversidade do Estado de São Paulo, definindo os mecanismos para sua conservação, seu potencial econômico e sua utilização sustentável. O estudo foi realizado em áreas próximas ou dentro de três parcelas (100 m X 100 m) permanentes do Programa Biota/FAPESP Gradiente Funcional localizadas em área de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, com topografia suave (entre 10° e 30°) e em altitudes entre 50 e 100 m (Alves et al. 2010).

A área é bem preservada, o dossel atinge cerca de 18 metros de altura e tanto a quantidade quanto a variedade de epífitas é notável (Campos 2008). Dentre as epífitas, destaca-se a família Bromeliaceae, que possui muitas espécies na área e que é abundante na Mata Atlântica (Buzato et al. 2000, Martinelli et al. 2008). As famílias Arecaceae, Myrtaceae e Rubiaceae são as que apresentam maior abundância de indivíduos arbóreos no local (Campos 2008).

Referências bibliográficas

- Aguiar, A.P.; Chiarello, A.G.; Mendes, S.L.; Matos, E.N. 2003. Chapter 11. The Central and Serra do Mar corridors in the Brazilian Atlantic Forest. In: The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats and outlook. Eds: Leal, C.G. & Câmara, I.G. Island Press.
- Almeida, F.M. & Carneiro, C.D.R. 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências* 28: 135-150.
- Alves, L.F.; Vieira, S.A.; Scaranello, M.A.; Camargo, P.B.; Santos, F. A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along the elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260: 679-691.
- Amaya-Márquez, M. Stiles, F.G. & Rangel-Ch, J.O. 2001. Interacción planta-colibrí en Amaycacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia* 23:301-322.
- Araujo, F. P. 2010. A comunidade de plantas ornitófilas da Estação Ecológica do Panga: o fluxo de pólen intermediado pelo beija-flor *Phaethornis pretrei* (Phaethornithinae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olensen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433
- Bencke, A., Maurício, G.N., Develey, P.F. & Goerck, J.M. 2006. Áreas importantes para a conservação de aves no Brasil. Parte I-Estados do domínio da Mata Atlântica. SAVE Brasil, São Paulo.
- Biota FAPESP. <http://www.biota.org.br/info/index>. Consulta realizada em agosto de 2011.
- Brito, V.L.G. 2010. Biologia da polinização, reprodução e genética de duas populações de *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae) em gradiente altitudinal no sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Borgella Jr, R., Snow, A.A., & Gavin, T.A. 2001. Species richness and pollen loads of hummingbirds using forest fragments in southern Costa Rica. *Biotropica* 33:90-109.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- Campos, M.C.R. 2008. Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Feinsinger, P. & Colwell, R. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.

- Lasprilla, L.R. 2003. Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Machado, C.G. & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasil. Bot.*29:163-174.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2004. Floral Traits and pollination systems in the Caatinga, A Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany* 94:365-376.
- Martinelli, G., Vieira, C.M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A.F., Forzza, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59: 09-258.
- Mayfield, M.M., Waser, N.M. & Price, M.V. 2001. Exploring the "most effective pollinator principle" with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88:591-596.
- Mendonça, L.B. & Anjos, L. 2003. Bird-flower interactions in Brazil: a review. *Ararajuba*, 11:195-205.
- Montgomerie, R.D. & Gass, C.L. 1981. Energy limitation of hummingbird populations in tropical and temperate communities. *Oecologia* 50:162-165.
- Morales, C.L. & Traveset, A. 2008. Inter-specific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27:221-238.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology* 77:550-560.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B.; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Rocca, M.A. 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Rodriguez-Flores, C.I. & Stiles, F.G. 2005. Análises ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana* 3:7-27.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão Filho, H.F. & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 31-42.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Sigrist, T. 2007. *Guia de Campo: Aves do Brasil Oriental*. Avis Brasilis, São Paulo.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- Varassin, I. & Sazima, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia. Mello Leitão* 11/12:57-70.

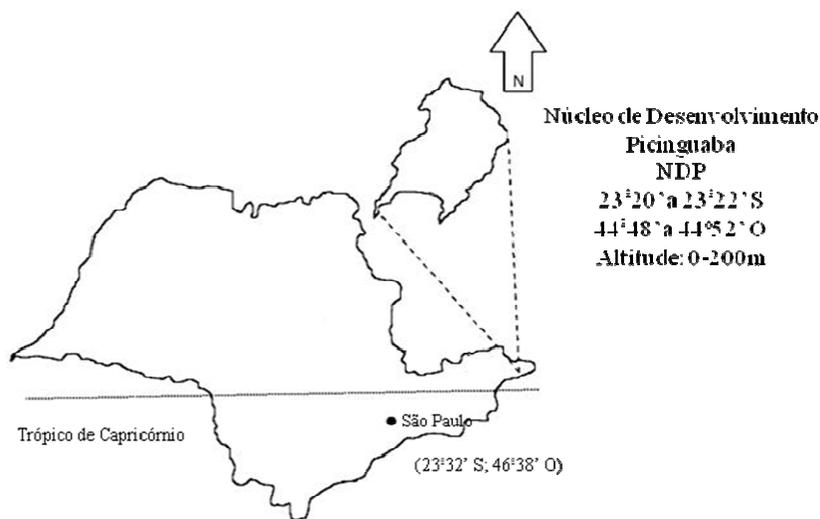


Figura 1. Localização do Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba em Ubatuba, São Paulo, sudeste do Brasil (adaptado de Brito 2010).

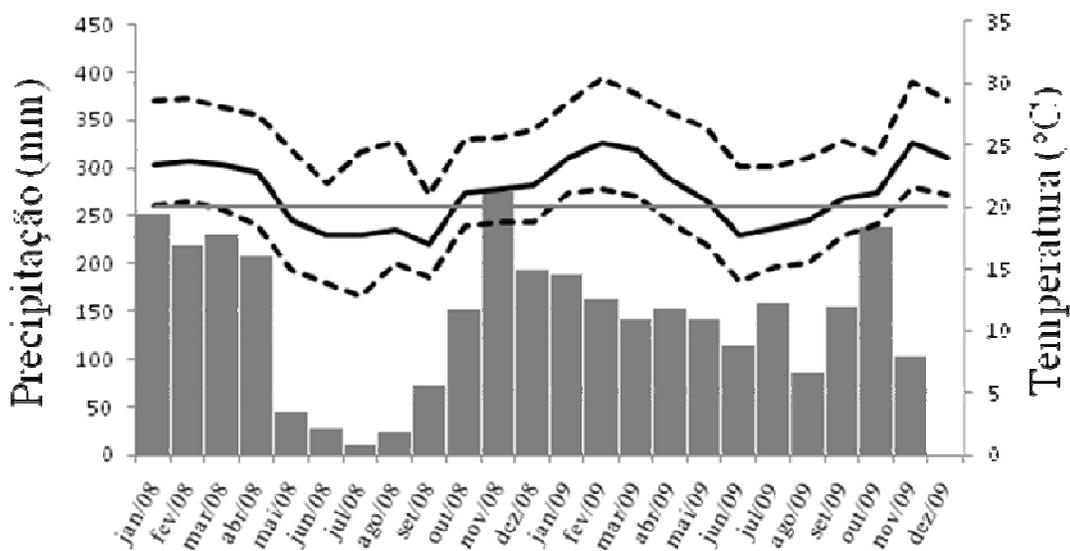


Figura 2. Dados de precipitação média (barras), temperatura média (linha sólida), temperatura máxima e mínima (linhas tracejadas) do Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba (Brito 2010).

Capítulo 1

Beija-flores e a energia do néctar de espécies ornitófilas em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar, Brasil

Resumo

A distribuição do recurso alimentar (néctar) influencia o comportamento e a área utilizada por beija-flores. Os objetivos deste estudo foram determinar as espécies de beija-flores e as espécies ornitófilas que ocorrem em uma área de Mata Atlântica de terras baixas, estimar a quantidade de calorias no néctar dessas espécies ao longo do ano e determinar a área a ser percorrida pelos beija-flores para obter a energia necessária. Os beija-flores foram capturados mensalmente com redes de neblina e anilhados entre novembro de 2007 e maio de 2009. Para verificar a distribuição do recurso alimentar ao longo do ano, foi registrada a fenologia floral das espécies ornitófilas de uma área com 5000m². O volume e a concentração de açúcares do néctar das espécies ornitófilas foram medidos para o cálculo da quantidade de calorias disponíveis na área. Foram capturadas seis espécies de beija-flores, três pertencentes à subfamília Phaethornitinae (*Ramphodon naevius*, *P. squalidus* e *Phaethornis ruber*) e três pertencentes à subfamília Trochilinae (*Thalurania glaucopis*, *Florisuga fusca* e *Amazilia versicolor*). Foram realizadas 108 capturas de beija-flores, sendo 89 novas capturas e 19 recapturas. *Ramphodon naevius* foi a espécie com maior número de capturas (85). Foram registradas 25 espécies ornitófilas pertencentes às famílias Acanthaceae (uma espécie), Bromeliaceae (15 espécies), Fabaceae (uma espécie), Gesneriaceae (três espécies), Heliconiaceae (uma espécie), Loranthaceae (uma espécie), Orchidaceae (uma espécie) e Rubiaceae (duas espécies). A quantidade de calorias disponível no néctar variou de 0,3 a 5,9 Kcal, sendo que em alguns meses apenas uma espécie era responsável pela produção da maioria das calorias. Os resultados corroboram a importância da espécie *Ramphodon naevius* como polinizadora de espécies ornitófilas em áreas de Mata Atlântica de terras baixas e os dados de recaptura demonstram que os indivíduos de *R. naevius* permanecem na área durante o ano e que esta é a espécie mais abundante na área. A disponibilidade de recursos varia ao longo do ano, o que influencia as áreas de forrageamento dos beija-flores. Segundo as estimativas realizadas, um beija-flor precisaria ao menos entre 0,37 ha e 4,7 ha para obter recurso suficiente na área de estudo.

Palavras-chave: Trochilidae, *Ramphodon naevius*, fenologia, néctar, energia, Mata Atlântica de terras baixas.

Introdução

No Brasil, a Mata Atlântica é o ambiente que apresenta maior riqueza de beija-flores (Buzato et al. 2000, Vasconcelos & Lombardi 1999, Araújo & Sazima 2003, Leal et al. 2006) e ao mesmo tempo é um dos mais ameaçados (Myers et al. 2000). Estudos sobre recursos florais utilizados por estas aves na Mata Atlântica indicam que as famílias Bromeliaceae e Gesneriaceae são as principais fontes de néctar e que a riqueza de beija-flores decresce com o aumento da altitude (Buzato et al. 2000, Mendonça & Anjos 2003, Machado & Semir 2006). Apesar de haver diversos estudos sobre a polinização por beija-flores na Mata Atlântica (Buzato et al. 2000, Mendonça & Anjos 2003), não há estimativas da quantidade de energia disponível nessa área, o que é importante para o melhor entendimento da distribuição espacial e área de vida destas aves.

Os beija-flores ocorrem em diferentes biomas nas Américas, mas sua maior diversidade é encontrada em ambientes florestais (Wethington et al. 2005). Pertencem à família Trochilidae, que ocorre exclusivamente nas Américas. No Brasil ocorrem 85 espécies (62 espécies de Trochilinae e 23 de Phaethornithinae) e na Mata Atlântica 27 (Sigris 2009). Esta família pode ser dividida em duas subfamílias, Trochilinae e Phaethornithinae, facilmente diferenciadas pela coloração, formato do bico e comportamento dos beija-flores (Sigris 2009). As espécies de Trochilinae possuem bico curto e reto, são esverdeadas ou apresentam cores vistosas, possuem comportamento agressivo, podem ser territoriais e habitualmente são mais abundantes em áreas abertas; as espécies de Phaethornithinae são pardas, possuem bico curvo e longo, forrageiam em linhas de captura (“trap-liners”), geralmente não são agressivas nem defendem territórios e habitam áreas florestais (Sick 1997, Vasconcelos & Lombardi 2001).

Os beija-flores alimentam-se de proteínas obtidas principalmente através de artrópodes, como moscas e aranhas, e de carboidratos presentes no néctar produzido pelas flores, que fornecem imediatamente a energia para o vôo (Stiles 1995, Sick 1997). Como a produção de néctar representa um elevado gasto energético para as plantas (Pacini & Nepi 2007), espera-se que o néctar seja suficientemente calórico para suprir a demanda energética dos troquilídeos e

ao mesmo tempo deve representar a menor quantidade possível de energia gasta pelas plantas (Hainsworth & Wolf 1976, Martinez del Rio et al. 2001, Nicolson & Fleming 2003).

Os troquilídeos localizam seu alimento visualmente e podem diferenciar e memorizar diferentes cores e formatos das flores (Healy & Hurly 2004). Espécies polinizadas por beija-flores geralmente apresentam antese diurna, cores vívidas, geralmente avermelhadas; não possuem odor; são tubulares; possuem corola resistente e ovário protegido (Faegri & Pijl 1979). O néctar habitualmente é abundante, possui concentração de açúcares em torno de 20%, é rico em sacarose e está situado distante dos órgãos sexuais (Perret et al. 2001). Estas características facilitam a detecção das flores e o acesso ao néctar pelos troquilídeos e ao mesmo tempo dificultam o acesso de outros visitantes florais (Healy & Hurly 2004).

O estudo da distribuição espacial e temporal dos recursos alimentares para os beija-flores pode auxiliar o entendimento da distribuição e da área de vida destas aves. As características do néctar e a distribuição das flores influenciam o comportamento de forrageio dos beija-flores. Por exemplo, plantas cujos indivíduos são dispersos, com poucas flores e com néctar rico em calorias (recursos dispersos e ricos) favorecem o comportamento de forrageio em linhas de captura, enquanto que plantas agrupadas com muitas flores e menor quantidade de calorias no néctar (recursos moderados e agrupados) favorecem a defesa do recurso floral (Feinsinger & Colwell 1978).

O único estudo que estima a quantidade de energia disponível no néctar para beija-flores foi realizado no Cerrado e mostra que os beija-flores precisam se deslocar entre diferentes fisionomias para obter alimentos e que a área necessária para a manutenção destas aves varia ao longo do ano (Araujo 2010). Estes resultados diferem dos resultados encontrados em florestas tropicais, onde a quantidade de calorias disponível por área é maior (Temeles & Kress 2010).

Os objetivos deste estudo foram determinar as espécies de beija-flores e as espécies ornitófilas que ocorrem em uma área de Mata Atlântica de terras baixas, estimar a quantidade de calorias no néctar dessas espécies ao longo do ano e estimar a área a ser percorrida pelos beija-flores para obter a energia necessária.

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), na região leste do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. O PESM, com 315 mil ha, é a maior unidade de proteção integral da Mata Atlântica e foi criado em 1977 (http://www.iflorestal.sp.gov.br/Plano_de_manejo/PE_SERRA_MAR/index.asp). O clima da região é do tipo tropical úmido, com temperatura média acima de 18° C e índice pluviométrico anual maior que 2200 mm (Sanches et al. 1999). A área de estudo apresenta Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, com topografia suave (entre 10 e 30°) e em altitudes entre 50 e 100 m (Alves et al. 2010).

Nos anos de 2008 e 2009 a precipitação média foi de 143 mm e 150 mm, a temperatura média de 20,69°C e 21,9°C e a velocidade do vento de 4,1 m/s e 4,2 m/s, respectivamente (Brito 2010). O estudo foi realizado em áreas próximas à trilha do Corisco (23°20'03''S e 44°49'56''W).

Metodologia

Os beija-flores foram capturados mensalmente, de novembro de 2007 a maio de 2009, com redes de neblina de 12 m de comprimento, 2,5 m de altura e malha de 18 mm. Durante três dias por mês eram estendidas seis redes, três no sub-bosque e três no dossel (entre 8 e 15 m de altura), de 06:00 h às 12:00 h. O esforço amostral de captura de aves foi de 1480 horas/rede. Foram realizados três períodos maiores de amostragem (seis dias): em janeiro de 2008, em julho de 2008 e em janeiro de 2009. As redes no dossel (Figura 1) eram armadas em três dos seis pontos fixos montados. A distância entre o primeiro e o último ponto fixo era de cerca de 408 m e a distância lateral entre os pontos era de cerca de 170 m, totalizando uma área de 69360 m². Nesta área eram escolhidos três pontos no sub bosque para armar as redes. Os beija-flores recebiam anilhas numeradas cedidas pelo CEMAVE/IBAMA, eram identificados através de guia de campo (Sigrist 2007) e liberados.

Para registrar o período de floração das plantas ornitófilas foram amostrados os indivíduos distantes até cinco metros, para cada lado da trilha do Corisco, ao longo de 500 metros de comprimento (Stiles 1975, Arizmendi & Ornelas 1990), totalizando 5000 m² amostrados. A trilha foi percorrida mensalmente, desde novembro de 2007 até novembro de 2009, a fim de registrar o número de indivíduos e de flores de espécies com características ornitófilas (*sensu* Faegri & van der Pijl 1979). Durante o registro das espécies ornitófilas na trilha, também foram realizadas observações sobre as visitas dos beija-flores.

Para quantificar o volume de néctar produzido, flores de cada espécie foram previamente ensacadas e o volume de néctar foi medido a partir de 14:00 hs com microseringa graduada de 25 µL. A concentração de açúcares no néctar foi medida utilizando-se refratômetro de bolso. A quantidade de açúcares (mg) foi calculada a partir do volume e concentração do néctar (Galletto & Bernardello 2005) e a quantidade de calorias foi calculada a partir da relação apresentada por Dafni (1992): 1 mg de açúcar = 4 calorias. A quantidade de energia disponível na área nos meses de estudo foi obtida multiplicando-se o valor médio de calorias no néctar de cada espécie pelo número de flores registrado durante a fenologia de floração. Para as espécies cujo néctar não foi amostrado, foram utilizados os valores da média de volume e concentração de açúcares fornecidos por Buzato et al. (2000), Rocca-de-Andrade 2006 e Nunes 2011).

Resultados

1. Beija-flores capturados

Foram capturadas seis espécies de beija-flores (Figura 2), três pertencentes à subfamília Phaethornitinae (*Ramphodon naevius* Dumont, *Phaethornis squalidus* Temminck, e *Phaethornis ruber* Linné) e três pertencentes à subfamília Trochilinae (*Thalurania glaucopis* Gmelin, *Florisuga fusca* Vieillot e *Amazilia versicolor* Gmelin). Foram realizadas 108 capturas de beija-flores, sendo 89 novas capturas e 19 recapturas (Tabela 1). Dentre as recapturas,

quatro indivíduos foram recapturados mais de uma vez. O menor intervalo entre a captura e recaptura de um indivíduo foi de menos de uma hora e o maior foi de dez meses. Oito indivíduos foram capturados tanto no dossel quanto no sub-bosque, quatro apenas no sub-bosque e um apenas no dossel. Um indivíduo foi recapturado no sub-bosque a 300 metros de distância da primeira captura, no mesmo dia, enquanto os demais foram recapturados em dias diferentes. Dentre os beija-flores capturados apenas no dossel, a maior distância entre recapturas foi de 236 m e a menor foi zero. Foram capturados até quatro beija-flores por rede no mesmo dia.

Ramphodon naevius foi a espécie que apresentou maior número de indivíduos capturados e cerca de 79% das capturas. Desta espécie foram capturados 38 machos e 24 fêmeas e, destes, foram recapturados 16 machos e duas fêmeas (Tabela 1). Nos meses de dezembro e janeiro (época reprodutiva) houve maior número de capturas por dia e era comum encontrar dois machos na mesma rede ao mesmo tempo, ou um macho e uma fêmea. Das demais espécies de beija-flores foram capturados nove indivíduos de *Thalurania glaucopis* (cinco fêmeas e quatro machos) e uma fêmea foi recapturada, cinco de *Florisuga fusca*, quatro de *Phaethornis squalidus*, dois de *Amazilia versicolor* e dois de *Phaethornis ruber* (Tabela 1).

Quanto ao estrato de ocorrência, as espécies registradas no sub-bosque e no dossel foram: *Ramphodon naevius* (machos e fêmeas), *Thalurania glaucopis* (machos e fêmeas), *Florisuga fusca* e *Phaethornis squalidus*. Entretanto, o único indivíduo de *Phaethornis squalidus* registrado no dossel foi capturado enquanto a rede estava subindo, a uma altura de cerca de 6 m em um local onde a altura do dossel era de cerca de 12 m. Os indivíduos de *Amazilia versicolor* e de *Phaethornis ruber* foram capturados apenas no sub bosque (Tabela 1).

Ramphodon naevius foi capturado em quase todos os meses de estudo, com exceção de maio e outubro de 2008, e fevereiro de 2009. Mesmo com um menor número de capturas, *Thalurania glaucopis* também foi registrado ao longo do ano (Figura 3). As espécies *Florisuga fusca* e *Phaethornis ruber* foram registradas apenas na estação chuvosa, e *Amazilia versicolor* e *Phaethornis squalidus* foram capturadas uma vez na estação chuvosa e uma na seca (Figura 3).

