

Este exemplar corresponde a pedido feito da sua defensora
pela candidata Leonor Patricia Cerdeira Morellato e aprovada
pela Comissão Julgadora

11/10/91

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



Instituto de Biologia

ESTUDO DA FENOLOGIA DE ARVORES,
ARBUSTOS E LIANAS DE UMA FLORESTA
SEMIDECIDUA NO SUDESTE DO BRASIL

Leonor Patricia Cerdeira Morellato

Orientador:

Dr. Hermógenes de Freitas Leitão Filho

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas, para
a obtenção do título de Doutor em Biologia
(Ecologia).

CAMPINAS

1991

M814e

14830/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

*Quem nada conhece nada ama. Quem nada pode fazer, nada
compreende, nada vale. Mas quem comprehende também ama,
observa, vê ... Quanto mais conhecimento houver inerente
numa coisa, tanto maior o amor. Aquele que imagina que
todos os frutos amadurecem ao mesmo tempo como as cerejas,
nada sabe a respeito das uvas.*

Paracelso

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Hermogenes Freitas Leitão Filho, pela orientação, apoio e amizade ao longo de todos estes anos e, em especial, por ter me orientado para o estudo da fenologia de plantas.

Ao Célio, por seu carinho, compreensão, paciência e pelo apoio tão importante em todas as fases deste trabalho.

A Profa Dra Marlies Sazima, pela orientação na parte de biologia floral e sugestões durante a pré-banca.

Aos professores Dr. Sergio N. Pagano, Dr. George J. Sheppard e Dr. Wesley R. Silva, pelas valiosas sugestões durante a fase de pré-banca.

Aos amigos e colegas, pelo auxílio e companhia nos trabalhos de campo: Ellen, Jorginho, Edvani, Fernando, Mauro, Luiz, Carmen, Adriano, Marcelo e Cristina.

Aos botânicos que auxiliaram na identificação de parte das espécies citadas nesta tese: professores João Semir, Jorge Y. Tamashiro, Luciano Queiroz, Lindolfo Capelari e Maria C. Mamede.

Ao amigo Paulo S. Oliveira, pela revisão do summary.

Ao Mauro Galetti e Fernando Pedroni pela amizade e incentivo.

Ao desenhista Luiz R. Jordão, pela presteza na elaboração das figuras à nanquin.

A Carmen S.C. Raghianti, Célia Hebling e Valnice T. Rampim pelo apoio técnico sempre eficiente.

A Fundação José Pedro de Oliveira, por permitir a realização deste trabalho na Reserva Municipal de Santa Genebra e aos funcionários desta reserva pelo auxílio e atenção dispensadas.

Aos colegas professores e funcionários do Departamento de Botânica da Unesp - Rio Claro, pelo apoio e amizade e ao Chefe de Departamento Dr. Massanori Takaki, pelo afastamento e facilidades oferecidas para o término desta tese.

Aos Professores, funcionários, amigos e colegas do Departamento de Botânica e Herbário da Unicamp pelo apoio técnico em diferentes partes deste trabalho, incentivo e amizade.

Aos professores e colegas do curso de pós-graduação em Ecologia da Unicamp pelo incentivo e amizade.

Aos funcionários do Parque Ecológico da Unicamp, pelo auxílio nos trabalhos de campo.

A minha família, Leonor, Déa, Alvaro, Marcelo, Cláudio e Renata,
por seu carinho e confiança constantes.

A minha família em Campinas, Anna, Salma, José, Cláudia, Luiz e
Rosana, pelo grande carinho com que me acolheram e apoiaram.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível
Superior) pela bolsa concedida.

A Unicamp e curso de Pós-graduação em Ecologia pelas bolsas de
Monitoria II e Incentivo Acadêmico recebidas.

INDICE GERAL

Resumo	ii
Summary	vi
Introdução Geral	ix
Área de estudo	xi
Clima	xii
A vegetação da Reserva de Santa Genebra	xvi
Metodologia Geral	xviii
Capítulo 1 Fenologia de árvores e arbustos	1
Indice	2
Capítulo 2 Fenologia de lianas	52
Indice	53
Capítulo 3 Fenologia da floração e polinização	84
Indice	85
Capítulo 4 Fenologia da frutificação e dispersão	118
Indice	119
Referências	158

RESUMO

O presente trabalho tem como objetivo estudar a fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Serão discutidos os fatores próximos, abióticos (Capítulos 1 e 2) e os fatores finais, relacionados às interações planta-animal (Capítulos 3 e 4) que influenciam os padrões fenológicos das espécies. O estudo foi desenvolvido na Reserva Municipal de Santa Genebra (RSG), Campinas, São Paulo, Brasil ($22^{\circ}49'45''S$; $47^{\circ}06'33''W$ - 670m altitude). O clima da região é sazonal, com uma estação seca e fria (abril a setembro) e uma estação úmida e quente (outubro a março).

Capítulo 1. Fenologia de árvores e arbustos - De março/1989 a fevereiro 1991 foram feitas observações fenológicas quinzenais das fenofases floração, frutificação, queda de folhas e brotamento em 130 espécies: 89 árvores do estrato emergente, 23 arvoretas e arbustos do sobdossel e 18 árvores e arbustos da beira de mata. Para o total de espécies estudadas, o pico de queda de folhas ocorreu na estação seca, em julho-agosto e o pico de espécies brotando foi em setembro-outubro, na transição da estação seca para a úmida. Para a maioria das espécies foi observado apenas um pico de floração, em outubro novembro, no início da estação úmida. No sobdossel o maior número de espécies em flor ocorreu de setembro a dezembro e na beira de mata foi constante o número de espécies em flor ao longo do ano. As principais estratégias de floração entre árvores e arbustos foram a 'sazonal' (45%) e a 'explosiva' (21%). O pico de frutificação ocorreu em setembro, no final da estação seca para a maioria das espécies. No sobdossel o maior número de

espécies em fruto foi observado em novembro-dezembro e na beira de mata este número foi aproximadamente constante ao longo do ano. As estratégias de frutificação mais encontradas foram a 'sazonal' (45%) e a 'longa' (18%). Os padrões fenológicos encontrados foram marcadamente sazonais e acompanharam a estacionalidade climática. As primeiras chuvas após a estação seca aparentemente induz a floração e o brotamento na maioria das espécies. O estresse hídrico parece estar relacionado a maior queda de folhas na estação seca.

Capítulo 2. Fenologia das lianas - Observações fenológicas das fenofases floração e frutificação foram feitas semanalmente de março/1988 a fevereiro/1991 em 135 espécies de lianas da RSG. Foram observados dois picos de floração: em março-abril, na transição estação úmida-seca ($n = 39$) e outro em outubro ($n = 35$), no início da estação úmida. A estratégia de floração mais comum foi a 'sazonal' (38%). Foi observado apenas um pico de frutificação em julho-agosto, na estação seca, que está relacionado à grande proporção de espécies anemocóricas (69%) cuja dispersão é facilitada neste período. A estratégia de frutificação mais comum foi a 'sazonal' (73%). Os picos de floração ocorreram em períodos com condições bióticas mais favoráveis à floração, como alta luminosidade, temperaturas elevadas, estresse hídrico reduzido e proximidade do período mais propício para a frutificação. Lianas apresentaram padrões fenológicos de floração diferentes daqueles das árvores e arbustos. Esta assincronia mantém constante a oferta de flores ao longo do ano. Os ritmos de frutificação foram

semelhantes entre árvores e lianas, principalmente entre espécies anemocóricas.

