

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISA DA AMAZONIA – INPA

**FENOLOGIA REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL DE ESPÉCIES DO
SUB-BOSQUE EM UMA FLORESTA TROPICAL ÚMIDA NA REGIÃO DE
MANAUS/AM – BRASIL**

Otilene dos Anjos Santos

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Botânica.

MANAUS – AM

2005

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISA DA AMAZONIA – INPA**

**FENOLOGIA REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL DE ESPÉCIES DO
SUB-BOSQUE EM UMA FLORESTA TROPICAL ÚMIDA NA REGIÃO DE
MANAUS/AM – BRASIL**

Otilene dos Anjos Santos

ORIENTADOR(A): Dr. Antonio Carlos Webber

CO-ORIENTADOR(A): Dra. Flávia Regina Capellotto Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Botânica.

MANAUS – AM

2005

Aos meus pais, Aguioberto e Luiza Santos

Pelo amor incondicional, incentivo e apoio em todos os momentos.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Ao INPA, em especial a Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais pela preocupação em oferecer um ensino de excelente qualidade para seus alunos.

Ao Prof^o. Dr. Antonio Carlos Webber, pela orientação, apoio e incentivo durante a realização desse trabalho.

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, pelo apoio logístico e financeiro, em especial a Rosely, Ary e Maria do Carmo.

Aos técnicos de campo, Antonio Cardoso, Jairo, Ocirio, Luis, pela ajuda no trabalho de campo.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudo e pelo financiamento do projeto “Biologia reprodutiva de espécies de sub-bosque”, processo nº 47064/2003-3.

A Prof^a. Dra. Flávia Costa, pelo apoio, sugestões e correções que contribuíram para a melhoria e qualidade desse trabalho.

A Prof^a. Dra. Maitê, coordenadora do curso de Botânica, que com todo o seu profissionalismo lutou para a melhoria do curso. Sua competência e alegria contagiante fizeram história na coordenação do curso.

Aos pesquisadores do curso de entomologia, em especial Dr. Augusto, Dra. Catarina e Dr. Marcio Oliveira pela ajuda na identificação do material entomológico.

A Neide, secretária do curso de Botânica, pela amizade que construímos depois de algumas desavenças, mas que serviram de aprendizado para minha vida.

A amiga Silane, irmã de coração que Deus colocou na minha vida. Sempre disposta a me ajudar e a ouvir.

A Francisca Holanda e Salvador pela ajuda nas análises estatísticas.

Ao Alex, pelo amor, compreensão, incentivo e companheirismo durante o desenvolvimento da minha dissertação.

As colegas de curso, Cristinny, Dora, Mahedy, Mary Anne, Fiorella, Vilany pelo agradável convívio e apoio durante o curso e realização desse trabalho.

Santos, Otilene A.

Fenologia reprodutiva e biologia floral de espécies do sub-bosque em uma floresta tropical úmida – na região de Manaus/AM - Brasil. Santos, Otilene A. Manaus, 2005.

Nº de p. 73

Dissertação de mestrado – INPA/UFAM.

2. Fenologia 2. Biologia floral 3. Sub-bosque 4. Amazônia.

CDD 19 ed. 582.01662

Sinopse:

O presente trabalho apresenta a fenologia reprodutiva e biologia floral de espécies do sub-bosque. Foram feitas descrições dos padrões fenológicos de 16 espécies e a relação com a precipitação entre os diferentes hábitos. Seis espécies foram selecionadas para um estudo mais detalhado sobre morfologia e biologia flora, polinização e sucesso reprodutivo.

Palavras – chave: Fenologia, biologia floral, polinização e sub-bosque.

ÍNDICE

LISTA DE TABELAS.....	i
LISTA DE FIGURAS.....	ii
RESUMO.....	iii
ABSTRACT	v
I. INTRODUÇÃO.....	1
II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	4
III. MATERIAL E MÉTODOS	8
3.1. Área de estudo	8
3.2. Amostragem e acompanhamento fenológico	10
3.3. Morfologia floral	12
3.4. Biologia floral.....	12
3.5. Polinização.....	13
3.6. Coleta e identificação	14
3.7. Sucesso reprodutivo.....	14
3.8. Análise estatística	15
IV. RESULTADOS.....	16
4.1. Padrões de floração e frutificação	16
4.2. Morfologia floral	245
4.2.1. <i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague & Sandwith e <i>Rinorea macrocarpa</i> (C. Mart. ex Eichler) Kuntze.....	25
4.2.2. <i>Palicourea</i> sp.....	26
4.2.3. <i>Psychotria spectabilis</i> Steyrm.	27
4.2.4. <i>Cordia nodosa</i> Lam.....	28
4.2.5. <i>Ryania pyrifera</i> (Rich.) Uittien & Sleumer	30

4.3. Biologia floral e polinização.....	333
4.3.1. <i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague & Sandwith e <i>Rinorea macrocarpa</i> (C. Mart. ex Eichler) Kuntze.	333
4.3.2. <i>Palicourea</i> sp.....	36
4.3.3. <i>Psychotria spectabilis</i> Steyrm.	38
4.2.4. <i>Cordia nodosa</i> Lam.	40
4.2.5. <i>Ryania pyrifera</i> (Rich.) Uittien & Sleumer	41
4.4. Sucesso reprodutivo.....	44
V. DISCUSSÃO	49
5.1. Fenologia	49
5.2. Espécies do estudo de caso.....	51
5.2.1. Morfologia floral e biologia floral.....	51
5.2.2. Polinização	56
5.2.3. Sucesso reprodutivo.....	58
VI. CONCLUSÃO	60
VII. REFERÊNCIAS	62
VIII. ANEXO	72

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Lista das espécies amostradas com número de indivíduos ≥ 10 para a análise da fenologia reprodutiva entre os meses de novembro/2003 e outubro de 2004.....	16
Tabela 2: Dimensões florais de <i>Psychotria spectabilis</i>	28
Tabela 3: Dimensões florais de <i>Cordia nodosa</i>	29
Tabela 4: Dimensões florais de <i>Ryania pyrifera</i>	31
Tabela 5: Proporção quanto ao número de tipos florais por indivíduo de <i>Ryania pyrifera</i>	31
Tabela 6: Média do volume por flor e concentração de néctar produzido pelas flores de <i>Rinorea pubiflora</i> e <i>Rinorea macrocarpa</i>	34
Tabela 7: Visitantes florais de <i>Rinorea pubiflora</i> e a frequência de visitas.....	34
Tabela 8: Visitantes florais de <i>Rinorea macrocarpa</i> e a frequência de visitas.....	36
Tabela 9: Visitantes florais de <i>Palicourea</i> sp. e sua frequência de visitas.....	38
Tabela 10: Visitantes florais de <i>Psychotria spectabilis</i> e sua frequência de visitas.....	39
Tabela 11: Visitantes florais de <i>Cordia nodosa</i> e sua frequência de visitas.....	41
Tabela 12: Visitantes florais de <i>Ryania pyrifera</i> e sua frequência de visitas.....	43
Tabela 13: Sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) por polinização aberta das espécies que apresentam flores com dois tipos florais.....	44
Tabela 14: Sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) por polinização aberta das espécies homostílicas.....	45

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Área de abrangência do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais.....	09
Figura 2: Mapa topográfico mostrando a área delimitada pelo TEAM.....	11
Figura 3: Fenologia reprodutivas das espécies do sub-bosque. entre os meses de novembro/2003 e outubro de 2004 no sub-bosque de floresta tropical a 80 km ao norte de Manaus.....	17
Figura 4: Caracterização da fenologia reprodutiva das 16 espécies.....	19
Figura 5: Algumas espécies em fenofase reprodutiva encontradas no sub-bosque.....	24
Figura 06: Distribuição dos tipos florais entre os indivíduos de <i>Ryania pyrifera</i>	32
Figura 7: Detalhes das inflorescências, flores, frutos e visitantes de <i>Rinorea pubiflora</i> e <i>Rinorea macrocarpa</i>	46
Figura 8: Detalhes das inflorescências, flores e frutos de <i>Ryania pyrifera</i> e <i>Cordia nodosa</i>	47
Figura 9: Detalhes das inflorescências, flores, frutos e visitantes de <i>Psychotria spectabilis</i> ; <i>Palicourea</i> sp.....	48

RESUMO

O presente trabalho descreve a fenologia reprodutiva de espécies do sub-bosque e a biologia floral e polinização de seis espécies. O estudo foi desenvolvido em mata contínua do Projeto Dinâmica Biológica dos Fragmentos Florestais entre no período de novembro/2003 a outubro/2004. A floração e frutificação das espécies foram registradas mensalmente em quatro transectos perfazendo um hectare. A análise dos padrões fenológicos foi feita para 16 espécies que tiveram número de indivíduos ≥ 10 . Estudos de caso com descrição da morfologia e biologia floral, polinização e sucesso reprodutivo foram feitos para seis espécies (*Cordia nodosa*, *Psychotria spectabilis*, *Palicourea* sp. *Rinorea pubiflora*, *Rinorea macrocarpa* e *Ryania pyrifera*). Foram registradas 81 espécies em floração e/ou frutificação durante o período de estudo, distribuídas em 26 famílias. A família Rubiaceae foi a mais representativa, seguida de Araceae e Piperaceae. Oito espécies tiveram padrão de floração anual, seis padrão sub-anual e duas espécies padrão contínuo. Quando a floração e frutificação foram relacionadas com a distribuição da chuva, o período com maior número de indivíduos florindo ocorreu durante a época com menor precipitação, enquanto para frutificação houve um aumento no número de indivíduos na época chuvosa. As arvoretas floresceram e frutificaram na estação seca. Os arbustos e as palmeiras floresceram e frutificaram sem relação com a precipitação. Entre as herbáceas, *Heliconia acuminata* e *Ischnosiphon martianus* floresceram e frutificaram na época chuvosa enquanto que *Ischnanthus panicoides* e *Ischnanthus* sp. floresceram e frutificaram na época seca. Nos estudos de caso, *Psychotria spectabilis* e *Palicourea* sp. tem flores tubulares, sem odor, oferecem néctar como recurso e são polinizadas por beija-flores. A primeira apresenta flores heterostílica do tipo distílica e a segunda flores

homostílicas, que pode ser mais um caso no gênero caracterizado por espécies heterostílicas. Em *Psychotria spectabilis*, houve diferença na proporção de frutos formados entre os morfos, sendo maior nas flores com pistilo curto. As flores de *Cordia nodosa* têm antese diurna e emitem odor adocicado, muito suave. Oferecem pólen e néctar como recompensa floral e são polinizadas por borboletas. Suas flores apresentaram polimorfismo no comprimento do estilete, com diferença na proporção de frutos formados entre os morfos, sendo maior nas flores com pistilo comprido. *Ryania pyrifera* apresenta flores com heteromorfismo no comprimento do estilete no mesmo indivíduo, sendo que somente as flores de pistilo comprido formaram frutos. As flores têm antese diurna, emitem odor adocicado e são polinizadas por abelhas. *Rinorea pubiflora* e *Rinorea macrocarpa* tem antese diurna emitem odor adocicado principalmente durante o período da manhã e oferecem pólen e néctar como recursos e são polinizadas por abelhas. O sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) dessas seis espécies foi baixo embora tenham apresentado um alto potencial reprodutivo.

ABSTRACT

The present work describes the reproductive phenology of an understory community species and the floral biology and pollination of six species. This study was carried out in a continuous forest at the Biological Dynamics of Forest Fragments Project from November/2003 to October/2004. Flowering and fruiting were recorded monthly in four transects amounting to 1ha. Six species were selected for more detailed studies in floral morphology and biology, pollination and reproductive success experiments: *Cordia nodosa*, *Psychotria spectabilis*, *Palicourea* sp. *Rinorea pubiflora*, *Rinorea macrocarpa* and *Ryania pyrifera*. Eighty-one species, distributed among 26 families were found flowering and/or fruiting during the study period. Rubiaceae was the most represented family followed by Araceae and Piperaceae. Eight species presented annual, six sub-annual, and two continuous flowering patterns. When flowering and fruiting times of species were correlated with rainfall distribution, the largest number of flowering individuals occurred during the season with the least rainfall, while fructification presented the largest number of individuals during the heaviest rainfall. Treelets flowered and fruited during the dry season. Shrubs and palms flowered and fruited without any relation to rainfall. Herb species *Heliconia acuminata* and *Ischnosiphon martianus*, flowered and fruited during the wet-season, while *Ichnanthus panicoides* and *Ichnanthus* sp did so in the dry season. Regarding the case studies *Psychotria spectabilis* and *Palicourea* sp. White have tubular, odorless flowers, offered nectar as a reward and was pollinated by hummingbirds. The former presented heterostyly of distylic type and the latter homostylic flowers, which show to be a rare case of the genus characterized by

heterostylous species. In *Psychotria spectabilis*, there was a difference on the rate of formed fruit among the floral morphs, with was higher in short-styled flowers. *Cordia nodosa* flowers presented diurnal anthesis and put forth a very soft sweet odor. Offered nectar and pollen as a reward and was pollinated by butterflies. Its flowers presented polymorphism on the stylus length with difference on the rate of formed fruit among the floral morphs, with was higher in long-styled flowers. *Ryania pyrifera* presented polymorphism on the stylar length in the same individual and only the long-styled flowers formed fruits. Its flowers presented diurnal anthesis, put forth a very soft sweet odor the diurnal anthesis and was pollinated by honeybees. *Rinorea pubiflora* and *Rinorea macrocarpa* flowers which have diurnal anthesis put forth a sweet odor and are pollinated by noneybees and offered pollen and nectar as a reward. Of these six, pre-emergent reproductive success (PERS) was low although they had presented a high reproductive potential.

I. INTRODUÇÃO

O sub-bosque de florestas tropicais é caracterizado pela baixa incidência de luz, alta umidade relativa e estabilidade diurna da temperatura do ar quando comparada ao estrato superior da floresta (Kato, 1996). Em relação à composição florística, o sub-bosque apresenta espécies diferentes do dossel, sendo representado principalmente por membros das famílias Rubiaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Poaceae, Heliconiaceae e Marantaceae (Kress e Beach, 1994). Consequentemente, essas diferenças também são observadas nos modos de polinização (Gentry e Emmons, 1987), sendo as abelhas, vespas e beija-flores os principais polinizadores (Bawa *et al.*, 1985a; Ramirez e Brito, 1992; Kato, 1996).

A interação planta-polinizador é um processo bastante interessante por várias razões. Em florestas tropicais úmidas, além das espécies apresentarem baixa densidade populacional, a maior parte é polinizada por animais, o que levanta especulações sobre o extenso movimento dos polinizadores entre as árvores e deste modo, o grau de autopolinização e polinização cruzada entre os indivíduos (Bawa *et al.*, 1985a). Além disso, a época de floração, características morfológicas, tipo, quantidade e época da disponibilidade de recursos florais, influenciam direta e indiretamente as atividades dos polinizadores, dispersores e predadores em uma comunidade (Bawa, 1983; Primack, 1987; Krishnan, 2002).

Dentre as interações ecológicas, a polinização é um processo indispensável nas comunidades terrestres constituindo o primeiro passo na reprodução das plantas (Pellmyr, 2002). A pressão exercida pelos polinizadores na evolução das angiospermas refletiu em

mudanças extraordinárias em seus traços florais. (Faegri e van der Pijl, 1979; Herrera, 1996; Pellmyr, 2002). Nesse processo evolutivo, quase todas as partes das flores ou mesmo folhas adjacentes foram modificadas com o propósito de atrair polinizadores (Primack, 1987; Pellmyr, 2002).

Na relação planta-polinizador, as primeiras investem energia para atrair os animais com o objetivo de trocar pólen entre indivíduos co-específicos. Em troca desse serviço, elas oferecem diferentes substâncias nutritivas (pólen, néctar, goma, óleos, exsudatos estigmáticos, tecidos florais) e não-nutritivas (resina e perfume), ou local para oviposição e desenvolvimento de fases juvenis dos seus visitantes (Faegri e van der Pijl, 1979; Dafni, 1992; Herrera, 1996; Sazima *et al.*, 2001).

Os animais, por outro lado, visitam as flores em busca de recursos, sendo o néctar o recurso floral mais freqüente entre as angiospermas. O néctar assume, portanto, importância relevante na relação planta-polinizador (Pellmyr, 2002), pois sua composição rica em açúcar satisfaz as necessidades energéticas do animal e garante à planta um vetor de pólen.

Os padrões fenológicos das plantas e seu ciclo de vida podem ser aspectos importantes na organização da comunidade, pois frequentemente são correlacionados com o comportamento dos animais (Newstrom *et al.*, 1994). Assim, um melhor entendimento dos padrões fenológicos reprodutivos torna-se indispensável para a compreensão da grande variedade de interações entre as espécies das florestas tropicais (Bawa e Ng., 1990). Apesar da fácil acessibilidade às plantas do sub-bosque para observação e manipulação, ainda é pouco o

conhecimento sobre o comportamento reprodutivo e padrões de interação das espécies desse estrato.

O presente estudo aborda a fenologia e biologia reprodutiva de algumas espécies que ocorrem no sub-bosque de uma floresta tropical úmida na região de Manaus, tendo como objetivos:

a) Descrever os eventos de floração e frutificação e relacioná-los com a pluviosidade entre os diferentes hábitos e grupos taxonômicos;

b) Descrever a morfologia e biologia floral, polinização e o sucesso reprodutivo das seguintes espécies: *Palicourea* sp., *Psychotria spectabilis* Steyrm., *Cordia nodosa* Lam., *Ryania pyrifera* (Rich.) Uittien & Sleumer, *Rinorea pubiflora* (Benth.) Sprague & Sandwith e *Rinorea macrocarpa* (C. Mart. ex Eichler) Kuntze.