2. Plantas ornitófilas

Durante a fenologia, foram registradas 20 espécies de plantas ornitófilas pertencentes a cinco famílias: Bromeliaceae, Fabaceae, Gesneriaceae, Heliconiaceae e Rubiaceae. Bromeliaceae foi a família que apresentou maior número de espécies florescendo (13 espécies) de novembro de 2007 a novembro de 2009 (Figuras 4 e 5). No período de estudo houve variação na quantidade de espécies com características ornitófilas florescendo por mês, sendo o mínimo duas espécies (outubro de 2008) e o máximo oito espécies (julho de 2008 e janeiro de 2009) (Figura 4).

Todas as espécies ornitófilas registradas na fenologia foram visitadas de forma legítima por *Ramphodon naevius* (Figura 6). Entretanto este beija-flor também visitou espécies não ornitófilas como *Inga* sp. (Leguminosae) e *Calathea* sp. (Maranthaceae). Entretanto, as visitas de *Ramphodon naevius* (machos e fêmeas) às flores de *Calathea* sp. eram ilegítimas. *Thalurania glaucopis* (Figura 6) realizou visitas legítimas às espécies: *Besleria longimucronata*, *Canistropsis seidelii*, *Nidularium innocentii*, *Psychotria nuda* e *Vriesea rodigasiana*; *Florisuga fusca* visitou de forma legítima *Vriesea ensiformes*, *Psychotria nuda* e *Nidularium innocentii*; *Phaethornis ruber* visitou de forma legítima *Canistropsis seidelii* e *Psychotria nuda* e pilhou *Nematanthus monanthos*. *Phaethornis squalidus* visitou legitimamente *Psychotria nuda* e para *Amazilia versicolor* não há registro de visitas.

Foram observadas interações agonísticas entre beija-flores da mesma espécie e entre beija-flores de espécies diferentes, por exemplo, *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis* (macho). Essas interações eram mais frequentes durante a época reprodutiva (de dezembro a fevereiro) e entre indivíduos de *Ramphodon naevius*.

3. Quantidade de calorias no néctar das espécies ornitófilas

As espécies com néctar menos calórico foram *Elleanthus brasiliensis* e *Nematanthus fluminensis* e a espécie com o néctar mais rico foi *Neoregelia johannis* (Tabela 2). A quantidade de calorias disponível no néctar das espécies ornitófilas variou de 0,3 a 5,9 Kcal (Figuras 4 e 7). A quantidade de calorias disponível para os beija-flores não está relacionada com o número de

espécies florescendo. Por exemplo, em novembro de 2007 três espécies estavam florescendo e havia cinco vezes mais calorias disponíveis do que em janeiro de 2009, quando havia oito espécies florescendo (Figura 4).

Na maioria dos meses (20/25) apenas uma espécie era responsável pela produção de mais de 50% das calorias disponíveis na área. Isso ocorreu com as espécies *Besleria longimucronata*, *Billbergia pyramidalis*, *Nidularium innocentii*, *Psychotria nuda* e *Vriesea ensiformis* (Figura 8). Por exemplo, apesar de haver quatro espécies florescendo em setembro de 2009, *Besleria longimucronata* era responsável pela produção de 97,5% das calorias disponíveis na área. Nos meses de janeiro e junho dos dois anos de estudo e também em fevereiro de 2008 não houve uma espécie responsável pela maioria das calorias produzidas (Tabelas 3 e 4).

Discussão

1. Beija-flores

A espécie com maior número de capturas, *Ramphodon naevius*, é uma das maiores espécies de beija-flores (9 g) encontradas na Mata Atlântica (Grantsau 1989). Os machos são pouco maiores (14,08 cm) que as fêmeas (12,9 cm), possuem bico reto ao passo que as fêmeas possuem bico ligeiramente curvo e têm coloração mais pálida (Sazima et al 1995, Sick 1997). Pelo fato dos machos de *R. naevius* apresentarem algumas características morfológicas da subfamília Trochilinae como, por exemplo, o bico serrilhado e com gancho, esta espécie foi colocada em um grupo basal fora dos Phaethornithinae (Bleiweiss et al. 2003). Entretanto, um estudo recente mostrou que o gênero *Ramphodon* é um grupo irmão de *Glaucis* que teria divergido mais recentemente no clado, pertencendo à subfamília Phaethornithinae (Bleiweiss et al. 2003).

Embora também possa ser encontrada em locais com altitude superior a 800 metros (Varassin & Sazima 2000), *Ramphodon naevius* é mais abundante em áreas de Mata Atlântica de terras baixas (Buzato et al. 2000, Bencke et al. 2006), como o local de estudo. O elevado número de capturas de *Ramphodon naevius* em relação às outras espécies de beija-flores, assim

como as recapturas e a sua presença ao longo do ano, corrobora as informações de que esta é uma espécie residente e abundante na área (Sazima et al. 1995, Buzato et al. 2000). Ao contrário de outras espécies de Phaethornithinae, que permanecem preferencialmente no sub-bosque da floresta (Sick 1997, Rocca-de-Andrade 2010), *Ramphodon naevius* visita plantas tanto no sub-bosque quanto no dossel, aspecto mencionado por Rocca-de-Andrade (2006) em estudo também realizado em área de Mata Atlântica.

O fato dos machos de *Ramphodon naevius* perseguirem outros beija-flores tanto da mesma espécie quanto de outras espécies e vocalizarem durante o trajeto entre as flores foi também registrado por Sazima et al. (1995) em estudo realizado em área de Mata Atlântica de terras baixas. Este comportamento contrasta com o das outras espécies de Phaethornithinae que também forrageiam em linhas de captura, porém geralmente não são agressivas (Gill 1988), apesar de haver registros de espécies de Phaethornithinae defendendo territórios em casos onde há grande quantidade de recursos agrupados (Machado & Semir 2006, Rocca-de-Andrade 2006). A elevada quantidade de machos capturados em relação às fêmeas pode estar relacionada ao comportamento agressivo destes (Sazima et al. 1995), que perseguem outros beija-flores e, portanto, deslocam-se mais do que as fêmeas. Da mesma forma, a baixa quantidade de fêmeas capturadas pode estar relacionada ao seu comportamento, já que se deslocam menos porque não perseguem outros indivíduos (Sazima et al. 1995).

Os indivíduos que forrageiam em linhas de capturas visitam as plantas em um intervalo curto o suficiente para evitar que o néctar seja consumido por outro indivíduo e longo o suficiente para garantir que o néctar tenha sido secretado (Gill 1988, Garrison & Gass 1999). Dessa forma, indivíduos que forrageiam em linhas de captura evitam que outros visitantes consumam o néctar antes deles. Como *Ramphodon naevius* é relativamente grande e apresenta comportamento agressivo (Sazima et al. 1995, Sick 1997, Sigrist 2009, obs. pessoal), a chance de outro beija-flor visitar uma flor que pertença à linha de captura de um indivíduo desta espécie torna-se menor ainda. Portanto, provavelmente esta espécie influencia o comportamento de

forrageamento e também o tamanho de território e a área de vida das outras espécies de beija-flores ocorrentes no local (Rocca-de-Andrade 2006).

Em pesquisas realizadas em áreas de encosta e costeiras de Mata Atlântica, *Ramphodon naevius* realizou a polinização exclusiva de diversas espécies, sendo considerado o principal polinizador de espécies ornitófilas destas áreas (Buzato et al. 2000). Pelo grande número de espécies que poliniza, esta pode ser considerada uma espécie fundamental para a reprodução de diversas plantas, principalmente bromélias (Sazima et al. 1995, Buzato et al. 2000, Varassin & Sazima 2000).

As outras espécies de Phaethornithinae encontradas na área ocupavam o sub-bosque e não apresentavam comportamento agressivo, de acordo com o registrado para este grupo de beija-flores (Sazima et al. 1995, Sick 1997, Rocca-de-Andrade 2006). O comportamento de forrageio em linhas de captura e a ausência de agressividade podem explicar o baixo número de capturas de *Phaethornis ruber* e *Phaethornis squalidus*. *Phaethornis ruber* foi a menor espécie registrada na área, medindo apenas 8,4 cm e pesando 2g (Grantsau 1989). Esta espécie realizou visitas legítimas e ilegítimas, como o registrado por Buzato et al. (2000). Os dados de captura indicam que este beija-flor é pouco abundante na área, ao contrário do que foi observado por Buzato et al. (2000) em área de Mata Atlântica de terras baixas. Entretanto, o comportamento e o tamanho pequeno destes beija-flores podem ter influenciado a baixa taxa de captura.

Assim como a maioria das espécies de Trochilinae, *Thalurania glaucopis* e *Florisuga fusca* provavelmente forrageiam tanto em áreas florestais quanto em áreas abertas, uma vez que foram capturadas nos dois estratos (Sick 1997, Rocca-de-Andrade 2006). *Amazilia versicolor* foi capturada apenas no sub-bosque, mas é facilmente encontrada em áreas abertas (Sick 1997, Nunes 2011) e provavelmente também utiliza o dossel.

Thalurania glaucopis, a segunda espécie mais capturada, é uma das espécies de beija-flores mais frequentes em estudos realizados na Mata Atlântica (Rocca-de-Andrade 2006, Buzato et al. 2000). Apresenta dimorfismo sexual, o que facilita a distinção entre os sexos e o que permitiu a constatação de que machos e fêmeas apresentam comportamentos de forrageio

diferentes (Sick 1997, Almeida & Alves 2000, Castro & Araujo 2004). Os machos tendem a utilizar recursos mais ricos e defendem territórios, enquanto que as fêmeas atuam como parasitas de territórios ou *trapliners* e utilizam flores cujo néctar é menos calórico (Almeida & Alves 2000, Rocca-de-Andrade 2006).

Na área de estudo, os dados de captura indicam que *Thalurania glaucopis* é menos abundante que *Ramphodon naevius*, mas mesmo assim pode ser de grande importância para a polinização das espécies ornitófilas. Por exemplo, machos desta espécie são polinizadores mais eficientes da bromélia *Vriesea rodigasiana* do que *Ramphodon naevius*, apesar do maior número de visitas da segunda espécie (Rocca-de-Andrade 2006). Além disso, estudos realizados em Mata Atlântica indicam que *Thalurania glaucopis* é abundante e visita um número grande de espécies, mesmo quando comparado com o número de espécies visitadas por *Ramphodon naevius* (Buzato et al. 2000, Rocca-de-Andrade 2006).

2. Plantas ornitófilas

Bromeliaceae são particularmente comuns em florestas úmidas, principalmente na Mata Atlântica, onde correspondem a uma das principais famílias entre as epífitas (Souza & Lorenzi 2005). A grande quantidade de bromélias ornitófilas registrada na área corrobora a importância da família Bromeliaceae na dieta dos beija-flores na Mata Atlântica, que tem sido relatada em diversos estudos (Snow & Teixeira 1982, Buzato et al. 2000, Machado & Semir 2006). Espécies de bromélias polinizadas por beija-flores também foram registradas na floresta Amazônica, Cerrado, Pantanal e Caatinga, o que demonstra a importância dos beija-flores para a reprodução sexuada das espécies desta família (Vasconcelos & Lombardi 1999, Araújo & Sazima 2003, Lasprilla 2003, Leal et al. 2006). Apesar de possuírem menos espécies ornitófilas na área, as famílias Gesneriaceae e Rubiaceae fornecem recursos alimentares em abundância para as espécies de beija-flores da área, uma vez que apresentam numerosos indivíduos (obs. pessoal).

3. Quantidade de calorias no néctar e comportamento dos beija-flores

A grande variação interespecífica na quantidade de calorias disponível no néctar, o número de flores e de indivíduos com flores podem explicar a diferença na contribuição de cada

espécie para o total de energia disponível por mês para os beija-flores. Por exemplo, em setembro de 2009 apenas a espécie *Besleria longimucronata* foi responsável por mais de 90% da energia disponível na área, enquanto que em janeiro do mesmo ano quatro espécies de bromélias eram responsáveis por cerca de 80% da energia disponível, sendo cada uma delas responsável por 20%. Espera-se que os beija-flores, principalmente *Ramphodon naevius*, visitem um número maior de flores das espécies que possuem maior quantidade de energia disponível no néctar e mais flores abertas. Em um mês onde a maioria do recurso pode ser encontrada apenas em uma espécie, os beija-flores devem transportar principalmente grãos de pólen desta espécie, sendo polinizadores muito eficientes. Já em meses onde várias espécies oferecem quantidades semelhantes de calorias, os beija-flores devem realizar visitas a duas ou mais espécies, o que pode levar a uma transferência de grãos de pólen interespecíficos (Lasprilla 2003). Portanto, as espécies ornitófilas partilham ou competem por seus polinizadores de forma diferente ao longo do ano.

A quantidade de recursos alimentares, no caso a quantidade de energia disponível no néctar, está relacionada com o comportamento dos polinizadores (Feinsinger & Swarm 1982, Gill 1988). O néctar com pouca caloria favorece visitas a mais flores para satisfazer a necessidade energética do polinizador, enquanto que o néctar mais rico em calorias pode favorecer a visita a um número menor de flores (Garrison & Gass 1999). Para espécies que possuem poucas flores por indivíduos, pode ser mais vantajoso que o polinizador visite um número menor de flores, mas que haja preferência por flores da mesma espécie (Ohashi & Thomson 2009). Neste caso, o custo da produção de néctar mais calórico pode ser compensado pelo aumento da eficiência na transferência de pólen pelo polinizador.

Considerando-se que um beija-flor necessite consumir de seis a dez kcal por dia (Carpenter 1983, Powers & Mckee 1994) e sem considerar o néctar retirado por outros visitantes florais, um beija-flor precisaria percorrer ao menos entre 0,37 ha e 4,7 ha na área de estudo para se alimentar. Apenas em junho de 2008 um beija-flor teria que percorrer uma área muito maior (11 ha) para obter a energia necessária para a sua sobrevivência. Entretanto, os

beija-flores adquirem energia do néctar de espécies não ornitófilas, como *Calathea* sp. o que diminui a área a ser percorrida. Por outro lado, a presença de outros visitantes florais provavelmente diminui a quantidade de néctar disponível e, conseqüentemente, esse fato aumenta a área a ser percorrida pelos beija-flores para obter a energia necessária. A área utilizada por um indivíduo varia durante o ano, e os beija-flores ampliam e diminuem seus territórios ou suas áreas de forrageio de acordo com a disponibilidade e quantidade de calorias no néctar, presença de outras espécies e época reprodutiva (Garrison & Gass 1999, Cotton 2007).

Assim como na floresta Atlântica, no cerrado a oferta de recursos utilizados por beija-flores varia bastante durante o ano. Por exemplo, em uma área de um hectare de mata de galeria foram registrados valores de zero a dez Kcal por dia no néctar das plantas utilizadas por beija-flores e na mata mesofítica semidecídua foram registrados valores entre zero e 40 Kcal. Nos dois casos, o principal polinizador na área era *Phaethornis pretrei*, que forrageia em linhas de captura (Araujo 2010), assim como *Ramphodon naevius*.

A estimativa de área percorrida por indivíduos de *Ramphodon naevius* é muito maior do que a área utilizada por beija-flores territoriais. Por exemplo, machos de *Eulampis jugularis* defendem territórios de cerca de 100 m² na Costa Rica (Temeles & Kress 2010) enquanto que indivíduos de *Ramphodon naevius* deslocavam-se pelo menos 300 m por dia. No estudo realizado por Temeles & Kress (2010), os territórios de *Eulampis jugularis* possuíam alta densidade de *Heliconia*, que ofereciam de 25 a 50 kcal por dia no pico da floração. No presente estudo, os recursos estavam mais dispersos e a quantidade de calorias por área era menor. A área percorrida pelos beija-flores provavelmente está relacionada à quantidade de energia disponível no local, já que beija-flores são capazes de percorrer grandes distâncias (Sick 1997, Hadley & Betts 2009). Por exemplo, em um estudo realizado na Costa Rica a espécie *Phaethornis Guy* foi capaz de percorrer 1500m em fragmentos florestais (Hadley & Betts 2009). Segundo as estimativas, as plantas ornitófilas encontradas na área amostrada (5.000m²) não produzem energia suficiente para manter um beija-flor ao longo do ano e provavelmente

fragmentos pequenos (menores que 11 ha) de Mata Atlântica de baixada não são capazes de manter um indivíduo de *Ramphodon naevius*.

Os resultados indicam que *Ramphodon naevius* atua como importante polinizadora e organizadora da assembléia de beija-flores do local, fato também mencionado por Sazima et al. (1995) e Rocca-de-Andrade (2006). O presente trabalho também evidencia a variação de calorías disponíveis ao longo do ano, o que indica que há grande variação na área percorrida pelos beija-flores, especialmente *Ramphodon naevius*, que é a espécie mais abundante na área. É importante a realização de estudos mais específicos sobre a capacidade de deslocamento e tamanho da área utilizada por esta espécie para que seja possível estimar em quais fragmentos ela pode ocorrer.

Referências bibliográficas

- Almeida, E. M. & Alves, M. A. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14: 355-346.
- Alves, L.F.; Vieira, S.A.; Scaranello, M.A.; Camargo, P.B.; Santos, F. A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along na elevational gradient of tropical Atlantic moist Forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260: 679-691.
- Araujo, A.C., Sazima, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “Capões” of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora Jena*,198:1-9.
- Araujo, F.P. 2010. A comunidade de plantas ornitófilas da Estação Ecológica do Panga: o fluxo de pólen intermediado pelo beija-flor *Phaethornis petrei* (Phaethornithinae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Arizmendi, M. C. & Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180.
- Bencke, A., Maurício, G. N., Develey, P. F. & Goerck, J. M. 2006. Áreas importantes para a conservação de aves no Brasil. Parte I-Estados do domínio da Mata Atlântica. SAVE Brasil, São Paulo.
- Bleiweiss, R., Hendrickson, S.L., Berres, M.E, Willis, Y.O., & Willis, E.O. 2003. Affinities of the saw-billed hermit (*Ramphodon naevius*) determined by cytochrome-B sequence data. *Wilson Bulletin* 115:1-10.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841
- Carpenter, F. L. 1983. Pollination energetics in avian communities: simple concepts and complex realities. pp. 215-234. In: Jones, E. C. & Little, J. R. (eds) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Wostrand. Scientific and Academic Editions.
- Castro, C.C. & Araújo, A.C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244:131-139.
- Cotton, P. A. 2007. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis* 149:135-142.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. IRL Press. Oxford
- Faegri, K. & Pijl, L. van Der. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. New York.
- Feinsinger, P. & Colwell, R. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*. 18: 779-795.
- Feinsinger, P. & Swarm, L. A. 1982. "Ecological release", seasonal variation in food supply, and the hummingbird *Amazilia tibaci* on Trinidad and Tobago. *Ecology* 63: 1574-1587.
- Galetto, L. & Bernardello, G. 2005. Dafni, A.; Kevan, P. G. & Husbando, B. C. (eds) *Nectar In: Practical pollination biology*. Enviroquest Ltd. Cambridge.
- Garrison, J. S. E. & Gass, C. L. 1999. Response of a traplining hummingbird to changes in nectar availability. *Behavioral Ecology* 10:714-725,

- Gill, F.B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69: 1933-1942.
- Grantsau, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. *Expressão e Cultura*. Rio de Janeiro
- Hadley, A. S. & Betts, M. G. 2009. Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. *Biology Letters* 5:207-210.
- Hainsworth, F. R. & Wolf, L. L. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25:101-113.
- Healy, S. D. & Hurly, T. A. 2004. Foraging and spatial learning in hummingbirds. In: *Cognitive ecology of pollination*. Chittka, L. & Thomson, J.D. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Lasprilla, L.R. 2003. Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Leal, F.C.; Lopes, A. V.; Machado, I. C. 2006. Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29: 379-389.
- Machado, C.G. & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29:163-174.
- Martínez Del Rio C., Schondube, J. E, McWhorter, T. J. & Herrera, L. G. 2001. Intake responses in nectar feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American Zoologist* 41:902-915.
- Mendonça, L.B. & Anjos L. 2003. Bird-flower interactions in Brazil: a review. *Ararajuba*, 11:195-205.
- Myers, N., Mittermeier, R.A; Mittermeier, C.G, Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nicolson S. W. & Fleming P. A. 2003. Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution*. 238:139-153.
- Nunes, C.E.P. 2011. Biologia da polinização e reprodução de *Elleanthus* C. Presl. (Orchidaceae) na Mata Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas
- Ohashi, K. & Thomson, J. D. 2009. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany*: 1395-1378.
- Pacini, E. & Nepi, M. 2007. Nectar production and presentation. In: *Nectaries and nectar*. Nicolson, S. W., Nepi, M. & Pacini, E. (Eds). Springer, Dordrecht
- Perret, M., Chautems, A., Spichiger, R., Peixoto, M., Savolainen, V. 2001. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in *Sinningieae* (Gesneriaceae). *Annals of Botany* 87:267-273.
- Powers, D. R. & McKee, T. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *The Condor* 96: 1064-1075.