Capítulo 3. Fenologia da floração e polinização - As espécies de árvores, arbustos e lianas ($n = 265$) foram caracterizadas quanto aos seus tipos de polinizadores e fenologia. Do total de espécies estudadas, 39% são polinizadas por abelhas, 18% por diversos pequenos insetos (dpi), 9% por moscas, 6% por mariposas, 5% por borboletas, 4% por beija-flores, 4% por morcegos e os 5% restantes por besouros, vespas e pelo vento. Entre as lianas predominou a polinização por abelhas (57%), no estrato superior dpi (28%) e abelhas (23%), no sobdossel dpi (26%) e abelhas (30%) e na beira de mata os modos de polinização mais comuns foram através de abelhas, morcegos e vento, com 17% cada. Os padrões de floração foram diferentes para as espécies em cada modo de polinização estudado, sendo marcadamente sazonais (exceção feita às espécies ornitófilas, que apresentaram padrão não sazonal). As diferenças encontradas nos padrões de floração entre espécies com diferentes modos de polinização apontam os polinizadores como fator final importante na determinação dos padrões de floração da comunidade estudada.

Capítulo 3. Fenologia da frutificação e dispersão - As espécies arbóreas, arbustivas e de lianas ($n = 265$) da RSG foram estudadas quanto aos seus modos de dispersão e fenologia da frutificação. Os modos de dispersão mais comuns foram anemocoria (46%) e zoocoria (40%), autocoria ficando com apenas 12% das espécies. A zoocoria predominou no sobdossel (83%) e na beira de mata (61%), sendo menos

comum no estrato superior (49%) e entre as lianas (24%). A anemocoria predominou entre as lianas (65%), ocorrendo em proporções menores no estrato superior (39%) e beira de mata (6%), sendo ausente nas espécies do sobdossel. Os ritmos de frutificação também foram diferentes para cada modo de dispersão considerado. Espécies anemocóricas e autocóricas apresentaram padrão de frutificação sazonal, com pico na estação seca. Espécies zoocóricas apresentaram padrão de frutificação pouco sazonal, com número constante de espécies ao longo do ano. A estação seca favorece a deiscência dos frutos autocóricos. A posição no estrato superior da floresta e as condições bióticas e abióticas na estação seca (ventos fortes, baixa precipitação e grande número de espécies sem folhas), favorecem a dispersão dos diáporos anemocóricos nesta estação. A segregação temporal nas épocas de frutificação das espécies zoocóricas parece principalmente relacionada à competição por agentes dispersores.

SUMMARY

A phenological study of trees, shrubs and lianas was conducted in a semideciduous forest at the Santa Genebra Reserve (SGR), Municipality of Campinas, São Paulo State, Brazil ($22^{\circ}49'45''S$; $47^{\circ}06'33''W$ - 670 m of altitude). The phenological patterns are discussed in relation to climatic 'triggers' (proximate factors) in chapter 1 and 2 and in relation to plant-animal interactions (ultimate factors) in chapters 3 and 4..

Chapter 1. Phenology of trees and shrubs - From March/1989 to February/1991, 130 plant species (89 trees of the overstorey, 23 shrubs of the understorey and 18 trees and shrubs of the forest edges) were observed biweekly for changes in leafing, flowering and fruiting. The greatest amount of leaf fall occurred during the dry season (July to August). At that time, 70% of the studied species lost leaves. Most of the species flushed large quantities of new leaves during September-October, at the end of the dry and beginning of the wet season. One flowering peak was recorded in the beginning of the wet season (September-November). The flowering of forest edge species was aseasonal. The species of SGR presented two main flowering strategies: 'seasonal' (45%) and 'big-bang' (21%). Most of species had a fruiting peak in September, at the end of dry season. The fruiting peak of understorey species, however, occurred during the wet season (November to December). The forest edge species were aseasonal with regard to fruiting. Most species of the SGR presented a 'seasonal' (45%) rather than an 'extended' (18%) fruiting strategy. Most species flushed leaves and flowered at the onset of the rainy season; leaf fall as well as the maturing of

wind dispersed fruits was related to water stress during the dry season.

Chapter 2. Phenology of lianas - From March/1988 to February/1991, 135 liana species were observed weekly for changes in flowering and fruiting. Two flowering peaks were recorded during the year. The major flowering periods occurred in the transition from rainy to dry season (March -April) and at the beginning of wet season (October). Most species presented a 'seasonal' (39%) flowering. The only peak in fruiting occurred during the dry season (July - August); the disseminules of most liana species are adapted for wind dispersal (69%). Most species are 'seasonal' fruiting strategists. Fruiting periodicity of lianas was similar to that presented by tree and shrub species, but the flowering patterns were quite different. The unsynchronized flowering between the species of the two synusiae maintain constant the offering of floral resources along the year.

Chapter 3 - Flowering patterns and pollination types - The reproductive biology and phenology of trees, shrubs and lianas species ($n = 265$) were investigated to determine the percentage and phenological pattern of different pollinator types. Species pollinated by bees were the most commons (39%), followed by those pollinated by small diverse insects - sdi (18%), flies (9%), moths (6%), butterflies (5%), hummingbirds (5%), bats (4%) and beetle, wasps, and wind (with 5% each). Most liana species are pollinated by bees (57%); overstorey species are pollinated mainly by bees

(23%) and sdi (28%) as well as understorey species (30% and 26%, respectively). On the forest edge, bats, bees and wind were the most common pollinators (with 17% of species each). Flowering patterns varied greatly among the species having different pollination modes, showing great seasonality except for those pollinated by hummingbirds. The high percentage (98%) of species pollinated by biotic vectors and the diversity of phenological patterns suggest that pollinators represent an important selective force influencing the flowering timing of the studied species.

Chapter 4 - Fruiting patterns and dispersal modes - a study of dispersal modes and fruiting phenology of trees, shrubs, and lianas species ($n = 265$) was carried out. Anemochory (46%) and zoothochory (40%) were the main dispersal modes, followed by autochory (12%). Percentage of zoothochorous species decreases from understorey (83%) and forest edges (61%) to overstorey (49%) and lianas (24%). The percentage of anemochorous species, however, was high among lianas (65%) and overstorey species (39%), decreasing among forest edge species. No anemochorous species was recorded in the understorey. Fruiting rhythms were different among each dispersal mode. Anemochorous as well as autochorous species fruited primarily during the dry season (July to September); zoothochorous species tended to fruit along the year. Wind-dispersed plants take advantage of its overstorey position and the leaflessness, strong winds, and low precipitation during the dry season. The temporal segregation in the fruiting periods among zoothochorous species is probably related to competition for dispersal agents.

INTRODUÇÃO GERAL

Fenologia pode ser definida como o estudo da ocorrência de eventos biológicos repetitivos e das causas de sua ocorrência em relação às forças seletivas bióticas e abióticas e da interrelação entre fases caracterizadas por estes eventos, numa mesma e em diferentes espécies (Lieth 1974). O termo fenologia foi proposto primeiramente por Morren, em 1853, mas foi Linneu, em sua obra *Philosophia Botanica* (1751), quem propôs os primeiros métodos para compilação de calendários fenológicos contendo anotações sobre o desenvolvimento de folhas, queda de folhas, floração e frutificação (Hoep 1974). Observações fenológicas de plantas eram usadas na agricultura a mais de 2500 anos atrás, pelos chineses, e a anotação mais extensa (com 1200 anos de duração) foi feita no Japão (v. Hoep 1974 e Newstrom et al. 1991, para histórico sobre o assunto).

Atualmente, além de suas aplicações agronômicas e silviculturais, a fenologia é reconhecida como uma das importantes linhas da pesquisa ecológica, sendo considerada como um dos melhores parâmetros a ser utilizado para caracterizar ecossistemas (Lieth 1974). A observação fenológica, obtida de forma sistemática, reúne informações sobre estabelecimento de espécies, período de crescimento, período de reprodução (floração e frutificação) e disponibilidade de recursos para polinizadores e dispersores (Frankie et al. 1974b, Morellato & Leitão Filho 1990). Somada aos estudos de ciclagem de nutrientes permite uma visão integrada da dinâmica dentro de um ecossistema (v. Morellato 1991). Em ecologia e evolução, a fenologia contribui para o entendimento da

regeneração e reprodução das plantas, interações planta-animal, a evolução da história de vida dos animais que dependem de plantas para alimentação (herbívoros, polinizadores e dispersores) e a organização temporal dos recursos dentro das comunidades e ecossistemas, necessárias para se conhecer o funcionamento dos ecossistemas e evolução de comunidades (Newstron et al. 1991, Sarmiento & Monasterio 1983).

