

Aspectos de la biología reproductiva en *Seemannia sylvatica* (Kunth) Hanstein (Gesneriaceae) en el Valle del Kosñipata, Cusco



Presentado a: Sociedad de la Reserva de Tambopata-Perú (TReeS)

Preparado por: Lianka Cairampoma Barrós, Bach.

Laboratorio de Florística, Museo de Historia Natural - UNMSM

Julio, 2010

TABLA DE CONTENIDO

Resumen	3
I. Antecedentes	4
II. Objetivos	6
III. Metodología	6
3.1 Área de estudio	6
3.2 Morfología floral	6
3.3 Biología floral	7
3.4 Visitadores florales	8
IV. Resultados	8
4.1 Morfología floral	8
4.2 Biología floral	10
4.3 Visitadores florales	10
V. Discusión	12
VI. Agradecimientos	14
VII. Literatura citada	14

Resumen

Seemannia sylvatica (Gesneriaceae) es una hierba que forma densas poblaciones en zonas abiertas de la llanura amazónica y en los bosques premontanos. Se estudió la biología reproductiva y se determinó los visitantes florales en *S. sylvatica*. Se trabajó con poblaciones de *S. sylvatica*, de los alrededores del Albergue San Pedro, Cusco. Se monitoreó 75 flores desde la antesis para conocer el tiempo de vida de la flor, receptividad estigmática y dehiscencia de las anteras. Se midió el largo de la corola, su diámetro de apertura, y la longitud del pistilo y estambres. Los visitantes florales y sus patrones de visitas fueron registrados totalizando 40 horas de observación. El porcentaje de fructificación se midió en 1135 flores.

La longevidad floral y se tomo en cuenta variables morfométricas en la flor

Las flores de *S. sylvatica* presentaron un tiempo de vida de 4 días desde el momento de la antesis. La dehiscencia de las anteras ocurrió desde la antesis. La receptividad estigmática fue mayor entre los días 2 y 3 después de la antesis. El tubo de la corola midió $18,1 \pm 1,1$ mm ($n=63$) y el diámetro de apertura $6,2 \pm 0,7$ mm ($n= 63$). La longitud del gineceo y estambres variaron significativamente del día 1 al 4. El porcentaje de flores que lograron fructificar fue 68,97%. Los visitantes florales fueron *Adelomyia melanogenys*, *Chaetocercus mulsant* y *Ocreatus underwoodii*, visitando entre las 8 y 16 horas, con un pico entre las 9 y 11 horas. Tanto hormigas como abejas fueron robadoras de néctar. Se concluye que las flores de *S. sylvatica* muestran claramente una protandria combinada con hercogamia, con una alta tasa de fructificación. Las características florales indicaron un síndrome de polinización ornitófilico, concordando con el visitador observado (Troquilidae).

Palabras clave: *Morfología floral, polinización, visitantes florales, Gesneriaceae, robadores de néctar.*

I. Antecedentes

Gesneriaceae es una de las más grandes familias tropicales (Wiehler, 1983), comprende alrededor de 2500 a 3700 especies (Burt y Wiehler, 1995), y se desarrolla mayoritariamente en áreas boscosas, preferentemente en bosques húmedos (Kvist et al., 2005). Presenta pocos representantes en zonas templadas, como Europa, China y Japón (Smith, 2000).

Las Gesneriaceae Neotropicales exhiben una extensa diversidad de formas florales (tubulares, ventricosas, funelformes, campanuladas, contraídas o amplias en la garganta, con presencia generalmente de una giba o espolón basal) y de colores variables (Perret et al, 2001; Salinas, 2005). El conjunto de características florales asociadas o “síndromes” (forma de la corola, color, presencia de nectarios, fragancia, hábito) a menudo permite que las flores sean favorecidas por un polinizador particular (Faegri y Van der Pijl, 1966). En tal sentido, las características florales de las gesneriáceas parecen proceder como respuesta a cambios adaptativos relacionados con el tipo de polinización (Wiehler, 1983; Endress, 1994). Wiehler (1983), menciona que el 60% de las especies de gesneriáceas neotropicales son polinizadas por picaflores, 30% por abejas euglosinas y el 10% son polinizadas por murciélagos, mariposas, polillas, moscas y/o abejas euglosinas macho atraídas por el néctar.