- Rocca-de-Andrade, M. A. 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão Filho, H. F. & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 31-42.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 136: 195-206.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Sigrist, T. 2007. *Guia de Campo: Aves do Brasil Oriental*. Avis Brasilis, São Paulo.
- Sigrist, T. 2009. *Guia de Campo: Avifauna Brasileira*. Avis Brasilis, São Paulo.
- Snow, D. W. & Teixeira, D. L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 123: 446-450.
- Souza, V. C. & Lorenzi, H. 2005. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora Brasileira, baseado em APG II*. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- Stiles, F.G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97:853-878.
- Temeles, E.J. & Kress, J. 2010. Mate choice and mate competition by a tropical hummingbird at a floral resource. *Proceedings of the Royal Society* 277:1607-1613.
- Varassin, I. & Sazima, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Boletim .do Museu de. Biologia. Mello Leitão* 11/12:57-70.
- Vasconcelos, M. F. & Lombardi, J. A. 1999. Padrão Sazonal na ocorrência de seis espécies de beija-flores (Apodiformes: Trochilidae) em uma localidade de campo rupestre na Serra do Curral, Minas Gerais. *Ararajuba* 7:71-79.
- Vasconcelos, M. F. & Lombardi, J. A. 2001. Hummingbirds and their flowers in the campos rupestres of Southern Espinhaço Range, Brazil. *Mellopsittacus*, 4:3-30.
- Wethington, S.M.; West, G.C.; Carlson, B.A. 2005. Hummingbird conservation: discovering diversity patterns in southwest U.S.A. *USDA Forest Service Proceedings RMRS-P*:162-168.

Tabela 1. Número de capturas de beija-flores nas redes armadas no sub-bosque e no dossel em área de Mata Atlântica entre novembro de 2007 e maio de 2009 no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP. * Espécies sem dimorfismo sexual.

Sub-família/Espécie	Capturas no dossel			Capturas no sub-bosque			Total de capturas
	Capturas novas	Recapturas	Total	Capturas novas	Recapturas	Total	
<i>Phaethornithinae</i>							
<i>Ramphodon naevius</i> Dumont							
-fêmea	7	0	7	17	2	19	26
-macho	18	4	22	20	12	32	54
-indeterminado	2	0	2	3	0	3	5
<i>Phaethornis squalidus</i> Temminck*	1	0	1	3	0	3	4
<i>Phaethornis ruber</i> Linné*	0	0	0	2	0	2	2
<i>Trochilinae</i>							
<i>Thalurania glaucopis</i> Gmelin							
-fêmea	1	0	1	4	1	5	6
-macho	2	0	2	2	0	2	4
<i>Florisuga fusca</i> Vieillot*	2	0	2	3	0	3	5
<i>Amazilia versicolor</i> Gmelin*	0	0	0	2	0	2	2
Total de capturas	33	4	37	56	15	71	108

Tabela 2. Quantidade de calorias, volume (média, desvio padrão e número de flores) e concentração de açúcares (média, desvio padrão e número de flores) do néctar das espécies ornitófilas encontradas entre novembro de 2007 e novembro de 2009 no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP. * Estimativas realizadas a partir dos valores fornecidos por Buzato et al. 2000 e Rocca-de-Andrade 2006.

Família/Espécie	Estimativa de calorias(cal)/ flor	Volume (µL)	Concentração de açúcares (%Brix)
Acanthaceae			
<i>Justicia carnea</i> Lindl*	15,3	17 (n=1)	21,5 ± 2,7 (n=6)
Bromeliaceae			
<i>Aechmea coelestis</i> (K. Koch) E. Morren*	10,7	9±3,8 (n=30)	27,3±4,2 (n=30)
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	18,5	6,3±4,8 (n=14)	26,9±4,7 (n=14)
<i>Aechmea pectinata</i> Baker*	27,2	23,6±5,7 (n=8)	26,4±1,9 (n=8)
<i>Billbergia pyramidalis</i> J. Forber*	62,7	41,8±2,5 (n=5)	33,3±3,2 (n=6)
<i>Canistropsis seidelii</i> (L.B.Sm.) Leme	17,8	12,5±10,3 (n=29)	24,2±8,5(n=29)
<i>Neoregelia johannis</i> (Carrière) L.B.Sm*	114,0	54,1±9,2 (n=6)	44,2±7,5(n=6)
<i>Nidularium angustifolium</i> Ule	22,2	8,6±12,8 (n=10)	23,3±11,6 (n=10)
<i>Nidularium innocentii</i> Lem.	40,4	25,4±19,2 (n=31)	24,7±7,2 (n=31)
<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell.) Mez*	6,2	6,5 (n=2)	22,2 (n=2)
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn	3,0	4,5±3,2 (n=11)	15,8±2,2 (n=11)
<i>Tillandsia stricta</i> Sol	2,7	2,8±2,1 (n=17)	22,4±3,4 (n=11)
<i>Vriesea ensiformes</i> (Vell.) Beer	40,3	29,6±17,3 (n=18)	24,5±5,5 (n=18)
<i>Vriesea rodigasiana</i> E. Morren	28,3	25,2±11 (n=32)	25,9±11,3 (n=32)
Leguminosae			
<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme*	39,4	43,8±10,1 (n=8)	20,7±0,9 (n=8)
Gesneriaceae			
<i>Besleria longimucronata</i> Hoehne	11,0	7,8±12,0 (n=44)	13±7,2 (n=44)
<i>Nematanthus fluminensis</i> (Vell.) Fritsch*	2,7	3±0 (n=3)	20,6±3,0 (n=3)
<i>Nematanthus monanthos</i> (Vell.) Chautems	46,6	34,5 (n=1)	30 (n=1)

Tabela 2: continuação

Família/Espécie	Estimativa de calorias(cal)/ flor	Volume (μ L)	Concentração de açúcares (%Brix)
Heliconiaceae			
<i>Heliconia angusta</i> Vell.*	34,6	36,1 \pm 8,7 (n=8)	22,3 \pm 2,1 (n=8)
Orchidaceae			
<i>Elleanthus brasiliensis</i> Rchb.f.*	2,1	4,1 \pm 2,93 (n=72)	21,1 \pm 5,3 (n=66)
Rubiaceae			
<i>Psychotria brachypoda</i> (Müll.Arg.)Britton	4,1	3,2 \pm 3,6 (n=30)	28,6 \pm 3,7 (n=17)
<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	17,8	18,7 \pm 11,7 (n=34)	18,8 \pm 4,3 (n=34)

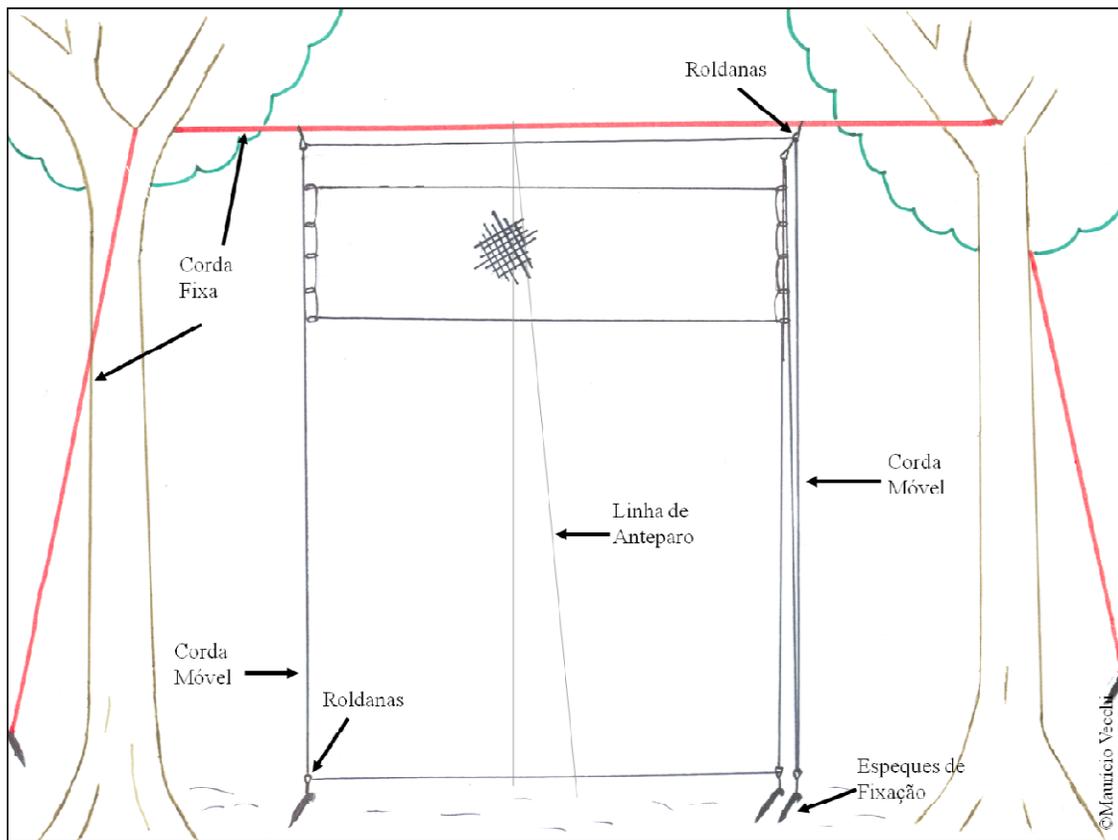


Figura 1. Esquema da estrutura para a rede de dossel para captura de aves no Núcleo Pinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP. A armação de cordas era permanente e a rede de neblina era colocada e retirada a cada dia.

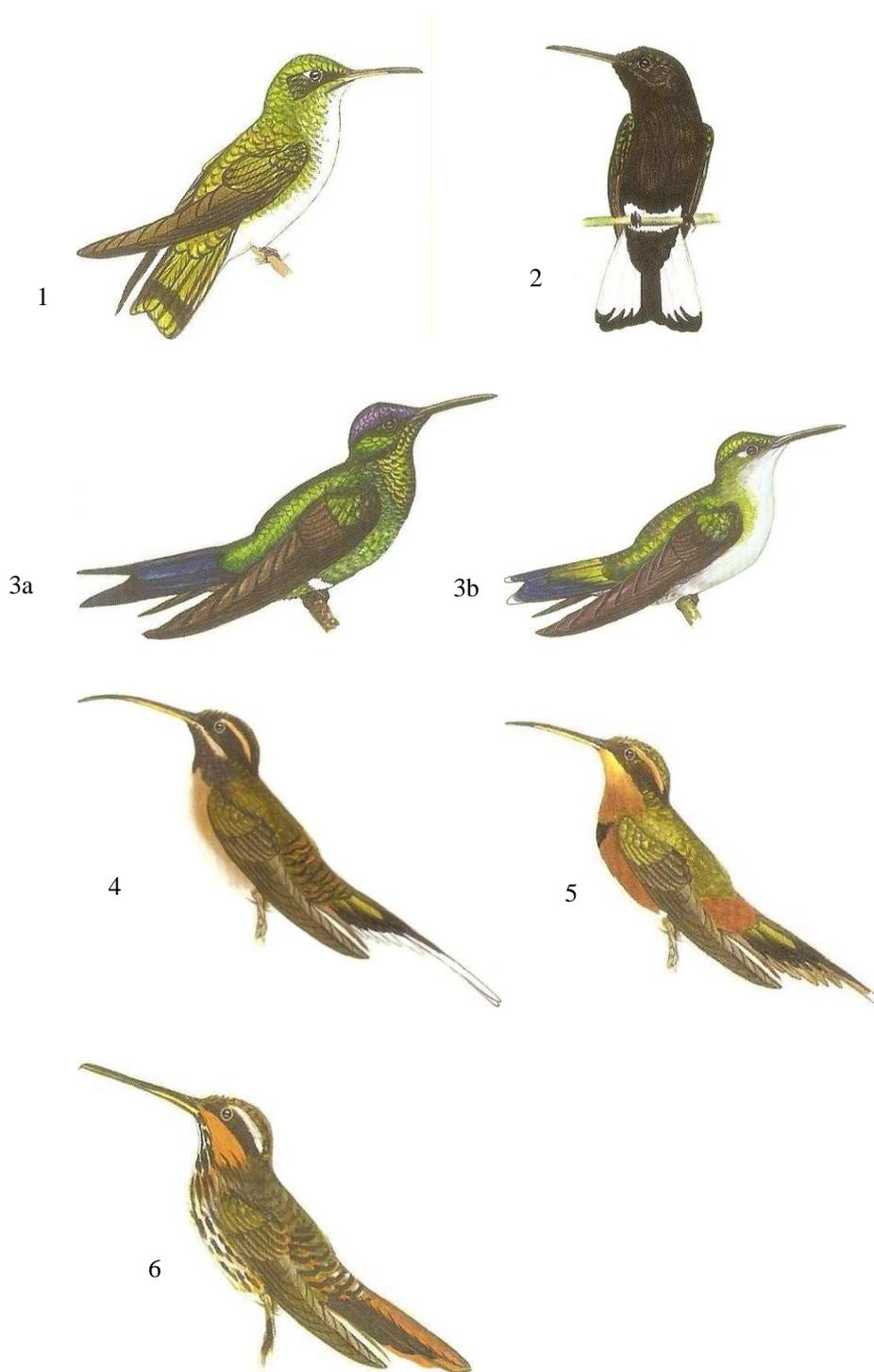


Figura 2. Espécies de beija-flores capturadas em área de Mata Atlântica no Núcleo Pinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP. 1. *Amazilia versicolor*; 2. *Florisuga fusca*; 3. *Thalurania glaucopis* macho (a) e fêmea (b); 4. *Phaethornis squalidus*; 5. *Phaethornis ruber*; 6. *Ramphodon naevius*. Figura modificada a partir de Sigris (2007).

Sub-família/Espécie	2007					2008					2009													
	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai					
Phaethornithinae																								
<i>Ramphodon naevius</i>	_____					_____					_____					_____								
<i>Phaethornis squalidus</i>																								
<i>Phaethornis ruber</i>																								
Trochilinae																								
<i>Thalurania glaucopis</i>	_____		_____																					
<i>Florisuga fusca</i>	_____																							
<i>Amazilia versicolor</i>																								

Figura 3. Espécies capturadas por mês desde novembro de 2007 até maio de 2009, nas redes de sub bosque e de dossel, em área de Mata Atlântica no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP.

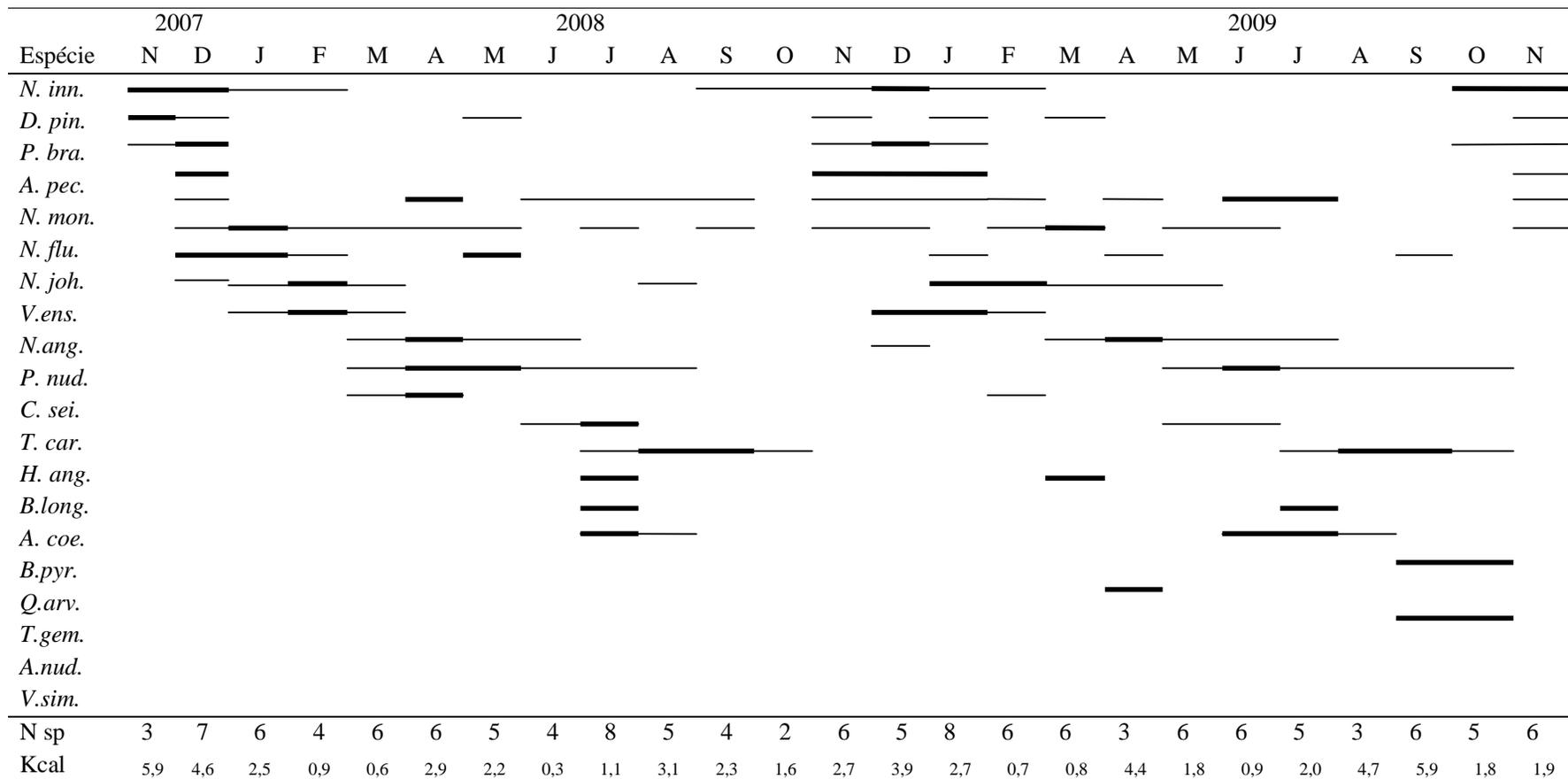


Figura 4. Fenologia da floração, número de espécies ornitófilas florescendo por mês e estimativa da quantidade de quilocalorias disponíveis no néctar destas espécies em área no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP. As barras espessas indicam os picos de floração (mais de 50% do número máximo de flores registrado para a espécie).



Figura 5. Espécies ornitófilas no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP: A. *Canistropsis seidelii*; B. *Neoregelia johannis*; C. *Nidularium angustifolium* ; D. *Nidularium innocentii*.; E. *Quesnelia arvensis*.; F. *Tillandsia geminiflora* (Bromeliaceae); G. *Nematanthus monanthos* (Gesneriaceae); H. *Psychotria nuda* (Rubiaceae).



Figura 6 A. *Ramphodon naevius* visitando *Dahlstedtia pinnata* (Fabaceae); B. *Thalurania glaucopis* fêmea visitando *Psychotria nuda*; C. *Ramphodon naevius* visitando *Nematanthus monanthos* (Gesneriaceae); D. *Ramphodon naevius* visitando *Neoregelia johannis*. Fotos A, B e D: Ivan Sazima; Foto C: Lorena Fonseca

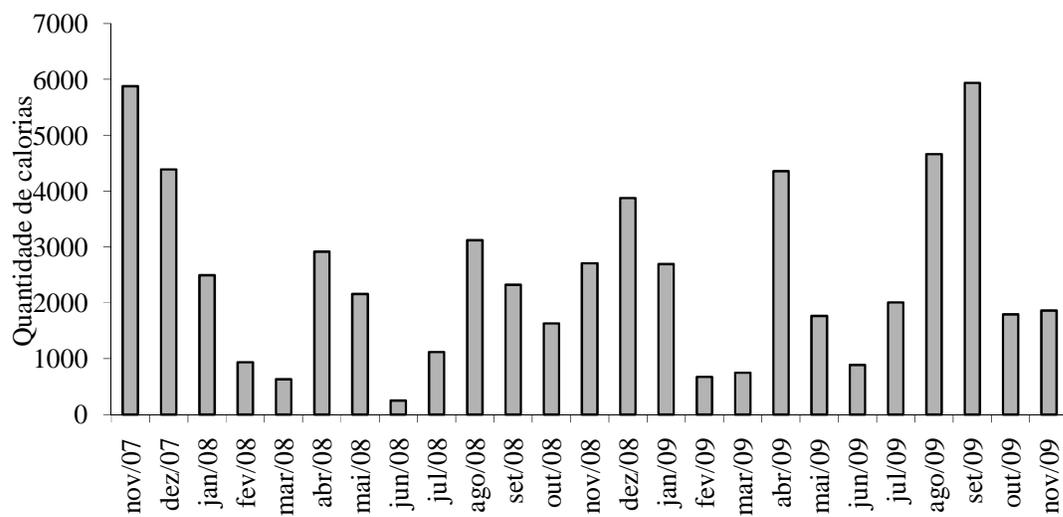


Figura 8. Estimativa da quantidade de calorias no néctar de espécies ornitófilas em uma área de 5.000m² de Mata Atlântica, entre novembro de 2007 e novembro de 2009 no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP

Capítulo 2

Cargas de pólen e o papel do pólen interespecífico transportado por beija-flores em Mata Atlântica de terras baixas, no sudeste do Brasil

Resumo

As plantas polinizadas por animais podem partilhar ou competir pelo vetor de pólen. Espera-se que ocorra partilha de polinizadores quando espécies polinizadas por determinado grupo de polinizadores, como beija-flores, florescem em épocas distintas ou depositam grãos de pólen em locais diferentes dos vetores. O objetivo deste estudo foi verificar se há sobreposição de grãos de pólen interespecíficos nas espécies de beija-flores e avaliar o efeito da deposição de pólen interespecífico na produção de frutos e sementes de uma espécie de bromélia. O estudo foi realizado em área de Mata Atlântica de terras baixas no núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), na região leste do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. As aves foram capturadas mensalmente, de novembro de 2007 a outubro de 2008, com redes de neblina. Os grãos de pólen foram retirados com fitas adesivas e as lâminas montadas foram analisadas em microscópio de luz para identificação e localização (garganta, testa, base inferior ou superior do bico, ponta superior ou inferior do bico) dos grãos. Foram feitas polinizações manuais com grãos de pólen co-específicos e interespecíficos em *Nidularium innocentii* (Bromeliaceae) e o número de frutos e sementes foram contados. A quantidade de grãos de pólen variou de dois a 3378 em machos de *Ramphodon naevius*, de dez a 477 grãos em fêmeas de *R. naevius*, de 22 a 1239 grãos em machos de *Thalurania glaucopis*, de um a 1887 em fêmeas da mesma espécie e de nove a 133 grãos em *Florisuga fusca*. O local que apresentou grãos de pólen em mais amostras foi a base superior do bico, depois a base inferior do bico e frente, garganta, ponta superior do bico e ponta inferior do bico. Foram encontrados 31 morfotipos polínicos nos beija-flores, sendo Bromeliaceae a família que apresentou maior quantidade de morfotipos. As amostras apresentavam entre um e seis morfotipos de pólen e a maioria (22/34) apresentou mais de um morfotipo. Foram encontrados 29 morfotipos polínicos em *Ramphodon naevius*, cinco em *Thalurania glaucopis* e quatro em *Florisuga fusca*. Nos indivíduos de *Ramphodon naevius* que apresentaram sobreposição de grãos interespecíficos, houve predominância de um morfotipo por local de deposição. Esse resultado ocorreu com diferentes conjuntos de morfotipos. A deposição interespecífica de pólen não alterou o número de frutos formados, mas diminuiu a quantidade de sementes por fruto em *N. innocentii*. Os resultados sugerem que há transporte interespecífico de grãos de pólen entre as espécies ornitófilas, mediado principalmente pelo beija-flor *R. naevius*. A pressão seletiva que a transferência de grãos interespecíficos pode exercer durante o processo evolutivo destas espécies parece ser pouco evidente sobre a separação espacial na deposição de grãos de pólen no polinizador.