II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 - Aspectos de fenologia, biologia floral e polinização com ênfase nas espécies do sub-bosque.

Os primeiros estudos fenológicos em florestas tropicais tiveram seu início apenas na segunda metade do século passado, sendo a maior parte desses trabalhos conduzida ao nível de comunidade, mostrando a época e a sazonalidade dos padrões de emissão de folhas, floração, frutificação da floresta relacionados à disponibilidade de recursos para os animais (Frankie *et al.*, 1974; Croat, 1975; Opler *et al.*, 1980; Koptur *et al.*, 1988).

Uma classificação sistemática da fenologia de floração foi proposta por Newstrom *et al.* (1994), para as espécies de florestas tropicais. Dados de 12 anos de estudo de 173 espécies de uma floresta tropical úmida mostraram quatro padrões básicos de floração (contínuo, subanual, anual e supra-anual). Os resultados mostraram predominância do padrão sub-anual para as espécies dessa comunidade. Essa nova classificação além de ter fornecido uma estrutura lógica para descrições quantitativas do comportamento fenológico de plantas tropicais, permitiu comparações com outros tipos de florestas (Sakai, 2001).

Em um trabalho mais recente, Bawa *et al.* (2003) mostraram dados semelhantes aos de Newstrom *et al.* (1994), onde aproximadamente 50% das espécies tiveram vários episódios de floração durante o ano que ocorreram principalmente na estação chuvosa. As espécies com curto período de floração, floresceram na estação seca e apresentaram separação temporal da floração e do crescimento vegetativo.

Na Ilha do Barro do Colorado, Croat (1975) observou que as ervas, arbustos e arvoretas floresceram na estação chuvosa. Opler *et al.* (1980) compararam a fenologia dos arbustos e arvoretas entre dois tipos de floresta tropical. Os resultados foram semelhantes aos de Croat (1975), sendo que a floração das espécies de florestas tropicais secas foi mais sazonal (pico no início da estação chuvosa) em relação às espécies de florestas tropicais úmidas que tiveram o maior número de plantas florescendo durante a primeira metade do ano (estação chuvosa). Em uma floresta tropical nublada na Costa Rica, os arbustos e arvoretas floresceram no final da estação seca e início da chuvosa (Koptur *et al.*, 1988).

Várias são as discussões sobre quais fatores influenciam os padrões fenológicos da comunidade de plantas em florestas tropicais úmidas (van Schaik *et al.*, 1993; Opler *et al.*, 1980; Bawa, 1983). Esses estudos mostram que a fenologia pode ser afetada pela variação sazonal dos fatores bióticos e abióticos. Fatores abióticos são representados pelas variações climáticas tais como, como temperatura, fotoperiodismo e precipitação (van Schaik *et al.*, 1993). Tais fatores são mais efetivos em florestas tropicais secas, pois nas florestas tropicais úmidas ou muito úmidas as flutuações na temperatura e mudanças no fotoperiodismo são menos evidentes (Richards, 1996).

Os resultados de Gentry e Emmons (1987) mostraram que o número de espécies e indivíduos do sub-bosque em flor e fruto variaram previsivelmente em relação à quantidade de chuva e fertilidade do solo. Além disso, em áreas com solos relativamente férteis e com alta precipitação a diversidade foi alta, enquanto que, para uma área próxima a Manaus com solos pobres e menor precipitação, a diversidade foi menor.

Quanto aos fatores bióticos, alguns autores sugerem que as plantas minimizam a coincidência do período de floração com outras espécies vegetais, dependentes do mesmo polinizador, para evitar a competição por esses animais (Stiles, 1975; Appanah, 1985, Ashton *et al.*, 1988). No entanto, esta hipótese não é suportada pelos experimentos de Poole e Rathcke (1979), Wheelwright (1985) e Wright e Calderon (1995), pois a maior parte dos testes estatísticos de segregação temporal do período de floração mostra que as diferenças nos períodos de floração são indistinguíveis de padrões aleatórios. Outros sugerem que a sincronização da floração de diferentes espécies pode facilitar a polinização através da densidade de recursos disponíveis (Schemske 1981; Sakai *et al.*, 1999).

De acordo com Bawa (1983), o sucesso reprodutivo da planta pode ser afetado pela duração do período de floração por da regulação do fluxo de pólen e comportamento do polinizador. Regulação no fluxo de pólen inclui evitar autopolinização pela redução no número de flores por dia e promover o movimento do polinizador entre as espécies co-específicas. Diferentes polinizadores com diferente comportamento de forrageamento favorecem diferentes padrões de floração. Por exemplo, plantas polinizadas por beija-flores não territorialistas, tendem a abrir pequenas quantidades de flores por dia por um longo período (Stiles, 1975). Por outro lado, plantas com floração em massa e sincrônicas dentro e entre os indivíduos fazem um importante papel na atração de abelhas polinizadores em um arbusto tropical (Augspurger, 1980).

Os estudos sobre os sistemas reprodutivos em florestas tropicais úmidas mostram predominância de espécies hermafroditas e auto-incompatíveis, sendo maior, a diversidade de polinizadores no sub-bosque, representado principalmente por beija-flores, abelhas de médio a grande porte e por mariposas (Sphingidae) (Bawa *et al.*, 1985a; Bawa *et al.*, 1985b;

Wesselingh *et al.*, 1999). Na Venezuela, Ramirez (1989) observou o sistema de polinização de espécies arbustivas. Seus resultados revelaram uma tendência à entomofilia (56,2% das plantas polinizadas por himenópteros) em nível comunitário. A ornitofilia também constituiu uma fração importante, representando cerca 12,3% da comunidade. Na Ilha do Barro do Colorado, Kay e Schemeske (2003) investigaram a polinização de 11 espécies do gênero *Costus* (erva do sub-bosque). Os dados mostraram quatro dessas espécies sendo polinizadas exclusivamente por abelhas Euglossini e sete por beija-flores.

Em Manaus, o trabalho desenvolvido por Martiniano (2004) com espécies do sub-bosque mostrou maior frequência de plantas hermafroditas (81%) com uma tendência a flores de cor branca (41%) e simetria radial (86%), sendo as abelhas os visitantes mais frequentes de todos os tipos florais. Para as espécies da caatinga, no nordeste brasileiro a melitofilia também foi predominante (43,1 %), seguida pela polinização por beija-flores (15%). Os dados indicaram que os sistemas de polinização na caatinga apesar das restrições climáticas são diversificados, com baixas taxas de flores generalistas e similares à outras florestas secas e úmidas, incluindo aquelas com altos níveis de precipitação (Machado e Lopes, 2004).

Embora tenha havido um crescente número de investigações sobre a polinização a nível comunitário, poucos estudos tem focado a importância relativa de grupos de polinizadores em diferentes tipos de vegetação, especialmente em florestas tropicais úmidas (Dulmen, 2001). A importância econômica da polinização e seus valores éticos e estéticos tornam claro que a conservação dos sistemas de polinização é prioritária, devido a “teia de interações” que ligam plantas aos polinizadores (Kearns *et al.*, 1998).

III. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em uma das áreas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) localizado a cerca de 80 km ao norte de Manaus dentro do Distrito Agropecuário, administrado pela Superintendência da Zona Franca de Manaus (SUFRAMA). A área do estudo inclui aproximadamente 3.500 hectare divididos em um total de 23 reservas ecológicas, com algumas delas circundadas por pastagem ou áreas de capoeira, e áreas não-isoladas com grandes extensões de floresta contínua (Figura 1). Nessas áreas não-isoladas de floresta contínua o Programa de Ecologia TEAM (Avaliação e Monitoramento de Florestas Tropicais – Convênio CI/INPA) delimitou uma parcela de 100 hectares no 37 Km da ZF – 3 com o objetivo de informar o estado da biodiversidade regional e global, de modo a auxiliar esforços de conservação.

A área de estudo é uma floresta ombrófila densa típica de terra-firme, com um dossel de 30-37 m de altura. A riqueza de espécies arbóreas é alta, com uma média de 280 espécies por hectare. A altitude média da área é em torno de 80-110 m acima do nível do mar. O clima da região segue o tipo Af_i de Koppen, com temperatura média de 26 °C (máxima = 35-39 °C, mínima = 19-21°C), e precipitação anual de 1900-2300 mm (dezembro a maio, estação chuvosa; junho a novembro, estação seca) (Bierregaard *et al.*, 1992).

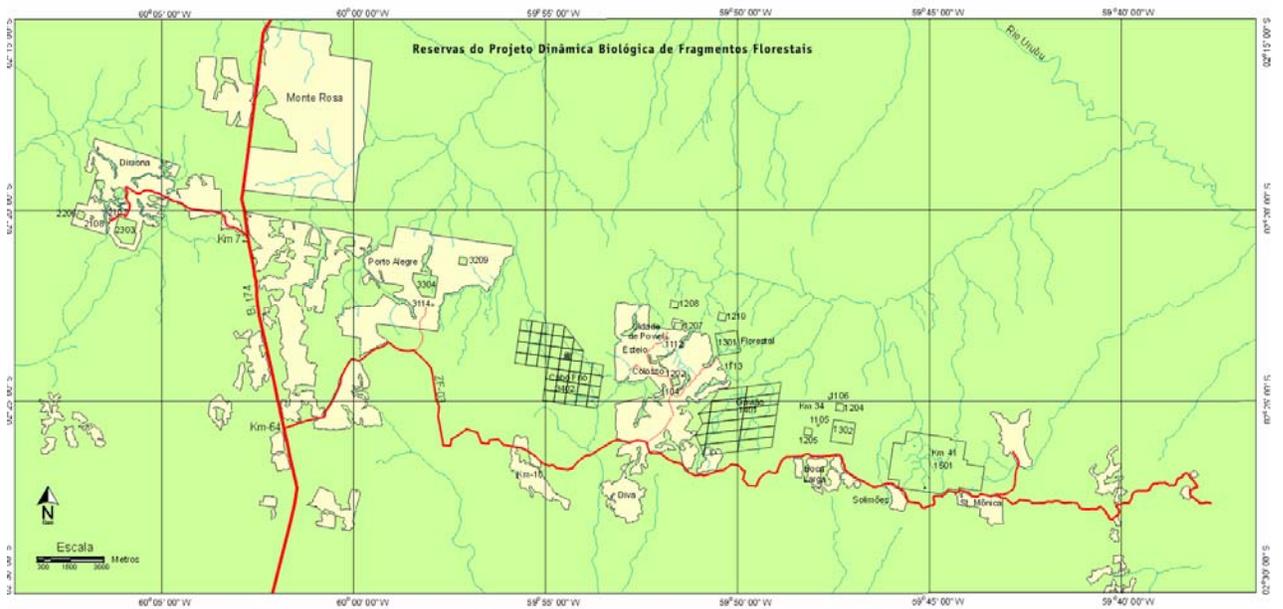


Figura1: Área de abrangência do PDBFF. A localização da área de estudo está indicado pela seta. Extraído de INPE LANDSAT 1995.

3.2. Amostragem e acompanhamento fenológico

O método de amostragem usado foi o sistema de trilhas (d'Eça-Neves e Morellato, 2004) onde os indivíduos foram amostrados ao longo de quatro trilhas com 500 x 5 m (perfazendo 1 hectare) dentro da parcela do Programa de Ecologia TEAM. Essa parcela é formada por um sistema de trilhas, sendo seis (quatro internas e duas laterais) na direção leste – oeste e duas na direção norte – sul (Figura 2). Todos os indivíduos encontrados em floração ou frutificação no sub-bosque ao longo das trilhas foram marcados com fitas plásticas e numerados. Neste trabalho considerou-se como membros do sub-bosque as ervas, arbustos, arvoretas, epífitas e hemiepífitas encontradas até cinco metros de altura.

O conceito dos diferentes hábitos seguiu Ribeiro *et al.* (1999): **Ervas** (plantas terrestres com caule não lenhoso); **arbustos** (plantas lenhosas com um caule principal ramificado desde a base); **arvoretas** (plantas lenhosas com um caule principal e ramificação no ápice e com altura menor ou igual a cinco metros); **epífitas** (plantas principalmente herbáceas que usam outras plantas para sustentá-las, não mantendo contato com o solo) e **hemiepífitas** (plantas lenhosas ou herbáceas que usam outras plantas como suporte, mas têm uma conexão com o solo).

As observações fenológicas feitas mensalmente entre outubro de 2003 a outubro de 2004, procuraram determinar a época de ocorrência das seguintes fenofases: a) Floração (dividida em botão e flores abertas); b) Frutificação (dividida em frutos imaturos e maduros). As fenofases de floração frutificação foram categorizadas como: ausente= 0 e presente= 1. Os padrões fenológicos seguiram a classificação de Newstrom *et al.* (1994): **Contínuo** (floração em quase todo tempo, e com breves intervalos durante o ano); **Sub-anual** (mais de uma fase

de floração por ano com comprimento dos ciclos irregulares); **Anual** (apresenta somente um maior ciclo de floração, que repete regularmente ao mesmo tempo todos os anos).

As análises fenológicas foram feitas com as espécies que apresentaram número de indivíduos ≥ 10 . Entre essas espécies, seis foram escolhidas para um estudo detalhado da morfologia e biologia floral, polinização e sucesso reprodutivo (*Palicourea* sp., *Psychotria spectabilis*, *Cordia nodosa*, *Ryania pyrifera*, *Rinorea pubiflora* e *Rinorea macrocarpa*).

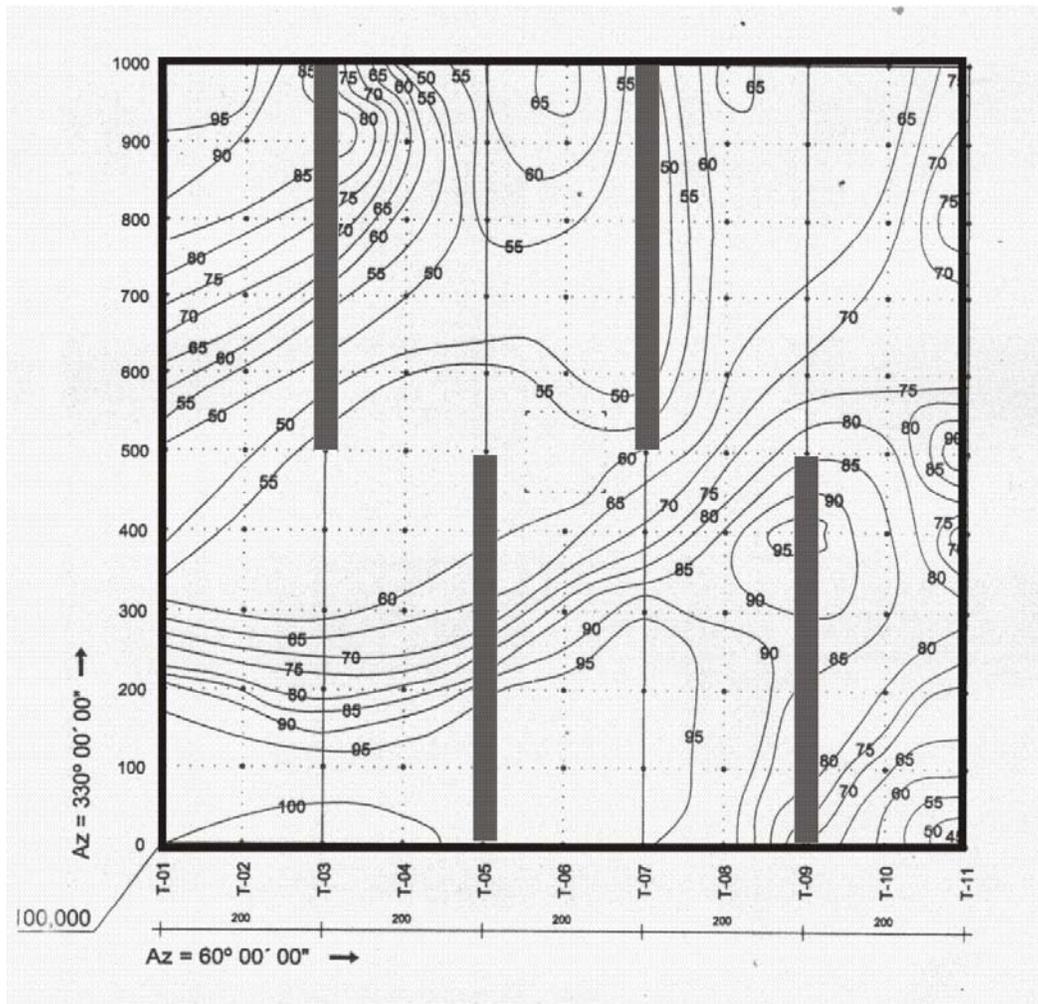


Figura 2: Mapa topográfico mostrando a área delimitada pelo TEAM. As observações fenológicas foram feitas dentro dos quatro transectos de 500x5 metros (barras pretas).

3.3. Morfologia floral

A descrição das estruturas florais seguiu o protocolo de Radford *et al.* (1974) e as cores das flores determinadas com o catálogo de Küppers (1999). As inflorescências e/ou flores das espécies foram coletadas e fixadas em FAA (formalina-5ml, ácido acético-5ml e etanol-90ml) para as medições estruturais (n=30).

Para *Rinorea macrocarpa* e *Rinorea pubiflora* foram coletadas 30 flores de cinco indivíduos de cada espécie para as medições do comprimento da flor (da base do pedicelo ao ápice da corola) e diâmetro da corola (medidas dos lobos). Em *Palicourea* sp. foram coletadas 50 flores de 10 indivíduos para as medições do pistilo, corola e altura dos estames. O número de flores para as espécies de *Ryania pyrifera*, *Cordia nodosa* e *Psychotria spectabilis* foi 30 por cada tipo floral no total de 12 indivíduos.