En los últimos años, los síndromes de polinización de especies de gesneriáceas Neotropicales están siendo más intensamente estudiados. La polinización en la tribu Sinningieae es una de las más estudiadas para el Neotrópico, Perret et al. (2001) proponen seis principales formas de corolas, todas relacionadas al tipo de síndrome de polinización, relacionadas además con la composición del néctar; el género *Achimenes* (tribu Gloxinieae), es agrupado en cuatro grupos según sus síndromes de polinización (ornitófila, psicófila, ginandro-euglosófila y melitófila) (Wiehler, 1976). Mientras Harrison et al. (1999) mencionan que la gran diversidad de formas florales en *Streptocarpus* y *Saintpaulia* puede deberse a procesos de distribución y respuesta adaptativa a la polinización.

SanMartín y Sazima (2005 a) estudian la quiropterofilia en *Sinningia brasiliensis*, donde encuentran relación en los síndromes florales de la especie con el polinizador. Así también, SanMartín y Sazima (2005 b) estudian las interacciones entre especies de

Sinningia las mismas que son polinizados por picaflores. Adicionalmente se ha explorado la biología de la polinización en numerosas especies de gesneriáceas neotropicales como en *Gloxinia perennis*, encontrándose que esta es una especie cuyo síndrome de polinización es entomófilo, polinizada por abejas euglosinas macho (Witschnig et al., 2008), y de *Besleria longimucronata* la cual fue una especie ornitofila polinizada por colibríes (San Martín y Freitas, 1999).

Martén et al. (2009), evalúa los síndromes de polinización para algunas gesneriáceas de las Antillas, donde encuentra que existen flores especializadas a un tipo de polinizador (murciélagos y picaflores), así como flores generalistas que presentan usualmente variables combinaciones en las características florales.

Seemannia sylvatica (Kunth) Hanstein es una especie herbácea terrestre perenne con rizomas escamosos, a menudo producidos en las puntas a lo largo de los rizomas filamentosos, con numerosas flores por axila, no pedunculadas, sin brácteas, vistosas de corola tubular pequeña, caracterizada por presentar tricomas multicelulares en forma de barril en la boca de la corola (Roalson, 2005). Debido a estas características morfológicas de las flores de *S. sylvatica*, es considerada una especie ornitofílica (Kvist et al. 2005). Así mismo, dado que *S. sylvatica* es una hierba perenne que forma densas poblaciones en zonas abiertas de la llanura amazónica y bosques premontanos (desde Ecuador, Brasil hasta Paraguay), se hace una especie ideal para el estudio de los mecanismos que intervienen en la polinización de la misma. Sin embargo en Perú estudios realizados en la morfología floral de *Seemannia sylvatica* se desconocen.

II. Objetivos

- Describir la morfología y biología floral de *Seemannia sylvatica* en el Bosque Nublado de Wayqecha.
- Identificar a los visitantes florales de *Seemannia sylvatica* e inferir si existe alguna correlación con la morfología de la flor en el Bosque Nublado de Wayqecha.

III. Metodología

3.1 Área de estudio

Esta investigación ha sido realizada en los alrededores del Albergue San Pedro, distrito Kosñipata, provincia de Paucartambo, departamento de Cusco, Perú, entre los -13.0556 S y -71.5466 W, a 1400 msnm, durante el mes de abril de 2009.

3.2 Morfología floral. Se tomaron medidas de distintas partes de la flor, en 75 flores (2 a 3 por planta) de *S. sylvatica* siguiendo una adaptación de Navarro et al. (2007). Se midió la longitud de la corola, el diámetro de apertura de la corola, y la longitud del pistilo y estambres (Figura 1).

Para investigar si las variables morfométricas florales tomadas covarían, se realizó un análisis de componentes principales (ACP).