Palavras-chave: pólen, carga polínica, *Ramphodon naevius*, transporte interespecífico de pólen, *Nidularium innocentii*, frutos, sementes

Introdução

A relação entre polinizadores e plantas tem sido amplamente estudada para melhor compreensão de processos ecológicos e evolutivos (Gurevitch et al. 2009). O estudo da biologia reprodutiva das plantas tem sido direcionado principalmente à relação entre plantas e seus polinizadores e poucas vezes estes estudos abordam as relações entre um conjunto de plantas que são polinizadas por um mesmo grupo de polinizadores (Chittka & Thomson 2004, Roubik et al. 2005). Os troquilídeos são polinizadores importantes de diversas espécies vegetais na Floresta Atlântica (Buzato et al. 2000, Machado & Semir 2006, Rocca-de-Andrade 2006), sendo espécies da sub-família Phaethornithinae consideradas polinizadoras de numerosas espécies ornitófilas, principalmente da família Bromeliaceae, deste ecossistema (Sazima et al. 1995, Buzato et al. 2000, Wendt et al. 2008). Dentre os Phaethornithinae, a espécie *Ramphodon naevius* tem sido apontada como uma das principais polinizadoras na Mata Atlântica de terras baixas (Sazima et al. 1995, Buzato et al. 2000, Wendt et al. 2008 obs. pess.).

As plantas polinizadas por animais podem partilhar ou competir pelo vetor de pólen. Espera-se que ocorra partilha de polinizadores quando espécies polinizadas por um determinado grupo de polinizadores, como beija-flores, florescem em épocas semelhantes e depositam grãos de pólen em locais diferentes dos vetores (Brown & Kodric-Brown 1979, Moragues & Traveset 2005, Araujo 2010). Neste caso, a presença de uma espécie pode até aumentar o sucesso reprodutivo da outra, uma vez que o conjunto de espécies pode manter os polinizadores na área sem prejudicar o transporte de grãos entre indivíduos da mesma espécie. Por exemplo, na presença da espécie exótica de *Carpobrotus* as espécies nativas congênicas recebem maior número de visitas porque o maior número de flores agrupadas atrai mais visitantes florais (Moragues & Traveset 2005).

Por outro lado, a presença de uma planta pode prejudicar o sucesso reprodutivo de outra. Assim, quando há sobreposição de grãos de pólen interespecíficos no polinizador, o grão de pólen de uma espécie pode ser depositado no estigma de outra. Neste caso, há desperdício de grãos de pólen e pode haver interferência química ou física na germinação dos grãos co-específicos. Portanto, a sobreposição de grãos de pólen interespecíficos nos polinizadores pode prejudicar tanto a função masculina quanto a função feminina das flores (Campbell & Motten 1985, Moragues & Traveset 2005).

Espécies de plantas que ocorrem no mesmo local e são polinizadas por determinado grupo de polinizadores provavelmente apresentam mecanismos que evitem o transporte interespecífico de grãos de pólen, o que aumenta o sucesso reprodutivo de cada espécie. Espera-se que haja separação temporal ou espacial na deposição dos grãos de pólen nos polinizadores destas espécies, ou seja, espécies polinizadas por um mesmo vetor de pólen provavelmente apresentam flores em épocas distintas ou depositam grãos de pólen em diferentes locais dos polinizadores (Brown & Kodric-Brown 1979). Por exemplo, as espécies ornitófilas *Dicliptera squarrosa*, *Ruellia brevifolia*, *Cuphea melvilla* e *Manettia cordifolia* florescem na mesma época e são polinizadas pelo beija-flor *Phaethornis pretrei*, porém depositam seus grãos de pólen em locais diferentes do beija-flor e, portanto, não há transporte de pólen interespecífico entre estas espécies (Araujo 2010).

Os beija-flores podem transportar pólen em diversas partes do corpo como testa, garganta e mento, mas a maior parte das espécies deposita os grãos de pólen no bico destes animais (Brown & Kodric-Brown 1979, Sazima *et al* 1996, Buzato *et al.* 2000, Kaehler *et al.* 2005). Flores que são polinizadas por mais de uma espécie de beija-flor podem depositar os grãos de pólen em diferentes locais, dependendo da espécie de polinizador, como demonstrado em estudo realizado em área de Mata Atlântica, no qual a bromélia *Vriesea*

rodigasiana depositou grãos de pólen no bico de *Ramphodon naevius* e na testa de *Thalurania glaucopis* (Rocca-de-Andrade 2006).

Estudos sobre cargas polínicas transportadas por beija-flores são escassos, (Brown & Kodric-Brown 1979, Amaya-Márquez et al. 2001, Borgella Jr et al. 2001, Lasprilla 2003, Rodrigues-Flores & Stiles 2005, Araujo 2010) principalmente na Floresta Atlântica (Almeida 2005). A maioria destes estudos se baseia nas cargas polínicas transportadas pelos beija-flores para identificar quais plantas são utilizadas como recurso alimentar e poucos avaliam o transporte de pólen entre as espécies polinizadas (Morales & Traveset 2008). Dentre os trabalhos que analisaram transporte interespecífico de pólen, pode-se destacar o de Brown & Kodric-Brown (1979), no qual foi verificado que ao contrário do que seria esperado os beija-flores depositaram grãos de pólen interespecíficos em metade dos estigmas amostrados e em cerca de 20% destes estigmas havia mais grãos de pólen interespecíficos do que grãos da própria espécie. Portanto, estudos deste tipo são importantes, uma vez que proporcionam uma visão mais ampla das relações entre estas aves e seus recursos florais e entre as espécies de plantas envolvidas nesta interação.

Os objetivos deste estudo foram verificar se há sobreposição de grãos de pólen interespecíficos nas espécies de beija-flores que atuam como polinizadores em área de Mata Atlântica de terras baixas e avaliar o efeito da deposição de grãos de pólen interespecíficos na produção de frutos e sementes da bromélia *Nidularium innocentii* polinizada por beija-flores.

Os objetivos específicos foram verificar:

- 1- a quantidade de grãos de pólen transportada pelos beija-flores;
- 2- em que locais do corpo dos beija-flores os grãos de pólen são transportados;
- 3- quais são os grãos de pólen transportados pelos beija-flores;
- 4- quantos indivíduos de beija-flores apresentam sobreposição de grãos de pólen interespecíficos;

- 5- em quais locais do corpo dos beija-flores ocorre sobreposição de grãos de pólen interespecíficos;
- 6- se grãos interespecíficos no estigma de *Nidularium innocentii* (Bromeliaceae) interferem na formação de frutos e sementes.

Materiais e métodos

O estudo foi realizado no núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), na região leste do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (23°20'03''S e 44°49'56''W). O PESM, com 315 mil ha, é a maior unidade de proteção integral da Mata Atlântica e foi criada em 1977 (Instituto Florestal). O clima da região é do tipo tropical úmido, com temperatura média acima de 18° C e índice pluviométrico anual maior que 2200 mm (Sanchez et al. 1999) e a vegetação na área é Floresta Ombrófila Densa Atlântica Submontana (Veloso & Goes-Filho 1982).

Para determinar as cargas polínicas e os locais de deposição do pólen nos beija-flores, as aves foram capturadas mensalmente, de novembro de 2007 a outubro de 2008, com redes de neblina de 12 m de comprimento, 3 m de altura e malha de 18 mm. Durante três dias foram estendidas seis redes, três no sub-bosque e três no sub-dossel (entre 8 e 15 m), das 06:00 h às 12:00 h. Os beija-flores capturados foram retirados da rede imediatamente e cuidadosamente manuseados para evitar perdas de pólen. Os grãos de pólen foram retirados com auxílio de fitas adesivas transparentes que foram aderidas às seguintes partes do corpo dos beija-flores (Figura 1): parte superior ou inferior do bico, fronte e garganta (Kearns & Inouye 1993, Borgella Jr et al. 2001). A seguir, cada fita foi colocada em uma lâmina para posterior análise em microscópio. Os animais foram identificados através de guias de campo (Sigrist 2007), anilhados com anilhas metálicas cedidas pelo CEMAVE/IBAMA e liberados a seguir.

Em laboratório, os grãos de pólen foram contados, separados em morfotipos e a sua localização na ave foi registrada (fronte, garganta, base ou ponta do bico na parte superior ou inferior). Foi realizada a identificação em microscópio de luz, com auxílio de glossários ilustrados (Barth & Melhem 1988) e com lâminas de pólen de referência das espécies visitadas pelos beija-flores na área, que foram montadas com pólen de botões florais em pré-antese (Kearns & Inouye 1993). Das amostras analisadas provenientes de 41 capturas, amostras de sete capturas (três de *Ramphodon naevius*, duas de *Phaethornis squalidus*, uma de *Phaethornis ruber* e uma de *Florisuga fusca*) foram descartadas por apresentarem um número muito baixo de grãos (menos de dez) ou por não apresentarem grãos de pólen. Assim, das 34 amostras que apresentaram grãos de pólen, 27 foram de *R. naevius* (machos, fêmeas e indivíduos sem sexo determinado), quatro de *Thalurania glaucopis* (dois machos e duas fêmeas) e três de *F. fusca*.

Para verificar se a deposição de pólen interespecífico no estigma interfere na formação de frutos e sementes, foram realizados experimentos de polinização manual (Canela & Sazima 2003, Moragues & Traveset 2005) utilizando as espécies *Nidularium innocentii* (receptor de pólen) e *N. angustifolium* (doador de pólen). Estas espécies foram escolhidas porque pertencem à família Bromeliaceae, que apresentou o maior número de espécies visitadas por beija-flores na área; foram recursos importantes para os beija-flores em 2007, 2008 e 2009; possuem períodos de floração parcialmente sobrepostos, apresentam morfologia floral similar (flores tubulares) e depositam grãos de pólen ao longo do bico dos beija-flores (Machado & Semir 2006, obs. pess.). A espécie *N. innocentii* foi escolhida como receptora de pólen por apresentar maior abundância na área. Os seguintes tratamentos foram realizados em *N. innocentii*:

- Autopolinização espontânea: botões florais foram ensacados e não receberam tratamento posterior (35 flores).

- Polinização cruzada: flores de um indivíduo foram polinizadas manualmente com pólen de outro indivíduo da mesma espécie (32 flores).
- Polinização com mistura de pólen: flores de *N. innocentii* foram polinizadas manualmente com uma mistura 1:1 de pólen de outro indivíduo da mesma espécie e de um indivíduo de *N. angustifolium*. (30 flores).

Foi marcado um grupo de flores controle (34 flores) para estimar a proporção de formação de frutos em condições naturais. O desenvolvimento dos frutos foi acompanhado a cada 15 dias, desde janeiro até março de 2010 e o número de sementes dos frutos maduros foi contado. Para verificar se havia diferença entre o número de frutos formados em cada tratamento foi realizado o teste de Chi-Quadrado. O número de sementes produzidas em cada tratamento foi comparado através de uma ANOVA seguida de comparações múltiplas de Tukey.

Resultados

1. Quantidade de grãos transportados

A quantidade de grãos de pólen transportada por machos de *R. naevius* variou de dois a 3378, a quantidade transportada por fêmeas de *R. naevius* variou de dez a 477 grãos, os machos de *T. glaucopis* transportaram 22 e 1239 grãos, suas fêmeas transportaram 1 e 1887 grãos e os indivíduos de *F. fusca* transportaram entre 9 e 133 grãos (Figura 2).

2. Locais de deposição de pólen

Todos os locais amostrados em *R. naevius* apresentaram grãos de pólen. *Thalurania glaucopis* não apresentou grãos de pólen na base superior nem na ponta do bico e em *Florisuga fusca* não foram encontrados grãos na base superior nem na ponta superior do bico. O local que apresentou grãos de pólen em mais amostras foi a base superior do bico, depois a base inferior do bico e frente, garganta, ponta superior do bico e ponta inferior do bico

(Figura 3). A testa (Figura 4) foi o local que apresentou maior número de grãos de pólen no total (7084), 3533 grãos foram registrados na base inferior do bico, 2772 na base superior, 1287 na ponta superior, 1176 na garganta e 893 na ponta inferior do bico dos beija-flores. A quantidade de grãos de pólen em cada local variou muito entre as amostras (Figura 5).

3. Morfotipos polínicos transportados pelos beija-flores

Foram encontrados 31 morfotipos polínicos nos beija-flores, pertencentes a seis famílias. Bromeliaceae foi a família que apresentou maior quantidade de morfotipos (Tabela 1, Figura 7). Sete espécies dentre as dez com maior número de grãos pertenciam à família Bromeliaceae. Os grãos de pólen das bromélias foram encontrados principalmente na cabeça e parte superior do bico.

As amostras apresentavam entre um e seis morfotipos de pólen e a maioria (22/34) apresentou mais de um morfotipo (Figura 7). As fêmeas de *Ramphodon naevius* transportaram entre um e quatro morfotipos de pólen por captura, os machos entre um e seis; *Florisuga fusca* transportou apenas um morfotipo por captura; as fêmeas de *Thalurania glaucopis* transportaram quatro morfotipos e os machos entre dois e quatro. No total foram encontrados 29 morfotipos polínicos em *Ramphodon naevius*, seis em *Thalurania glaucopis* e quatro em *Florisuga fusca* (Tabela 1).

Em 22 beija-flores foram registrados mais de um morfotipo polínico, e em 21 dessas capturas houve sobreposição de tipos polínicos diferentes na mesma área do corpo dos beija-flores, por exemplo dois morfotipos na testa do beija-flor. Apenas em um indivíduo de *Ramphodon naevius* os grãos de pólen de espécies diferentes não estavam sobrepostos, sendo que os grãos de um morfotipo estavam na base superior do bico e os grãos do outro na base inferior e na testa.

Nos indivíduos de *Ramphodon naevius* que apresentaram sobreposição de grãos interespecíficos, houve predominância de um morfotipo por local de deposição. Em 96% das

amostras de pólen da parte superior da cabeça dos beija-flores, havia algum morfotipo representado por mais de 50% dos grãos de pólen. Esse resultado ocorreu com diferentes conjuntos de morfotipos, sendo que os mais abundantes nestas amostras foram: nove espécies de Bromeliaceae, duas de Gesneriaceae e um morfotipo não identificado. Em 87% das amostras de pólen da parte inferior da cabeça dos beija-flores também havia algum morfotipo representado por mais de 50% dos grãos de pólen.

4. Frutos e sementes formados por *Nidularium innocentii*

Não houve diferença significativa ($X^2 = 4,21$, $p = 0,12$) entre a quantidade de frutos maduros formados a partir da polinização cruzada realizada com grãos de pólen da mesma espécie (50%) e de frutos formados a partir da polinização realizada com grãos misturados de *Nidularium innocentii* e *Nidularium angustifolium* (45%). A formação de frutos em condições naturais foi mais baixa (26%) que nos experimentos manuais. Não houve produção de frutos a partir de autopolinização espontânea.

A quantidade de sementes formadas através da polinização intraespecífica manual foi significativamente diferente e maior ($F=5,85$; $p=0,006$) do que a quantidade de sementes produzidas através da polinização com a mistura de pólen e da polinização em condições naturais (Figura 8). Não houve diferença significativa entre a quantidade de sementes produzidas através da polinização com mistura de pólen e flores polinizadas em condições naturais (Figura 8).

Discussão

1. Quantidade de grãos transportados

Houve grande variação entre os números de grãos de pólen transportados pelos beija-flores, inclusive entre indivíduos da mesma espécie. Este resultado também foi encontrado para *Phaethornis petrei* (Phaethornithinae), cujos indivíduos transportaram entre 11 e 5628

grãos de pólen em diferentes épocas do ano em área de Cerrado (Araújo 2010), e para 12 espécies de beija-flores (Phaethornithinae e Trochilinae) capturados em área de Floresta Amazônica (Lasprilla 2003). A grande diferença no número de grãos entre espécies, ou entre machos e fêmeas de uma espécie, pode estar relacionada ao tamanho e a forma do bico (Lasprilla 2003), além do comportamento de forrageio do beija-flor e espécies de plantas disponíveis (Feinsinger et al. 1988). Entretanto, a diferença na quantidade de grãos transportada por indivíduos da mesma espécie e do mesmo sexo está relacionada à diferença na disponibilidade de recursos ou ao comportamento de forrageio, uma vez que os indivíduos possuem bicos de tamanhos muito semelhantes (Feinsinger et al. 1988).

Os resultados das cargas polínicas transportadas por indivíduos de uma mesma espécie ressaltam a importância de estudos que levem em conta a variação individual na utilização dos recursos por uma espécie. Por exemplo, em estudo realizado em área de Floresta Amazônica, machos de *Thalurania furcata* foram predominantemente territoriais, enquanto as fêmeas adotaram comportamento de forrageio em linha de captura, utilizando flores que apresentavam menor valor energético (Lasprilla 2003). Com base no comportamento de forrageio, foi confirmado que as fêmeas de *Thalurania glaucopsis* transportaram grãos de pólen de mais espécies por captura do que os machos, entretanto os machos transportaram seis morfotipos polínicos no total, enquanto que fêmeas transportaram quatro morfotipos no total. Apesar do número de capturas desta espécie ter sido extremamente baixo, os resultados indicam que os machos defendem territórios com pelo menos quatro espécies. Considerando que o número de espécies com flores ornitófilas por mês variou de dois a oito, os machos de *T. glaucopsis* defendem territórios contendo pelo menos metade das espécies ornitófilas em flor por mês.

2. Locais de deposição de pólen

Os principais locais de deposição de pólen foram semelhantes aos relatados em outros estudos, que também encontraram muitos grãos de pólen depositados na testa e na parte basal da maxila (Lasprilla 2003, Araujo 2010). Os grãos de pólen depositados na testa dos beija-flores (por exemplo, grãos de *Vriesea ensiformes*) e na base do bico são transportados de forma eficiente, uma vez que a testa e a base do bico são locais de difícil acesso para os beija-flores se limparem (Lasprilla 2003, Araujo 2010). Porém, no presente estudo também foram registrados muitos grãos na base inferior do bico. Muitas das espécies de plantas visitadas possuem estames justapostos que depositam grãos ao redor do bico, o que pode explicar o grande número de grãos tanto na base inferior quanto na superior do bico. Muitas vezes estas aves pousam após a visita e utilizam os pés para retirar os grãos de pólen depositados no bico (Sick 1997), o que pode diminuir bastante a quantidade de grãos transportados, principalmente na ponta do bico.

3. Morfotipos polínicos transportados pelos beija-flores

A grande quantidade de grãos de pólen de bromélias reflete a elevada riqueza de espécies ornitófilas desta família na Mata Atlântica (Martinelli et al. 2008) e reforça a importância de *R. naevius* para a polinização destas espécies (Buzato et al. 2000; Machado & Semir 2006). Este resultado contrasta com os de estudos realizados em áreas de Cerrado e em outras Florestas Tropicais, onde a proporção de bromélias nas amostras foi menor (Amaya-Márquez et al. 2001, Borgella Jr. et al. 2001, Lasprilla 2003, Araujo 2010). Por exemplo, Amaya-Márquez et al. (2001) encontraram apenas duas espécies de bromélias dentre as 29 espécies cujos grãos de pólen eram transportados por beija-flores na Floresta Amazônica colombiana.