3.4. Biologia floral

O horário de abertura e a longevidade das flores foram definidos após marcação de 10 flores em pré-antese em cinco indivíduos de cada espécie. Inflorescências e/ou flores foram observadas *in situ* para determinar a produção de flores por dia (para verificar a sincronia no indivíduo e na população), características da antese e as características florais relacionadas com a atração de polinizadores. A receptividade do estigma (n = 10 flores) foi testada ao longo dos dias de observações da antese por meio da atividade da peroxidase, utilizando água oxigenada (Dafni, 1992). Foi também observado neste período a liberação do pólen.

Para a coleta do néctar foram utilizados microcapilares de 1µl, 2µl, 3µl. A medição do volume foi realizada em amostras recolhidas logo após a abertura da flor em intervalos de duas em duas horas em flores previamente ensacadas com sacos de papel, evitando-se desta maneira, a interferência dos visitantes. O procedimento utilizado para a coleta do néctar, objetivando a medição da porcentagem de açúcares dissolvidos foi o mesmo adotado para o cálculo do volume, transferindo-se diretamente as amostras dos microcapilares para um refratômetro manual. *Rinorea pubiflora* e *Rinorea macrocarpa* secretaram pouca quantidade de néctar por flor, então para essas espécies foram necessárias mais de uma flor para encher um capilar. A presença de células liberadora de odor foi testada com o vermelho neutro usando 10 flores para cada espécie (Dafni, 1992).

3.5. Polinização

O comportamento dos visitantes foi estudado a partir de observações visuais diretas ou com o auxílio de binóculos em horários variados do dia em cinco indivíduos, e complementado pela análise de fotografias obtidas em campo. As observações ocorreram entre os meses de julho a novembro de 2004.

A atividade dos visitantes foi monitorada durante o período em que a flor esteve em atividade, sendo registrado o comportamento dos visitantes e potenciais polinizadores observando os seguintes aspectos: se ocorreu o contato com os estigmas e anteras, a duração da visita e o número de flores e inflorescências visitadas. Os polinizadores foram distinguidos dos visitantes usando os seguintes critérios: (1) comportamento durante a visita; (2) a presença

de pólen e a parte do corpo do animal onde o mesmo foi transportado; (3) se o pólen encontrado no corpo do animal está disponível para ser transferido para o estigma, ou seja, se entra em contato com o estigma durante a visita de acordo com os procedimentos descritos por Ramirez e Brito (1992).

Foram correlacionados tamanho e o comportamento dos polinizadores com as características morfológicas da flor, verificando se impediam ou facilitavam a utilização dos recursos florais por uma classe particular de visitantes, relacionando-as com a síndrome de polinização segundo Faegri e van der Pijl (1979). Os visitantes foram classificados de acordo com a frequência das visitas como raros (0 a 5%), comuns (5 a 15%) e muito comuns (15 a 45%).

3.6. Coleta e identificação

As exsicatas das espécies mencionadas neste trabalho estão depositadas no herbário do INPA e estão listadas em anexo com os seus respectivos testemunhos (Tabela 1 do anexo). A identificação foi feita no Herbário do INPA, com o auxílio dos pesquisadores do Departamento de Botânica do INPA e por especialistas em algumas famílias. Os insetos coletados foram levados para a coleção entomológica do INPA para serem identificados por especialistas. Para as aves, foram feitos somente registros fotográficos.

3.7. Sucesso reprodutivo

Para quantificar o sucesso reprodutivo em condições naturais, metade das inflorescências ou flores por planta de cada espécie foram marcadas e o desenvolvimento de

seus botões registrados. Foi contado o número de flores abertas, o número de frutos formados e o número de sementes por fruto determinado pela dissecação. O sucesso reprodutivo pré-emergente (Wiens *et al.*, 1987) foi calculado pela razão de frutos por flor (Fruto/Flor) multiplicado pela razão de sementes por óvulos (Sementes/Óvulos).

3.8. Análise estatística

As medições das estruturas florais, volume e concentração do néctar entre os diferentes morfos de *Ryania pyrifera*, *Psychotria spectabilis* e *Cordia nodosa* foram comparadas usando o teste “t” por meio do programa de estatística MINITAB.

IV. RESULTADOS

4.1. Padrões de floração e frutificação

Foram encontradas 81 espécies florindo e/ou frutificando durante o período de estudo (Tabela 1 do anexo). A família Rubiaceae teve o maior número de espécies (20 spp), seguida de Arecaceae (9 spp), Piperaceae. (7 spp) e Melastomataceae (6spp). A maioria das espécies (81%) apresentou número de indivíduos <10. Assim sendo, para a análise fenológica foi considerado um total de 16 espécies com número de indivíduos ≥ 10 (Tabela 1).

Tabela 1: Lista das espécies amostradas com número de indivíduos ≥ 10 para a análise da fenologia reprodutiva entre os meses de novembro/2003 e outubro de 2004.

Espécies	Família	Nº IND.	Hábito
<i>Tabernaemontana undulata</i>	Apocynaceae	12	Arbóreo
<i>Geonoma aspidiifolia</i>	Arecaceae	20	Palmeira
<i>Geonoma deversa</i>	Arecaceae	14	Palmeira
<i>Cordia nodosa</i>	Boraginaceae	10	Arbustivo
<i>Ryania pyrifera</i>	Flacourtiaceae	15	Arbóreo
<i>Heliconia acuminata</i>	Heliconiaceae	39	Erva
<i>Ischnosiphon martianus</i>	Marantaceae	18	Erva
<i>Ichnanthus panicoides</i>	Poaceae	13	Erva
<i>Ichnanthus</i> sp.	Poaceae	16	Erva
<i>Psychotria sciaphila</i>	Rubiaceae	19	Arbustivo
<i>Psychotria brachybotrya</i>	Rubiaceae	17	Arbustivo
<i>Psychotria cincta</i>	Rubiaceae	29	Arbustivo
<i>Psychotria spectabilis</i>	Rubiaceae	18	Arbustivo
<i>Palicourea</i> sp.	Rubiaceae	15	Arbóreo
<i>Rinorea pubiflora</i>	Violaceae	33	Arbóreo
<i>Rinorea macrocarpa</i>	Violaceae	19	Arbóreo
Total		304	

Quando se compara a floração e frutificação das espécies com a distribuição da precipitação, observa-se que o período com maior número de indivíduos florindo ocorre durante a época de menor precipitação, enquanto que na frutificação houve um aumento no número de indivíduos na época chuvosa (Figura 3).

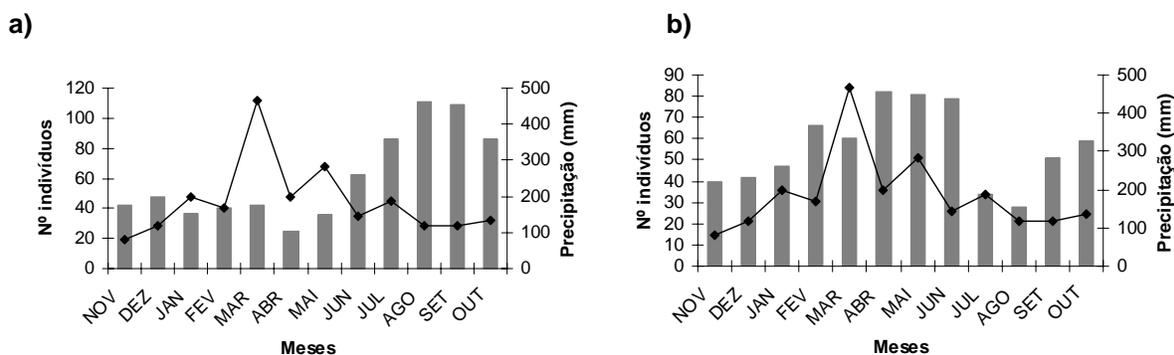


Figura 3: **a)** Número de indivíduos florindo (barras), **b)** Número de indivíduos frutificando (barras) e a pluviosidade (linha) entre os meses de novembro/2003 e outubro de 2004 para as 16 espécies no sub-bosque de floresta tropical a 80 km ao norte de Manaus.

As espécies quando analisadas pelo seu hábito e relacionadas a disponibilidade de chuva apresentaram diferenças na época da floração e frutificação. Os arbustos, por exemplo, não tiveram nenhuma sazonalidade nos padrões de floração e frutificação. Apenas *Psychotria brachybotrya* (Figura 5i) teve seu período de floração concentrado no meio da época chuvosa (Figura 4). A floração das outras espécies ocorreu irregularmente durante o ano. *Psychotria spectabilis*, *P. sciaphila* (Figura 5a) e *P. cincta* (Figura 5c) frutificaram na estação chuvosa e *P. brachybotrya* frutificou na estação seca. *Cordia nodosa* apresentou três ciclos de floração com intensidades diferentes, disponibilizando frutos durante o ano todo, mas com maior intensidade no período chuvoso.

Por outro lado, a floração das arvoretas esteve concentrada no final da estação chuvosa e início da seca entre os meses de maio e setembro/2004 (Figura 4). As espécies com maior número de indivíduos florindo nesse período foram três (*Rinorea macrocarpa*, *Rinorea pubiflora*, *Palicourea* sp. e *Ryania pyrifera*) e, portanto, responsáveis pelo padrão desse grupo. Somente *Tabernaemontana undulata* (Figura 5f) floresceu no final da estação seca. O número de indivíduos florindo durante a estação chuvosa caiu bastante chegando a zero em janeiro/2004. A frutificação das arvoretas ocorreu principalmente no final da estação seca. Durante o final da época chuvosa houve uma diminuição acentuada no número de indivíduos frutificando (Figura 4). *Rinorea pubiflora* e *Rinorea macrocarpa* floresceram durante um curto período de quatro meses durante a estação seca, apresentando sincronia entre os indivíduos e sobreposição do período de floração.

No grupo das ervas duas espécies, *Heliconia acuminata* (Figura 5h) e *Ischnosiphon martianus* (Figura 5g) foram responsáveis pelo padrão de floração que esteve concentrado na estação chuvosa, entre os meses de janeiro a março/2004 (Figura 4). Contrário a esse padrão, *Ichnanthus panicoides* (Figura 5e) e *Ichnanthus* sp. (Figura 5b) tiveram o maior número de indivíduos florescendo na estação seca. A frutificação das ervas foi contínua durante o ano, sendo que (*Heliconia acuminata* e *Ischnosiphon martianus*) frutificaram no final da estação chuvosa e início da seca e Poaceae tiveram o maior número de indivíduos frutificando na época seca.

As duas espécies de palmeira com número suficiente para análise fenológica foram *Geonoma aspidiifolia* (Figura 5d) e *G. deversa*. As mesmas floresceram e frutificaram durante todo o ano todo, havendo uma pequena tendência de aumento no número de indivíduos florindo e frutificando durante a época seca (Figura 4).

Espécies	2003		2004										
	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	
<i>Psychotria bracybotrya</i>			===== (02)	===== (08)	===== (09)	===== (08)		===== (01)					
			***** (01)	***** (05)	***** (08)	***** (07)	***** (01)	***** (01)					
						***** (07)	***** (04)	***** (14)	***** (12)	***** (05)	***** (01)		
							◇◇◇◇◇◇ (02)		◇◇◇◇◇◇ (03)	◇◇◇◇◇◇ (01)	◇◇◇◇◇◇ (02)		
<i>Psychotria cincta</i>	===== (12)	===== (13)	===== (02)					===== (02)	===== (01)	===== (02)	===== (04)	===== (14)	===== (13)
	***** (12)	***** (13)	***** (03)					***** (03)	***** (01)				***** (04)
	***** (11)		***** (04)	***** (15)	***** (18)	***** (13)	***** (08)	***** (01)					
					◇◇◇◇◇◇ (02)	◇◇◇◇◇◇ (04)	◇◇◇◇◇◇ (05)		◇◇◇◇◇◇ (01)				
<i>Psychotria sciaphila</i>	===== (02)	===== (01)										===== (03)	===== (04)
	***** (05)	***** (03)		***** (01)	***** (01)			***** (01)				***** (01)	***** (02)
		***** (07)	***** (12)	***** (09)	***** (10)	***** (11)	***** (09)	***** (04)	***** (01)				
							◇◇◇◇◇◇ (01)						
<i>Psychotria spectabilis</i>	===== (09)	===== (09)										===== (02)	===== (08)
	***** (13)	***** (13)										***** (02)	***** (04)
		***** (13)	***** (07)	***** (07)	***** (07)	***** (05)	***** (02)						

Figura 4: Caracterização da fenologia reprodutiva das 16 espécies. ===== botão; ***** flores; ***** frutos imaturos; ◇◇◇◇◇◇ frutos maduros. Os números entre parênteses se referem ao número de indivíduos.

Continuação

Espécies	2003		2004									
	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Cordia nodosa</i>		==== (01)	==== (01)						==== (04)	==== (07)	==== (05)	==== (09)
	***** (01)	***** (07)	***** (02)	***** (05)	***** (02)	***** (02)	***** (04) ◇◇◇◇◇◇ (02)	***** (01) ◇◇◇◇◇◇ (01)		***** (06) ***** (01)	***** (04)	***** (09) ***** (03)
<i>Palicourea sp.</i>	==== (01)						==== (01)	==== (03)	==== (07)	==== (04)	==== (05)	
	***** (02) ***** (06)	***** (06)	***** (03) ◇◇◇◇ (03)	***** (05) ◇◇◇◇ (01)	***** (03)				***** (05)	***** (12) ***** (01)	***** (05) ***** (04)	***** (03) ***** (05)
<i>Rinorea pubiflora</i>	==== (01)						==== (06)	==== (15)	==== (20)	==== (26)	==== (09)	==== (02)
	***** (06) ***** (08)	***** (11)	***** (09)	***** (07)	***** (02)				***** (04)	***** (24) ***** (03)	***** (14) ***** (10) ◇◇◇◇◇◇ (01)	***** (01) ***** (10)
<i>Rinorea macrocarpa</i>							==== (07)	==== (11)	==== (12)	==== (12)	==== (02)	
	***** (01)	***** (01)	***** (01)	***** (03)					***** (05)	***** (15)	***** (05) ***** (02)	***** (03) ***** (02) ◇◇◇◇◇◇ (02)

Continuação

Espécies	2003		2004									
	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Tabernaemontana undulata</i>	(05)	(02)		(02)	(01)						(01)	(09)
	■■■■■■ (04)	■■■■■■ (01)		■■■■■■ (2)								■■■■■■ (03)
	♣♣♣♣ (03)	♣♣♣♣ (01)	♣♣♣♣ (02)									
				◇◇◇◇◇◇ (01)	◇◇◇◇◇◇ (01)							
<i>Ryania pyrifera</i>	(02)	(01)	(04)	(07)	(11)	(14)	(14)	(11)	(12)	(12)	(02)	
	■■■■■■ (01)								■■■■■■ (12)	■■■■■■ (07)	■■■■■■ (02)	
	♣♣♣♣ (01)	♣♣♣♣ (01)							♣♣♣♣ (01)	♣♣♣♣ (10)	♣♣♣♣ (01)	
<i>Geonoma aspidifolia</i>		(03)	(01)	(01)	(01)		(01)	(04)	(05)	(08)	(06)	(03)
		■■■■■■ (01)									■■■■■■ (01)	■■■■■■ (01)
			♣♣♣♣ (01)	♣♣♣♣ (03)	♣♣♣♣ (05)	♣♣♣♣ (05)	♣♣♣♣ (08)	♣♣♣♣ (06)	♣♣♣♣ (06)	♣♣♣♣ (03)	♣♣♣♣ (05)	
<i>Geonoma deversa</i>	(02)	(03)	(05)	(03)	(02)	(02)	(02)	(04)	(03)	(07)	(07)	(04)
	■■■■■■ (01)	■■■■■■ (01)	■■■■■■ (03)	■■■■■■ (01)	■■■■■■ (02)		■■■■■■ (01)	■■■■■■ (01)	■■■■■■ (01)	■■■■■■ (01)	■■■■■■ (02)	
	♣♣♣♣ (03)		♣♣♣♣ (04)	♣♣♣♣ (03)	♣♣♣♣ (04)	♣♣♣♣ (03)	♣♣♣♣ (07)	♣♣♣♣ (06)	♣♣♣♣ (07)	♣♣♣♣ (07)	♣♣♣♣ (05)	♣♣♣♣ (05)
				◇◇◇◇◇◇ (01)						◇◇◇◇◇◇ (02)		

Continuação

Espécies	2003		2004									
	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Ischnosiphon martianus</i>				===== (16)	===== (02)							
			 (09) (05) (01)						
				***** (03)	***** (07)	***** (12)	***** (12)	***** (01)				
					◇◇◇◇◇◇ (02)	◇◇◇◇◇◇ (01)	◇◇◇◇◇◇ (02)	◇◇◇◇◇◇ (03)				
<i>Ichnanthus panicoides</i>		===== (01)	===== (02)	===== (04)	===== (01)	===== (02)	===== (05)	===== (01)	===== (05)	===== (07)	===== (12)	===== (02)
		 (01) (04) (02) (04) (05) (03) (07) (08) (09) (02)
	***** (03)	***** (03)		***** (01)	***** (03)	***** (04)	***** (07)	***** (05)	***** (05)	***** (06)	***** (10)	***** (01)
								◇◇◇◇◇◇ (01)	◇◇◇◇◇◇ (03)	◇◇◇◇◇◇ (01)	◇◇◇◇◇◇ (01)	
<i>Ichnanthus sp.</i>					===== (01)		===== (02)	===== (04)	===== (04)	===== (02)	===== (01)	===== (01)
				 (01)	 (01) (04) (03) (01) (01)	
	***** (02)	***** (01)					***** (03)	***** (02)	***** (05)	***** (02)	***** (01)	***** (02)
				◇◇◇◇◇◇ (01)			◇◇◇◇◇◇ (02)		◇◇◇◇◇◇ (01)	◇◇◇◇◇◇ (03)		
<i>Heliconia acuminata</i>				===== (16)	===== (32)	===== (07)	===== (02)					
			 (05) (18) (08) (05)					
					***** (09)	***** (10)	***** (06)	***** (06)				
						◇◇◇◇◇◇ (01)	◇◇◇◇◇◇ (02)	◇◇◇◇◇◇ (02)	◇◇◇◇◇◇ (01)			

As 16 espécies observadas representaram três padrões fenológicos. Oito espécies tiveram padrão de floração anual. As espécies *Psychotria spectabilis*, *Heliconia acuminata* e *Ischnosiphon martianus* apresentaram duração dos episódios de floração intermediário (>1 mês e <5 meses). Foi observado para *Psychotria brachybotrya*, *P. cincta*, *Ryania pyrifera*, *Rinorea pubiflora* e *R. macrocarpa* longos episódios de floração (>1 mês e <5 meses). Seis espécies apresentaram padrão de floração sub-anual (*Tabernaemontana undulata*, *Palicourea* sp., *Psychotria sciaphila*, *Cordia nodosa*, *Ichnanthus* sp. e *Geonoma deversa*) enquanto duas espécies tiveram padrão de floração contínuo (*Geonoma aspidiifolia* e *Ichnanthus panicoides*) (Figura 4).