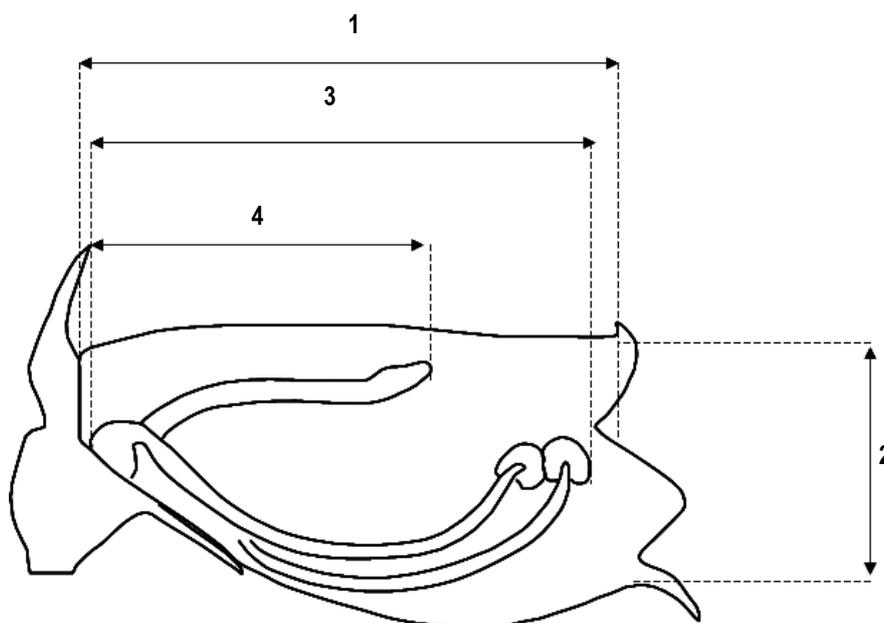


Figura 1. Variables morfológicas estudiadas en la flor de *Seemania sylvatica*. 1 longitud de la corola; 2 diámetro de apertura de la corola; 3 longitud del estambre; 4 longitud del pistilo.

3.3 Biología floral. Para determinar la longevidad de la flor, estas fueron observadas *in situ*, monitoreándolas diariamente luego de ocurrida la apertura de la flor hasta la pérdida de la corola (75 flores). La receptividad estigmática fue examinada con el método de la actividad H_2O_2 catalasa (Zeisler, 1938), en flores desde el momento de la antesis (día 1) hasta el último día de duración o vida de la flor (pérdida de la corola) (día 1+x). Donde se examinó a 12 flores (una por planta), por cada día de longevidad de la flor. Si el estigma está receptivo la respuesta se evidencia mediante la formación de burbujas. Para conocer el momento de dehiscencia de las anteras se colectaron botones florales en diferentes estadios de desarrollo y se disectaron con el fin de observar el grado de madurez de las anteras; además se monitorearon las anteras desde la antesis hasta el último día de vida de la flor (en las 75 flores) con el fin de observar en qué momento ocurre la dehiscencia.

Éxito de fructificación: El porcentaje de fructificación se midió en 1135 flores.

El conjunto de las características florales fue usado adicionalmente para determinar el tipo de síndrome de polinización que presenta la especie y ser contrastado con su visitador floral.

3.4 Visitadores Florales. Las observaciones de los visitadores florales fue realizada en las poblaciones de *Seemania sylvatica*, durante el periodo de floración (mes de abril, 2009), siguiendo las recomendaciones de San Martín y Freitas (1999), mediante observaciones *in situ*, directamente y/o mediante el uso de binoculares, entre las 6:00 y 17:00 horas totalizando 40 horas de observación. Se registró al visitador floral así como la hora y duración de la visita, los mismos que fueron registrados mediante fotografías; cuando los visitadores fueron insectos se los colecto y se conservaron en etanol de 70%.

Para la identificación de los visitadores florales se usaron guías especializadas (Schulenberg et al., 2007), así como consultas a especialistas.