A quantidade de morfotipos polínicos transportada por indivíduos de *R. naevius* foi semelhante à transportada por outros beija-flores de bico longo (Phaethornithinae) e que forrageiam em linhas de captura, como *Phaethornis guy* (transportou até seis morfotipos) e

Phaethornis pretrei, que transportou até cinco morfotipos (Borgella Jr et al. 2001, Araujo 2010). A quantidade de grãos de pólen transferida entre estigmas depende da frequência com que o polinizador intercala visitas entre espécies de plantas, da quantidade de pólen transportada e da quantidade de grãos que realmente é depositada no estigma durante cada visita (Morales & Traveset 2008). Portanto, os polinizadores que forrageiam em linhas de captura tendem a percorrer áreas maiores, o que aumenta a chance de transportarem grãos de pólen de espécies diferentes (Feinsinger & Cowell 1978).

Além do comportamento, a morfologia e o local de deposição do pólen dos polinizadores também influenciam o transporte de pólen entre as espécies de plantas envolvidas na interação. Por exemplo, um estudo realizado em área de Mata Atlântica verificou que *Thalurania glaucopis*, apesar de ser um visitante menos frequente, era mais eficiente para transportar grãos de pólen entre indivíduos da bromélia *Vriesea rodigasiana* do que *Ramphodon naevius* (Rocca-de-Andrade 2006). As espécies que possuem mais de um visitante floral podem ter maior sucesso reprodutivo se a sua morfologia floral permitir o transporte de pólen por espécies diferentes, mesmo que em algumas das espécies de polinizadores haja sobreposição com grãos interespecíficos.

A grande proporção (35%) de indivíduos de *R. naevius* transportando grãos de pólen de apenas uma espécie é um resultado contrário ao esperado para uma espécie de beija-flor com bico longo e que forrageia em linhas de capturas visitando diversas espécies de plantas (Feinsinger & Cowell 1978, Amaya-Márquez et al 2001). O esperado seria que houvesse poucas amostras contendo apenas um morfotipo polínico, como os resultados obtidos por Araujo (2010) para *Phaethornis pretrei*, que apresentava grãos de pólen de apenas uma espécie de planta em 12% das capturas.

Os resultados obtidos mostram que há sobreposição de pólen em quase todas as amostras de *R. naevius* em que há mais de um morfotipo polínico, ou seja, quando os beija-

flores capturados haviam visitado mais de uma espécie de planta, quase sempre havia sobreposição dos grãos de pólen. Portanto, há pouca estratificação horizontal das cargas de pólen no bico e cabeça dos beija-flores, como o encontrado por Lasprilla (2003) e Araujo (2010).

Quando a composição da carga polínica é analisada, percebe-se que na maioria dos casos em que há sobreposição de grãos interespecíficos, um morfotipo polínico é muito mais abundante que o outro. Esta situação provavelmente é favorável à espécie mais abundante na amostra, que tem mais chances de ter os seus grãos de pólen transportados até outro indivíduo da mesma espécie. Uma possível explicação para este padrão de sobreposição dos grãos é que esse seja o reflexo da abundância dos recursos florais ou da preferência dos beija-flores por determinada espécie de planta. Como os beija-flores são capazes de aprender a diferenciar flores (Henderson et al. 2001) e lembram das rotas de alimentação, é possível que visitem preferencialmente uma espécie (com néctar mais calórico) durante o forrageio em linhas de captura. Quando um indivíduo de *R. naevius* forrageia em linhas de captura e visita preferencialmente espécies cujo néctar é mais calórico (Sazima et al. 1995), ele tende a transportar mais grãos de pólen desta espécie do que de outras espécies visitadas com menor frequência.

Mesmo que haja sobreposição de grãos de pólen interespecíficos nos beija-flores e que os grãos de uma espécie de planta sejam depositados no estigma de outra, pode não haver prejuízo na reprodução da espécie receptora de grãos interespecíficos (Morales & Traveset 2008). Experimentos demonstraram que a deposição de carga polínica mista, contendo grãos co-específicos e grãos interespecíficos, não prejudica a produção de sementes da espécie (*Cistus salvifolius*) receptora de pólen (Moragues & Traveset 2005). Por outro lado, os resultados da formação de frutos e sementes de *Nidularium innocentii* a partir de flores polinizadas com cargas mistas de grãos interespecíficos (*N. angustifolium*) e co-específicos

indicam que a deposição de pólen interespecífico não diminui a quantidade de frutos formados, mas diminui a de sementes. Portanto, a deposição interespecífica de grãos de pólen pode prejudicar o sucesso reprodutivo de *N. innocentii*. Este resultado também foi encontrado em espécies herbáceas polinizadas por abelhas, besouros e moscas (Galen & Gregory 1989, Brown & Mitchell 2001, Moragues & Traveset 2005).

Um possível resultado da transferência de grãos de pólen entre espécies filogeneticamente próximas seria a formação de híbridos, principalmente entre bromélias. Esta família apresenta muitas espécies cujos grãos de pólen são transportados por beija-flores. Porém, cruzamentos interespecíficos realizados entre bromélias dos gêneros *Aechmea*, *Guzmania*, *Vriesea* e *Tillandsia* não resultaram na produção de sementes, pois os tubos polínicos paravam de crescer no estilete. Este resultado foi encontrado tanto para as bromélias de gêneros diferentes quanto para espécies do mesmo gênero (Vervaeke et al. 2001). Em um estudo realizado com 42 espécies de bromélias, Wendt et al. (2008) concluem que aparentemente os mecanismos pré-zigóticos não são eficientes para evitar a polinização interespecífica, mas ressaltam que a formação de híbridos em condições naturais é pouco frequente.

4. Frutos e sementes formados por *Nidularium innocentii*

A sobreposição de grãos interespecíficos no vetor de pólen pode levar à deposição de grãos interespecíficos no estigma das espécies polinizadas por *R. naevius*, o que seria semelhante ao resultado encontrado em uma comunidade de flores polinizadas por beija-flores em área temperada, onde há um número menor de espécies de beija-flores e de plantas envolvidas na interação (Brown & Kodric-Brown 1979). Porém, alta incidência de deposição de pólen interespecífico pode não afetar a germinação dos grãos de pólen co-específicos (Morales & Traveset 2008). Por exemplo, em populações naturais de *Viscaria vulgaris*, a

deposição no estigma de grãos interespecíficos pelos polinizadores não alterava a germinação dos grãos co-específicos (Kwak & Jennertsen 1991).

A proporção de formação de frutos em condições naturais de *N. innocentii* foi baixa quando comparada com a de outras bromélias. Por exemplo, em condições naturais, *Aechmea beeriana* (Nara & Weber 2002) e *Aechmea lindenii* (Lenzi et al. 2006) possuem taxa de frutificação de 98%, *Canistrum aurantiacum* de 89% (Filho & Machado 2001), *Dyckia ibiramensis* 60% (Hmeljevski et al. 2007), *Aechmea pectinata* de 56% (Canela & Sazima 2003) e *Vriesea gigantea* 42%, (Paggi et al. 2007). Como é necessária a visita de um polinizador para que haja formação de frutos em *N. innocentii*, uma possível explicação para a produção de frutos menor do que de outras espécies de bromélia em condições naturais seria o baixo número de visitas dos beija-flores. Entretanto, outros fatores que não foram analisados neste estudo, como predação e disponibilidade de recursos também podem afetar a produção de frutos (Stephenson 1981).

Sugerimos que um dos fatores favoráveis à coexistência das espécies polinizadas por beija-flores na área seja a baixa proporção de grãos de pólen interespecíficos depositados no mesmo local do corpo do polinizador. Os resultados encontrados sugerem que há transporte interespecífico de grãos de pólen entre as espécies ornitófilas encontradas na área, mediado principalmente por *R. naevius*. Esta circunstância provavelmente não prejudica a reprodução das espécies envolvidas porque a quantidade transportada de grãos interespecíficos não é grande o suficiente para prejudicar a função masculina da espécie que doa os grãos de pólen, nem a função feminina da planta que recebe os grãos interespecíficos. Portanto, a pressão seletiva que a transferência de grãos interespecíficos pode exercer durante o processo evolutivo destas espécies parece ser pouco evidente sobre a separação espacial na deposição de grãos de pólen no polinizador.

Referências bibliográficas

- Almeida, E.M. 2005. Ecologia reprodutiva e comportamento dos visitantes florais e dos frugívoros em duas espécies de *Psychotria* L. (Rubiaceae) em uma área de floresta Atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro. Tese de Doutorado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
- Amaya-Márquez, M. Stiles, F.G. & Rangel-Ch, J.O. 2001. Interacción planta-colibrí en Amaycacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia* 23:301-322.
- Araujo, F.P. 2010. A comunidade de plantas ornitófilas da Estação Ecológica do Panga: o fluxo de pólen intermediado pelo beija-flor *Phaethornis petrei* (Phaethornithinae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Barth, O.M. & Melhem, T.S. (1988). Glossário ilustrado de palinologia. UNICAMP, Campinas.
- Borgella Jr, R., Snow, A.A., & Gavin, T.A. 2001. Species richness and pollen loads of hummingbirds using forest fragments in southern Costa Rica. *Biotropica* 33:90-109
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- Brown, J. B. & Mitchell, R. J. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129:43-49.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841
- Campbell, D.R. & Motten, A.F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66:554-563.
- Canela, M.B.F. & Sazima, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent Bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92:731-737.
- Chittka, L. & Thomson, J.D. 2004. Cognitive ecology of pollination – animal behavior and floral evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Feinsinger, P. Busby, W.H. & Tiebout III, H.M. 1988. Effects of indiscriminate foraging by tropical hummingbirds on pollination and plant reproductive success: experiments with two tropical treelets (Rubiaceae). *Oecologia* 76:471-474.
- Feinsinger, P. & Colwell, R. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- Filho, J.A.S. & Machado, I.C.S. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 15:427-443.
- Galen, C. & Gregory, T. 1989. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine midflower, *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 81:120-123.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M. & Fox, G.A. 2009. Ecologia Vegetal 2ª Edição. Ed. Artmed. Porto Alegre.
- Henderson, J., Hurly, T.A. & Healy, S.D. 2001. Rufous hummingbird's memory for flower location. *Behaviour*, 61:981-986.

- Hmeljevski, K.V., Reis, A., Reis, M.S., Rogalski, J.M., Neto, C.D. & Lenzi, M. 2007. Resultados preliminares da biologia reprodutiva de *Dyckia ibiramensis* Reitz (Bromeliaceae): uma espécie rara e endêmica de Santa Catarina. *Revista Brasileira de Biociências* 5:267-269.
- Instituto Florestal
http://www.iflorestal.sp.gov.br/Plano_de_manejo/PE_SERRA_MAR/index.asp
- Kaehler, M., Varassin, I.G. & Goldenberg, R. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28:219-228.
- Kearns, C.A. & Inouye, D. W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado.
- Kwak, M.M. & Jennersten, O. 1991. Bumblebee visitation and seedset in *Melampyrum pretense* and *Viscaria vulgaris*: heterospecific pollen and pollen limitation. *Oecologia* 86:99-104.
- Lasprilla, L. R. 2003. Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Lenzi, M., Matos, J.Z. & Orth, A.I. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenbergii* (E.Morren) Baker var. *lindenbergii* (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* 20:487-500.
- Machado, C.G. & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasil. Bot.* 29:163-174.
- Martinelli, G., Vieira, C.M., Gonzales, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A. F., Forzza, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59:209-258
- Moragues, E. & Traveset, A. 2005. Effect of *Carpobrotus spp.* on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122:611-619.
- Morales, C.L. & Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27:221-238.
- Nara, A.K. & Weber, A.C. 2002. Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 32:571-588.
- Paggi, G.M., Palma-Silva, C., Silveira, L.C.T., Kaltchuk-Santos, E., Bodanese-Zanettini, M. H. & Bered, F. 2007. Fertility of *Vriesea gigantea* Gaud. (Bromeliaceae) in southern Brazil. *American Journal of Botany* 94:683-689
- Rocca-de-Andrade, M.A. 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Rodriguez-Flores, C.I. & Stiles, F.G. 2005. Análises ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana* 3:7-27.

- Roubik, D., Sakai, S., Hamid, A.A. 2005. Pollination Ecology and the rain forest. Editora Springer, NY.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão Filho, H.F. & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. Revista Brasileira de Botânica 22:31-42.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. Journal für Ornithologie 136:195-206.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. Botanica Acta 109:149-160.
- Sigrist, T. 2007. Guia de Campo: Aves do Brasil Oriental. Avis Brasilis, São Paulo.
- Sick, H. 1997. Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematics 12:253-279.
- Veloso, H.P. & Góes-Filho, L. 1982. Fitogeografia Brasileira: classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. Boletim Técnico do Projeto RADAM BRASIL. Série Vegetação n1. Salvador.
- Vervaeke, I., Parton, E., Maene, L., Deroose, R. & De Proft, M.P. 2001. Prefertilization barriers between different Bromeliaceae. Euphytica 118:91-97.
- Wendt, T., Coser, T.S., Matallana, G. & Guilherme, F.A.G. 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. Plant systematic and evolution 175:31-41

Tabela 1. Morfotipos polínicos registrados em beija-flores capturados em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar.

Família/Espécie dos grãos de pólen	Espécies de beija-flor	Indivíduos com pólen (n)
Bromeliaceae		
<i>Billbergia pyramidalis</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	1
Bromeliaceae 1	<i>Ramphodon naevius</i>	1
Bromeliaceae 2	<i>Ramphodon naevius</i>	5
Bromeliaceae 3	<i>Ramphodon naevius</i>	1
Bromeliaceae 4	<i>Ramphodon naevius</i>	3
<i>Canistropsis seidelii</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	1
<i>Neoregelia johannis</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	3
<i>Nidularium angustifolium</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	5
<i>Nidularium innocentii</i>	<i>Ramphodon naevius</i> ,	10
	<i>Florisuga fusca</i>	2
<i>Quesnelia arvensis</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	5
<i>Tillandsia</i> sp1	<i>Ramphodon naevius</i>	3
<i>Vriesea</i> sp1	<i>Ramphodon naevius</i>	2
	<i>Thalurania glaucopis</i>	1
<i>Vriesea</i> sp2	<i>Ramphodon naevius</i>	3
	<i>Thalurania glaucopis</i>	1
Fabaceae		
<i>Dahlstedtia pinnata</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	1
<i>Inga</i> sp	<i>Ramphodon naevius</i>	2
	<i>Thalurania glaucopis</i>	1
	<i>Florisuga fusca</i>	1
Gesneriaceae		
<i>Besleria longimucronata</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	2
<i>Nematanthus</i> sp1	<i>Ramphodon naevius</i>	2
<i>Nematanthus</i> sp2	<i>Ramphodon naevius</i>	2
	<i>Thalurania glaucopis</i>	1
Heliconiaceae		
<i>Heliconia angusta</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	3
Loranthaceae		
<i>Psittacanthus dichrous</i>	<i>Florisuga fusca</i>	1
Rubiaceae		
<i>Psychotria brachypoda</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	2
<i>Psychotria nuda</i>	<i>Ramphodon naevius</i>	3
	<i>Thalurania glaucopis</i>	1
Sem identificação		
1	<i>Ramphodon naevius</i>	2
2	<i>Florisuga fusca</i>	1
3	<i>Ramphodon naevius</i>	5
	<i>Thalurania glaucopis</i>	1
4	<i>Ramphodon naevius</i>	2
5	<i>Ramphodon naevius</i>	1
6	<i>Ramphodon naevius</i>	1
7	<i>Ramphodon naevius</i>	2
8	<i>Ramphodon naevius</i>	3
9	<i>Ramphodon naevius</i>	1

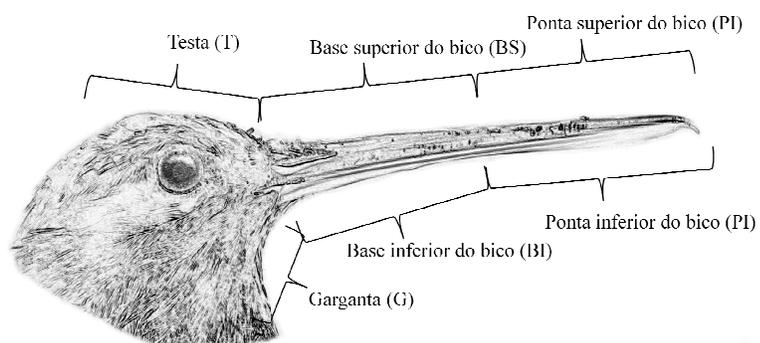


Figura 1. Locais de coleta de grãos de pólen nos beija-flores capturados em área de Floresta Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar. Topografia segundo Sick (1997).

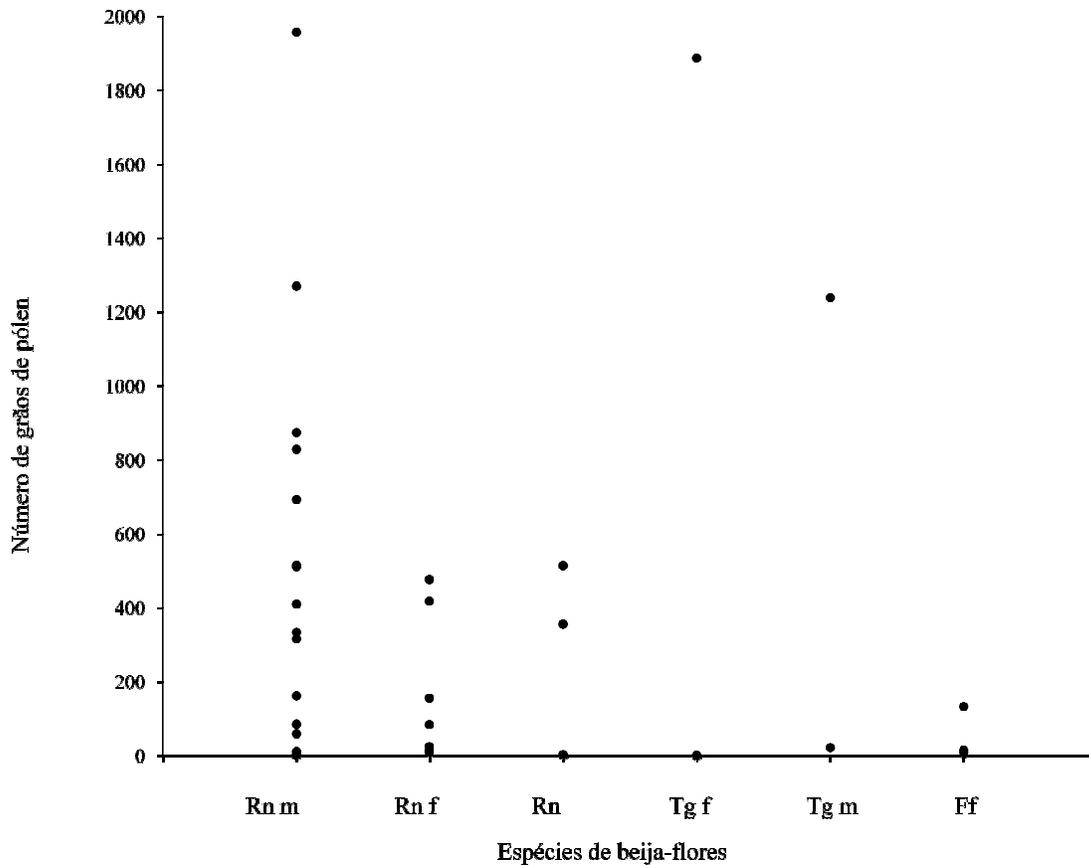


Figura 2. Número de grãos de pólen nas capturas (33) das espécies de beija-flores: *Ramphodon naevius* (Rn m = machos, Rn f = fêmeas, Rn = indeterminados) *Thalurania glaucopis* (Tg f = fêmeas, Tg m = machos) e *Florisuga fusca* (Ff) em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar. A amostra contendo 3378 grãos de pólen (*Ramphodon naevius* macho) não foi incluída no gráfico.