Quanto à sincronia da floração entre os indivíduos co-específicos as espécies foram enquadradas em três categorias: alta (todas as espécies com padrão anual intermediário); média para todas as espécies do padrão anual longo e cinco das espécies do padrão sub-anual e baixa para *Geonoma deversa*, *G. aspidiifolia*, *Ichnanthus* sp. e *I. panicoides* (Figura 4).

Quanto à frutificação, quatro espécies frutificaram por um curto período de 3 a 5 meses e quatro tiveram a duração entre seis a nove meses (Figura 4). Quatro espécies apresentaram padrão de frutificação sub-anual e três frutificaram durante 11 meses.



Figura 5: a) Flor de *Psychotria sciaphila*; b) Indivíduo de *Ichnanthus* sp.; c) Fruto maduro de *Psychotria cincta*; d) Fruto imaturo de *Geonoma aspidifolia*; e) Indivíduo de *Ichnanthus panicoides*; f) Flor de *Tabernaemontana undulata*; g) Fruto maduro de *Ischnosiphon martianus*; h) Inflorescência de *Heliconia acuminata*; i) Inflorescência de *Psychotria brachybotrya*.

4.2. Morfologia floral

4.2.1. *Rinorea pubiflora* (Benth.) Sprague & Sandwith e *Rinorea macrocarpa* (C. Mart. ex Eichler) Kuntze.

As inflorescências de *Rinorea pubiflora* e *Rinorea macrocarpa* são racemosas, axilares, laterais ou sub-laterais com uma média de 5,25 cm \pm 1,01 e 3,81cm \pm 0,94 de comprimento com cerca de 22 e 25 flores por inflorescência respectivamente. A posição das inflorescências em relação à planta diferiu entre as duas espécies. As inflorescências de *Rinorea pubiflora* encontram-se lateralmente inclinadas e de *Rinorea macrocarpa* ereta. As flores são actinomorfas, isostêmones, heteroclamídeas e pentâmeras. A corola é dialipétala de coloração creme amarelado pilosa na parte externa (código da cor Y₁₀-M₀₀-C₀₀) (Figura 7a; 7c).

O cálice creme esverdeado é densamente piloso, assim como o pedicelo. Os pedicelos das flores de *R. pubiflora* estão curvado para baixo fazendo com que as flores fiquem pêndulas na inflorescência. O comprimento da corola de *Rinorea pubiflora* (6mm) foi maior do que em *Rinorea macrocarpa* (4mm), enquanto que o diâmetro foi menos variável entre as duas espécies (2,11mm e 2,0 mm respectivamente).

O androceu de *Rinorea pubiflora* e *Rinorea macrocarpa* é composto por cinco estames férteis, dialistêmones. As anteras são brancas, introrsas, bitecas, basifixas com deiscência longitudinal. O gineceu das duas espécies apresenta ovário súpero, densamente piloso, tricarperlar, sendo dois óvulos em cada lóculo em *R. pubiflora* e três óvulos em *R. macrocarpa*. O estigma é truncado em *R. pubiflora* e pulvinado em *R. macrocarpa*.

4.2.2. *Palicourea* sp.

As flores estão dispostas em inflorescências do tipo corimbo, com cerca de 49 (2 – 135) flores por inflorescência, emitida entre dois pares de folhas. As inflorescências medem 7,83 cm \pm 1,95 (n=30) de comprimento e 7,07 cm \pm 1,66 de diâmetro e pedúnculo com 3,79 cm \pm 1,18 de comprimento (Figura 8g). As flores são subsésseis, hermafroditas, actinomorfas e isostêmones. A corola é amarela (código da cor S₀₀-Y₇₀-M₀₀), gamopétala, pentâmera, formando um tubo de consistência rígida com cerca de 2,09 cm \pm 0,18 de comprimento e 4,34 mm \pm 0,85 de abertura (n=60). Na região média basal deste tubo há um anel de tricomas longos que fecham e protegem a câmara nectarífera. O nectário é epígino, lobado e em forma de colar localizado na base do tubo da corola.

O androceu é composto por cinco estames férteis, dialistêmones, epipétalos. Os filetes e as anteras são glabros, amarelados, fundidos até a porção mediana com o tubo da corola e alternipétalos. As anteras são dorsifixas, bitecas, com cerca de 4 mm (n=40) de comprimento e possuem deiscência longitudinal. A altura em que se encontram as anteras é cerca de 1,6 cm \pm 0,07 (n=60) de comprimento. O pistilo mede cerca de 1,52 \pm 0,08 cm (n=60) de comprimento, possui ovário ínfero, pentacarpelar, pentalocular com um óvulo em cada lóculo. O estigma é bífido e os lacínios ficam úmidos quando receptivo. Não houve diferenças na posição das anteras e altura dos pistilos (Figura 8f).

4.2.3. *Psychotria spectabilis* Steyrm.

As flores estão dispostas em inflorescências do tipo capítulo, compostas por oito brácteas amarelas (código da cor S₁₀-Y₆₀-M₆₀), com cerca de 8 (5-11) flores por inflorescência, emitida entre um par de folhas. As inflorescências medem cerca de 3,81cm ± 0,36 (n=15) de comprimento e 6,16 cm ± 0,69 (n=15) de diâmetro. As flores são sésseis, hermafroditas, actinomorfas e isostêmones. O cálice também é densamente piloso na face externa de cor creme amarelado. A corola branca (código da cor S₀₀-Y₀₀-M₀₀) é densamente pilosa na face externa, gamopétala e pentâmera (Figura 8a). Na região média basal da corola há um anel de pêlos longos que fecham e protegem a câmara nectarífera. O nectário é epígino, lobado e em forma de colar localizado na base do tubo da corola.

O androceu é composto por cinco estames férteis, dialistêmones, epipétalos em ambos os morfos. Os filetes e as anteras são glabros, brancos e alternipétalos. As anteras são dorsifixas, bitecas com deiscência longitudinal. O gineceu possui ovário ínfero, bilocular com um óvulo em cada lóculo.

A população de *Psychotria spectabilis* observada nesse estudo apresentou dois tipos florais: flores brevistilas e longistilas. Os resultados das medições florais estão apresentados na tabela 2 mostrando diferenças altamente significativas quanto à posição das anteras ($t = -31,74$, $p < 0,001$), comprimento do pistilo ($t = 36,77$, $p < 0,001$) e tamanho da superfície estigmática ($t = -18,65$, $p < 0,001$). Não houve diferença significativa no comprimento ($t = -1,03$, $p = 0,31$) nem no diâmetro ($t = -1,02$, $p = 0,31$) das flores entre os dois morfos (Figura 8e).

Tabela 2: Dimensões florais de *Psychotria spectabilis* Steyrm.

Características florais	Morfos			
	Brevestila (n=30)		Longestila (n=30)	
	X	Dp	X	Dp
Comprimento da flor (cm)	3,22	0,09	3,16	0,30
Diâmetro da flor (cm)	1,13	0,14	1,09	0,13
Superfície estigmática (mm)	4,83	0,79	1,73	0,45
Comprimento do pistilo (cm)	1,38	0,09	3,03	0,22
Altura do estame ^a (cm)	3,22	0,10	2,25	0,12
Distância do estigma e das anteras	1,75	0,13	1,82	0,34

^a As medidas dos estames foram feitas desde a base da corola até o ápice da antera.

4.2.4. *Cordia nodosa* Lam.

As flores estão dispostas em inflorescências do tipo panícula de cimeira, com eixos bifurcados escorpióides tendo cerca de 29 (2 – 105) flores por inflorescência, emitida tanto entre a bifurcação dos ramos como na parte mais saliente das domáceas. As inflorescências medem $3,88\text{cm} \pm 0,58$ (n=15) de comprimento e $4,62\text{cm} \pm 0,83$ de diâmetro e pedúnculo com $1,38\text{cm} \pm 0,39$ de comprimento (Figura 9c). As flores são sésseis, hermafroditas, actinomorfas, isostêmones, com corola creme (código da cor S₁₀-Y₁₀-M₀₀), gamopétalas e pentâmeras com cálice piloso creme alaranjado. Na região média basal deste tubo há um anel de pêlos longos que fecham e protegem a câmara nectarífera. O nectário é epígino localizado na base do tubo da corola.

As diferenças entre os dois morfos florais foram altamente significativas para a altura do pistilo ($t=12,51$, $p<0,001$), a posição das anteras ($t= -8,26$, $p<0,001$), distância do estigma e das anteras ($t=13,03$, $p<0,001$) e comprimento da corola ($t= -14,55$, $p<0,001$), enquanto que o diâmetro da corola ($t=0,19$, $p=0,85$) foi estatisticamente similar (Tabela 3) (Figura 9f; 9g).

O androceu é composto por quatro estames férteis, dialistêmones, epipétalos de coloração creme. Os estames estão fundidos na porção mediana do tubo da corola e alternipétalos. As anteras são dorsifixas, bitecas com deiscência longitudinal com pólen pulverulento. O pistilo possui ovário súpero, tetralocular com um óvulo em cada lóculo e estilete duplamente bifido, terminado em quatro estigmas com os lacínios livres entre si. A superfície estigmática foi semelhante para os dois morfos (Tabela 3).

Tabela 3: Dimensões florais de *Cordia nodosa* Lam.

Estruturas (mm)	Morfos			
	Brevestila (n=30)		Longestila (n=30)	
	Média	Dp	Média	Dp
Diâmetro da flor	0,54	0,06	0,54	0,07
Comprimento da corola	0,95	0,05	0,77	0,04
Altura do pistilo	0,70	0,06	0,89	0,03
Altura dos estames ^a	0,84	0,08	0,60	0,04
Distância entre anteras e estigma	0,13	0,06	0,28	0,03
Superfície estigmática	< 1	0	< 1	0

^a A altura dos estames foi feita desde a base da corola até o ápice da antera.

4.2.5. *Ryania pyrifera* (Rich.) Uittien & Sleumer

Ryania pyrifera possui flores solitárias, axilares, hermafroditas, actinomorfas, monoclamídeas, dialitépalas (cinco tépalas) com cerca de $5,43\text{cm} \pm 0,64$ de comprimento (levando-se em consideração os estames) e $8,12\text{cm} \pm 0,93$ de diâmetro. As tépalas são carnosas, brancas na face interna (código da cor S₀₀-Y₀₀-M₀₀), e amarelo esverdeado na face externa com pêlos estrelados marrons (código da cor S₂₀-Y₁₀-M₀₀). As flores são polistêmones com uma média de 62 estames por flor (n=15).

Ryania pyrifera apresentou flores com heteromorfismo no comprimento do pistilo (Tabela 4; Figura 9a; 9b). Devido a essa variação foram classificados a partir do comprimento do pistilo: flores de pistilo curto medem (0,5 -1,5 cm) e flores de pistilo comprido (1,5-3,5 cm). As análises estatísticas mostraram, diferenças altamente significativas para o comprimento do pistilo (t=26,07, p<0,001), não havendo variação na altura dos estames (t= -1,33, p= 0,19) e nem no comprimento (t=3,2, p=0,0027) e diâmetro da flor (t= -2,14, p=0,037).

Nos dois morfos, os estames apresentam filetes brancos e anteras róseas com pólen pulverulento e deiscência longitudinal, enquanto que os pistilos tem coloração variando de róseos a avermelhados. O gineceu é composto por ovário súpero, densamente piloso e unilocular. O número de óvulos variou entre os dois morfos: flores de pistilo curto tiveram uma média de 102 óvulos e as flores de pistilo comprido 126 óvulos. Foram analisados 50 estigmas que se apresentaram tetra, penta e hexapartidos, sendo que o último tipo ocorreu

principalmente nas flores de pistilo comprido. A câmara nectarífera está localizada em torno do ovário, onde o néctar é acumulado.

Tabela 4: Dimensões florais de *Ryania pyrifera*.

Estruturas	Morfotipos			
	Estilete curto		Estilete longo	
	Média	Dp	Média	Dp
Diâmetro da flor	8,41	0,87	7,97	0,69
Comprimento da corola	4,01	0,37	4,56	0,86
Altura do pistilo	0,80	0,33	2,87	0,27
Altura dos estames	3,81	0,24	3,71	0,33

O heteromorfismo ocorreu no mesmo indivíduo e até mesmo no mesmo ramo. Foi observado também uma variação na proporção de flores com pistilo comprido e flores de pistilo curto em cada indivíduo (Tabela 5, Figura 6).

Tabela 5: Proporção quanto ao número de tipos florais por indivíduo de *Ryania pyrifera*.

Indivíduo	Nº flores	Pistilo curto (%)	Pistilo comprido (%)
1	12	16,66 (n=2)	83,33 (n=10)
2	17	17,64 (n=3)	82,23 (n=14)
3	30	33,33 (n=20)	66,66 (n=10)
4	10	20,00 (n=2)	80,00 (n=8)
5	8	25,00 (n=2)	75,00 (n=6)
6	19	78,94 (n=15)	21,05 (n=4)
7	4	75,00 (n=3)	25,00 (n=1)
8	11	81,81 (n=9)	27,27 (n=3)
9	24	75,00 (n=18)	25,00 (n=6)

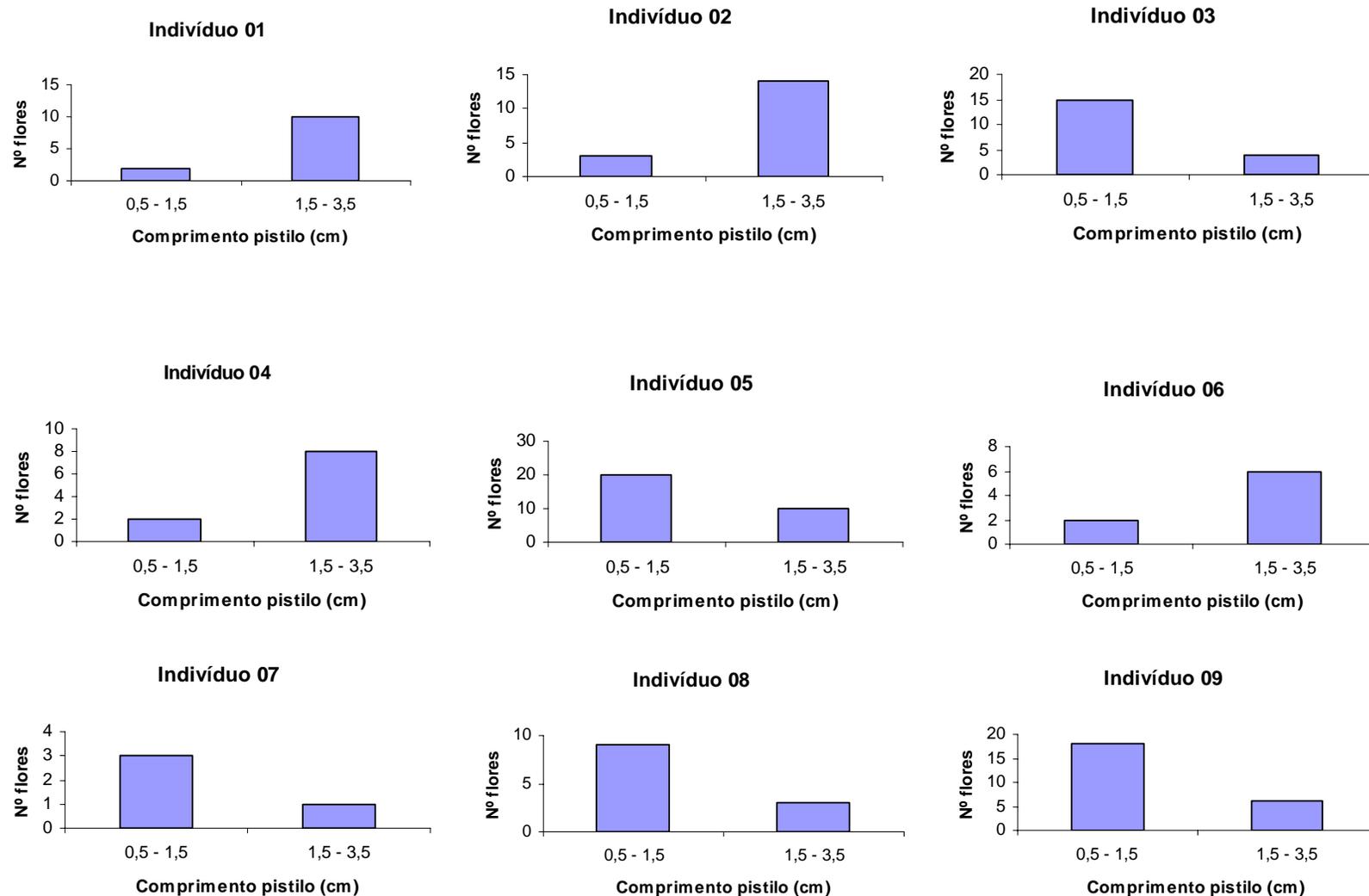


Figura 06: Distribuição dos tipos florais entre os indivíduos de *Ryania pyrifera*.