Lieth (1974) sugere que o sucesso na criação de modelos para ecossistemas dependem de considerações sobre fenologia e sazonalidade. Na área do uso racional do ambiente, o conhecimento fenológico é fundamental em qualquer plano de manejo florestal, seja com o objetivo de manutenção da vida silvestre ou da produção de madeiras e outros recursos florestais (Fournier 1974).

Apesar de sua grande importância, estudos de fenologia em ambientes florestais tropicais, especialmente nos neotrópicos, não são muito comuns, embora tenham aumentado muito nos últimos anos (v. Rathcke & Lacey 1985 e Newstron et al. 1991, para revisão sobre o assunto).

Neste sentido, o presente trabalho, tem como objetivos: (a) Conhecer a fenologia de uma área de floresta semidecidua, através do acompanhamento fenológico em espécies de árvores, arbustos e lianas, das fenofases floração, frutificação, queda de folhas e brotamento; (b) Verificar quais fatores próximos, climáticos, estariam influenciando os padrões fenológicos encontrados; (c) Analisar os dados fenológicos do ponto de vista das síndromes de polinização e dispersão das espécies estudadas e com isso avaliar a influência dos fatores finais, evolutivos, na determinação dos

padrões fenológicos encontrados e (d) Comparar os padrões fenológicos e de polinização e dispersão da floresta estudada, com aqueles encontrados para outras florestas semideciduas do sudeste brasileiro e da região neotropical.

AREA DE ESTUDO

A Reserva Municipal de Santa Genebra (RSG), onde foi realizado este estudo, possui uma área de aproximadamente 250 ha de vegetação florestal e está localizada a 22°49'45"S; 47°06'33"W, no Município de Campinas, estado de São Paulo (figura 1). O local está a cerca de 670 m de altitude, com relevo levemente ondulado.

Clima

Os dados normais do clima de Campinas, no período de 1956 a 1987, são apresentados na Tabela 1 e Figura 2. A precipitação média anual foi de 1360 mm; a temperatura média foi 20,6°C.

O clima da região de Campinas, onde se localiza a RSG, é sazonal, apresentando uma estação seca e mais fria, de abril a setembro, e uma estação úmida e quente, de outubro a março (Figura 2), seguindo o padrão climático geral para o interior do estado de São Paulo (Setzer 1946). Foi definida uma terceira estação ou período transicional, que compreende os meses de setembro e outubro. Neste período, de transição da estação seca para a úmida, as oscilações de temperatura e comprimento do dia e a irregularidade das chuvas são grandes (Tabela 1 e Figura 2).

Os diagramas climáticos para os dois anos de estudo (março/1989 a fevereiro/1990 e março/1990 a fevereiro/1991) e para o ano de observações preliminares (março/1988 a fevereiro/1989) são apresentados na Figura 3. Durante os anos de estudo, foram observadas variações nos períodos usualmente secos ou úmidos. O ano de observações preliminares foi mais seco que a média (precipitação anual de 1302 mm) e apresentou uma estação seca severa e de longa duração (Figura 3A). O primeiro ano de observações regulares ficou mais próximo à média climática da região, com precipitação anual de 1375 mm, porém apresentou um período de seca mais acentuado em abril-maio, precipitação acima da média no mês de julho e mais dois períodos de deficiência hídrica nos meses de agosto e outubro (Figura 3B). O segundo ano de observações regulares foi mais úmido que a média (precipitação anual de 1518 mm), com estação úmida muito chuvosa e estação seca pouco severa, com mês de julho apresentando precipitação abundante, muito acima da média (figura 3C).

Os dados meteorológicos foram obtidos na Estação do Centro Experimental de Campinas, a 669 m de altitude, localizada a 22°5'S; 47°5'W, distante cerca de 6 km da área de estudo. Foram fornecidos pela Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agronômico de Campinas (IAC).

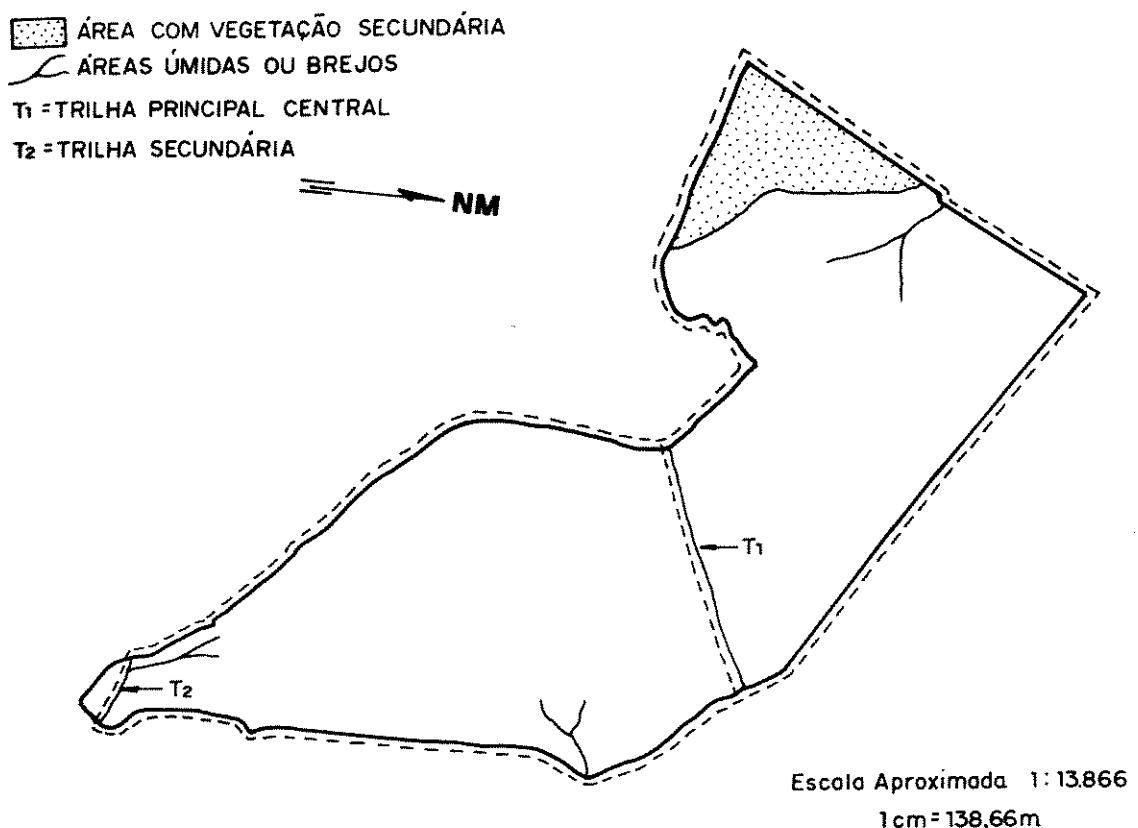


Figura 1. Mapa diagramático da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP (Fonte: Arruda 1990). A linha tracejada representa o caminho percorrido durante as observações fenológicas.