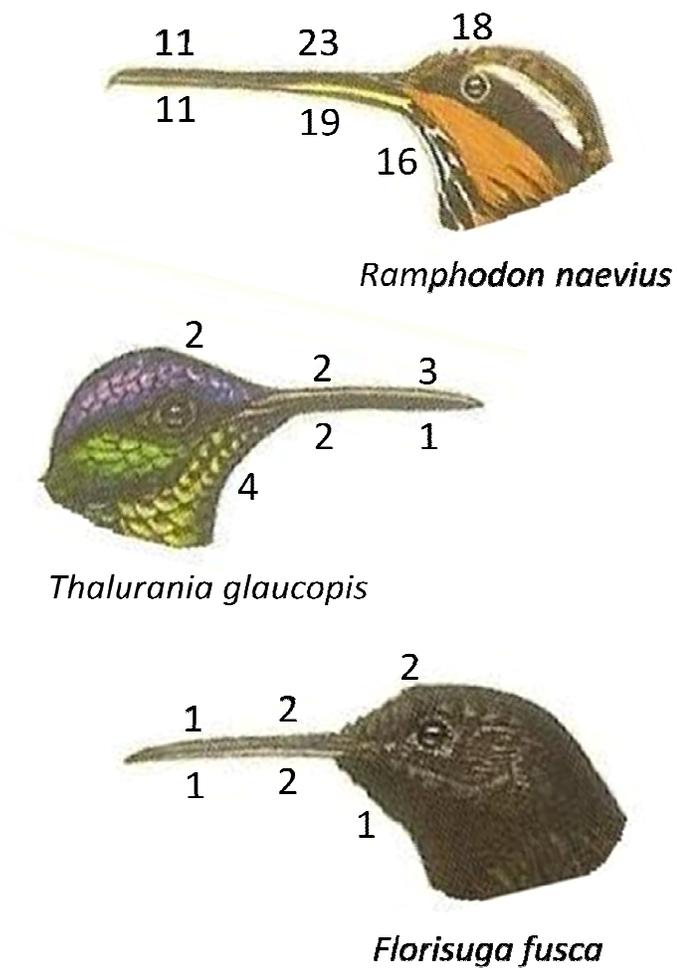


Figura 3. Número de amostras contendo grãos de pólen na testa, base e ponta superior do bico; garganta, base e ponta inferior do bico das espécies de beija-flores *Ramphodon naevius*, *Thalurania glaucopis* e *Florisuga fusca* capturadas em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar/SP. Pranchas modificadas a partir de Sigrist 2007.



Figura 4. Grãos de pólen de *Vriesea ensiformes* (Bromeliaceae) na testa de um indivíduo de *Florisuga fusca* capturado em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar.

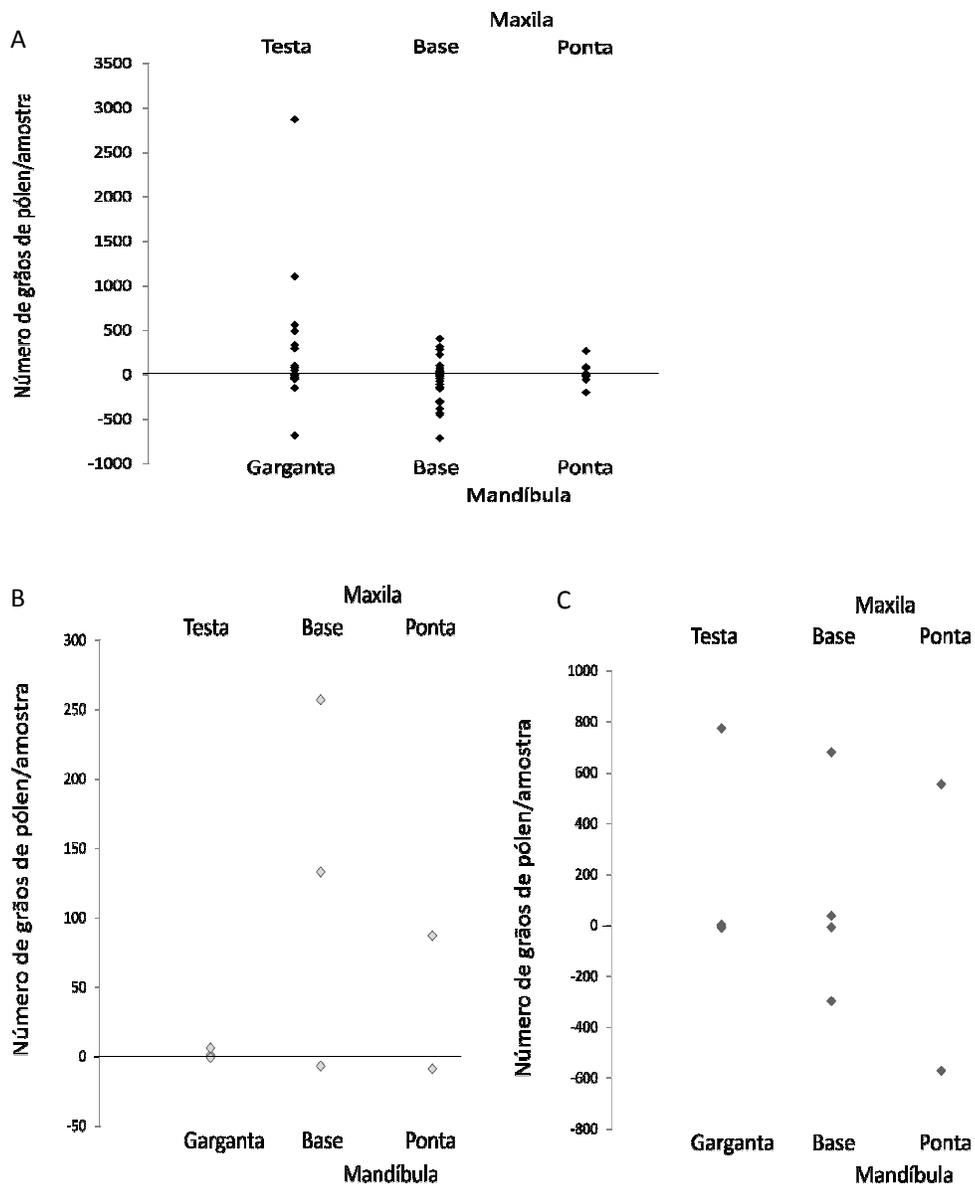


Figura 5. Número de grãos de pólen na testa, garganta, base e ponta da maxila, base e ponta da mandíbula nas capturas de *Ramphodon naevius* (A), *Florisuga fusca* (B) e *Thalurania glaucopis* (C) em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar.

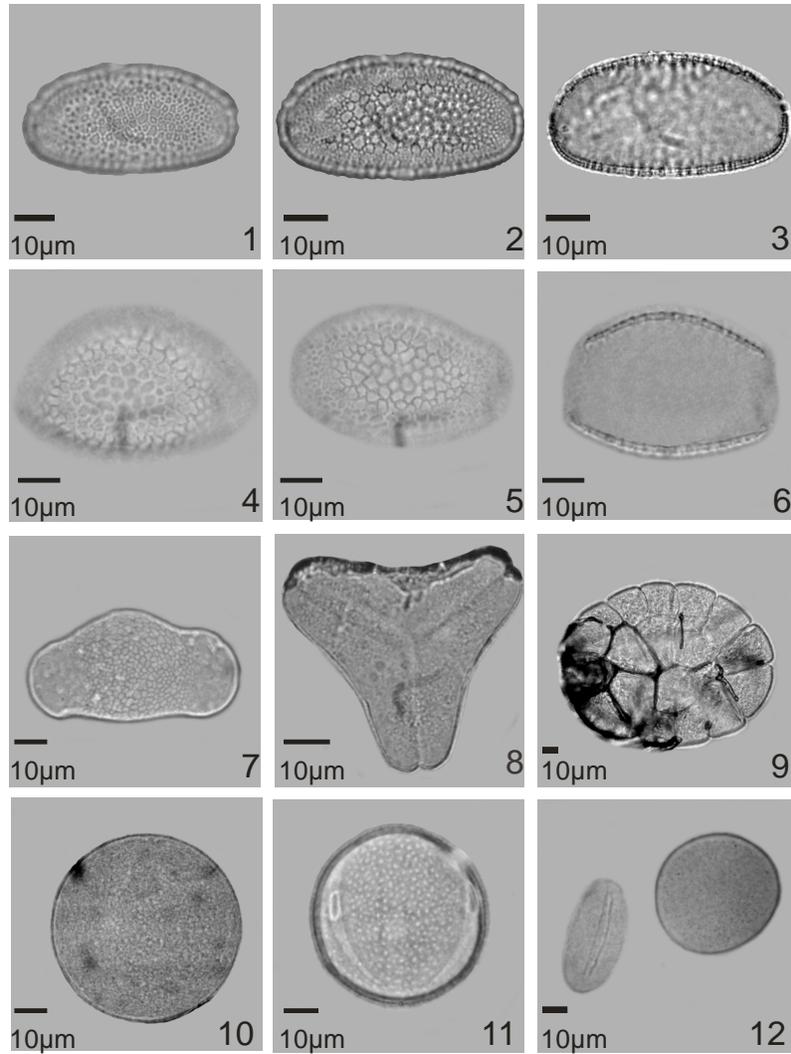


Figura 6. Grãos de pólen de *Neoregelia johannis* (1, 2 e 3), *Nidularium innocentii* (4, 5, 6 e 7), *Psittacanthus dichrous* (8), *Inga* sp (9), *Psychotria nuda* (10), grão não identificado (11), exemplo de sobreposição de pólen: *Vriesea* sp e *Psychotria nuda* (12).

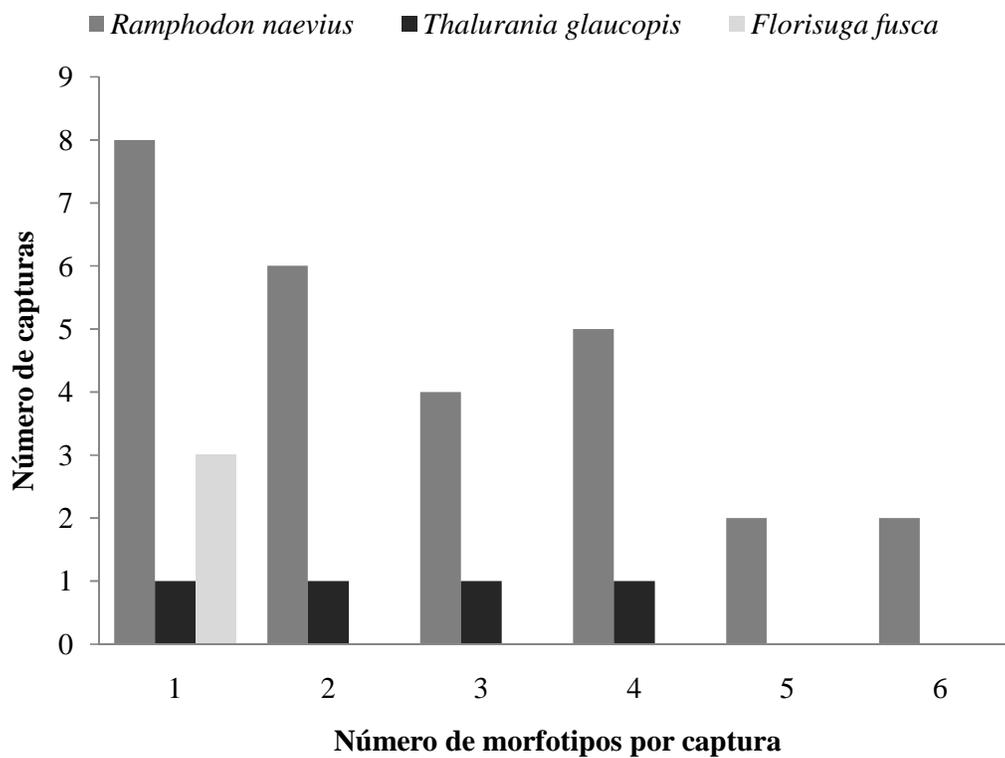


Figura 7. Número de morfotipos em 34 capturas de *Ramphodon naevius*, *Thalurania glaucopis* e *Florisuga fusca* em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar.

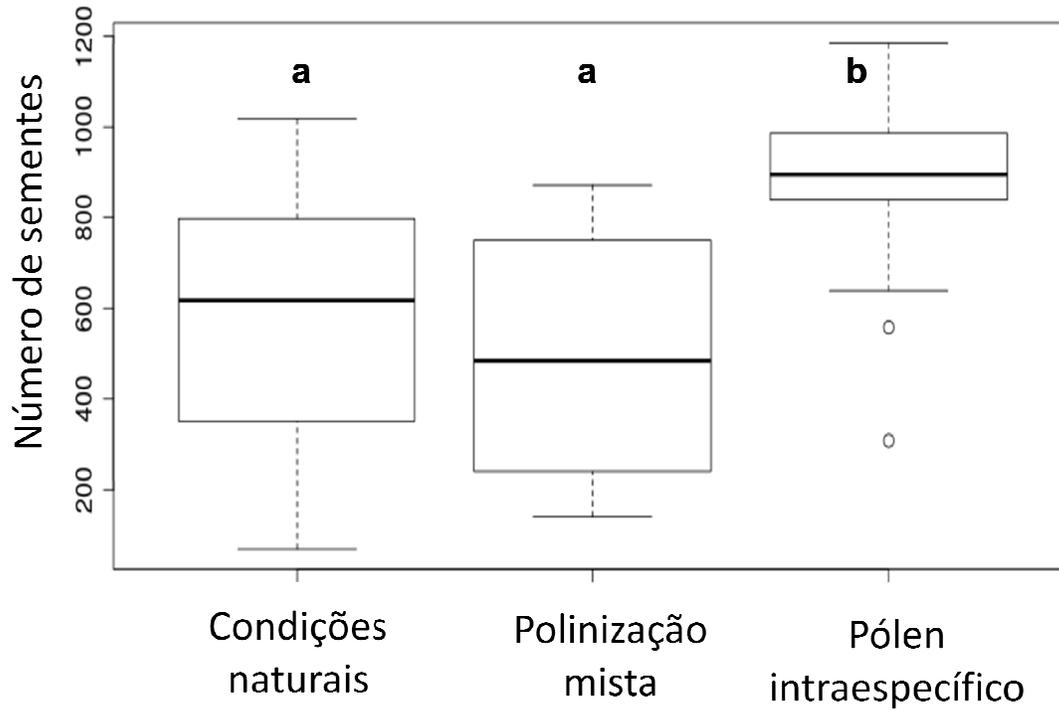


Figura 8. Número de sementes de *Nidularium innocentii* produzidas a partir de flores em condições naturais, flores polinizadas com mistura de grãos de pólen intraespecíficos e interespecíficos (polinização mista), e flores que foram polinizadas com grãos de pólen intraespecíficos. Letras diferentes indicam diferenças significativas. Barras em negrito: medianas; quadrados: interquartis; barras: distribuição dos dados; círculos: outliers.

Capítulo 3

Transporte interespecífico de pólen entre duas espécies ornitófilas em área de Mata Atlântica

Resumo

Duas ou mais espécies de plantas podem competir pelo polinizador através da competição por visitas ou quando o polinizador transporta grãos de pólen de uma espécie para outra. Para que o transporte interespecífico de pólen ocorra é necessário que: as espécies sejam simpátricas, o período de floração seja sobreposto total ou parcialmente, as espécies compartilhem um ou mais polinizadores, os polinizadores alternem as visitas entre as espécies em uma única atividade de forrageio e os grãos de pólen sejam depositados no mesmo local do polinizador. O objetivo deste estudo foi determinar se ocorre transporte interespecífico de pólen entre as espécies ornitófilas *Canistropsis seidelii* (Bromeliaceae) e *Psychotria nuda* (Rubiaceae) e os objetivos específicos foram verificar: a) se os períodos de floração se sobrepõem; b) as características (volume, concentração, quantidade de açúcares) do néctar; c) se as espécies compartilham polinizadores; d) se há deposição de grãos de pólen de *C. seidelii* em *P. nuda* e vice-versa e, e) se há transporte de grãos de pólen pelos beija-flores entre as espécies. Para determinar os períodos de floração foi feita a fenologia floral de janeiro/2008 a outubro/2009. Foram registrados o volume de néctar e a concentração de açúcares de flores previamente ensacadas e, a partir destes valores, foi calculada a quantidade de açúcares produzida por flor. A deposição de pólen interespecífico nos estigmas de *C. seidelii* e de *P. nuda* foi verificada em flores mantidas em condições naturais. A deposição de grãos interespecíficos pelos beija-flores e a quantificação desta deposição foi verificada em flores de *C. seidelii* e de *P. nuda*, ensacadas em pré-antese. Após uma visita dos beija-flores os estigmas foram coletados, fixados e observados em microscópio de luz para quantificar os grãos de pólen interespecíficos depositados. Ocorre sobreposição no período de floração destas espécies, uma vez que *C. seidelii* floresceu de março a agosto/2008 e de maio a setembro/2009 e *Psychotria nuda* floresceu de março a junho/2008 e de março a julho/2009. O volume de néctar de *C. seidelii* foi significativamente menor do que o de *P. nuda*, a concentração de açúcares de *C. seidelii* foi maior do que a de *P. nuda* e a quantidade de açúcares (mg) não diferiu entre as espécies. Os beija-flores *Ramphodon naevius*, *Thalurania glaucopsis* (machos e fêmeas) e *Phaethornis ruber* foram os visitantes de ambas as espécies. A presença de grãos interespecíficos foi registrada em mais estigmas de *P. nuda* do que nos de *C. seidelii* e o transporte de grãos de pólen de *C. seidelii* para *P. nuda* foi maior do que o contrário. A quantidade de grãos de pólen de *P. nuda* depositada em *C. seidelii* e a de *C. seidelii* em *P. nuda* foram baixas e não diferiram entre as espécies. É sugerido que o transporte de pólen interespecífico entre estas espécies interfira pouco no seu sucesso reprodutivo, aspecto a ser confirmado com experimentos sobre a reprodução dessas espécies.

Palavras-chave: transporte interespecífico de pólen, *Psychotria nuda*, *Canistropsis seidelii*, *Ramphodon naevius*

Introdução

Duas ou mais espécies de plantas podem competir pelo polinizador quando pelo menos uma das espécies envolvidas sofre redução da reprodução como resultado da utilização dos mesmos polinizadores. Esse tipo de competição pode ocorrer através da competição por visitas, quando a presença de uma espécie reduz o número de visitas de polinizadores a outra espécie, ou quando o polinizador transporta grãos de pólen de uma espécie para outra (Morales & Traveset 2008). Um polinizador “ideal” deveria visitar a maior quantidade possível de indivíduos de uma única espécie para que a taxa de polinização cruzada e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo desta espécie fossem altos. Um polinizador que visita flores de duas ou mais espécies durante uma única atividade de forrageio pode transferir grãos de pólen entre espécies distintas (Murcia & Feinsinger 1996, Moragues & Traveset 2005).

O transporte interespecífico de pólen pode diminuir o sucesso reprodutivo das espécies que recebem grãos interespecíficos no estigma e também das que depositam grãos em estigmas de outras espécies (Campbell & Motten 1985, Morales & Traveset 2008). Os grãos de pólen interespecíficos podem interferir física ou quimicamente no crescimento dos tubos polínicos co-específicos, ou seja, o sucesso reprodutivo feminino da espécie que recebe os grãos interespecíficos é menor. Além disso, quando os grãos de pólen são transportados para o estigma de outra espécie, há perda de grãos e, conseqüentemente, diminuição do sucesso reprodutivo masculino. Portanto, a transferência de pólen entre espécies pode prejudicar tanto o sucesso reprodutivo feminino quanto masculino das espécies envolvidas, o que pode ter importantes conseqüências ecológicas e evolutivas (Morales & Traveset 2008).

Para que o transporte interespecífico de pólen ocorra é necessário que as espécies ocorram na mesma área, que o período de floração das espécies seja sobreposto total ou parcialmente, que as espécies compartilhem um ou mais polinizadores, que os polinizadores

alternem as visitas entre as espécies em uma única atividade de forrageio e que os grãos de pólen das espécies sejam depositados no mesmo local do polinizador (Feinsinger et al. 1988, Morales & Traveset 2008).

A competição por polinizadores pode induzir diferenças em características relacionadas à polinização, como uso de habitat, fenologia, morfologia floral e identidade dos polinizadores (Morales & Traveset 2008). Plantas simpátricas polinizadas por um determinado grupo de animais, como beija-flores, tendem a diferir na sua morfologia, no período reprodutivo ou na produção de néctar, o que leva a diminuição da competição por polinizadores e aumenta a transferência de pólen entre indivíduos da mesma espécie (Stiles 1975, Brown & Kodric-Brown 1979, Buzato *et al* 2000).

Os beija-flores frequentemente alternam visitas entre duas ou mais espécies e, portanto, são potenciais vetores de grãos interespecíficos (Brown & Kodric-Brown 1979, Feinsinger et al. 1988, Morales & Traveset 2008). *Ramphodon naevius* é uma espécie de beija-flor abundante em Mata Atlântica de terras baixas, sendo a mais abundante na área de estudo (obs. pess.). Esta ave poliniza principalmente espécies de Bromeliaceae, mas também de Acanthaceae, Costaceae, Fabaceae, Gesneriaceae, Heliconiaceae, Loranthaceae, Rubiaceae e Orchidaceae, muitas vezes alternando visitas entre duas ou mais espécies (Buzato et al. 2000, Nunes 2011, obs. pess.).

O objetivo deste estudo foi determinar se ocorre transporte interespecífico de pólen entre as espécies ornitófilas *Canistropsis seidelii* (Bromeliaceae) e *Psychotria nuda* (Rubiaceae) e os objetivos específicos foram verificar: a) se os períodos de floração se sobrepõem; b) volume, concentração e quantidade de açúcares no néctar; c) se as espécies compartilham polinizadores; d) se há deposição de grãos de pólen de *C. seidelii* em *P. nuda* e vice-versa e e) se os beija-flores realizam transporte de grãos de pólen entre as espécies.

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), na região leste do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (23°20'03''S e 44°49'56''W). O clima da região é do tipo tropical úmido, com temperatura média acima de 18° C e índice pluviométrico anual maior que 2200 mm (Sanches et al. 1999). A vegetação na área é Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, com topografia suave (entre 10° e 30°) e em altitudes entre 50 e 100 m (Alves et al. 2010).