4.3. Biologia floral e polinização

4.3.1. *Rinorea pubiflora* (Benth.) Sprague & Sandwith e *Rinorea macrocarpa* (C. Mart. ex Eichler) Kuntze.

Os botões florais das duas espécies demoram em média quatro semanas para começar a antese. As flores de *Rinorea pubiflora* e de *Rinorea macrocarpa* começaram a abrir ainda de madrugada entre 3:30 e 4:00h. Um pouco depois da abertura do botão e durante todo o dia até o final da tarde (16:00h) foi possível sentir um odor adocicado emitido pelas flores, sendo mais intenso entre 8:00 e 10:00h. O vermelho neutro corou os lobos da corola, sugerindo que as pétalas podem atuar como regiões de emissão de odor. Logo no início da abertura o estigma já se encontrava receptivo, mas a liberação de pólen só ocorreu depois de 6:00h. As flores se abriram lentamente com uma seqüência de eventos que durou cerca duas horas para estarem completamente abertas. No final da tarde as pétalas começaram a murchar e ficaram amareladas.

A antese durou somente um dia, mas as flores permaneceram por mais 48 horas nas inflorescências. Desta forma, as flores velhas funcionaram como um “display” para as abelhas as flores das duas espécies de *Rinorea*. No segundo ou terceiro dia, o cálice, a corola e os estames caíam permanecendo o pedicelo e o ovário nas flores que tinham sido polinizadas. A produção de néctar foi baixa para as duas espécies, sendo maior em *Rinorea pubiflora* (Tabela 6). Não foi possível obter a concentração de néctar por flor, tendo em vista a pouca quantidade que secretam. Então, a média da concentração foi obtida com o preenchimento de um capilar de 1 µl.

Tabela 6: Média do volume por flor e concentração de néctar produzido pelas flores de *Rinorea pubiflora* e *Rinorea macrocarpa* entre 8:00 e 14:00hs.

Espécies	Volume (µl)	Concentração (%)
<i>Rinorea pubiflora</i> (n=132)	0,3	21
<i>Rinorea macrocarpa</i> (n=85)	0,2	14

As visitas por animais as flores das duas espécies de *Rinorea* ocorreu durante todo o dia, especialmente no período da manhã, entre 7:00 e 11:00h. Três espécies de abelhas e uma espécie de borboleta foram registradas visitando as flores de *Rinorea pubiflora* (Tabela 7). *Melipona fulva* (Tribo Meliponini) é o polinizador mais freqüente, apresentando comportamento do tipo “buzz pollination”. Como as flores de *R. pubiflora* são pêndulas, para conseguir coletar pólen e néctar *Melipona fulva* pousa nas flores e vibra seu tórax sobre as anteras e coloca o aparelho bucal entre os estames. Nesta posição o pólen aderido no tórax e no abdômen da abelha tocam o estigma. Em sua rota, visita quase todas as flores em antese em um mesmo indivíduo, deslocando-se em seguida para outro indivíduo. As outras espécies de abelha apresentaram comportamento diferente, pousando nas flores e introduzindo o aparelho bucal para coletar pólen e néctar, sem a vibração do tórax (Figura 7f).

Tabela 7: Visitantes florais de *Rinorea pubiflora* (Benth.) Sprague & Sandwith e a freqüência de visitas.

Espécies	Freqüência de visitas (%)
<i>Melipona fulva</i> Lepeletier, 1836	15 a 45
<i>Augochloropsis</i> sp.	5 a 15
<i>Xenochlora</i> sp.	5 a 15
<i>Entheus priassus priassus</i> Linnaeus, 1758 ♂	0 a 5

Vespas de médio a grande porte visitaram as flores de *Rinorea pubiflora*, mas não foi possível identificá-las. Suas visitas foram mais freqüentes durante o período da manhã principalmente no início da floração. Ao pousar nas inflorescências, introduziam o aparelho bucal nas flores em antese para coleta de néctar. Todas as flores em antese eram visitadas duas ou três vezes por dia, principalmente no período da manhã. Visitavam todas as flores em antese. As lepidópteras foram menos freqüentes, visitando as flores de *Rinorea pubiflora* somente no período da manhã. Apenas uma espécie foi identificada, *Entheus priassus priassus* (Família Hesperiiidae), embora *Rinorea pubiflora* receba visita de outras espécies.

Foram registradas cinco espécies de abelhas, uma espécie de borboleta e uma espécie de coleóptero visitando as flores de *Rinorea macrocarpa* (Tabela 8). Todas as espécies de abelhas apresentaram comportamento semelhante ao visitar as flores, pousando na flor em antese e introduzindo a cabeça entre as anteras para coletar pólen, tocaram no estigma com o tórax (Figura 7e; 7g). Foi encontrado pólen nas mandíbulas, no tórax e nas curbículas.

As visitas das lepidópteras foram menos freqüentes ocorrendo principalmente no período da manhã, coincidindo com horário de maior produção de néctar. *Rinorea macrocarpa* recebeu visita de várias espécies de borboletas, mas somente uma espécie foi identificada, *Charis auius* (Família Riodinidae). Ao pousar nas inflorescências introduzem a probóscide no interior da flor para coletar néctar, não tocando nos estames e nem no estigma. Os Curculionidae foram os visitantes menos freqüentes. Eles ficam parados na raque da inflorescência e introduzem o aparelho bucal pela lateral das pétalas para coletar néctar não tocando nas anteras e nem no estigma.

Tabela 8: Visitantes florais de *Rinorea macrocarpa* (C. Mart. ex Eichler) Kuntze e a frequência de visitas.

Espécies	Frequência de visitas (%)
<i>Paratrigona euxanthospila</i> Camargo & Moure, 1994	5 a 15
<i>Tetragona dorsalis</i> (Smith, 1854)	5 a 15
<i>Tetragona essequiboensis</i> (Swarz, 1940)	5 a 15
<i>Plebeia alvarengai</i> Moure, 1994	0 a 5
<i>Trigona fulviventris</i> Guérin, 1835	15 a 45
<i>Charis auius</i> Cramer, 1776 ♂	5 a 15

4.3.2. *Palicourea* sp.

A abertura floral ocorreu a partir das 4:30 horas, estando a flor completamente aberta em torno de 7:00h. O estigma tornou-se receptivo logo após a abertura da flor por volta de 5:30h, e as anteras começaram a liberação do pólen um pouco depois. As flores de *Palicourea* sp. tiveram apenas um dia de duração. As flores abertas permaneceram com uma consistência firme até por volta das 16:00h, quando a corola começou perder sua turgidez e murchar. Neste mesmo período, as anteras começam a escurecer (coloração amarronzada). No dia seguinte, 24 horas depois da abertura da flor, o cálice, a corola e o estilete caíram permanecendo apenas o ovário e o disco nectarífero. Não foi detectado odor nas flores. A produção de néctar foi maior na parte da manhã com volume médio por flor de $5\mu\text{l} \pm 4,2$ e concentração de $20\% \pm 3,8$ (n=20).

A observação dos visitantes ocorreu entre os meses de agosto a outubro de 2004 entre 6:00 as 16:00h, com um total de 60 horas. Os visitantes foram uma espécie de beija-flor, uma abelha e uma borboleta. O beija-flor *Thalurania furcata* (Família Trochilidae) foi o principal polinizador de *Palicourea* sp. (Tabela 9). Suas visitas iniciavam-se por volta das 6:00h sendo mais intensas entre 8:00 e 10:00h e prolongando-se até o final da manhã, havendo poucas visitas no período da tarde. A fêmea dessa espécie foi a mais frequente, mas o macho também visitou as flores de *Palicourea* sp. Todas as flores abertas no dia eram visitadas, mesmo aquelas dispostas a poucos centímetros do chão. Durante as visitas na flor *Thalurania furcata* tocou as anteras e o estigma.

Palicourea sp. também foi visitada pela abelha *Trigona fulviventris* Guérin, 1985 (Tribo – Meliponini) que começou a coleta de pólen e néctar por volta das 7: 45 h. Essa espécie comportou-se com pilhadora pois, além de permanecer muito tempo no mesmo indivíduo na maior parte do tempo ficava perfurando a base da corola em busca de néctar. O restante do tempo ela gastava coletando pólen. Ao pousar na flor, *Trigona fulviventris* introduzia a cabeça na entrada da corola tocando nas anteras e estigma simultaneamente, visto que as estruturas reprodutivas encontravam-se dispostas no mesmo nível dentro da flor. Poucas espécies de borboletas visitaram as flores de *Palicourea* sp., sendo identificadas apenas espécie de *Adelotype* sp1 ♂.

Tabela 9: Visitantes florais de *Palicourea* sp.

Espécies	Frequência de visitas (%)
<i>Adelotype</i> sp1. ♂	0 a 5
<i>Trigona fulviventris</i> Guérin, 1835	15 a 45
<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin,1788) (fêmea)	15 a 45
<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin,1788) (macho)	5 a 15

4.3.3. *Psychotria spectabilis* Steyrm.

A abertura das flores ocorreu entre 3:00h e 4:00h, e cerca de duas horas após esse período todas as flores já estavam completamente abertas. O estigma tornou-se receptivo por volta de 6:00h e a liberação de pólen ocorreu por volta das 7:00h. O teste de peroxidase feito de duas em duas horas desde a abertura da flor até o final da tarde (16:00h) mostrou maior receptividade entre 9:00 e 11:00h. A duração da flor foi de um dia. Durante o período da manhã as flores apresentaram coloração branca, mas após 24h os lobos da corola ficaram amarelados e as anteras amarronzadas. No dia seguinte, 24 horas depois da abertura, a corola e o estilete caíram permanecendo apenas o cálice, o ovário e o disco nectarífero. Não foi detectado odor nas flores. O volume e concentração foi de $10\mu\text{l} \pm 6,10$ e $21\% \pm 2,14$ para as flores longistilas (n=15) e $12\mu\text{l} \pm 3,95$ e $23\% \pm 5,67$ para as flores brevistilas (n=15).

Um total de 78h de observação dos visitantes foi feito entre 6:00 as 15:00h, sendo registradas duas espécies de abelha e dois beija-flores. As primeiras visitas eram feitas pelo beija-flor *Phaethornis bourcieri* (Família Trochilidae) a partir das 7:00h, prolongando-se até o final da tarde, por volta de 16:00h (Figura 9d). Essa espécie de beija-flor foi o polinizador

mais freqüente e responsável pelas visitas legítimas nos dois tipos florais (Tabela 10). Suas visitas foram mais intensas entre 7:00 e 11:00h. O macho de *Thalurania furcata* também visitou as flores de *Psychotria spectabilis*, mas com menor freqüência. Durante as visitas às flores, os beija-flores inseriram o bico no tubo floral, mantendo contato primeiro com as anteras e depois com o estigma (flores brevistilas), enquanto em flores longistilas o processo foi inverso. Os beija-flores visitavam todas as flores em antese no mesmo indivíduo e em indivíduos mais próximos.

Tabela 10: Visitantes florais de *Psychotria spectabilis* Steyrm e sua freqüência de visitas.

Espécies	Freqüência de visitas (%)
<i>Trigona fulviventris</i> Guérin, 1835	5 a 15
<i>Plebeia minima</i> (Gribodo, 1893)	0 a 5
<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin, 1788) (macho)	5 a 15
<i>Phaethornis bourcieri</i>	15 a 45

As duas espécies de abelhas observadas visitando as flores de *Psychotria spectabilis* foram: *Trigona fulviventris* (Figura 9c) e *Plebeia minima*. A primeira abelha foi mais freqüente, mas coletou pólen somente nas flores brevestilas que possuem os filetes inseridos na parte superior da corola. Nas flores longistilas *Trigona fulviventris* não conseguia alcançar as anteras para coletar pólen, sendo raras as visitas nesse morfotipo. A outra abelha, *Plebeia minima* teve o mesmo comportamento de *Trigona fulviventris* conseguindo coletar pólen e tocar no estigma das flores brevistilas e por ser menor, conseguia entrar nas flores longistilas para coletar pólen. Elas foram consideradas pilhadoras, pois passaram muito tempo em um mesmo indivíduo coletando pólen, tocando raramente as estruturas reprodutoras. As visitas de *Trigona fulviventris* e *Plebeia minima* foram mais freqüentes entre 8:00 e 10:00h.

4.2.4. *Cordia nodosa* Lam.

As flores de *Cordia nodosa* abriram entre 7:30h e 8:00h, e neste horário o estigma já se encontrava receptivo, com aspecto brilhante e pegajoso, mas a liberação de pólen ocorreu somente às 8:30h. O odor foi fracamente percebido, mas o teste com vermelho neutro corou principalmente a parte mediana das pétalas indicando a presença de regiões emissoras de odor. Os lobos das pétalas ficam perpendiculares a flor por volta das 9:00h indicando a completa abertura da flor. A partir de 11:00h a corola começou a murchar ficando amarronzada. No dia seguinte, as flores polinizadas ainda tinham seus cálices e ovários na inflorescência, caindo somente as pétalas e estilete. A permanência dessas estruturas indicou a formação de frutos, visto que na maioria das flores todas as estruturas caíam e não se via formação de frutos nelas. O volume e concentração foi $1\mu\text{l} \pm 0,37$ e $13,67\% \pm 1,03$ para as flores de pistilo comprido (n=30) e de $1\mu\text{l} \pm 0,18$ e $14,29\% \pm 2,36$ para as flores de pistilo curto (n=30).

Foram feitas 25 horas de observação de visitantes entre os meses de agosto a outubro de 2004. Um total de sete espécies de borboletas (sete – Riodinidae) e (uma – Nymphalidae) e uma espécie de abelha foram registradas visitando as flores de *Cordia nodosa* (Tabela 11). As visitas da abelha *Plebeia minima* foram mais intensas entre 8:00 e 10:00h. Esta espécie realizava as visitas solitariamente ou em pequenos grupos de dois a seis indivíduos, que abordavam a maior parte das inflorescências na planta. *Plebeia minima* ao pousar frontalmente sobre a flor de *C. nodosa* para coletar pólen tocava nos estigmas das flores longestilas com seu abdômem cheio de pólen. Essa espécie de abelha teve comportamento de pilhadora, pois ficou muito tempo no mesmo indivíduo coletando somente pólen. As borboletas foram os visitantes mais frequentes e começaram as visitas entre 8:30 a 9:00 hs. Elas pousavam nos lobos da

corola introduzindo a probóscide para coletar néctar tocando as anteras e o estigma. Visitavam várias flores em antese na planta e se afastavam em busca de mais recurso em outros indivíduos da espécie. Além das espécies de borboletas identificadas, outras espécies visitaram *Cordia nodosa*. Vespas de médio a grande porte também visitaram, mas não foi possível identificá-las. As visitas desse grupo eram rápidas, mas durante todo o período de antese visitaram duas ou três vezes todas as flores abertas do dia. As espécies de vespa e o comportamento das mesmas foi semelhante ao observado em *Rinorea pubiflora*.

Tabela 11: Visitantes florais de *Cordia nodosa* Lam. e sua frequência de visitas.

Espécies	Frequência de visitas (%)
<i>Stalactis calliope</i> Linnaeus, 1958 ♂	5 a 15
<i>Stalactis zephiritis</i> Dalman, 1823 ♀	15 a 45
<i>Nymphidium menaleus</i> Stoll, 1782 ♂	5 a 15
<i>Nymphidium acheronis</i> Boisduval, 1836 ♂	5 a 15
<i>Hypothyris thea</i> Hewitson, 1852 ♂	5 a 15
<i>Setabis myrtes</i> Westwood, 1851 ♂	5 a 15
<i>Plebeia minima</i> (Gribodo, 1893)	15 a 45
<i>Adelotype</i> sp1. ♂	15 a 45

4.2.5. *Ryania pyrifera* (Rich.) Uittien & Sleumer

Os botões de *Ryania pyrifera* começaram a abrir por volta das 22:00h. A seqüência de eventos começa com o afastamento das cinco tépalas uma a uma que lentamente abrem espaço para a saída de um tufo de estames. Os estames emergem da base do ovário e antes que as tépalas se afastem completamente os filetes já se encontram estendidos. Por volta das 5:00h do outro dia as tépalas já estão estendidas. Durante a seqüência de abertura da flor é possível

sentir um odor adocicado, que intensifica durante o dia e dura até o final da tarde. As regiões emissoras de odor estão distribuídas irregularmente na parte interna das tépalas principalmente na base. A produção de néctar pôde ser detectada já a partir do início da abertura da flor. Não houve diferenças significativas no volume ($t=0,10$, $p=0,92$) e na concentração ($t=0,80$, $p=0,43$) do néctar entre os diferentes tipos florais. O volume e concentração das flores de pistilo curto foram $11\mu\text{l} \pm 6,36$ e $32\% \pm 4,45$ ($n=10$) e das flores de pistilo comprido de $11\mu\text{l} \pm 5,95$ e $34\% \pm 6,13$ ($n=10$).