Todos los análisis fueron realizados con el programa PAST versión 1.97 (Hammer et al. 2001).

IV. Resultados

4.1 Morfología floral. *Semmania sylvatica* presenta flores dispuestas en inflorescencias axilares o terminales, con 1–3 flores fasciculadas carentes de pedúnculos y con pedicelos teretes rojizos. Las flores son zigomorfas, erguidas con una corola tubular, sin olor perceptible, externamente anaranjado rojizo, internamente amarillo con puntos rojos en la base, y con notables glándulas en el interior de los lóbulos de la corola. Los estambres son exertos en número de 4; ovario ínfero con estilo incluido con presencia de un nectario anular en la base del mismo; estigma capitado y aplanado, exerto. (Figura 1).

La media de la longitud del tubo de la corola fue $18,1 \pm 1,1$ mm ($n=63$) y la media del diámetro de apertura $6,2 \pm 0,7$ mm ($n= 63$). La longitud del gineceo varió significativamente desde el día 1 (momento de la antesis) hasta el día 4 (último día de vida de la flor), siendo

que varió en tamaño desde muy pequeño ($10,6 \pm 1,3 \text{ mm}$; $n=14$) a grande ($15,3 \pm 1,1 \text{ mm}$; $n=22$); similar patrón se observó en la longitud de los estambres, con la diferencia que estos partieron de un tamaño inicial grande ($14,4 \pm 1,1 \text{ mm}$; $n=14$) hasta llegar a uno pequeño ($11,6 \pm 1,5 \text{ mm}$; $n=22$) (Tabla 1).

Tabla 1. Variables morfométricas en 63 flores de *S. sylvatica* durante el tiempo de vida de la flor

Variables morfométricas	Día 1 (n=14)	Día 2 (n=14)	Día 3 (n=13)	Día 4 (n=22)
Longitud de corola	18.1 ± 0.81	18.3 ± 1.08	18.1 ± 1.33	17.6 ± 1.21
Diámetro máximo apertura corola	5.99 ± 0.86	6.1 ± 0.66	6.3 ± 0.85	6.4 ± 0.78
Longitud de pistilo	14.3 ± 2.13	17.9 ± 1.61	17.7 ± 4.02	19.4 ± 1.29
Longitud estambres	14.4 ± 1.06	12.8 ± 1.78	11.2 ± 1.49	11.7 ± 1.47

Cuando las variables florales fueron sometidas a un análisis de componentes principales (ACP), se observó que el primer componente explica el 68,31% del total de la varianza en tanto que el segundo 22,04% (Tabla 2). La longitud del pistilo tiene el valor más alto en el primer factor, mientras que los estambres en el segundo factor, indicando que estas variables florales tienden a covariar.

Tabla 2. Resultados del análisis de componentes principales con la matriz de variables florales en *Seemannia sylvatica*, indicando los valores de cada variable en los primeros dos componentes.

Variables	PC I	PC II
Longitud de corola	0,0657	-0,3264
Diámetro apertura de corola	-0,0579	0,0365
Longitud de pistilo	-0,9523	-0,2996
Longitud estambres	0,2923	-0,8957
% Varianza explicada	68,306	22,039

4.2 Biología floral. La longevidad de la flor a partir de la antesis fue en todos los casos de 4 días (n=69 flores). La dehiscencia de las anteras ocurrió al iniciarse la antesis y el estigma no está completamente receptivo hasta el día 2 y 3. Las flor es protándrica y hercógama, característica que le confiere dos fases: Durante el primer día se encuentra en fase masculina, es decir, las anteras están dehiscentes y expuestas casi fuera de la corola; en tanto que a partir del tercer día la flor se encuentra en fase femenina, donde el estigma está más receptivo, se encuentra expuesto fuera de la corola y adicionalmente los estambres se han retraído (Figura 2). El segundo día es transicional entre la fase masculina a la femenina. El porcentaje de flores que lograron fructificar fue de 68,97%.