Espécies estudadas

Canistropsis seidelii (L.B.Sm.) Leme (Bromeliaceae) ocorre apenas na Mata Atlântica dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro e o gênero *Canistropsis* é endêmico deste bioma (Martinelli et al 2008). A família Bromeliaceae é comum em florestas úmidas, principalmente na Floresta Atlântica, onde é representada por 803 espécies, sendo uma das principais famílias dentre as epífitas (Souza & Lorenzi 2005, Martinelli et al. 2008). Estudos sobre as plantas visitadas por beija-flores têm relatado que Bromeliaceae é uma das famílias mais utilizadas por estas aves e há registro de visitas de *Ramphodon naevius* a *Canistropsis seidelii* (Sazima et al. 1995, Buzato et al. 2000, Mendonça & Anjos 2003, Rocca 2006). Esta espécie apresenta flores tubulares, com corola branca e brácteas amarelas (Figura 1 A), anteras dispostas em círculo e o estigma elipsóide (Leme 1998), com três lobos conduplicados-espiralados e papilosos (Brown & Gilmartin 1984), se encontra na mesma altura dos estames (obs. pess.).

Psychotria nuda (Cham. & Schltldl.)Wawra (Rubiaceae) é comum nas áreas de Mata Atlântica nas regiões sul e sudeste do Brasil (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004, Pereira et al. 2006, Taylor 2010), onde ocorre em áreas abaixo de 1000 m (Lacerda 2011) e possui distribuição agregada (Corrêa 2011). *Psychotria nuda* é um arbusto ou arvoreta,

bastante ramosa, que apresenta flores terminais (Figura 1 B), tubulares, com corola amarela e cálice vermelho (Castro & Araújo 2004, Corrêa 2011) e as anteras estão dispostas em círculo. A espécie apresenta distília; o estigma é bilobado, com lobos arredondados e menores em flores longistilas e alongados e maiores nas brevistilas (Almeida 2005), é auto-incompatível e é visitada por insetos e beija-flores, sendo estes seus principais polinizadores (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004).

Fenologia floral

Para registrar o período de floração de *Canistropsis seidelii* e *Psychotria nuda* foram amostrados os indivíduos distantes até cinco metros, para cada lado da trilha, ao longo de 500 metros (Stiles 1975, Arizmendi & Ornelas 1990), totalizando 5000 m². A trilha foi percorrida uma vez por mês, desde janeiro de 2008 até outubro de 2009, a fim de registrar o número de indivíduos com flores e o número de flores em cada indivíduo. Durante o registro da fenologia floral, também foram realizadas observações sobre as visitas dos beija-flores.

Características do néctar

Para quantificar o volume de néctar, 36 flores de *C. seidelii* e 38 de *P. nuda* foram previamente ensacadas e o volume de néctar foi medido a partir de 14:00 h com microseringa graduada de 25 µL. A concentração de açúcares no néctar foi medida utilizando-se refratômetro de bolso. A quantidade de açúcares (mg) foi calculada a partir do volume e concentração de açúcares do néctar (Galletto & Bernardello 2005).

Deposição de pólen

Para verificar se há deposição de pólen interespecífico nos estigmas, foram coletados 38 estigmas de *Canistropsis seidelii* e 31 de *Psychotria nuda* de flores mantidas em condições naturais. Para verificar se os beija-flores depositam grãos interespecíficos e quantificar esta deposição, 24 flores de *C. seidelii* e 27 de *P. nuda*, ensacadas em pré-antese, foram disponibilizadas aos polinizadores entre 06:00 e 11:00 h. Após uma visita do beija-flor,

os estigmas foram coletados e armazenados em álcool 70%. Todos os estigmas foram observados em microscópio de luz para quantificar os grãos de pólen interespecíficos depositados (Kearns & Inouye 1993, Moragues & Traveset 2005). Os estigmas foram coletados nos meses em que as duas espécies apresentavam flores.

Resultados

Fenologia

Os indivíduos de *C. seidelii* floresceram de março a agosto de 2008 e de maio a setembro de 2009 e os de *Psychotria nuda* de março a junho de 2008 e de março a julho de 2009. Houve sobreposição do período de floração (Figura 2) durante quatro meses em 2008 (de março a junho) e durante três meses em 2009 (de maio a julho). Nestes meses, havia mais flores de *P. nuda* do que de *C. seidelii*, com exceção de junho e julho de 2009. Em 2008 ambas apresentaram o pico de floração em abril, enquanto que em 2009 o pico de floração de *P. nuda* ocorreu em abril e o de *C. seidelii* em junho. Durante o registro da fenologia, foram observadas visitas de *Ramphodon naevius*, *Thalurania glaucopis* e *Phaethornis ruber* à *C. seidelii* e *P. nuda*. Além disso, *C. seidelii* também foi visitada por abelhas Euglossini e Trigonini e *P. nuda* recebeu visitas de abelhas Trigonini e de borboletas (Lepidoptera).

Características do néctar

O volume de néctar (Figura 3) de *C. seidelii* ($14,63 \pm 9,68 \mu\text{L}$; n=29) foi significativamente diferente ($t = -2,12$; $p = 0,037$; $F = 1,33$) e menor do que o produzido por *P. nuda* ($20,18 \pm 11,20 \mu\text{L}$; n=34). A concentração de açúcares (Figura 4) no néctar de *C. seidelii* ($26,13 \pm 4,33\%$; n=29) foi diferente ($t = 5,77$; $p = 0$; $F = 1,71$) e maior do que a de *P. nuda* ($18,82 \pm 4,33\%$; n=34) e a quantidade de açúcares (mg) no néctar ($4,57 \pm 3,02 \text{ mg}$ e $4,44 \pm 2,74 \text{ mg}$) não diferiu entre as espécies ($t = 0,18$; $p = 0,86$; $F = 1,21$). Dentre as 36 flores de *C.*

seidelii amostradas, sete não apresentaram néctar e dentre as 38 flores de *P. nuda*, quatro não apresentaram néctar.

Como a quantidade de açúcares (mg) no néctar foi semelhante entre as espécies, a quantidade de açúcar disponível para os visitantes florais foi maior em *P. nuda* (Figura 5), que apresentou maior número de flores (Figura 2). Apenas em junho e julho de 2009 *C. seidelii* produziu maior quantidade de açúcares na área. A quantidade de açúcares nas flores de *P. nuda* por mês variou de quatro mg até 969 mg, enquanto que a quantidade de açúcares nas flores de *C. seidelii* variou de nove mg a 96 mg.

Deposição de pólen

As flores de *Canistropsis seidelii* e *Psychotria nuda* utilizadas no experimento de deposição de pólen foram visitadas por *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopsis*. Foram observadas visitas à *P. nuda* e em seguida à *C. seidelii* e vice-versa. Devido à disposição das anteras em círculo, o pólen é depositado ao longo do bico, tanto na mandíbula quanto na maxila dos beija-flores. O comprimento semelhante dos estames de *C. seidelii* ($21,81 \pm 0,96$ mm) e *P. nuda* ($17,10 \pm 2,08$ mm) possibilita a sobreposição de grãos de pólen interespecíficos nos mesmos locais do corpo dos polinizadores. Os estiletos de *C. seidelii* ($21,43 \pm 0,9$ mm) possuem comprimento similar aos estames, sendo provavelmente o estigma e estames contatados ao mesmo tempo pelo beija-flor. Situação semelhante ocorre com os estiletos de flores longistilas de *P. nuda* ($16,41 \pm 0,9$ mm), mas nas flores brevistilas, cuja altura dos estiletos é $10,63 \pm 0,9$ mm, os estames são contatados antes do estigma.

A presença de grãos interespecíficos (inclusive de outras espécies) foi registrada em mais estigmas de *P. nuda* do que de *C. seidelii* e a presença de grãos de pólen de *C. seidelii* em estigmas de *P. nuda* foi maior do que o contrário, tanto em flores em condições naturais quanto em flores visitadas por *Ramphodon naevius* (Tabelas 1 e 2). Em *C. seidelii* houve maior número de estigmas sem grãos interespecíficos do que em *P. nuda* (Tabelas 1 e 2).

Dentre os estigmas de *P. nuda*, 66% apresentavam grãos de pólen interespecíficos, sendo que em 46% havia grãos de pólen de *C. seidelii* (Tabela 1). Dentre os estigmas de *C. seidelii*, 55% apresentavam grãos de pólen interespecíficos, sendo que em 24% havia grãos de pólen de *P. nuda* (Tabela 2).

A quantidade de grãos de pólen de *P. nuda* depositados em *C. seidelii* e a quantidade de grãos de *C. seidelii* em *P. nuda* foram baixas e não diferiram entre as espécies ($p=0,26$). A quantidade de grãos de pólen interespecíficos foi baixa na maioria dos estigmas de *P. nuda* e de *C. seidelii*, tanto em flores visitadas por beija-flores quanto em flores em condições naturais (Figura 7).

Discussão

Apesar dos resultados indicarem que a sobreposição do período de floração das espécies é parcial, estudos registraram flores em *P. nuda* de fevereiro a agosto/2008 (Corrêa com. pess.) e de fevereiro a agosto/2009 (Soares 2011). Portanto, em 2008 provavelmente houve sobreposição completa no período de floração das espécies e em 2009 houve sobreposição durante quatro meses. Em outros três estudos envolvendo a fenologia floral de *Psychotria nuda* houve produção de flores de março a maio (Almeida & Alves 2000), de março a agosto (Buzato et al. 2000) e de fevereiro a junho (Castro & Araújo 2004). Em todos os estudos que apresentavam o número de flores de *P. nuda* por mês, inclusive neste, abril foi o mês com maior número de flores (Almeida & Alves 2000, Castro & Araújo 2004, Soares 2011). As informações sobre a fenologia de *P. nuda* demonstram que o período de floração varia muito pouco quando são comparados indivíduos em áreas diferentes e em anos diferentes (Almeida & Alves 2000, Buzato et al. 2000, Castro & Araújo 2004, Soares 2011, Corrêa com. pess.).

Os resultados indicam que o grau de sobreposição de floração das espécies varia ao longo do tempo, uma vez que foram registrados indivíduos de *C. seidelii* com flores a partir de março em 2008 e só a partir de maio em 2009, diferindo do período de floração (junho a agosto) registrado por Buzato et al. (2000). Apesar de ter havido mudança no início da produção de flores de *C. seidelii* entre os anos, a duração da floração foi similar. Essa variação fenológica pode ser explicada por fatores abióticos, como temperatura, umidade e luminosidade (Van Schaik et al. 1993, Williams-Linera & Meave 2002). Fatores bióticos, como polinização, dispersão e herbivoria também podem influenciar o período de floração de uma espécie durante o processo evolutivo (Williams-Linera & Meave 2002), mas não de forma tão rápida. Caso essa variação fenológica de *C. seidelii* ocorra ao longo dos anos, a possibilidade de haver transporte interespecífico de pólen entre estas espécies também deve variar entre os anos, sendo maior em anos com maior sobreposição do período de floração.

O comportamento e morfologia dos polinizadores podem influenciar o transporte de pólen entre espécies e, conseqüentemente, a competição pelo polinizador (Feinsinger & Colwell 1978, Muchhala 2003, Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman 2007). Quanto mais intercaladas forem as visitas, maior a chance de haver transferência interespecífica de pólen (Murcia & Feinsinger 1996, Morales & Traveset 2008). Portanto, o comportamento dos beija-flores de realizar visitas intercaladas entre *P. nuda* e *C. seidelii* apóia os resultados sobre a presença de pólen interespecífico nestas espécies.

Como as duas espécies apresentam quantidades similares de açúcares (mg), talvez os beija-flores percebam que este recurso alimentar é equivalente. Por esta perspectiva, espera-se que na atividade de forrageio os beija-flores visitem tanto flores de *C. seidelii* quanto de *P. nuda* e que o número de flores visitadas dependa da rota percorrida e do número de flores disponíveis, e não de uma preferência do polinizador por características das espécies. Como *P. nuda* apresenta muitas flores por indivíduo e os beija-flores costumam visitar todas as

flores é compreensível que mais estigmas de *P. nuda* apresentem pólen interespecífico, sendo boa parte de *C. seidelii*. Por outro lado, apesar das duas espécies produzirem quantidades similares de açúcares por flor, o néctar de *C. seidelii* é mais concentrado e talvez os beija-flores percebam melhor a concentração (% Brix) do que a quantidade (mg) de açúcares. A preferência por néctar mais concentrado foi verificada por Roberts (1996) utilizando beija-flores em cativeiro, que mostraram preferência por garrafinhas contendo néctar artificial mais concentrado. Com base neste experimento é possível inferir que os beija-flores, ao longo de sua rota alimentar, visitariam mais indivíduos de *C. seidelii* do que de *P. nuda*, o que poderia explicar a maior frequência de estigmas de *P. nuda* com pólen de *C. seidelii*.

Outras características das flores como a morfologia do estigma e sua posição em relação aos demais elementos florais podem influenciar o número de grãos de pólen interespecíficos depositados (Murcia & Feinsinger 1996). No caso das espécies estudadas, o formato do estigma de *P. nuda* parece ser mais propício para a deposição de grãos de pólen do que o estigma de *C. seidelii*. Além disso, o estigma de *C. seidelii* ocupa posição mais alta do que o de *P. nuda*, o que pode dificultar a deposição de grãos provenientes de anteras situadas em nível mais baixo, como em *P. nuda*. É possível que estes fatores tenham contribuído para que houvesse mais estigmas de *P. nuda* contendo grãos de *C. seidelii* do que o contrário, apesar de não ter havido diferença significativa na quantidade de grãos interespecíficos depositados nas duas espécies.

As espécies de beija-flores registradas visitando flores de *C. seidelii* e de *P. nuda* foram as mesmas registradas em estudos realizados em Mata Atlântica (Buzato et al 2000, Castro & Araújo 2004). No estudo sobre *P. nuda* realizado na Ilha Grande (Almeida & Alves 2000) foram registradas visitas apenas de *Thalurania glaucopsis*, mas este resultado pode ser explicado pela ausência de *Ramphodon naevius* na área (Alves & Vecchi 2009). Os diferentes estudos encontraram diferentes polinizadores mais frequentes de *P. nuda*: fêmeas de *T.*

glaucopis (Castro & Araújo 2004), machos de *T. glaucopis* (Almeida & Alves 2000) e *R. naevius* no presente estudo. A frequência dos polinizadores varia ao longo do tempo (Castro & Araújo 2004, Rocca 2006), o que pode influenciar o transporte de pólen tanto dentro da espécie, quanto entre as espécies. Segundo o estudo realizado por Castro & Araújo (2004), a frequência maior de visitas à *P. nuda* de fêmeas de *T. glaucopis* e depois de *R. naevius*, ambos com comportamento de forrageio em linhas de captura, favorece o transporte de pólen, aumentando o sucesso reprodutivo dos indivíduos (Castro & Araújo 2004). Entretanto, maior frequência de visitas de beija-flores com este comportamento de forrageio também pode aumentar a quantidade de grãos interespecíficos depositados no estigma de *P. nuda* e a quantidade de grãos de pólen depositados em estigmas de outras espécies.

Os beija-flores costumam visitar duas ou mais espécies de plantas em uma atividade de forrageio e estudos realizados tanto em áreas temperadas quanto nos trópicos relatam que os beija-flores depositam grãos de pólen interespecíficos nos estigmas de espécies pertencentes às famílias Acanthaceae, Campanulaceae, Gesneriaceae, Plantaginaceae, Polemoniaceae e Orobanchaceae (Brown & Kodric-Brown 1979, Feinsinger et al. 1986, Feinsinger et al. 1988, Murcia & Feinsinger 1996, Muchhala 2003). Espécies visitadas por beija-flores apresentam elevada proporção de estigmas contendo grãos interespecíficos, como por exemplo, *Penstemon barbatus*, *Castilleja integra* e *Ipomopsis aggregata*, que ocorrem em regiões temperadas, apresentaram respectivamente 49%, 64% e 57% de estigmas com grãos de pólen interespecíficos (Brown & Kodric-Brown 1979), resultados semelhantes foram encontrados em *C. seidelii* e *P. nuda*. O excesso de grãos interespecíficos no estigma pode diminuir a quantidade de sementes formadas (obs. pess, Morales & Traveset 2008), prejudicando o sucesso reprodutivo do indivíduo.

Apesar da maioria dos estigmas das duas espécies ter recebido grãos de pólen interespecíficos, a quantidade de grãos por estigma foi baixa tanto em flores de *P. nuda*

quanto de *C. seidelii* e não diferiu entre flores de condições naturais (que podem não ter recebido visitas ou ter recebido visitas de outros polinizadores) e flores visitadas por *Ramphodon naevius*. Este resultado pode ser explicado pela perda de grãos em estruturas não reprodutivas enquanto o beija-flor realiza as visitas. Diversos trabalhos sugerem que o local de deposição do pólen pode garantir maior ou menor transferência coespecífica de grãos dependendo da quantidade de espécies que depositam grãos no mesmo local do polinizador (Brown & Kodric-Brown 1979, Morales & Traveset 2008). Entretanto, um estudo realizado em floresta tropical demonstrou que muitos grãos de pólen são perdidos pelos polinizadores, sendo depositados em locais como pétalas (Murcia & Feinsinger 1996). Outra possível explicação seria a preferência dos beija-flores em visitar uma espécie de planta por um determinado período, uma vez que estas aves conseguem associar as características da flor com o recurso (néctar) disponível (Healy & Hurly 2004). Dessa forma, haveria quantidade baixa de grãos interespecíficos por estigma, mas muitos estigmas poderiam receber algum grão interespecífico.

Não há consenso sobre o que determina a quantidade de grãos depositada por beija-flores nos estigmas das plantas. Estudos realizados com cargas polínicas transportadas por beija-flores ou com deposição de pólen em estigmas por estes polinizadores têm encontrado variação grande tanto na quantidade quanto na frequência de deposição de grãos interespecíficos no corpo dos beija-flores e também nos estigmas (Brown & Kodric-Brown 1979, Murcia & Feinsinger 1996, Lasprilla 2003, obs pess). Dentre os experimentos realizados, destacam-se os de Feinsinger et al. (1988) com espécies de Rubiaceae e com espécies de Acanthaceae, Gesneriaceae e Rubiaceae (Feinsinger et al. 1986, Murcia & Feinsinger 1996) polinizadas por beija-flores em floresta tropical. O primeiro estudo demonstra que quanto maior o número de indivíduos interespecíficos visitados, menor será o número recebido de grãos coespecíficos no estigma (Feinsinger et al. 1988). O outro

experimento não encontrou relação entre as espécies no entorno e a quantidade e qualidade de grãos depositados no estigma (Feinsinger et al. 1986), ao contrário do que seria esperado. E o último (Murcia & Feinsinger 1996) demonstra que muitos grãos de pólen são perdidos quando o beija-flor visita outra espécie de planta porque são depositados em partes não reprodutivas da flor. Dessa forma, pode haver perda de grãos de pólen pelo polinizador mesmo que as espécies visitadas depositem grãos em diferentes locais.

Apesar da ocorrência de transporte interespecífico de pólen ser frequente em espécies ornitófilas (Brown & Kodric-Brown 1979, Feinsinger et al. 1986, Feinsinger et al. 1988, Murcia & Feinsinger 1996, Muchhala 2003), estudos realizados sobre plantas polinizadas por beija-flores têm demonstrado que estes são polinizadores eficientes (Nara & Weber 2002, Canela & Sazima 2003, Rocca 2006). Os resultados demonstram que há transporte de pólen interespecífico em *C. seidelii* e *P. nuda*, mas esse transporte é baixo. É sugerido que o transporte de pólen interespecífico entre estas espécies, provavelmente interfere pouco no seu sucesso reprodutivo. Entretanto, para avaliar a maneira pela qual as espécies partilham o polinizador, seria interessante a realização de estudos mais detalhados sobre o transporte de pólen entre estas e outras espécies polinizadas por beija-flores, especialmente por *R. naevius*, assim como o efeito da deposição de grãos interespecíficos no sucesso reprodutivo dos indivíduos.

Referências bibliográficas

- Almeida, E.M. 2005. Ecologia reprodutiva e comportamento dos visitantes florais e dos frugívoros em duas espécies de *Psychotria* L. (Rubiaceae) em uma área de floresta Atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro. Tese de Doutorado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
- Almeida, E.M. & Alves, M.A.S. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P.brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 14:335-346.
- Alves, L.F.; Vieira, S.A.; Scaranello, M.A.; Camargo, P.B.; Santos, F. A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist Forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260:679-691.
- Alves, M.S.A. & Vecchi, M.B. 2009. List of species: birds, Ilha Grande, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Check List* 5:300-313.
- Arizmendi, M. C. & Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. 1984. Stigma structure and variation in Bromeliaceae – neglected taxonomic characters. *Brittonia* 36: 364-374.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- Canela, M.B.F. & Sazima, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in south-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92:731-737.
- Campbell, D.R. & Motten, A.F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66:554-563.
- Castro, C.C. & Araújo, A.C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244:131-139
- Corrêa, C. E. 2011. Ecologia de populações de *Psychotria nuda* (Rubiaceae) em Floresta Ombrófila Densa. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Feinsinger, P., Busby, W.H. & Tiebout II, H.M. 1988. Effects of indiscriminate foraging by tropical hummingbirds on pollination and plant reproductive success: experiments with two tropical treelets (Rubiaceae). *Oecologia* 76:471-474.
- Feinsinger, P. & Colwell, R. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*. 18: 779-795.
- Feinsinger, P., Murray, K.G., Kinsman, S. & Busby, W.H. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67:449-464.