A receptividade do estigma foi maior entre 6:00 e 12:00h, coincidindo com o horário de maior frequência dos visitantes. O estigma quando receptivo tem aspecto viscoso e brilhante e no final da tarde se encontra seco. As anteras começaram a liberação de pólen por volta das 4:00h. O pólen de *Ryania pyrifera* é pulverulento e quando os visitantes estavam na flor uma nuvem de pólen era depositada por todas as peças florais. No final do dia ($\pm 17:00\text{h}$) os estames se emaranharam girando em torno da câmara nectarífera tanto no sentido horário quanto no sentido anti-horário, e as sépalas se encurvaram para o centro. Em flores com pistilos compridos após 56 horas, restaram somente os pistilos, caindo os estames, as tépalas e a câmara nectarífera, enquanto as flores com pistilos curtos caíram todas, indicando que não houve formação de frutos.

Os visitantes de *Ryania pyrifera* foram quatro espécies de abelha e duas espécies de beija-flor (Tabela 12). Além desses visitantes duas espécies de vespas de pequeno porte (não identificadas) visitaram com frequência as flores dessa espécie. Os primeiros visitantes chegaram por volta das 7:30h. As abelhas foram os visitantes mais frequentes, sendo a *Ptilotrigona lurida* (Tribo Meliponini) o principal visitante. Assim como *Ptilotrigona lurida*,

as demais abelhas ao coletar pólen se apoiavam nas anteras e com a ajuda das pernas juntavam cerca de cinco a oito anteras produzindo movimentos nos estames de dentro para fora e vice e versa, liberando nesse momento uma nuvem de pólen. Algumas vezes chegavam a descer na sépala através dos filetes para coletar néctar.

Foi encontrado pólen espalhado por todo o corpo das abelhas, depositado principalmente no tórax, no abdômen e nas corbículas. As recompensas oferecidas foram pólen e néctar, mas as abelhas passaram a maior parte do tempo coletando pólen. Embora a produção de néctar seja alta, a visita dos beija-flores (*Phaethornis bourcieri* e *Thalurania furcata*) foi rara, ocorrendo somente no período da manhã. Não foi possível destacar nenhuma espécie como polinizadora, pois nenhum visitante tocou com frequência o estigma das flores, principalmente das flores de pistilo comprido.

Tabela 12: Visitantes florais de *Ryania pyrifera* (Rich.) Uittien & Sleumer.

Espécies	Frequência de visitas (%)
<i>Ptilotrigona lúrida</i> (Smith, 1854)	15 a 45
<i>Plebeia minima</i> (Gribodo, 1893)	0 a 5
<i>Plebeia minima</i> (Gribodo, 1893)	5 a 15
<i>Stilbochlora</i> sp.	5 a 15
<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin, 1788)	0 a 5
<i>Phaethornis bourcieri</i>	0 a 5

4.4. Sucesso reprodutivo

O sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) das seis espécies foi avaliado através da polinização natural e está detalhado nas tabelas. Todas as seis espécies apresentaram alto potencial reprodutivo, mas baixo sucesso reprodutivo. Houve variação no número de frutos formados entre os diferentes morfos de *Cordia nodosa* e *Psychotria spectabilis*. O número de frutos formados foi maior nas flores longistilas em *Cordia nodosa*, nas flores brevistilas em *Psychotria spectabilis*. Já em *Ryania pyrifera*, somente as flores de pistilo comprido formaram frutos (Figura 8d). Embora *Cordia nodosa* apresente 4 óvulos por flor, apenas uma semente por fruto foi observada em todos os frutos formados (Figura 8h).

Tabela 13: Sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) por polinização aberta das espécies que apresentam flores com dois tipos florais. (B: flor com pistilo curto; L: flor com pistilo longo)

Características	<i>Psychotria</i>					
	<i>Ryania pyrifera</i>		<i>spectabilis</i>		<i>Cordia nodosa</i>	
	B	L	B	L	B	L
Nº de flores	62	46	78	178	397	113
Nº de frutos formados por flores	0	2	36	119	12	5
Nº de sementes formadas por frutos	0	34	64	189	12	5
Razão de frutos por flores	0	0,043	0,46	0,36	0,03	0,04
Razão de sementes por óvulo	0	0,0068	0,16	0,13	0,003	0,01
PERS	0	0,00029	0,073	0,046	0,00009	0,0004

A produção de flores para as duas espécies de *Rinorea* foi alta, mas poucas chegaram a formar frutos maduros (Figuras 7b; 7d). Em *Rinorea macrocarpa*, somente 13% das flores formaram frutos imaturos, chegando a ficar maduro apenas 0,19%. O número de frutos imaturos abortados também foi alto em *Rinorea pubiflora* (80%), chegando a maturação

apenas 1,3% dos frutos. Em *Palicourea* sp, 68% das flores marcadas formaram frutos (Figura 9h), com um PERS de 44%.

Tabela 14: Sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) por polinização aberta das espécies homostílicas.

Características	<i>Palicourea</i> sp.	<i>R. pubiflora</i>	<i>R. macrocarpa</i>
Nº de flores	1.097	4.050	4.013
Nº de frutos formados por flores	755	53	8
Nº de sementes formadas por frutos	3.609	256	38
Razão de frutos por flores	0,68	0,013	0,0019
Razão de sementes por óvulo	0,65	0,010	0,0010
PERS	0,44	0,0013	0,0000019

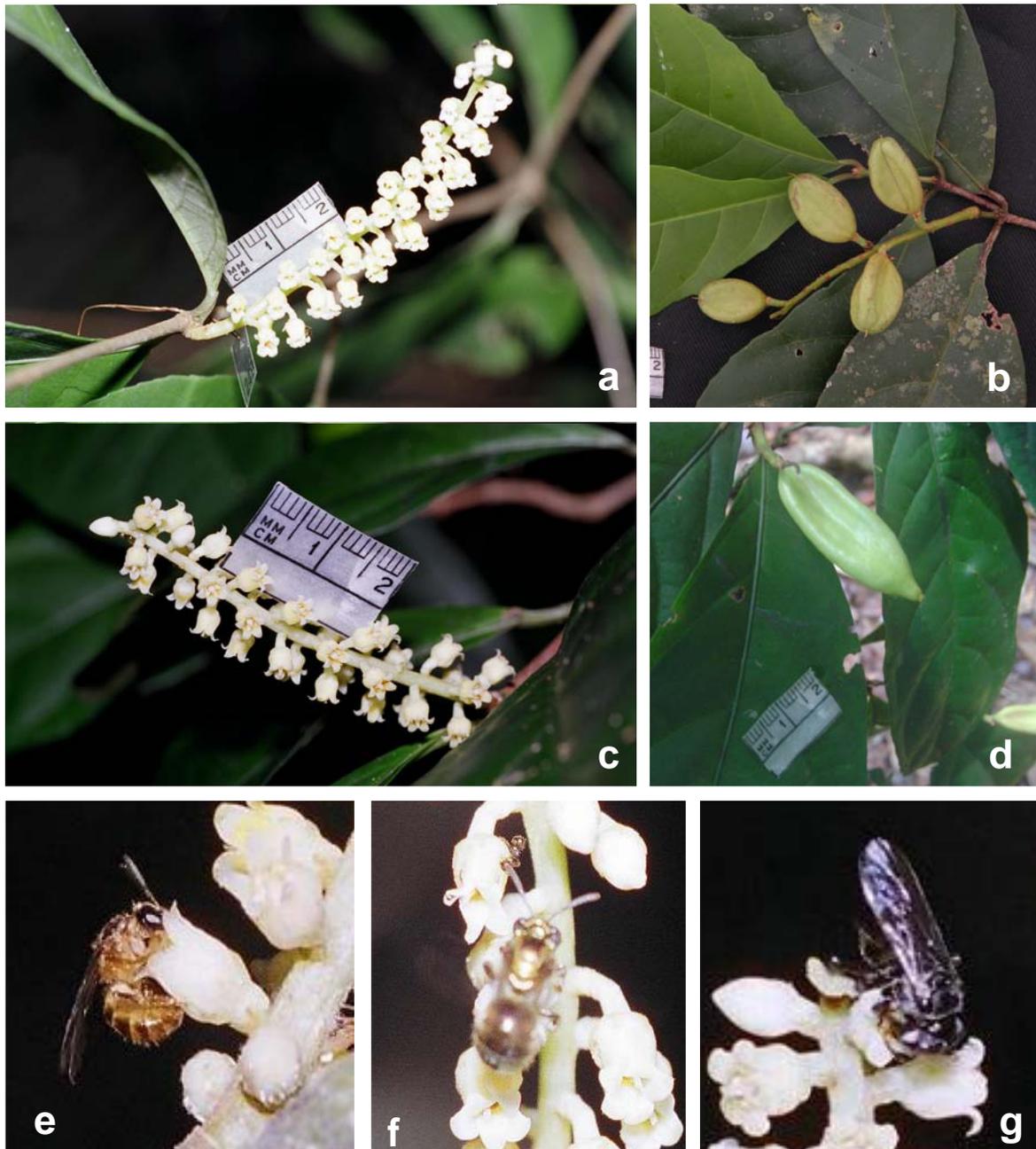


Figura 7: a) Inflorescência de *Rinorea pubiflora*; b) Frutos imaturos de *R. pubiflora*; c) Inflorescência de *Rinorea macrocarpa*; d) Fruto imaturo de *R. macrocarpa*; e) Abelha coletando pólen na flor de *R. macrocarpa*; f) *Xenochlora* sp. (Tribo Auglochlorini) visitando a flor de *R. pubiflora*; g) *Trigona fulviventris* (Tribo Meliponini) visitando a flor de *R. macrocarpa*.



Figura 8: a) Inflorescência de indivíduo com flor longistila de *Psychotria spectabilis*; b) Frutos maduros de *P. spectabilis*; c) *Trigona fulviventris* visitando a flor brevistila de *P. spectabilis*; d) *Phaethornis bourcierii* visitando as flores de *P. spectabilis*; e) Detalhes da flor e pistilo dos dois morfos de *P. spectabilis* (barra 1cm); f) Detalhes da flor e do gineceu de *Palicourea* sp. (Barra 1cm); g) Inflorescência de *Palicourea* sp.; h) Fruto imaturo de *Palicourea* sp.

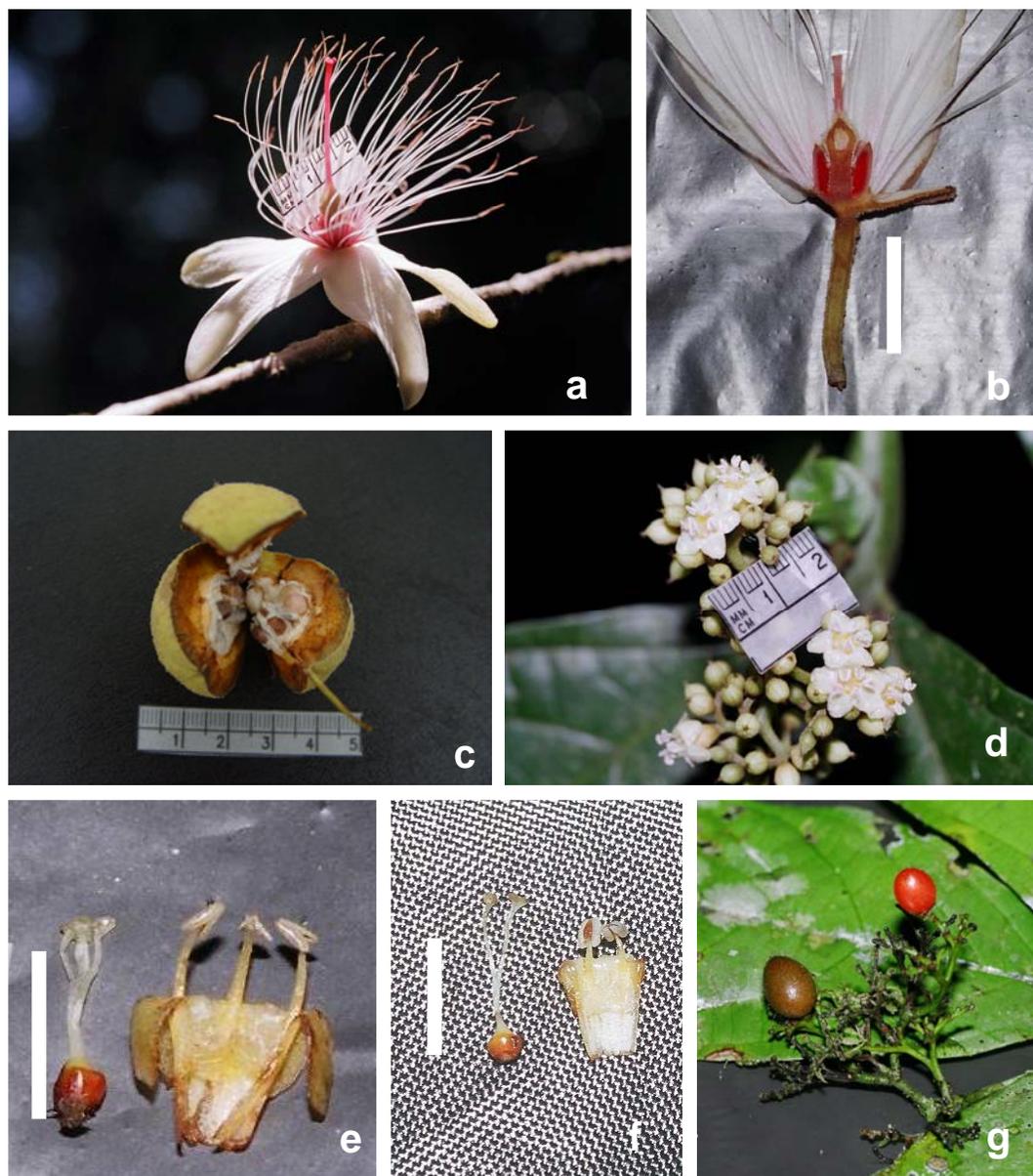


Figura 9: a) Flor de *Ryania pyrifera* com pistilo comprido; b) Detalhes da flor de pistilo curto de *R. pyrifera* (barra 2cm); c); Fruto maduro de *R. pyrifera* d) Inflorescência de *Cordia nodosa*; e) Detalhes da flor e pistilo de indivíduo brevistilo de *C. nodosa* (barra 5mm); f) Detalhes da flor e pistilo de indivíduo longistilo de *C. nodosa* (barra 5mm); g) Fruto maduro de *C. nodosa*.

V. DISCUSSÃO

5.1. Fenologia

As espécies estudadas apresentaram padrões de floração e frutificação bastante sazonais. Comparado com os estudos realizados em florestas tropicais secas (1.500 mm anuais de chuva) e muito úmidas na Costa Rica (4.000 mm), florestas montanas (2.900 mm) na Costa Rica e floresta úmida em Barro do Colorado (2.800 mm), os padrões observados nas 16 espécies estudadas se aproximam mais dos observados nas florestas úmidas (Croat, 1975; Opler *et al.*, 1980; Koptur *et al.*, 1988). Em todos os estudos acima citados a duração da estação seca é apontada como o fator responsável pelos picos de floração mais ou menos distintos.

Entre os padrões registrados nesse estudo, houve predominância do padrão anual, seguido do padrão sub-anual. De acordo com Newstrom *et al.* (1994), diferentes tipos de florestas tropicais podem ter diferentes padrões fenológicos em relação à mudanças na distribuição da chuva e na composição florística. Por exemplo, o padrão supra-anual ocorre principalmente em florestas de Dipterocarpaceae na Malásia enquanto que, em floresta tropical úmida observa-se um padrão contínuo na comunidade com espécies representando todos os tipos de padrões.

Em florestas tropicais muito úmidas o padrão de floração sub-anual predomina entre as espécies (Newstrom *et al.*, 1994; Bawa *et al.*, 2003). Na região de Manaus, Martiniano (2004) observou um aumento no número de espécies do sub-bosque em flor quando havia diminuição

na quantidade de chuva, com predominância do padrão anual. A frutificação, no entanto, ocorreu independentemente da quantidade de chuva.

Ao analisar as espécies de Rubiaceae em separado, os resultados são semelhantes aos de Garjardo-Martin e Morellato (2003) no sub-bosque de floresta Atlântica, onde as espécies disponibilizaram flores e frutos durante o ano não apresentando correlações significativas com os fatores climáticos.

Quanto à relação da precipitação com os diferentes hábitos, as arvoretas tiveram floração concentrada na época seca, enquanto que os arbustos disponibilizaram flores e frutos, independente da quantidade de chuva. Na Costa Rica, a floração das arvoretas e os arbustos como único grupo, esteve concentrada no início da estação chuvosa em floresta seca, no final da estação chuvosa em floresta ripária adjacente à floresta seca (Opler *et al.*, 1980) e na transição entre a seca e a chuvosa nas florestas montanas (Koptur *et al.*, 1988). Na Ilha do Barro do Colorado o pico de floração dos arbustos ocorreu no início da estação chuvosa, mas o pico para as arvoretas ocorreu durante a estação seca (Croat, 1975).

A falta de padronização nos conceitos e métodos de amostragem fornece diferentes resultados, o que muitas vezes dificulta comparações com outros tipos de floresta. Por exemplo, diferentes amplitudes para a definição de arvoretas podem ser a causa das diferenças nos padrões observados para este grupo. No presente estudo apenas indivíduos com altura menor ou igual a cinco metros foram incluídos, enquanto no estudo de Croat (1975) o limite superior foi de 10 metros, o que deve incluir espécies com sistemas radiculares mais profundos e, portanto com maior independência das condições de seca.