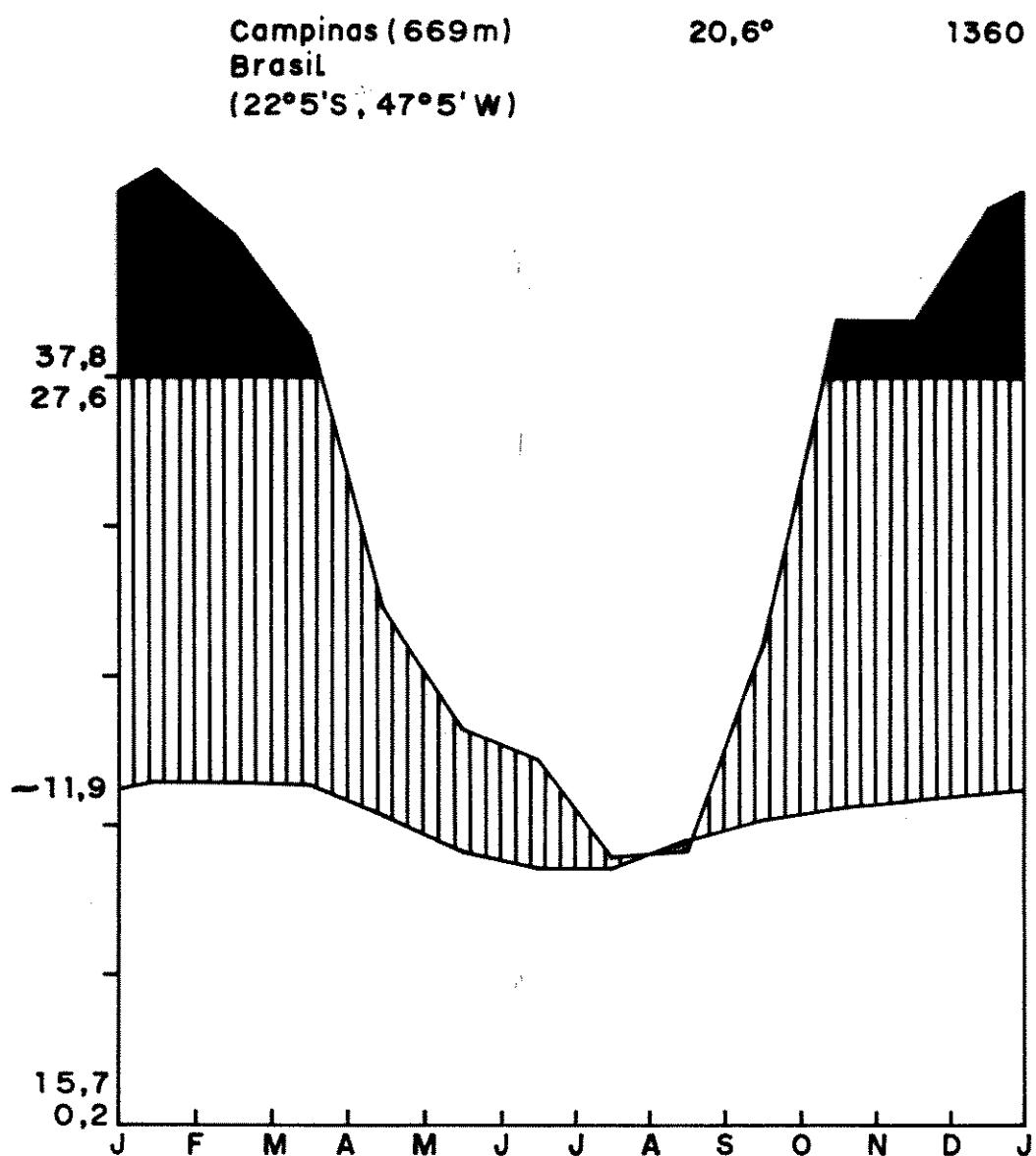


Figura 2. Diagrama climático para a região de Campinas, no período de 1956 a 1987, segundo Walter & Lieth (1960-67). A curva inferior mostra a temperatura média mensal (intervalos de 10°C no eixo y); na curva superior, a precipitação média mensal total (intervalos de 20 mm no eixo y), exceto para zona preta, que representa períodos super úmidos, com precipitação superior a 100 mm por mês – quando a escala é reduzida a 1/10. Zona com traços: período úmido; zona pontilhada: período seco. Acima, no gráfico, são mostradas a altitude, temperatura média anual e precipitação (mm). Temperaturas à esquerda, lidas a partir do topo, são: máxima absoluta, média das máximas do mês mais quente, variação média diária de temperatura, média das mínimas para o mês mais frio e mínima absoluta.

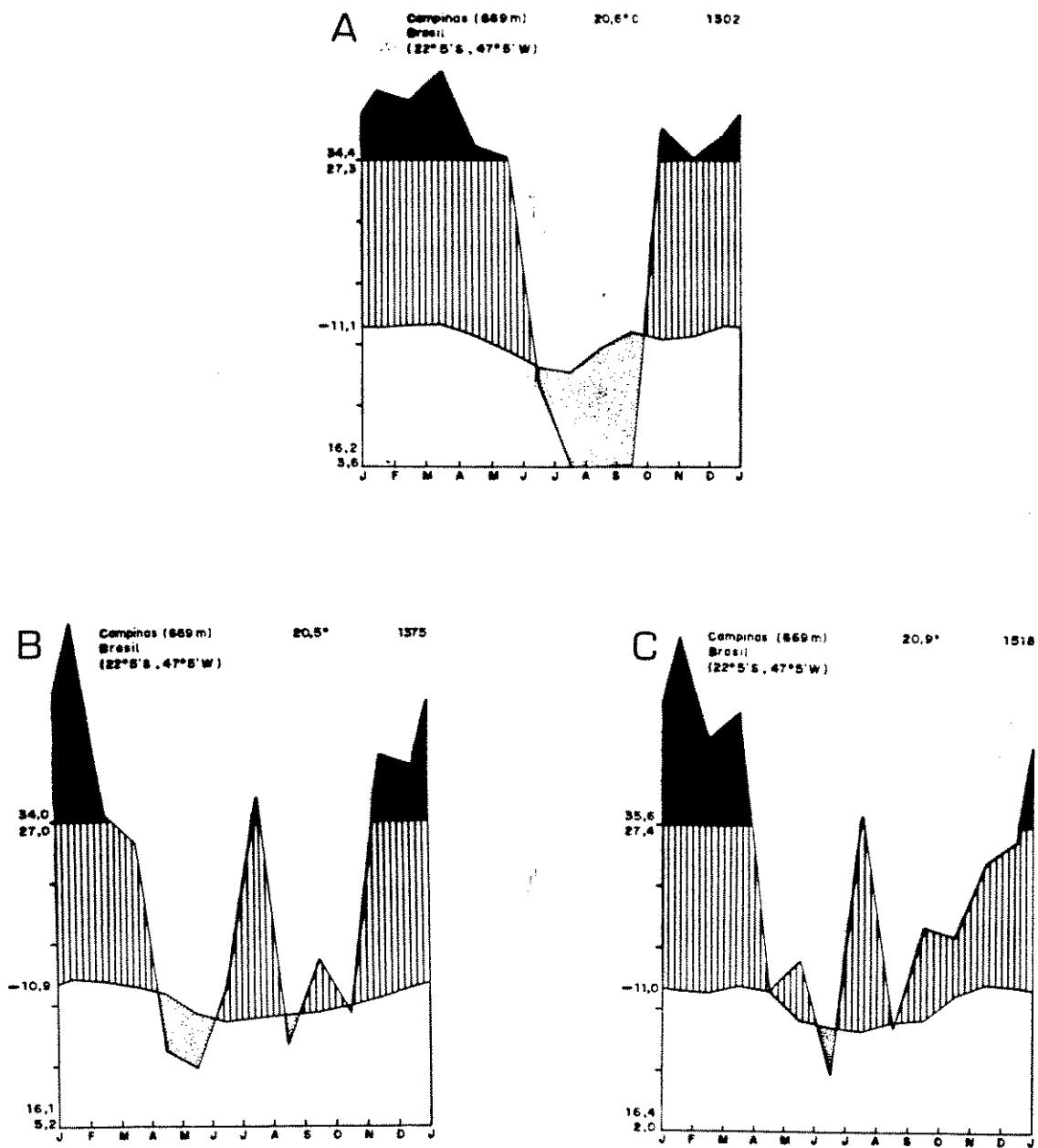


Figura 3. Diagramas climáticos para a região de Campinas, segundo Walter & Lieth (1960-67). (A) 1988; (B) 1989; (C) 1990. Para compreensão dos símbolos, veja legenda da Figura 2.