Figura 2. Vista longitudinal y frontal del desplazamiento de las estructuras reproductivas en diferentes fases sexuales (masculina y femenina) en flores de *Seemannia sylvatica*. A) Fase masculina, anteras expuestas y dehiscentes, estigma poco desarrollado; B) Fase femenina, anteras retorcidas sobre un lado de la corola y estigma bien desarrollado y expuesto.

4.3 Visitadores florales. Los visitantes florales más comunes fueron *Adelomyia melanogenys*, *Chaetocercus mulsant* y *Ocreatus underwoodii*. La longitud de los picos de los picaflores está indicada en la Tabla 3. Durante las visitas a cada flor, el pico del

picaflor visitante hacia contacto con las anteras quedando consecuentemente espolvoreado de polen (flores en fase masculina) o contacto con el estigma (flores en fase femenina).

Tabla 3. Longitud del pico de los picaflores que visitaron las flores de *Seemannia sylvatica*.

Especie de Picaflor	Longitud del pico (mm)*
<i>Adelomyia melanogenys</i>	15
<i>Chaetocercus mulsant</i>	17
<i>Ocreatus underwoodii</i>	16
Media de la corola de <i>S. sylvatica</i>	18.1mm

*Fuente de datos: Schulenberg et al., 2007

Las visitas de los picaflores iniciaron temprano por la mañana y continuaron a lo largo del día hasta la tarde (entre las 8 y 16 horas), con intervalos de 15 a 120 minutos entre cada visita.

Otros visitantes florales mostraron una conducta oportunista, ya que actuaron como robadores de néctar, los mismos que hacían pequeños agujeros en la base de la corola para llegar al néctar. Estos fueron hormigas (Formicidae), abejas euglosinas (Apidae) y coleópteros (Coleoptera). El porcentaje de flores afectadas por robo de néctar varió significativamente desde del *día 1* (apertura de la flor) al *día 4* (último día de vida de la flor); siendo que entre el día 1 y día 2 el porcentaje de robo de néctar fue mayor (28,57%), en tanto que entre los días 3 y 4 el porcentaje de robo de néctar fue menor (2,20%)(Tabla 4).

Tabla 4. Intervalo de robo de néctar en flores de *S. sylvatica*, según su tiempo de vida (n = 55)

Intervalo de días	% De flores afectadas
--------------------------	------------------------------

1 – 2	28.57
2 – 3	19.23
3 – 4	2.20

V. Discusiones

Tanto en Gesneriaceae Paleotropicales como en Neotropicales ocurre polinización por aves (ornitofilia); no obstante, es menos frecuente en las Paleotropicales, sólo en algunos géneros como *Aeschynanthus*, *Agalmyla*, *Henckelia*, *Streptocarpus* y *Cyrtandra*. Por otro lado, cerca del 60% de las Gesneriaceae Neotropicales son polinizadas por picaflores (Trochilidae). Es notable que el centro de distribución de Gesneriaceae neotropicales, coincide con el de los colibrís (Colombia y Ecuador).

Las flores polinizadas por colibrís, son generalmente de color rojo, anaranjado o amarillo brillante. Basándose en ello, Wiehler (1983) clasificó las corolas de Gesneriaceae visitadas por los picaflores como sigue: 1) Corola tubular con un estrecho tubo y pequeño limbo. Por ejemplo, especies de *Achimenes*, *Moussonia*, *Kohleria*, *Sinningia*, en la mayoría de las especies de *Columnea* secciones. *Collandra*, *Pentadenia*, *Stygnanthe* y *Ortholoma*. 2) Corola columneoide con un tubo estrecho en la base, apicalmente ampliado, limbo marcadamente zigomórfico, está dividido en un galea, (consistiendo en dos lóbulos dorsales grandes y dos lóbulos laterales triangulares), y uno largo y estrecho, usualmente un lóbulo ventral flexionado (por ejemplo *Columnea* sección *Columnea*). 3) Corola urceolada, con un tubo marcadamente inflado (a manera de bolsa), boca muy constricta (por ejemplo *Pearcea hypocyrtiflora*, muchas especies de *Gasteranthus* y *Nematanthus*). La bolsa, sirve para aumentar la visibilidad de la flor, mientras que la pequeña entrada asegura que las aves toquen las anteras y el estigma. 4) Convertidas a partir de corolas polinizadas por abejas euglossine: aparentemente son flores especializadas para ser polinizadas por abejas, pero la corola posee una profunda coloración naranja o roja (en lugar de ser blanca o amarillo claro), con un tubo moderadamente ancho y un limbo ancho y subregular. Este tipo aparentemente representa un reciente cambio de euglossofilia a ornitofilia, por ejemplo, especies de