O comportamento fenológico das espécies herbáceas, principalmente *Heliconia acuminata* e *Ischnosiphon martianus*, se assemelha mais ao estudo na floresta úmida da Ilha

do Barro do Colorado, onde as herbáceas tiveram o pico de floração ocorrendo no meio da estação chuvosa (Croat, 1975). Wright e Calderon (1995) demonstraram que a maior parte das monocotiledôneas de Barro do Colorado tem seu período médio de floração durante a época chuvosa, independente de seu hábito ou do ambiente onde ocorrem e sugerem que as tendências filogenéticas são o fator mais importante na determinação dos períodos de floração para 1173 espécies de todos os hábitos estudados. A ocorrência do pico de floração de *Heliconia acuminata* e *Ischnosiphon martianus* (que apresentaram o maior número de indivíduos florindo) no meio da estação chuvosa poderia ser apenas o resultado de tendências filogenéticas, embora as outras duas espécies herbáceas tenham florescido irregularmente durante o ano sem sazonalidade evidente.

Ainda existe bastante dúvida sobre quais são os mecanismos que disparam a antese das flores nas regiões tropicais, mas a maior parte das evidências sugere que estes deve incluir alguma mudança ambiental provocada pelo início das chuvas como por exemplo, a restauração do potencial de água no solo (Reich e Borchert, 1982, 1984). Wright (1991) sugere também a possibilidade de que a queda na umidade relativa do ar durante a estação seca seja o fator que dispare a antese.

Frase de conclusão

5.2. Espécies do estudo de caso

5.2.1. Morfologia floral e biologia floral

As flores de *Rinorea macrocarpa* e *R. pubiflora* apresentam atributos associados às síndromes de melitofilia definidas por Faegri e van der Pijl (1979) como, antese diurna, corolas relativamente curtas de cor creme amarelada, baixa produção de néctar, muitas flores

por inflorescência e emissão de odor adocicado. Em *Ryania pyrifera*, as flores com muitos estames à vista na posição vertical e as tépalas na horizontal permitindo o livre acesso ao centro da flor e a recompensa (néctar), são geralmente visitadas por várias espécies de animais podendo ser classificadas como flores do tipo pincel de acordo com Faegri e van der Pijl (1979). Embora *Cordia nodosa* apresente atributos associados à síndrome de melitofilia o comportamento e frequência de visitas das borboletas permite enquadrá-la também na síndrome de psicofilia.

Nas espécies de Rubiaceae, os atributos florais, tais como, flores tubulosas de coloração conspícua, parede da corola espessa, presença de pêlos protetores internos que evitam a pilhagem de néctar por insetos pequenos, produção de néctar e ausência de odor indicam que as espécies *Psychotria spectabilis* e *Palicourea* sp. podem ser enquadradas na síndrome de ornitofilia descrita por Faegri e van der Pijl (1979). A posição terminal das inflorescências, bem como a disposição lateralmente inclinada da maioria das flores de ambas as espécies, facilita o acesso e a retirada de néctar por beija-flores, que possuem o hábito de pairar durante a visita (Stiles, 1975).

As flores de *Psychotria spectabilis* são brancas, mas a inflorescência possui um conjunto de brácteas de alaranjado intenso que servem como atrativo visual, assim como a coloração amarelada das flores de *Palicourea* sp. Essas características associadas com a sincronia de floração observada nas duas espécies podem estimular o deslocamento dos animais entre as plantas e exercer um papel importante na atração de beija-flores, pois esses animais enxergam cores desse espectro, aumentando as chances de polinização cruzada (Stiles, 1975).

Os dois morfos florais de *Cordia nodosa* apresentaram diferenças significativas quanto à altura dos estames e comprimento do estilete. No entanto, não houve diferenças na superfície estigmática nem hercogamia recíproca, pois a altura do estigma de um morfo foi diferente a posição das anteras no morfo oposto. Essas evidências mostram que *Cordia nodosa* pode estar apresentando um tipo de polimorfismo estilar não muito conhecido (polimorfismo no comprimento do estilete), pois se considerarmos a diferença encontrada no comprimento da corola, a variação ocorreu somente no comprimento do estilete. A característica morfológica desse polimorfismo mostra que o nível dos estames nos dois morfos é similar na altura (Barrett *et al.*, 2000). De acordo com Richards e Barrett (1992), o polimorfismo no comprimento do estilete não é qualificado como uma distília verdadeira por causa da ausência de hercogamia recíproca. A ausência de hercogamia recíproca pode estar relacionada com o tamanho pequeno da flor, onde variações inerentes no processo de desenvolvimento podem restringir a manutenção de pequenas diferenças entre anteras e estigmas.

De acordo com Barrett *et al.* (2000) a maior parte dos estudos assume que a aparente desarmonia na posição das estruturas sexuais representa uma transição na evolução da distília e que o polimorfismo no comprimento do estilete estaria nessa condição. O polimorfismo no comprimento do estigma foi registrado em outras espécies do gênero, (*Cordia alliodora* - Borshier, 1995), e em outra população de *Cordia nodosa* no município de Manaus/AM (Costa, 2004). O polimorfismo no comprimento do estigma também é comum nas espécies de *Narcissus* (Amarallidaceae) (Baker *et al.*, 2000a, b).

Já a população de *Psychotria spectabilis* apresentou fortes evidências de heterostilia, tais como hercogamia recíproca associada a diferenças na superfície estigmática. Essa característica é bastante comum na maioria das Rubiaceae, principalmente no gênero

Psychotria (Hamilton, 1990; Faivre e McDade, 2001; Lau e Bosque, 2003; Castro e Araújo, 2004). A maior parte das espécies heterostílicas é adaptada à polinização por animais de língua comprida e comumente possuem flores actinomorfas, tubulares com hercogamia recíproca (Lloyd e Webb 1992a; 1992b).

De acordo com Ree (1997) a heterostilia associada às diferenças na superfície estigmática pode influenciar o fluxo de pólen entre os morfos, onde flores brevistilas possuem superfície estigmática maior do que flores longistilas, compensando a deposição desigual do pólen. Dois aspectos da morfologia floral podem explicar a maior habilidade do estigma das flores brevistilas em receber pólen. Primeiro, em *Psychotria spectabilis*, o estigma brevistilo é estatisticamente mais largo do que o estigma longistilo e conseqüentemente oferece uma maior área de contato com o polinizador. E segundo, devido ao seu comprimento, os estiletos das flores longistilas curvam-se e encostam na parede do tubo da corola, tornando o estigma deslocado para fora da posição central. O estigma nessa posição tem menor probabilidade de entrar em contato com o corpo do polinizador do que os estigmas que tendem a ocupar a posição central, que é o caso das flores brevistilas.

Ao contrário de *Psychotria spectabilis*, a população de *Palicourea* sp. apresentou flores homostílicas, mesmo pertencendo a um gênero quase exclusivamente distílico (Taylor, 1997). A homostilia no gênero *Palicourea* não é comum, citada somente para as espécies *P. alpina* (Sw.) DC. (Tanner, 1982) e *P. macrobotrys* (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult (Coelho e Barbosa, 2003). Entretanto, esses resultados ainda não permitem afirmar a ocorrência da homostilia nessa espécie, pois somente uma população foi observada, sendo necessárias observações em outras regiões com outras populações, definindo a distribuição geográfica para verificar se a homostilia é comum a espécie como um todo, ou apenas a populações

isoladas. Richards (1986) sugere que a homostilia está associada com a perda da incompatibilidade. Embora não se tenha estudado o sistema reprodutivo de *Palicourea* sp., a provável homostilia da espécie comparado com os dados de Coelho e Barbosa (2003) permite inferir que a espécie estudada também poderia ser autocompatível.

A população de *Ryania pyrifer*a apresentou variação no comprimento dos pistilos, com flores de estiletos longos e curtos ocorrendo na mesma planta. Caso semelhante foi encontrado por Martiniano (2004) *Ryania speciosa* Vahl. Em taxa heterostílicos esse polimorfismo é acompanhado por um sistema dialético de auto-incompatibilidade esporofítica que previne a autopolinização e fertilização intramorfos e é considerada como um mecanismo que promove a fertilização cruzada (Barrett, 1990).

A presença de heteromorfismo floral com diferenças significativas no comprimento do pistilo associado às diferenças na superfície estigmática, tamanho do ovário, e número de óvulos indicam a existência de andromonoiccia funcional na população estudada de *Ryania pyrifer*a. Outra importante característica encontrada que permite indicar a existência desse sistema sexual foi a formação de frutos somente em flores de pistilo comprido e a variação na proporção de tipos florais entre os indivíduos. As flores de pistilo curto parecem apresentar, portanto, um gineceu não funcional o que a caracteriza como flores funcionalmente estaminadas. Heteromorfismo no mesmo indivíduo foi encontrado também em duas espécies do gênero *Solanum*, *S. stramonifolium* (Bezerra e Machado, 2003) e *S. paniculatum* (Forni-Martins *et al.*, 1998), com formação de frutos apenas nas flores de estilete longo.

5.2.2. Polinização

As abelhas foram consideradas os principais polinizadores das duas espécies de *Rinorea*, mas apesar das similaridades na morfologia das inflorescências, das flores e atrativos, as espécies de abelhas foram diferentes, assim como o comportamento das mesmas durante a visita. As abelhas que visitaram as flores de *Rinorea pubiflora* vibram as anteras durante a visita, enquanto que as abelhas visitantes de *Rinorea macrocarpa* não apresentaram esse tipo de comportamento. Embora *R. pubiflora* tenha anteras com deiscência longitudinal, as flores foram polinizadas por duas espécies de abelhas (*Melipona fulva* e *Augochloropsis*), registradas na literatura como tendo capacidade de promover a polinização vibrátil (Avanzi e Campos, 1997; Lopes e Machado, 1986; Oliveira-Filho e Oliveira, 1988). O comportamento do tipo “buzz pollination” é comumente observado em flores com anteras poricidas que oferecem principalmente pólen como recompensa (Bawa, 1983).

Além disso, a floração ocorreu na mesma época para as duas espécies, descartando a possibilidade de competição interespecífica (Stiles, 1977; Bawa, 1983; Appanah, 1985; van Schaik *et al.*, 1993) sugerem que a sincronia poderia ser uma adaptação a fatores abióticos, pois esses fatores podem levar tanto a maximização quanto a minimização da sobreposição fenológica entre as espécies de planta.

Os beija-flores que visitam *Psychotria spectabilis*, parecem seguir linhas de captura, não mostrando territorialidade (Sazima *et al.*, 1996) durante as visitas. Esse tipo de comportamento pode auxiliar no maior fluxo de pólen entre os indivíduos e, conseqüentemente, maior sucesso reprodutivo (Coelho e Barbosa, 2003). Apesar das características ornitófilas, as flores de *P. spectabilis* também foram visitadas por abelhas e

borboletas, porém com menor frequência. A abelha *Trigona fulviventris* foi considerada como pilhadora, pois somente coletava pólen nas flores brevistilas, o que era facilitado pelo posicionamento das anteras no ápice da corola.

O volume e a concentração de néctar em *Psychotria spectabilis* e *Palicourea* sp. foi baixo em relação a alta produção de néctar observado em várias espécies ornitófilas (Sazima *et al.*, 1996; Buzato *et al.*, 2000). Sendo assim, essa baixa produção de néctar registrada pode representar uma estratégia para que os animais precisem visitar flores de outras plantas em busca de mais recompensas gerando com isso, um grande movimento entre os indivíduos da mesma espécie e promovendo a polinização cruzada, principalmente para *Psychotria spectabilis*. Tanto *P. spectabilis* como *Palicourea* sp. apresentam alta sincronia no indivíduo e entre os indivíduos, tornando assim alto o volume de néctar na população durante o pico de floração, período de maior frequência dos beija-flores.

A única espécie de abelha (*Plebeia minima*) que visitou as flores de *Cordia nodosa* se comportou como “ladra de pólen”, enquanto que as borboletas e as vespas se comportaram como polinizadoras. Na Reserva Ducke Costa (2004) observou vários representantes das ordens Lepidoptera, Diptera, Coleoptera e Hymenoptera visitando as flores de *Cordia nodosa*. De acordo Richards (1986), plantas que recebem visitas de diferentes grupos de insetos são consideradas entomófilas generalistas. Boshier (1997) também observou uma grande variedade de potenciais polinizadores para *Cordia alliodora*.

Em *Ryania pyrifera*, o comportamento das abelhas não permitiu distinguir qual espécie seria o principal polinizador, pois raramente essas espécies tocavam o estigma. Outra espécie do mesmo gênero, apresentando características morfológicas semelhantes (*Ryania speciosa*) foi polinizada por abelhas da tribo Euglossinae, que pousavam nas tépalas e filetes para coletar

néctar (Martiniano, 2004). Uma espécie de Euglossinae foi vista somente uma vez, com esse mesmo comportamento, nas flores de *Ryania pyrifera*. Abelhas da família Apidae também visitaram as flores de *R. speciosa*, coletando somente pólen (Martiniano, 2004). Outras espécies da família apresentam semelhante característica (Bullock e Solis-Magallanes 1990; Momose *et al.*, 1998; Machado e Oliveira, 2000).

5.2.3. Sucesso reprodutivo

O sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) das seis espécies foi baixo embora tenham apresentado um alto potencial reprodutivo. Vários fatores podem influenciar nesse sucesso. De acordo com Bawa (1990), em muitas espécies de plantas nem todos os óvulos se tornam semente, muitas vezes influenciado pelo número de grãos de pólen depositados no estigma. Outra causa seria a competição por recursos onde as flores que abrem primeiro têm maior probabilidade de retenção do que aquelas que abrem mais tarde (Bawa e Webb, 1984), o que provavelmente pode ter acontecido com as espécies estudadas.

As duas espécies de *Rinorea* produziram muitas flores, mais o número de frutos abortados foi alto. Caso semelhante foi encontrado por Doungyotha e Owens (2002) com *Pterocarpus macrocarpus* Kurz. De acordo com esses autores, a alta taxa de frutos abortados para espécies auto-incompatíveis ocorre principalmente devido a curta distância do movimento dos polinizadores na planta durante o curto período de receptividade.

Psychotria spectabilis apresentou diferenças na fecundidade entre os morfos florais, sendo maior nas flores brevistilas. Diferença no fluxo de pólen é comum em espécies distílicas. Os estudos de Levin (1968), Ornduff (1970) e Weller (1980) têm demonstrado essa

tendência, mas ao contrário de *P. spectabilis*, a deposição de pólen foi maior nos estigmas longistilos. Isso ocorreu porque o estigma longistilo dessas espécies são maiores do que os brevistilos, condição contrária a *Psychotria spectabilis*, *Palicourea padiflora* (Ree, 1997) e *Palicourea fendleri* (Lau e Bosque, 2003) em que os estigmas brevistilos apresentaram-se mais largos e receberam mais pólen do que os estigmas longistilos. Essas evidências indicam que o tamanho do estigma talvez seja mais importante na diferença do fluxo de pólen do que a posição do estigma.

O comportamento do polinizador também pode influenciar no padrão de deposição do pólen. De acordo com Coelho e Barbosa (2004) os polinizadores que visitaram indistintamente os diferentes morfos de *Psychotria poeppigiana* permitiram um fluxo de pólen simétrico, com igual proporção de frutos formados entre os morfos. Isso pode ter ocorrido justamente devido ao dimorfismo no comprimento do estilete, onde as flores brevistilas apresentaram estigmas bem maiores do que as longistilas para compensar a menor fecundidade desse tipo floral.

Em *Cordia nodosa*, o maior número de frutos formados ocorreu nas flores com pistilo comprido. Como não houve diferenças na superfície estigmática, a posição do estigma poderia ser então responsável por esse resultado, pois a transferência de pólen de flores brevistilas para o estigma de flores longistilas é facilitada pelo contato de uma gama maior de visitantes com esses órgãos reprodutivos, enquanto que o contrário é dificultado muitas vezes pela morfologia floral (Pailler *et al.*, 1998).

A ausência na formação de frutos em flores de pistilo curto que ocorre em *Ryania pyrifera* poderia ser explicada pelo sistema sexual encontrado nela (andromonoiccia funcional), onde esse tipo de flor estaria atuando somente como doadora de pólen e o gineceu representaria um órgão vestigial.

VI. CONCLUSÕES

Oito espécies apresentaram padrão de floração anual, seis padrão de floração sub-anual e duas padrão contínuo. A sincronia foi alta nas espécies com padrão anual intermediário, média para as espécies do com padrão anual longo e sub-anual e baixa para as espécies do padrão contínuo.

As espécies de hábito arbustivo floresceram sem relação com a precipitação, exceto *Psychotria brachybotrya* que floresceu no meio da época chuvosa. Quanto à frutificação, cinco das seis espécies frutificaram na época chuvosa.

As arvoretas floresceram e frutificaram durante a estação seca. Entre as ervas, *Heliconia acuminata* e *Ischnosiphon martianus* floresceram e frutificaram na estação chuvosa, enquanto que *Ichnanthus panicoides* e *Ichnanthus* sp. tiveram o maior número de indivíduos florindo e frutificando no final da estação seca.

As espécies *Rinorea macrocarpa*, *Rinorea pubiflora*, *Cordia nodosa* e *Ryania pyrifera* apresentam síndrome para melitofilia, enquanto *Psychotria spectabilis* e *Palicourea* sp. apresentam síndrome para ornitofilia.