A vegetação da Reserva de Santa Genebra

A vegetação da RSG pode ser caracterizada, de uma forma geral, como floresta latifoliada (Fernandes & Bezerra 1990) ou como floresta estacional mesófila semidecidua (Rizzini 1963). Pelo sistema de Holdridge (1947) é classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana e é também considerada como floresta tropical sazonal (Ehrlich & Roughgarden 1987) ou floresta tropical ou subtropical semidecidua (Longman & Jenik 1987). A definição mais abrangente e que melhor caracteriza a vegetação florestal do interior do estado de São Paulo e do Sudeste do Brasil (excluída a formação que recobre a Serra do Mar) seria floresta tropical ou subtropical, sazonal ou estacional, semidecidua. A mais utilizada correntemente é floresta mesófila semidecidua. Neste trabalho, a vegetação da RSG será chamada, de forma simplificada, floresta semidecidua.

Três subtipos de vegetação florestal podem ser reconhecidos na RSG: a floresta semidecidua propriamente dita, apresentando diferentes graus de perturbação; a floresta inundada ou brejo e a vegetação secundária que ocorre em área que foi queimada anos atrás (Castellani 1986 e v. Figura 1) e na borda de mata. São apresentadas descrições sumárias destes tipos de vegetação pois, até o momento, nenhum trabalho abordando aspectos florísticos da RSG foi publicado. Levantamentos florísticos dos estratos arbustivo-arbóreo vêm sendo realizados por Kinoshita-Gouveia e colaboradores (com. pess.), Tamashiro e colaboradores (com. pess.) e por Tamashiro et al. (1983, inédito).

(a) Floresta tropical sazonal ou floresta semidecidua - recobre a maior parte da RSG e apresenta diferentes graus de perturbação. A vegetação é caracterizada por árvores com até 30 m de fuste, que formam um dossel quase contínuo a cerca de 15 m de altura. Sob o dossel forma-se um estrato composto por arbustos e arvoretas com até 8 m de altura e um estrato herbáceo pouco desenvolvido. Esta vegetação abriga a maior diversidade de espécies: Tamashiro et al. (1983, inédito) amostraram 102 espécies com diâmetro à altura do peito > 15 cm, em um hectare. Predominam as famílias Meliaceae, Rutaceae, Lauraceae e Mimosaceae, com várias espécies cada (v. Tabela 2). As espécies arbóreas mais frequentes no estrato superior (dossel e emergente) são Aspidosperma polyneuron*, Trichilia claussemi, Astronium graveolens, Chorisia speciosa, Cariniana legalis e Acacia polyphylla. No sobdossel temos Trichilia elegans, T. catigua, Esenbeckia febrifuga, Galipea multiflora e Ixora venulosa como espécies mais comuns. O estrato superior não foi dividido em dossel e emergente, por estes serem de difícil distinção na vegetação estudada e por estarem sob influência de fatores abióticos comuns, como precipitação, luminosidade e insolação (v. Longman & Jenik 1987).

(b) Floresta úmida ou "brejos" - Possui um dossel muito fechado, contínuo, que permite pouca penetração da luz, formando um ambiente muito sombreado ao longo de quase todo o ano. Localizada em uma baixada, sobre solo permanentemente inundado, onde frequentemente ocorre afloramento de água na estação úmida, que tende a secar, durante a estação seca. A diversidade de espécies é menor,

* Autores dos nomes científicos são encontrados na Tabela 2

dominando as palmeiras como Syagrus romanzoffiana e Euterpe edulis e espécies de árvores como Tabebuia umbellata, Erythrina falcata e Talauma ovata. O bosque sob dossel é ralo ou inexistente, sendo comum a ocorrência de espécies de Melastomataceae como Miconia discolor e M. elegans.

(c) *Vegetação secundária e de beira de mata.* A vegetação das áreas de crescimento secundário foi descrita por Castellani (1986). Na beira de mata são comuns espécies das famílias Solanaceae, Cecropiaceae e Piperaceae. Entre as espécies mais abundantes estão Hybanthus atropurpureus, Urera baccifera, Solanum granulosoleprosum, Cecropia hololeuca e Ruellia graecizans.

Na borda da mata, assim como sobre a copa das árvores e nas áreas de crescimento secundário são muito comuns as lianas (Leitão Filho & Morellato 1990, inédito), que serão tratadas no Capítulo 2.

METODOLOGIA GERAL

Esta tese foi dividida em quatro capítulos que tratam, especificamente, da fenologia das espécies arbóreas e arbustivas (Capítulo 1); fenologia das lianas (Capítulo 2); fenologia da floração e polinização (Capítulo 3) e fenologia da frutificação e dispersão (Capítulo 4).

Nesta seção é descrita a metodologia geral de trabalho, comum a todos os capítulos. Métodos e categorias mais específicas são descritas dentro de cada capítulo ao qual se relaciona.

Observações fenológicas

Foram feitas observações fenológicas em árvores, arbustos e lianas da RSG. A definição das fenofases foi semelhante à adotada por Morellato et al. (1989). Foi considerado como período de floração aquele em que as árvores estavam com suas flores em antese e como período de frutificação quando os frutos estavam maduros e prontos para serem dispersos. Foi considerado como brotamento o período que se inicia com o aparecimento de pequenas folhas brilhantes, de cor verde clara, amarelada até vermelha. Quando as folhas atingiam mais de 3/4 do tamanho da folha adulta, considerava-se o fim do brotamento. Considerou-se que uma árvore estava perdendo folhas (*queda de folhas*) quando: (a) sua folhas mudavam de cor, adquirindo um tom verde mais escuro, alaranjado ou avermelhado; (b) se enrolavam; (c) quando caiam com facilidade ao ventar; (d) quando sob a árvore haviam muitas folhas da mesma; (e) quando eram notadas faias (espaços vazios) na copa ou galhos sem folhas. Esta última fenofase foi a mais difícil de observar, principalmente nas espécies que perdem poucas folhas, mas durante o ano todo.

Para cada árvore, foram consideradas apenas duas categorias para quantificar a atividade fenológica: "pouco" - em geral início e fim da fenofase e "muito" - pico de atividade. Desta forma são minimizados os problemas de quantificação de fenofases para indivíduos muito diferentes (v. Frankie et al. 1974a). Para efeito de contagem do número de espécies, na catalogação geral dos dados fenológicos, foram considerados, em geral, apenas os períodos de muita atividade. No caso da floração, foram considerados, também,

os períodos iniciais. Como a avaliação quantitativa de fenofases é muito subjetiva, principalmente para um número grande de espécies de diferentes hábitos, a utilização de vários níveis de avaliação inclui mais erro à análise, além de tornar o trabalho de observação extremamente lento e cansativo.

As espécies foram agrupadas por suas *estratégias de floração*, seguindo a terminologia proposta por Newstrom et al. (1991). Os critérios utilizados para definição dos tipos de floração foram:

(a) *periodicidade* - repetibilidade e regularidade do ciclo fenológico: padrões periódicos apresentam um comportamento cíclico repetido a intervalos regulares (padrão ritmico) ou irregulares (padrão episódico); (b) *frequência* - número de ciclos por unidade de tempo, frequentemente expresso como frações ou múltiplos de ano em fenologia de plantas: sub-anual = mais de um ciclo por ano; anual = um ciclo por ano ou supra anual = menos de um ciclo por ano; (c) *duração* - período de tempo que a unidade (e.g. planta) permanece em uma dada fase (duração e sincronia foram utilizadas por Gentry 1974a, para agrupar espécies); (d) *época* - é o dia, mês ou estação do ano quando o evento ocorre (estação do ano foi um critério utilizado por vários autores para agrupar espécies, como Croat 1978, Frankie et a. 1974a, Morellato et al. 1989); (e) *amplitude* - nível de resposta ou quantidade de atividade; (f) *sincronia* - ocorrência simultânea da mesma fase em muitas ou todas as unidades consideradas (e.g. todos os indivíduos de uma mesma espécies em flor).