Episcia, *Nautilocalyx*, *Paradrymonia* y *Drymonia*.

El conjunto de características florales de *Seemannia sylvatica* apuntan hacia un síndrome de polinización ornitófilo (Faegri, van der Pijl, 1966): forma tubular, posición horizontal a pendiente, color llamativo, olor no perceptible y néctar. Las mismas que concuerdan con los resultados obtenidos en base a las observaciones de sus visitantes florales, ya que estos fueron aves de la familia Trochilidae (picaflores).

Se han estudiado numerosas especies de Gesneriáceas Neotropicales, particularmente en Brasil, las cuales son visitadas y polinizadas por picaflores. Uno de estos casos, por ejemplo es *Nematanthus fissus* quien es polinizada por *Phaethornis ruber* y *N. gregarius* polinizada exclusivamente por Trochilidae (Snow, Snow, 1986). Ambas especies exhiben una corola corta, similar a la observada en *S. sylvatica*. Así mismo también se conocen especies de Gesneriáceas estudiadas en Brasil, las que presentan corolas largas (*N. fritschii*, *N. fluminensis* y *Sinningia cooperi*) y que son preferentemente visitadas y polinizadas por picaflores ermitaños con un pico largo como *Ramphodon naevius* y *Phaethornis eurynome* (Franco y Buzato, 1992; Buzato, 1995).

De igual forma, *Besleria longimucronata* que es una especie de corola blanca tubular y pequeña, fue estudiada en Brasil y se llegó a la conclusión de que se trataba de una especie ornitófila, cuyos polinizadores, *Phaethornis ruber* y *Thalurania glaucopis*, guardaban relación entre la proporción del pico y el tamaño de las flores que visitaban (ambos pequeños) (San Martín y Freitas, 1999). Similares características se observaron en *S. sylvatica*, donde las especies de Trochilidae que visitaron sus flores guardaron relación con el tamaño de la corola; siendo que la corola midió 18,1 mm y los picos de los picaflores visitantes fueron siempre menores a este tamaño promedio (Tabla 3).

Cabe mencionar que las tres especies de picaflores visitantes mostraron una conducta territorial. Lo que refuerza la idea de que los patrones de alimentación de los colibríes derivan en última instancia de las respuestas individuales a la disponibilidad de alimentos (Sazima et al. 1995, 1996).

Debido a que las flores de *S. sylvatica* presentaron hercogamia combinada con protandria (fase masculina y fase femenina diferenciadas en tiempo y espacio), es probable que una espontánea auto polinización no ocurra en esta especie debido a la separación temporal y espacial de las anteras con el estigma. No obstante, puede ocurrir que en la misma planta

existan flores en fase femenina y otras en fase masculina en un mismo momento, lo que podría ocasionar fertilizaciones geitonogámicas (flor polinizada con polen de otra flor pero que pertenece a la misma planta). Además esta condición de protandria y hercogamia puede favorecer también a la fertilización cruzada. En tal sentido, esta especie podría presentar un balance entre la alogamia y la geitonogamia.

VI. Agradecimientos

A IdeaWild, por el soporte con equipos de campo. Agradezco muy especialmente a George Bradd, quien colaboró gentilmente con las identificaciones de las aves que visitaron *S. sylvatica*.