A presença de heteromorfismo floral e frutos formados somente por flores de pistilo comprido indicam a existência de andromonoiccia funcional na população estudada de *Ryania pyrifera*.

As flores de *Cordia nodosa* apresentaram polimorfismo no comprimento do estilete e as de *Psychotria spectabilis* hercogamia recíproca, enquanto que em *Palicourea* sp., as flores são homostílicas.

Em *Cordia nodosa* e *Psychotria spectabilis*, houve diferença na proporção de frutos formados entre os morfos. Todas as seis espécies apresentaram alto potencial reprodutivo, mas um baixo sucesso reprodutivo pré-emergente.

VII. REFERÊNCIAS

- 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(3): 335-346.
- Appanah, S. 1985. General flowering in the climax rain forest of Southeast Asia. *Journal of Tropical Ecology*, 1: 225–240.
- Ashton, P.S.; Givnish, T.J.; Appanah, S. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist*, 132: 44–66.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 15(4):257-267.
- Avanzi, M.R.; Campos, M.J.O. 1997. Estrutura de guildas de polinização de *Solanum aculeatissimum* Jacq. e *S. variable* Mart. (Solanaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 57: 247-256.
- Baker, A.M.; Thompson, J.D.; Barrett, S.C.H. 2000. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*: I. Floral variation and style-morph frequencies. *Heredity*, 84: 504-515.
- Baker, A.M.; Thompson, J.D.; Barrett, S.C.H. 2000. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*: II. Mating patterns and fertility. *Heredity*, 84: 516-526
- Barrett, S.C.H. 1990. The evolution and adaptive significance of heterostyly. *Tree*, 5:144-148.

- Barrett, S.C.; Linley, K.J.; Baker, A.M. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*, 85: 253-265.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In Jones, C.E.; Little, R.J. (Eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. pp. 395 – 410.
- Bawa, K.S.; Webb, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical tree: Implications for evolution of paternal and maternal reproduction patterns. *American Journal of Botany*, 71(4): 736-751.
- Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E.; Grayum, M.H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany*, 72 (3): 346–356.
- Bawa, K.S.; Perry, D.R.; Beach, J.H. 1985b . Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*, 72(3): 331–345.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions, sexual systems and pollen flow-comentary. In: Bawa, K.S.; Hadley, M. (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO, Paris. pp. 17-20.
- Bawa, K.S.; Ng, F.S.P. 1990. Phenology-Comentary. In: Bawa, K.S.; Hadley, M. (eds.). *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. UNESCO, Paris. pp. 3-13.
- Bawa K. S.; Kang, H.; Grayum M.H. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90 (6): 877-887.

- Bezerra, E.L.S.; Machado, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (SOLANACEAE) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica*, 17(2): 247-257.
- Bierregaard, Jr, R.O.; Lovejoy, T.E.; Kapos, V.; Santos, A.A.; Hutchings, R.W. 1992. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *Bioscience*, 42: 859-866.
- Borshier, D.H. 1995. Incompatibility in *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. *Canadian Journal of Botany*, 73: 445-456.
- Bullock, S.H.; Solis-Magallanes, J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22(1): 22-35.
- Buzato, S.; Sazima, M.; Sazima, I. 2000. Humming-bird-pollinated floras at three Atlantic forest site. *Biotropica*, 32(6): 824-841.
- Castro, C.C.; Araujo, A.C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 244: 131-139.
- Coelho, C.P.; Barbosa, A.A.A. 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. *Revista Brasileira de Botânica* 26(3): 403-413.
- Coelho, C.P.; Barbosa, A.A.A. 2003. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Muell. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 481-489.
- Costa, M.A.S. 2004. *Estudo comparativo de morfotipos de Cordia nodosa Lam. (Boraginaceae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus-Am, baseado em análise morfologia, ecológica e molecular*. Dissertação de Mestrado – INPA/UFAM. Manaus. 77 p.

- Croat, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island. *Biotropia*, 7(4): 270-277.
- Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology: A practical Approach*. Oxford University Press. New York. 250 p.
- d'Eça-Neves, F.F.; Morellato, L.P. 2004. Método de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. *Acta botanica brasílica*, 18(1): 99-118.
- Doungyotha, Y.; Owens, J.N. 2002. The reproductive biology and reproductive success of *Pterocarpus macrocarpus* Kurz. *Biotropica*, 34(1): 58-67.
- Dulmen, A. van. 2001. Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colombia. *Plant Ecology*, 153: 73-85.
- Faegri, K.; van der Pijl. L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, New York. 244p.
- Faivre, A.M.; McDade, L.A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany*, 88 (5): 841-853.
- Frankie, G.W.; Baker, H.G.; Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62: 881-919.
- Forni-Martins, E.R.; Marques, M.C.M.; Lemes, M. 1998. Biologia floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 21(2): 117-124.

- Gajardo – Martin, I.S.; Morellato, L.P. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26(3): 299-309.
- Gentry, A. H.; Emmons, H. L. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forest. *Biotropica*, 19(3): 216-227.
- Hamilton, C.W. 1990. Variation on a distylous theme in a Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55: 62-75.
- Herrera, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. In Lloyd, D.G; Barrett, S.C.H (Eds.). *Floral biology: Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*. Chapman & Hall. New York. pp. 65-87.
- Kato, M. 1996. Plant-pollinator interactions in the understory of a Lowland Mixed Dipterocarp Forest in Sarawak. *American Journal of Botany*, 83(6): 732-743.
- Kay, K.M.; Schemeske, D.W. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica*, 35(2): 198-207.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W.; Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interaction. *Annual Review of Ecology Systematics*, 29:83-112.
- Koptur, S.; Haber, W.A.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 323-346.
- Kress, J.; W.; Beach, H. J. 1994. Flowering Plants Reproductive Systems. In McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Henry, A. H.; Gary, S. H. (Eds). *La Selva, Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 161-182.
- Krishnan, R. M. 2002. Reproductive phenology of a wet forest understorey in the Western Ghats, South India. *Global Ecology & Biogeography*, 11: 179-182.
- Küppers, H. 1999. *Dumont's Farbenatlas*. Du Mont Buchverlag, Köln. 167 p.

- Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica*, 29(1): 29-37.
- Lau, P.; Bosque C. 2003. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis. *Oecologia*, 15: 593-600.
- Levin, D.A. 1968. The breeding system of *Lithospermum carolinense*: adaptation and counter adaptation. *American Naturalist*, 102: 427-441.
- Lloyd D. G.; Webb, C. J. 1992a. The evolution of heterostyly. In S. C. H. Barrett (Ed.). *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin. pp.151–178.
- Lloyd D. G.; Webb, C. J. 1992b. The selection of heterostyly. In S. C. H. Barrett (Ed.). *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin. pp.179–193.
- Lopes, A.V.; Machado, I.C.S. 1986. Biologia floral de *Swartzia pickelii* Killip ex Ducke (Leguminosae Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae-Euglossini). *Revista Brasileira de Botânica*, 9(1): 17-24.
- Machado, A.O.; Oliveira, P.E. 2000. Biologia floral e reprodutiva de *Casearia grandiflora* Camb. (Flacourtiaceae). *Revista Brasileira Botânica*, 23(3): 1-12.
- 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.

- Martiniano, T.M. 2004. *Biologia floral e diversidade de recursos de espécies de sub-bosque em um fragmento florestal urbano no Município de Manaus – AM*. Dissertação de Mestrado – INPA/UFAM, Manaus. 125p.
- Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Kato, M.; Nagamasu, H.; Sakai, S.; Harrison, R.D.; Itioka, T.; Hamid, A.A.; Inoue, T. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany*, 85(10): 1477-1501.
- Newstrom, L. E.; Frankie, W. G.; Baker, H.G. 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2): 141-159.
- Oliveira-Filho, A.T.; Oliveira, L.C.A. 1988. Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, 11(1): 23-32.
- Opler, P. A.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- Ornduff, R. 1970. Incompatibility and the pollen economy of *Jepsonia parryi*. *American Journal of Botany*, 57:1036-1044.
- Pailler, T.; Humeau, L.; Figier, J.; Thompson, J.D. 1998. Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 64: 297-313.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. In Herrera, M.C.; Pellmyr, O. (Ed.). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford. pp. 157-185.

- Poole, R.W.; Rathcke, B.J. 1979. Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. *Science*, 203: 470–471.
- Primack, R. B. 1987. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology*, 68: 849-862.
- Radford, A.E.; Dickinson, W.C.; Massey, J.R.; Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row, New York. 635 p.
- Ramirez, N.; Brito, Y. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plains. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 110: 277-302.
- Ramirez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva de la Alta Guayana Venezolana. *Biotropica*, 21(4): 319-330.
- Ree, R.H. 1997. Pollen flow, fecundity and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Biotropica*, 29(4): 298-308.
- Reich, P.B.; Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63: 294-299.
- Reich, P.B.; Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 61-74.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. INPA/DFID. Manaus. 816 P.

- Richards, J.H.; Barrett, S.C.H. 1992. The developmet of heterostyly. *In*: Barrett, S.C.H.(Ed.) *Evolution and function of heterostyly*. Monographs Theoretical and Applied Genetics N. 15. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 1-25.
- Richards, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. Allen & Unwin, London. 891 p.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. 575 p.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Popul. Ecol.*, 43: 77-83.
- Sakai, S.; Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Nagamosu, H.; Hamid, A. A.; Nakashizuka, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany*, 86(6): 1414-1436.
- Sazima, M.; Buzato, S.; Sazima, I. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta*, 109: 149-160.
- Sazima, M.; Vogel, S.; Prado, A. L.; Franz, G.; Oliveira, D. M.; Sazima, I. 2001. The sweet jelly of *Combretum lanceolatum* flowers (Combretaceae): a cornucopia resource for bird pollinators in the Pantanal, western Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 227: 195 - 208.
- Schemske, D. W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee pollinated tropical herbs. *Ecology*, 62: 946 – 954.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Cost Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56: 285–301.
- Stiles, F.G. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science*, 198: 1170-1178.

- Tanner, E. 1982. Breeding systems in a tropical forest in Jamaica. *Biological Journal of the Linnean Society*, 18: 263-278.
- Taylor, C.M. 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotriace) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84: 224-262.
- van Schaik, C.P.; Terborgh, J. W.; Wright, S.J. 1993. The phenology of Tropical Forest: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.
- Weller, S.G. 1980. Pollen flow and fecundity in the population of *Lithospermum carolinense*. *American Journal of Botany*, 67:1334-1341.
- Wesselingh, R.A.; Witteveldt, M.; Morissette, J.; den Nijs, H.C.M. 1999. Reproductive ecology of understory species in a tropical montane forest in Costa Rica. *Biotropica*, 31(4): 637-645.
- Wheelwright, N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos*, 44: 465-477.
- Wiens, D.; Calvin, C.L.; Wilson, C.A.; Davern, C.I.; Frank, D.; Seavey, S.R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71: 501-509.
- Wright, S. J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology*, 72: 1643-1657.
- Wright S.J.; Calderon O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*, 83: 937-948.

VII.ANEXOS

Tabela 1: Espécies encontradas em floração e frutificação dentro de 1 hectare na mata contínua da ZF-03, 37 Km (PDBFF).

ESPÉCIES	FAMÍLIA	Nº IND.	HÁBITO	Nº acervo do Herbário INPA
<i>Duguetia flagellaris</i> Huber	Anonaceae	3	Árvore	
<i>Guatteriaopsis friesiana</i> W.A. Rodrigues	Anonaceae	1	Árvore	
<i>Tabernaemontana undulata</i> Vahl	Apocynaceae	12	Arvoreta	215599
<i>Anthurium bonplandii</i> G.S. Bunting	Araceae	2	Epífita	215578
<i>Philodendron distantilobum</i> K. Krause	Araceae	2	Hemiepífita	
<i>Philodendron pedatum</i> (Hook.) Kunth	Araceae	4	Epífita	215575
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	Arecaceae	20	Palmeira	
<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	Arecaceae	06	Palmeira	
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	Arecaceae	14	Palmeira	
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	Arecaceae	1	Palmeira	
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	Arecaceae	1	Palmeira	
<i>Bactris hirta</i> Mart.	Arecaceae	2	Palmeira	
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	Arecaceae	1	Palmeira	
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	Arecaceae	6	Palmeira	
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Wess. Boer	Arecaceae	1	Palmeira	
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	Boraginaceae	11	Arbusto	215604
<i>Cordia exaltata</i> Lam.	Boraginaceae	3	Arbusto	215600
<i>Pepinia sprucei</i> (Baker) G.S. Varad. & Gilmartin	Bromeliaceae	1	Erva	215577
<i>Hirtella myrmecophila</i> Pilg.	Chrysobalanaceae	9	Arvoreta	215593
<i>Hirtella duckei</i> Huber	Chrysobalanaceae	1	Arvoreta	215594
<i>Mapania sylvatica</i> Aubl	Cyperaceae	3	Erva	215590
<i>Calyptrocarya poeppigiana</i> Kunth	Cyperaceae	1	Erva	215589
<i>Ryania pyrifera</i> (Rich.) Uittien & Sleumer	Flacourtiaceae	15	Árvore	215603
<i>Codonanthopsis ulei</i> Mansf.	Gesneriaceae	4	Epífita	215579
<i>Heliconia acuminata</i> Rich.	Heliconiaceae	39	Erva	
<i>Rhodostemonodaphne</i> Rohwer & Kubitzki	Lauraceae	1	Arvoreta	
<i>Ischnosiphon martianus</i> Eichler ex Petersen	Marantaceae	18	Erva	215602
<i>Maieta guianensis</i> Aubl.	Melastomataceae	9	Arbusto	215581

<i>Maieta poeppigii</i> Mart. ex Cogn.	Melastomataceae	3	Arbusto	
<i>Henriettea caudata</i> Gleason	Melastomataceae	7	Árvore	215583
<i>Leandra rhodopogon</i> (DC.) Cogn.	Melastomataceae	4	Arbusto	215582
<i>Henriettea ramiflora</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae	2	Árvore	
<i>Miconia nervosa</i> (Sm.) Triana	Melastomataceae	1	Arbusto	215580
<i>Abarema laeta</i> (Benth.) Barneby & J.W. Grimes	Mimosoideae (Leguminosae)	3	Arvoreta	215608
<i>Compsonaura ulei</i> Warb.	Myristicaceae	1	Arvoreta	215595
<i>Piper baccans</i> (Miq.) C. DC.	Piperaceae	2	Arvoreta	215627
<i>Piper humaytanum</i> Yunck.	Piperaceae	1	Arbusto	215628
<i>Piper alatabacum</i> Trel. & Yuncker	Piperaceae	9	Arbusto	215631
<i>Piper liesneri</i> Steyerm.	Piperaceae	1	Arbusto	215629
<i>Piper carniconnectivum</i> C. DC.	Piperaceae	1	Arbusto	215630
<i>Piper durilignum</i> C. DC.	Piperaceae	3	Arbusto	215625
<i>Piper</i> sp. 2	Piperaceae	4	Arbusto	
<i>Ichnanthus panicoides</i> P. Beauv.	Poaceae	13	Erva	215592
<i>Ichnanthus</i> P. Beauv.	Poaceae	16	Erva	215588
<i>Pariana campetris</i> Aubl.	Poaceae	3	Arbusto	215591
<i>Neea ovalifolia</i> Spruce ex J. A. Schmidt	Nyctaginaceae	1	Arvoreta	215609
<i>Rapatea paludosa</i> Aubl.	Rapateaceae	3	Erva	
<i>Faramea torquata</i> Mull. Arg.	Rubiaceae	1	Arbusto	215596
<i>Psychotria podocephala</i> (Mull. Arg.) Standl.	Rubiaceae	4	Arvoreta	215611
<i>Palicourea amapaensis</i> Steyerm.	Rubiaceae	2	Arvoreta	215610
<i>Psychotria rhombibractea</i> C. M. Taylor & M.	Rubiaceae	2	Arvoreta	215612
<i>Faramea platyneura</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	3	Arvoreta	215614
<i>Palicourea virens</i> (Poepp. & Endl.) Standl.	Rubiaceae	1	Arbusto	215615
<i>Psychotria idiotricha</i> Mull. Arg.	Rubiaceae	1	Erva	215621
<i>Psychotria sciaphila</i> S. Moore	Rubiaceae	19	Arbusto	215620
<i>Psychotria brachybotrya</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	17	Arbusto	215618
<i>Psychotria cincta</i> Standl.	Rubiaceae	29	Arbusto	
<i>Psychotria spectabilis</i> Steyerm.	Rubiaceae	15	Arbusto	
<i>Palicourea anisoloba</i> (Müll. Arg.) B.M. Boom & M.T. Campos	Rubiaceae	1	Árvore	

<i>Palicourea</i> sp.	Rubiaceae	15	Árvore	
<i>Palicourea longifolia</i> Kunth	Rubiaceae	2	Arvoreta	
<i>Geophila cordifolia</i> Miq.	Rubiaceae	2	Erva	215619
<i>Paullinia clathrata</i> Radlk	Sapindaceae	2	Liana	215607
<i>Siparuna</i> sp.	Siparunaceae	1	Árvore	
<i>Solanum fulvidum</i> Bitter.	Solanaceae	1	Arvoreta	215601
<i>Brunfelsia martiana</i> Plowman	Solanaceae	1	Arvoreta	215616
<i>Amasonia lasiocaulos</i> Mart. & Schauer ex. Schauer	Verbenaceae	2	Erva	215686
<i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague & Sandwith	Violaceae	33	Árvore	215605
<i>Rinorea macrocarpa</i> (C. Mart. ex Eichler) Kuntze	Violaceae	19	Árvore	215606
<i>Rinorea</i> sp.	Violaceae	1	Árvore	