- Fumero-Cabán, J.J. & Meléndez-Ackerman, E.J. 2007. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pticairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 94:419-424.
- Galetto, L. & Bernardello, G. 2005. Dafni, A.; Kevan, P. G. & Husbando, B. C. (eds) *Nectar In: Practical pollination biology*. Enviroquest Ltd. Cambridge.
- Gentry, A.H. & Emmons, L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19:216-227.
- Healy, S.D. & Hurly, T.A. 2004. Foraging and special learning in hummingbirds. In: *Cognitive ecology of pollination – animal behavior and floral evolution*. Chittka, L. & Thomson, J.D. (Eds) Cambridge University Press, Cambridge.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado.
- Lacerda, M.S. 2001. Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas
- Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. *Biotropica* 29:29-37.
- Lasprilla, L.R. 2003. Interações planta/beija-flor em três comunidades vegetais da parte sul do Parque Nacional Natural Chiribiquete, Amazonas (Colômbia). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Leme, E. M. C. 1998. Canistropsis – Bromélias da Mata Atlântica/Bromeliads of the Atlantica forest. *Salamandra*, Rio de Janeiro.
- Martinelli, G., Vieira, C.L., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A.F. & Forzza, R.F. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59:209-258.
- Mendonça, L.B. & Anjos, L. 2003. Bird-flower interactions in Brazil: a review. *Ararajuba*, 11:195-205.
- Moragues, E. & Traveset, A. 2005. Effect of *Carpobrotus spp.* on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122:611-619.
- Morales, C.L. & Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27:221-238.
- Muchhala, N. 2003. Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata*. *Oecologia* 134:373-380.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology* 77:550-560.
- Nara, A.K. & Webber, A.C. 2002. Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na Amazônia central. *Acta Amazonica* 32:571-588
- Nunes, C.E.P. 2011. Biologia da polinização e reprodução de *Elleanthus C. Presl.* (Orchidaceae) na Mata Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- Pereira, O.J. & Araujo, D.S.D. 2000. Análise florística das restingas dos Estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. Pp. 25-63. In: F.A. Esteves & L.D. Lacerda (Eds.). *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. Macaé, NUPEM/ UFRJ.

- Pereira, Z.V., Vieira, M.F., Carvalho-Okano, R.M. 2006. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29:471-480.
- Rocca, M.A.A. 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Roberts, W.M. 1996. Hummingbirds' nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. *Animal Behavior* 52:361-370.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão Filho, H.F. & Cesar, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 31-42.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 136:195-206.
- Soares, N.C. 2011. Variação intra-específica na fenologia de espécies de sub-bosque de Floresta Atlântica e sua relação com variáveis microambientais. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho".
- Souza, V. C. & Lorenzi, H. 2005. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora Brasileira, baseado em APG II*. Instituto Plantarum. Nova Odessa, SP.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- Taylor, C. 2010. Psychotria in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB014201>).
- Van Schaik, C.P, Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-371
- Williams-Limeira, G. & Meave, J. 2002. Patrones fenológicos. In: *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Guariguata, M.R. & Kattan, G.H. (Eds). Livro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica.

Tabela 1. Número de estigmas de *Psychotria nuda* coletados de flores em condições naturais, visitadas por *Ramphodon naevius*, por fêmeas e machos de *Thalurania glaucopis*, contendo qualquer grão interespecífico, grãos de pólen de *Canistropsis seidelii* e sem grãos interespecíficos.

Número de estigmas	Condições naturais	<i>Psychotria nuda</i>		
		<i>Ramphodon naevius</i>	<i>Thalurania glaucopis</i> fêmea	<i>Thalurania glaucopis</i> macho
Sem grãos interespecíficos	12 (39%)	5 (23%)	2 (50%)	1
Com grãos de pólen interespecíficos	19 (61%)	17 (77%)	2 (50%)	0
Com grãos de pólen de <i>Canistropsis seidelii</i>	16	9	2	0

Tabela 2. Número de estigmas de *Canistropsis seidelii* coletados de flores em condições naturais e em flores visitadas por *Ramphodon naevius*, contendo qualquer grão interespecífico e grãos de pólen de *Psychotria nuda* e sem grãos interespecíficos.

Número de estigmas	<i>Canistropsis seidelii</i>	
	Condições naturais	<i>Ramphodon naevius</i>
Sem grãos interespecíficos	15 (40%)	13(59%)
Com grãos de pólen interespecíficos	23(60%)	9(41%)
Com grãos de pólen de <i>Psychotria nuda</i>	12	3



Figura 1. Flores de A. *Psychotria nuda* (Rubiaceae) e B. *Canistropsis seidelii* (Bromeliaceae) em área de Mata Atlântica, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP.

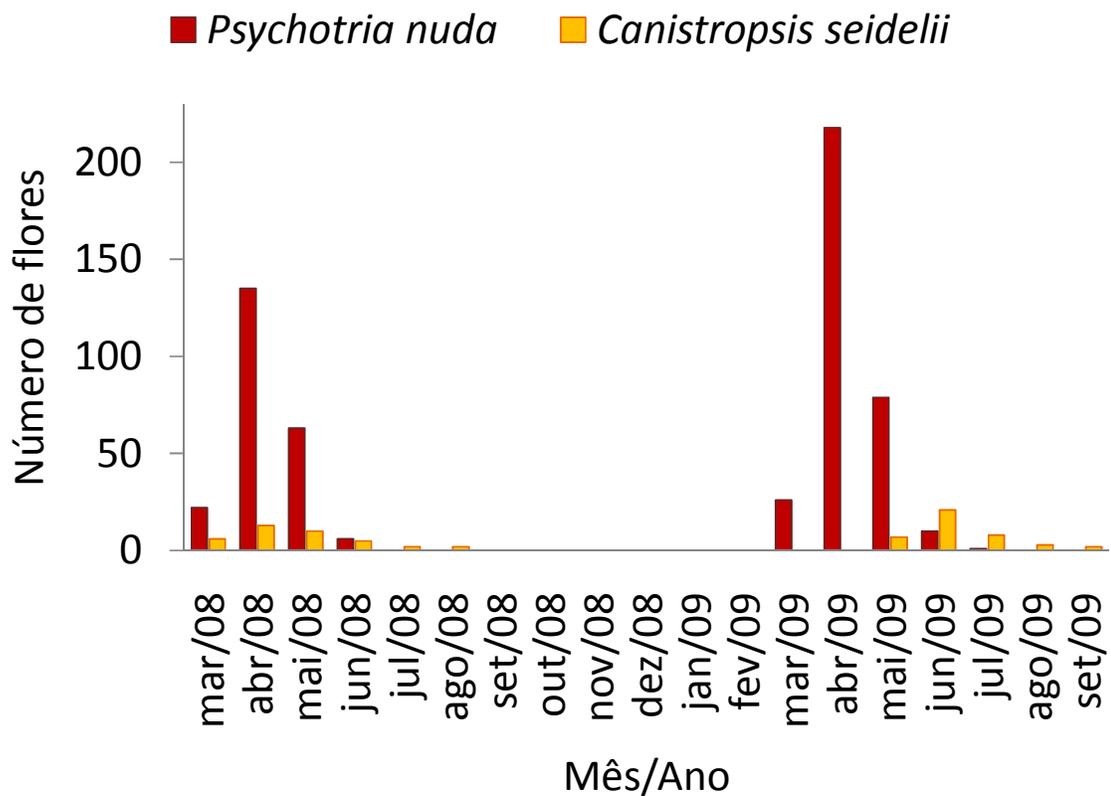


Figura 2. Número de flores de *Psychotria nuda* e *Canistropsis seidelii* de março de 2008 a setembro de 2009 em área de Mata Atlântica de terras baixas, no Parque Estadual da Serra do Mar.

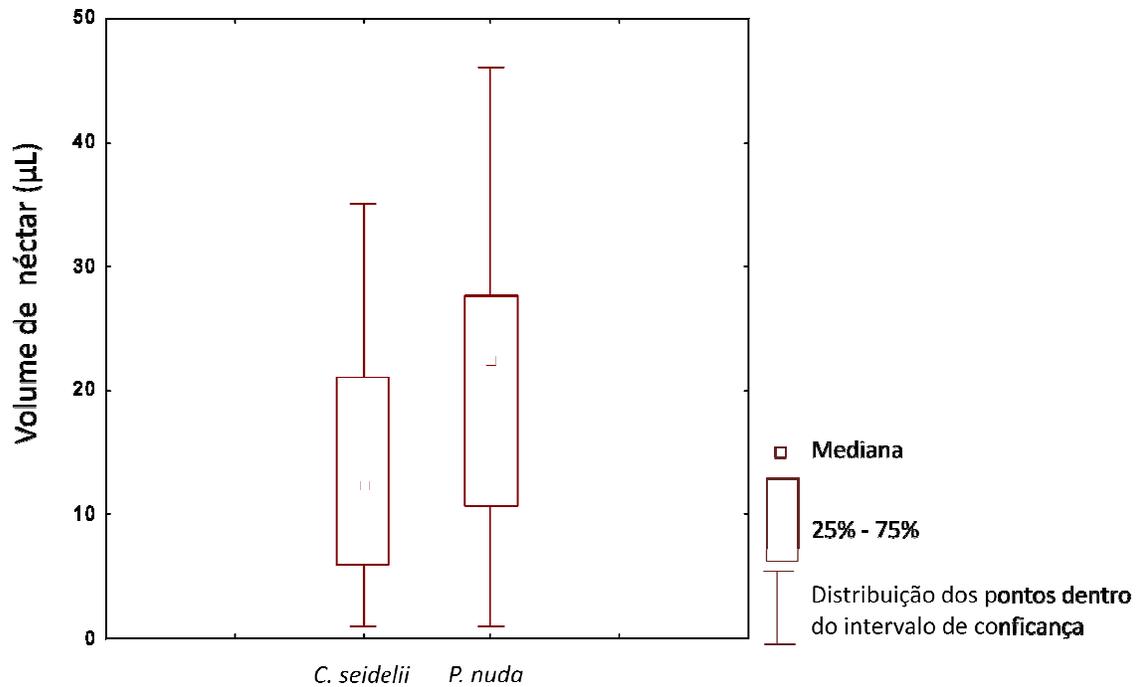


Figura 3. Volume de néctar produzido por flores de *Canistropsis seidelii* (n= 29) e de *Psychotria nuda* (n=34) em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar.

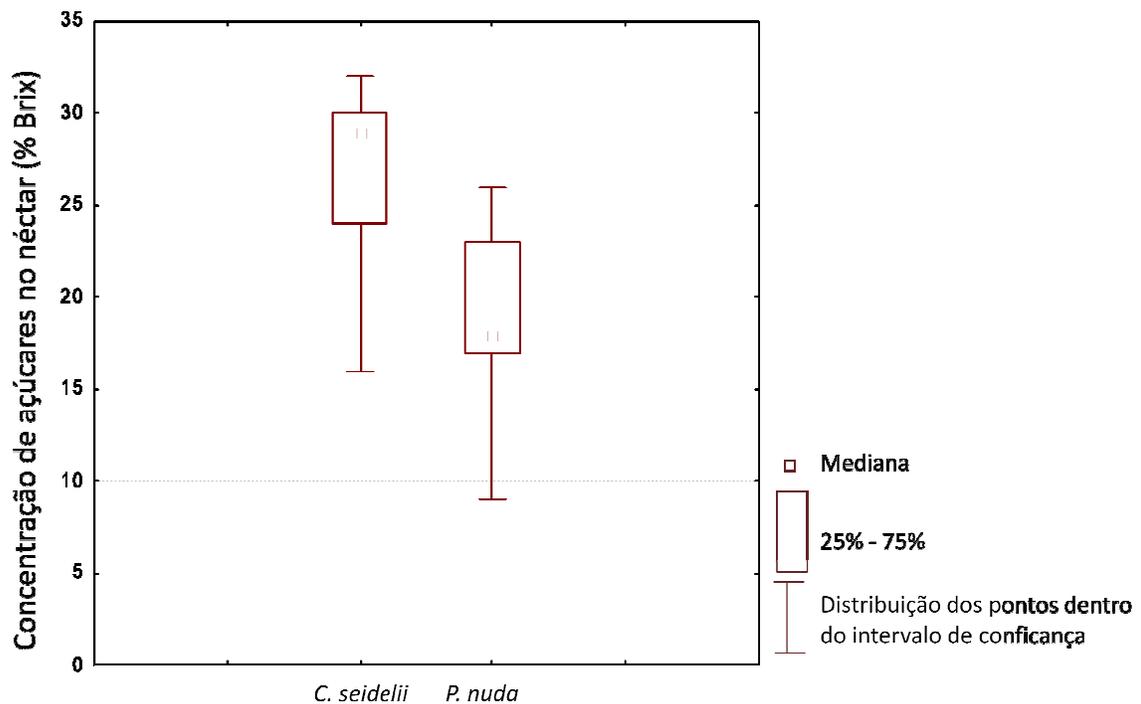


Figura 4. Concentração de açúcares (%Brix) no néctar produzido por flores de *Canistropsis seidelii* (n=29) e de *Psychotria nuda* (n=34) em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar.

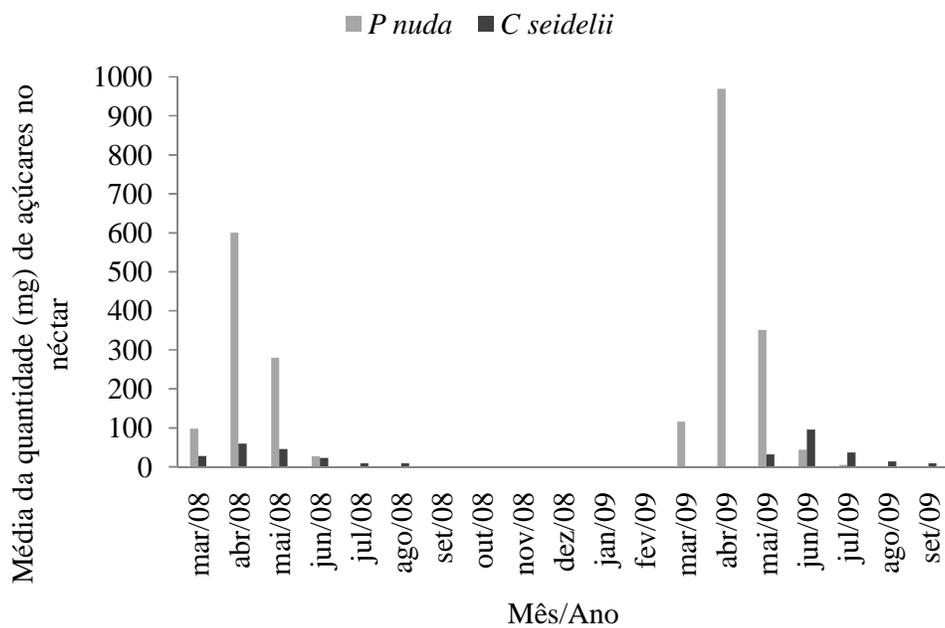


Figura 5. Quantidade média de açúcares produzida por mês pelas flores de *Psychotria nuda* e *Canistropsis seidelii* em área de Mata Atlântica de terras baixas no Parque Estadual da Serra do Mar.

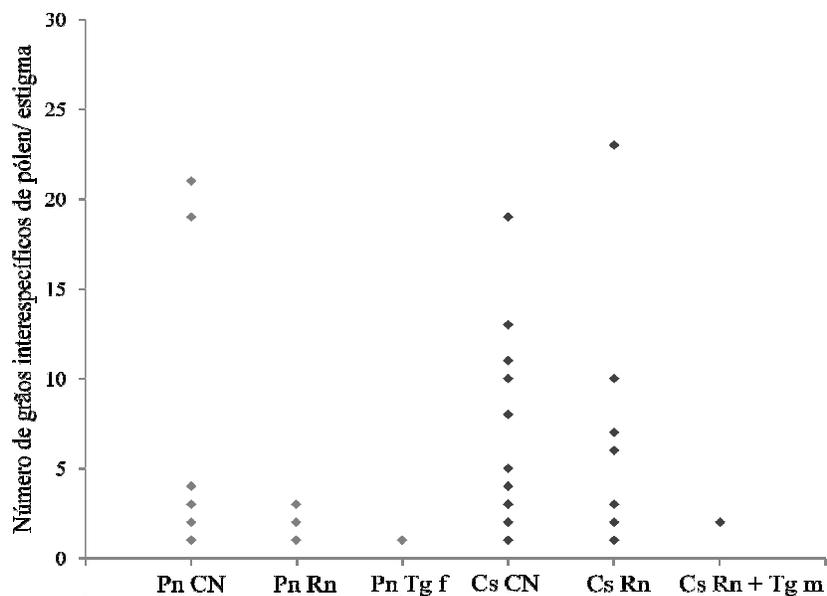


Figura 6. Número de grãos de pólen interespecíficos em estigmas de flores de *Psychotria nuda* em condições naturais (Pn CN), visitadas por *Ramphodon naevius* (Pn Rn), por fêmeas de *Thalurania glaucopis* (Pn Tg f); e em estigmas de flores de *Canistropsis seidelii* em condições naturais (Cn CN), visitadas por *Ramphodon naevius* (Cs Rn) e visitadas por *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis* macho (Cn Rn + Tg m). Foram retirados do gráfico os resultados de dois estigmas de *P. nuda* em condições naturais que apresentavam 73 e 91 grãos de pólen interespecíficos e os resultados de um estigma de *C. seidelii* em condições naturais que apresentava 137 grãos interespecíficos.

Considerações finais

Estudos sobre o transporte de pólen entre espécies têm sido realizados principalmente para avaliar o impacto de espécies invasoras na reprodução das espécies nativas (Brown & Mitchell 2001, Moragues & Traveset 2005, Morales & Traveset 2008). Entretanto, ainda há poucos estudos sobre como este transporte ocorre apenas entre espécies de plantas polinizadas por beija-flores que evoluíram em um determinado local (Brown & Kodric-Brown 1979, Feinsinger et al. 1988, Murcia & Feinsinger 1996) para que seja possível quantificar o efeito de uma espécie invasora na reprodução das que ocorrem naturalmente na área. Além disso, estudos que avaliem como ocorre o transporte de pólen entre espécies são raros no Brasil, e provavelmente esse processo aqui é bastante diferente do que foi registrado no norte da América do Sul e na América do Norte, onde foi realizada a maioria destes estudos (Morales & Traveset 2008).

Os resultados do presente estudo ressaltam a abundância de *Ramphodon naevius* em área de Mata Atlântica de terras baixas e também a sua importância como polinizadora de diversas espécies de plantas, especialmente bromélias. Além disso, demonstram a grande variabilidade de recursos disponíveis para os beija-flores ao longo do ano, o que por sua vez leva a variação da área percorrida por estas aves. Estudos sobre a área de vida de beija-flores são importantes para o melhor entendimento da interação entre estas aves e as plantas, já que o comportamento dos polinizadores está relacionado a qualidade do transporte de pólen (Feinsinger et al. 1988). De modo geral, quanto maior a área percorrida em uma atividade de forrageio, mais espécies serão visitadas pelo polinizador (Feinsinger & Colwell 1978, Araújo 2010). Porém, beija-flores conseguem diferenciar a quantidade de calorias no néctar (Roberts 1996) e talvez visitem preferencialmente espécies cujo néctar é mais calórico durante a atividade de forrageio. Portanto, é importante compreender melhor como os beija-flores determinam as rotas a serem percorridas ou os territórios a serem defendidos.

Apesar de *Ramphodon naevius* transportar com frequência grãos de pólen entre as espécies de plantas, na maior parte das vezes os grãos transportados em um determinado local da cabeça pertencem, em sua maioria, a apenas uma espécie. Dessa forma, o transporte de pólen entre espécies é pequeno, embora seja frequente. Provavelmente, este transporte não causa prejuízo significativo para o sucesso reprodutivo das plantas que participam desta interação, o que resulta em um conjunto de plantas que depositam grãos de pólen no mesmo local do polinizador, ou contrário do que seria esperado (Brown & Kodric-Brown 1979, Morales & Traveset 2008, Araujo 2010).

Referências bibliográficas

- Araujo, F.P. 2010. A comunidade de plantas ornitófilas da Estação Ecológica do Panga: o fluxo de pólen intermediado pelo beija-flor *Phaethornis petrei* (Phaethornithinae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022-1035.
- Brown, J. B. & Mitchell, R. J. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129:43-49.
- Feinsinger, P., Busby, W. H. & Tiebout II, H. M. 1988. Effects of indiscriminate foraging by tropical hummingbirds on pollination and plant reproductive success: experiments with two tropical treelets (Rubiaceae). *Oecologia* 76:471-474.
- Feinsinger, P. & Colwell, R. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- Moragues, E. & Traveset, A. 2005. Effect of *Carpobrotus spp.* on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122:611-619.
- Morales, C.L. & Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27:221-238.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology* 77:550-560.
- Roberts, W.M. 1996. Hummingbirds' nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. *Animal Behavior* 52:361-370.