Os diferentes tipos de estratégias de floração, usados para agrupar as espécies da RSG, são descritos a seguir (v. Newstrom et al. 1991, para maiores detalhes):

A. Aperiódica

Tipo I - *Continuo* - indivíduos florescem de forma constante ou quase constante ao longo do ano.

B. Periódica

B.1. Episódica subanual

Tipo II - *Episódica* - caracterizada por múltiplas fases de floração durante o ano, cada uma delas separada por fases sem flor de duração variável. A previsibilidade da ocorrência da floração é baixa.

B.2. Rítmicas anuais

Nos padrões rítmicos anuais apenas uma fenofase ocorre, repetida a intervalos regulares, na mesma época, a cada ano. A previsibilidade é alta. Padrões anuais são divididos de acordo com a duração da floração, que tende a ser consistente no mesmo indivíduo, de ano para ano.

Tipo III - *Explosivo ("big bang")* - florações breves, durando poucos dias ou poucas semanas, usualmente atravessando mais de uma estação.

Tipo IV - *Sazonal* ou cornucópia - padrões de floração com um a quatro meses de duração, associados a uma estação ou ao período de transição entre duas estações.

Tipo V - *Longo* - florações com mais de quatro meses de duração, usualmente atravessando mais de uma estação.

B.3. Supra-anual

Tipo VI - *Supra-anual* - neste padrão o intervalo entre duas florações seria superior a um ano (segundo Newstrom et al. (1991), o intervalo seriam de três anos ou mais).

As espécies observadas foram distribuídas em classes de ocorrência, com base na frequência de encontro das espécies ao longo da trilha utilizada no acompanhamento fenológico, somado ao conhecimento geral da abundância das espécies na RSG (obs. pess.). Uma espécie foi considerada rara quando seu encontro é muito difícil na RSG, sendo encontrados um ou dois indivíduos por espécie; as espécies ocasionais são aquelas cujo encontro é ocasional na RSG, somando poucos indivíduos (cerca de cinco a sete). Espécies frequentes são aquelas cuja probabilidade de encontro na RSG é alta, sendo fácil somar dez ou mais indivíduos por espécie. Os valores de abundância para cada espécie, serão apresentados nos Capítulos 3 e 4.

Exsicatas das espécies estudadas encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC).

Capítulo 1

Estudo fenológico de árvores e arbustos em floresta semidecidua no
sudeste do Brasil

ÍNDICE

Introdução	3
Metodologia	4
Resultados.....	6
Queda de folhas e brotamento	12
Floração	18
Frutificação	25
Relação entre floração e frutificação	32
Discussão	35
Correspondência entre eventos fenológicos e a sazonalidade climática	36
Considerações finais.....	50

INTRODUÇÃO

O número de trabalhos abordando a fenologia de florestas neotropicais tem aumentado gradativamente nos últimos anos (Fournier & Salas 1966, Janzen 1967, Croat 1969, 1975, Snow 1965, Smythe 1970, Nevling 1971, Daubenmire 1972, Frankie et al. 1974a, Gentry 1974a, Frankie 1975, Fournier 1976, Stiles 1978, Opler et al. 1976, 1980a, Reich & Borchert 1984, Putz & Windsor 1987, Koptur et al. 1988, na *América Central*; Araújo 1970, Monasterio & Sarmiento 1976, Jackson 1978, Alencar et al. 1979, Hilty 1980, Matthes 1980, Gautier & Spichiger 1986, Ortega 1986, Morellato et al. 1989, 1990, Morellato & Leitão Filho 1990, 1991, na *América do Sul*).

Entretanto, são poucos os estudos fenológicos longos, abordando diferentes sinúsias (árvores, arbustos, lianas, epífitas, ervas), em uma determinada região tropical. Temos os trabalhos de Frankie et al., (1974a), Opler et al. (1976, 1980a, 1991) e Koptur et al. (1988) sobre a fenologia de árvores, arbustos e lianas em diferentes tipos de vegetação florestal na Costa Rica e os trabalhos de Croat (1969, 1975) englobando toda a flora da Ilha de Barro Colorado (este último baseado em material de herbário além de observações fenológicas gerais). No Brasil, os estudos fenológicos ainda são raros e tratam, principalmente, da fenologia de espécies arbóreas (Araújo 1970, Jackson 1978, Alencar et al. 1979, Matthes 1980, Morellato et al. 1989, 1990, Morellato & Leitão Filho 1990).

Neste capítulo será apresentado o estudo da fenologia reprodutiva e vegetativa de árvores e arbustos de uma floresta

semidecidual do sudeste no Brasil. Serão analisados os fatores próximos (abióticos) que podem influenciar em cada fenofase e os padrões fenológicos encontrados serão comparados aos de outras florestas neotropicais.

METODOLOGIA

Observações fenológicas foram feitas quinzenalmente em árvores e arbustos marcados, com o auxílio de binóculo. Foi feita uma estimativa mensal da variação das mudanças fenológicas nas populações de cada espécie, através da observação de indivíduos não marcados. O período geral de observação foi de março de 1988 a fevereiro de 1991. Durante o primeiro ano (março-1988 a fevereiro-1989) foram feitas observações fenológicas gerais, principalmente das épocas de floração e frutificação, à medida que as espécies eram escolhidas e os indivíduos marcados. Nos dois anos seguintes (março-1989 a fevereiro-1990) foram feitas observações fenológicas sistemáticas dos períodos de floração, frutificação, queda de folhas e brotamento de cada espécie. Este é o período de observações considerado nos dados fenológicos apresentados neste trabalho. Os dados de 1988 foram importantes para determinar certas características como periodicidade, frequência, duração, época e sincronia dos eventos fenológicos).

Não será feita distinção entre os anos de estudo na apresentação dos padrões fenológicos (v. Frankie et al. 1974a), sendo considerado o período médio de ocorrência da fenofase para a cada espécie. O objetivo é analisar os padrões fenológicos gerais

das espécies ao longo do ano. Foram marcados, com placas de alumínio numeradas ou fitas plásticas coloridas, 500 indivíduos arbóreos e arbustivos pertencentes a 47 famílias, 92 gêneros e 130 espécies (Tabela 2). Esta amostragem representa mais de 75% das espécies arbustivas e arbóreas conhecidas até o momento para a RSG. A replicação média de quatro indivíduos por espécie, embora não possa ser considerada ideal para estudos fenológicos em comunidades (Frankie et al. 1974a), não pode ser melhorada devido às variações em abundância e por subtipo de vegetação que cada espécie apresenta. Entretanto, as observações mensais de outras populações e de indivíduos não marcados reduzem em muito os problemas que poderiam advir da deficiência de replicação (v. Frankie et al. 1974a, Morellato et al. 1989).