VII. Literatura citada

- Ackermann, M. & M. Weigend. 2006.** Nectar, Floral Morphology and Pollination Syndrome in Loasaceae subfam. Loasoideae (Cornales). *Annals of Botany* 98: 503–514.
- Burtt, B. & H. Wiehler. 1995.** Classification of the family Gesneriaceae. *Gesneriana* 1: 1-4.
- Endress, P. 1994.** Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge University.
- Faegri K, van der Pijl L. 1966.** The principles of pollination ecology. Toronto: Pergamon Press Limited.
- Franco, A. & S. Buzato. 1992.** Biología floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, Rio de Janeiro 52(4): 661-666.
- Harrison, J.; M. Moller & Q. Cronk. 1999.** Evolution and Development of Floral Diversity in *Streptocarpus* and *Saintpaulia*. *Annals of Botany* 84: 49-60.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001.** PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1) 9.
- Kvist, L.; Skog, L.; Amaya, M. & Salinas, I. 2005.** Las Gesneriáceas de Perú. *Arnaldoa* 12 (1-2): 16-40.

- Martén-Rodríguez, S., A. Almarales-Castro & C. B. Fenster. 2009.** Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers *Journal of Ecology* 97(2): 348 - 359.
- Navarro, L., G. Ayensa & P. Guitia. 2007.** Adaptation of floral traits and mating system to pollinator unpredictability: the case of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in southwestern Colombia. *Pl. Syst. Evol.* 266: 165–174.
- Perret, M.; A. Chautems ; R. Spichiger ; M. Peixoto & V. Savolainen. 2001.** Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany* 87: 267-273.
- Salinas, I. 2005.** Estudio Taxonómico del Orden Scrophulariales (Magnoliopsida) en los Bosques Montanos Húmedos de Carpish (Dpto. de Huánuco, Perú). Tesis para optar el título profesional de Biólogo con mención en Botánica. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Perú.
- San Martin, I. & L. Freitas. 1999.** Hummingbird Pollination in *Besleria longimucronata* Hoehne (Gesneriaceae) in South-Eastern Brazil. *Biociencias porto Alegre* 7(2): 13-24.
- Sanmartin-Gajardo, I. & Sazima, M. 2005 a.** Especies en *Vanhouttea* Lem. E. *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interacciones relacionadas ao habitat da planta e ao nectar. *Revista Brasileira de Botanica* 28: 441–450.
- Sanmartin-Gajardo, I. & Sazima, M. 2005 b.** Chiropterophily in Sinningieae (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. *Annals of Botany* 95: 1097–1103.
- Sazima, I., S. Buzato & M. Sazima. 1995.** The saw-Billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal fur Ornithologie* 136(2): 195-206.
- Sazima, I. 1996.** An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a mountane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109(2):149-160.
- Schulenberg, T, D. Stotz, D. Lane, J. O'Neill & T. Parker. 2007.** *Birds of Peru*. Princenton University Press.
- Snow, D. & B. Snow. 1986.** Feeding ecology of hummbingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero, Buenos Aires* 12: 286-196.

- Smith, J. 2000.** A Phylogenetic Analysis of the Tribes Beslerieae and Napeantheae (Gesneriaceae) and Evolution of Fruit Types: Parsimony and Maximum Likelihood Analyses of *ndhF* Sequences. *Systematic Botany* 25(1): 72-81.
- Roalson, E. H., J. K. Boggan & L. E. Skog. 2005.** Reorganization of tribal and generic boundaries in the Gloxinieae (Gesneriaceae: Gesnerioideae) and the description of a new tribe in the Gesnerioideae, Sphaerorrhizeae. *Selbyana* 25(2): 225–238.
- Wiehler, H. 1976.** A report on the classification of *Achimenes*, *Eucodonia*, *Gloxinia*, *Goyazia* and *Anetanthus* (Gesneriaceae). *Selbyana* 1: 374–404.
- Wiehler, H. 1983.** A synopsis of the neotropical Gesneriaceae. *Selbyana* 6: 1-149.
- Zeisler, M. 1938.** Über die Abgrenzung der eigentlichen Nabenfläche mit Hilfe von Reaktionen. Beihefte zum Botanisches Zentralblatt 58: 308-318.