As espécies foram agrupadas em três categorias: árvores do estrato superior (emergente e dossel) da floresta semidecídua, (89 espécies); arvoretas e arbustos do sobdossel da floresta semidecídua, crescendo em ambiente sombreado e úmido; árvores, arvoretas e arbustos que ocorrem nas margens ou na beira de mata da RSG, crescendo em ambiente ensolarado ou mais úmido, somente encontradas neste ambiente ou em grandes clareiras. Não se teve a intenção, com esta divisão, de definir classes sucessionais. Todas as espécies de árvores e arbustos que compõem formações florestais foram consideradas do estrato superior ou subosque; podem estar incluídas nesta amostra, árvores de floresta estabelecida e árvores sucessionais tardias. As espécies de beira de mata não se desenvolvem no ambiente sombreado do subosque da floresta e são encontradas, com frequência, nas margens de florestas

semidecíduas; podem ser consideradas como sucessionais iniciais (v. Gandolfi 1991)

A maioria das árvores e arbustos e todas as espécies de beira de mata foram marcadas ao longo de uma trilha que circunda a RSG, com cerca de 10,5 km de extensão (Figura 1). Este método foi escolhido devido a dificuldade de observação de espécies arbóreas do estrato superior ao longo de transecções no interior da vegetação. Por este método foi possível observar a totalidade das copas das árvores, a diferentes distâncias da trilha, permitindo uma avaliação fenológica mais precisa. Espécies sobdossel foram observadas ao longo de uma transecção de 200 m dentro da floresta ou em locais mais sombreados e fechados da trilha acima descrita (trechos T₁ e T₂ na Figura 1).

A escolha das espécies foi feita levando-se em consideração a importância da família ou espécie, ou por serem espécies características deste tipo de vegetação, ainda que fossem raras. Espécies desconhecidas para florestas semidecíduas também foram incluídas.

RESULTADOS

No presente trabalho, um total de 89 espécies de árvores foram amostradas no estrato superior, 23 arvoretas e arbustos no subosque e 18 espécies são características das margens da floresta da RSG. Os resultados gerais das observações fenológicas das épocas de floração, frutificação, queda de folhas e brotamento, para as 130 espécies acompanhadas no decorrer deste trabalho estão na Tabela 2.

Tabela 2. Dados fenológicos para espécies arbóreas e arbustivas de floresta semidecidua, Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. (Número de espécies = 130). -- = fenofase não observada; I = fenofase intermitente ao longo do ano.

FAMILIAS/Espécie	Floração	Frutificação	Queda de folhas	Brotamento
ACANTHACEAE <u>Ruellia graecizans</u> Baker ¹	jan-dez	jan-dez	jan-dez	jan-dez
ANACARDIACEAE <u>Astronium graveolens</u> Jacq. <u>Lithraea molleoides</u> Engl. <u>Tapirira guianensis</u> Aubl.	ago-out ago-set set-nov	out-nov -- --	jun-set jul-out ago	ago-nov set-nov ago-set(I)
ANNONACEAE <u>Annona cacans</u> Warm. <u>Guatteria nigrescens</u> Mart.	out-nov nov-dez	fev-mar --	abr-mai --	ago-out(nov) ² --
APOCYNACEAE <u>Aspidosperma cylindrocarpon</u> Muell.Arg. <u>Aspidosperma polyneuron</u> Muell. Arg. <u>Aspidosperma ramiflorum</u> Muell. Arg.	set-nov set-nov set-out	mai-out jul-out jul-out	mar-set fev-set jul-ago	ago-set ago; out ago-set
ARALIACEAE <u>Dendropanax cuneatum</u> Decne & Planch.	mai-jul	ago-nov	jun-nov	ago-dez
BIGNONIACEAE <u>Tabebuia umbellata</u> (Sond.) Sandw. <u>Zehnera tuberculosa</u> (Vell.) Bur.	ago-set out-jan	set-out mai-out	jun-jul jul-out	out set-nov (dez-abr)
BOMBACACEAE <u>Chorisia speciosa</u> St. Hil. <u>Pseudobombax grandiflorum</u> (Mart. et Zucc) A.Robins	fev-abr jun-set	jun-set set-out	abr-set mar-mai	ago-out (nov-fev) out-nov
BORAGINACEAE <u>Cordia ecalyculata</u> Vell. <u>Cordia trichotoma</u> Vell. ex Steud.	nov-dez dez	jan-abr nov-dez	jul-dez --	set-out (dez-abr) --
BURSERACEAE <u>Protium heptaphyllum</u> March.	set-out	nov-jan	jun-dez	ago-dez (abr)
CAESALPINACEAE <u>Bauhinia forficata</u> Link. <u>Bauhinia rufa</u> Steud. <u>Cassia ferruginea</u> Scharad. ex DC. <u>Copaifera langsdorfii</u> Desf. <u>Hymenaea courbaril</u> Plum. ex Endl. <u>Schizolobium parahybum</u> Blake	nov-mai out-mai out-jan dez-jan out-nov set-nov	mai-set jun-ago mai-ago ago-out mai-jul jun-ago	jul-set jun-set mai-jul fev-set abr-ago abr-ago	set-nov (dez-fev) set-out (fev-abr) set-nov ago-out (nov-abr) ago-out set-out (jan)
CARICACEAE <u>Jacaratia spinosa</u> (Aublet) A.DC.	out-nov	fev-mar	mai-jun	ago-out (nov-dez)

Tabela 2. continuação

FAMILIAS/Espécie	Floração	Frutificação	Queda de folhas	Brotamento
CECROPIACEAE				
<i>Cecropia glazioui</i> Smeth.	jan-dez	jan-dez	jan-dez	jan-dez
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	jan-dez	jan-dez	jun-ago	set-out
<i>Cecropia pachystachia</i> Tréc.	jan-dez	jan-dez	jun-ago	ago-set
CELASTRACEAE				
<i>Maytenus aquifolium</i> Mart.	ago-set	jan	---	--
COMPOSITAE				
<i>Gochnathia polymorpha</i> (Less.) Cabr.	jul-fev	out-abr	jul-set	set-out (mar-abr)
<i>Piptocarpha axillaris</i> Baker var. <i>axillaris</i>	ago-out	set-out	ago-out	set-out (abr)
<i>Vernonia diffusa</i> Less.	ago-set	ago-out	jul-dez	set-nov
CUNONIACEAE				
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	--	--	jul-dez	ago-dez (jan-fev)
EUPHORBIACEAE				
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	out-dez	nov-mar	jun-out, jan-fev	jul-nov (dez-abr)
<i>Croton salutaris</i> Casar.	out-dez	dez-fev	jun-ago	ago-out (nov, mar, jun)
<i>Pachystroma ilicifolium</i> Muell. Arg.	dez-jan	jun-nov	jul-dez	out-dez (jan)
<i>Pera glabrata</i> Poepp. ex Baill.	jan-abr	set-out	jul-set, nov-dez	ago-dez (abr, jun)
<i>Sapium</i> sp	nov-jan, mar-mai	jan-fev	jan-dez	ago-out
<i>Sebastiania edwalliana</i> Pax & Hoffm.	jan, ago-set	dez	--	--
<i>Tetrorchidium macrophyllum</i> Muell-Arg.	set-out	--	jan-dez	ago-out
FABACEAE				
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guill. ex Benth.	jan-mar	jun-out	mar-ago	set-dez
<i>Erythrina falcata</i> Benth.	jul-set	--	mai-jul	jul-set
<i>Lonchocarpus quilleminianus</i> (Tul.) Malme	nov-dez	mai-set	mar-ago, nov	set-dez (mar-abr)
<i>Luetzelburgia quisicara</i> Tol.	dez-mar	--	dez-jul	set-nov (jan-mar)
<i>Machaerium nictitans</i> Benth.	mar	ago-nov	jul-out	set-nov (dez-jan)
<i>Machaerium villosum</i> Vog.	--	--	jun-set	out-dez (fev-mar)
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.	jul-ago	set-out	jun-set	ago-out
<i>Platypodium elegans</i> Vog.	out-dez	ago-out	mai-out	ago-nov (nov-dez)
FLACOURTIACEAE				
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	ago	--	jul-ago	set
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briquet	ago-nov	fev-abr	mai-set	out
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	ago-set	set-nov	jul	ago-out
LACISTEMATACEAE				
<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	out-dez	nov-jan	out	out-nov (dez-jan)

Tabela 2. continuação

FAMILIAS/Espécie	Floração	Frutificação	Queda de folhas	Brotamento
LAURACEAE				
<u>Cryptocaria moschata</u> Nees et Mart. ex Nees	out-nov	dez-mar	jun-ago, nov-dez	ago-out (jan)
<u>Nectandra lanceolata</u> Nees et Mart. ex Nees	ago-out	out-nov	jun-out	jun-out
<u>Nectandra mollis</u> Nees.	jan-abr	set-out	jun-set	set-nov
<u>Nectandra puberula</u> Nees.	set	--	set	ago-out
<u>Ocotea corimbosa</u> (Meissn.) Miq.	nov-jan	--	jun-set	set-out
<u>Ocotea diospyrifolia</u> (Meissn.) Miq.	out	--	jan-dez	ago-out (dez)
<u>Ocotea</u> sp	set	nov-dez	jun-set	ago-out (mar)
Desconhecida	nov-dez	fev-mar	set	out
LECYTHIDACEAE				
<u>Cariniana estrellensis</u> (Raddi) O.Kuntze	nov	jul-out	mai-ago, nov-dez	ago-out (dez)
<u>Cariniana legalis</u> (Mart) O.Kuntze	dez-fev	mai-set	mar-set, dez-jan	ago-out (dez-abr)
MAGNOLIACEAE				
<u>Talauma ovata</u> St.Hil.	nov-dez	ago-nov	jun-set	ago-nov
MALVACEAE				
<u>Abutilon peltatum</u> K.Schum.	ago-abr	--	--	--
MELASTOMATACEAE				
<u>Miconia discolor</u> DC	ago-dez	abr-jun	jan-dez	jan-dez
<u>Miconia</u> aff. <u>elegans</u> Cogn.	mai-ago	set, nov-dez	out	ago-nov
<u>Miconia</u> sp	mai-jun	ago-set	out	out-dez
MELIACEAE				
<u>Cabralea canjerana</u> (Vell.) Mart.	set-out	nov-jan	jan-set	jul-out (fev-abr)
<u>Cedrela fissilis</u> Vell.	out	jun-set	fev-mai	jul-set
<u>Guarea macrophylla</u> Vahl.	out-abr	jun-jan	jul-set	jul-dez
<u>Trichilia catigua</u> A.Juss.	abr-jun	out-dez	jan-dez	ago-nov
<u>Trichilia clausseni</u> DC.	set-out	jan-mar	jun-ago	ago-set
<u>Trichilia elegans</u> A.Juss.	nov-dez	jun-set	ago-nov	ago-dez
<u>Trichilia hirta</u> L.	nov	mar-jun	mai-ago	ago-set
<u>Trichilia pallida</u> Swartz.	dez-jun, ago-set	dez-jun, ago-set	jul-out	jan-dez
				set-dez
MIMOSACEAE				
<u>Acacia polystachya</u> DC.	jan	jun-out	jun-ago	set-out (dez-mai)
<u>Inga lushnathiana</u> Benth.	set-mar	dez-fev	jun-ago	jul-jan
<u>Inga marginata</u> Wild.	ago	--	--	--
<u>Inga</u> aff. <u>platyptera</u> Benth.	ago-out	--	jul	jan-dez
<u>Inga striata</u> Berg.	ago-nov, fev	jun-jul	jan-dez	jun-set
<u>Inga uruguensis</u> Hooker et Arnott	jul-no, fev	set-jan	jan-dez	jul-set
<u>Piptadenia gonoacantha</u> (Mart.) Macbr.	out-mar	jun-out	jun-set out-jan	set-dez (jan-mar)
			"	
MONIMIACEAE				
<u>Siparuna</u> sp	jun-out	fev-mar	jan-dez	ago-out (mai)

Tabela 2. continuação

FAMILIAS/Espécie	Floração	Frutificação	Queda de folhas	Brotamento
MORACEAE				
<i>Clorophora tinctoria</i> Baudch.	set-dez	jan-abr	jan, abr-set	set-out (jan)
<i>Ficus enormis</i> Mart. ex Miq.	jan-abr	mar-out	abr-ago	ago-out (nov-abr)
<i>Ficus glabra</i> Griff.	fev-abr	abr-set	mai-ago	ago-out (nov-jan)
<i>Ficus luschnatiana</i> Miq.	jul-nov	set-jan	mai-ago	set
MYRCINACEAE				
<i>Stylogyne ambiqua</i> (Mart.) Mez	abr	jul-set	jan-dez	jan-dez
MYRTACEAE				
<i>Campomanesia mascalantha</i> (Berg.) Kiaerskow	set, nov	--	jul-ago	ago-out, (dez)
<i>Eugenia moraviana</i> Berg.	set-out	jan	jul-ago	ago
NYCTAGINACEAE				
<i>Suaepira opposita</i> (Vell.) Reitz	out-nov	nov-jan	jan-dez	ago
PALMAE				
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	nov-dez	jan-dez	--	--
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	nov-abr	jan-dez	--	--
PHYTOLACACEAE				
<i>Galesia integrifolia</i>	mar-mai	--	jun-out	set-out (dez, fev)
POLYGALACEAE				
<i>Polygala klotzschii</i> Chod.	set-dez	nov-jan	--	jul-set
RHAMNACEAE				
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	mar-abr	ago-dez	abr-set	ago-nov
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reiss.	out-nov	fev-mar	mai-set	set-nov
RUBIACEAE				
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) Schum.	fev	jun-jul	--	--
<i>Ixora venulosa</i> Benth.	set	mar		
Rubiaceae sp1	nov-jan	abr-set	jan-dez	out
RUTACEAE				
<i>Balfourodendron riedelianum</i> Engl.	out	mai-set	mai-ago	ago-out
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (St.Hil.) Juss.	out-dez	jul-set	jun-set	ago-out (nov)
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	nov-jan	ago-out	jul-ago	ago-out (dez)
<i>Galipea multiflora</i> Schult.	dez-abr	jul-set	jun-ago	ago-out (nov)
<i>Metrodorea nigra</i> St.Hil.	out-nov	--	--	--
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.	dez-jan	jul-set	jul	jan-dez
<i>Zanthoxylum chiloperone</i> Mart. ex Engl.	set-out	dez	mai-ago	set-dez (fev-abr)
<i>Zanthoxylum hiemale</i> St Hil.	ago-out	fev	jul-ago	jan-dez
<i>Zanthoxylum minutiflorum</i> Tul.	nov-dez	--	jul-ago	ago-set
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	ago	---	mai-ago	out-nov
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	ago-out	fev	jun-ago	set-nov (dez-fev)

Tabela 2. conclusão

FAMÍLIAS/Espécie	Floração	Frutificação	Queda de folhas	Brotamento
SAPINDACEAE <u>Diaetopteryx sorbifolia</u> Radlk.	set-out	nov-dez	abr-jul	jul-set
SAPOTACEAE <u>Chrysophyllum gonocarpum</u> (Mart. & Eichl.) Engl. <u>C. marginatum</u> (Hook et Arn.) Reldk.	out-nov jan-fev	ago-out fev-abr	abr-set jan-dez	ago-set jan-dez
SIMARUBACEAE <u>Picramia regnelli</u> Engl.	ago	set-jan	jan-dez	jan-dez
SOLANACEAE <u>Cyphomandra sciadostylis</u> Sendt. <u>Solanum granulosoleprosum</u> Dun. <u>Solanum cf. inaequale</u> Vell. <u>Solanum swartzianum</u> Roem. et Schult.	set-mar jan-dez ago-out jan-dez	jan-mai jan-dez out-jul abr-set	-- jul-ago jul-set jan-dez	-- ago-out -- jan-dez
STERCULIACEAE <u>Guazuma ulmifolia</u> Lam. <u>Helicteres ovata</u> Lam.	nov abr-jan	jul-nov --	set --	nov --
TILIACEAE <u>Helicocarpus americanus</u> L. <u>Luehea divaricata</u> Mart. <u>Luehea speciosa</u> Willd.	jul-ago dez-abr mai-nov	ago-out jul-nov ago-nov	jul-ago, dez abr-set, jan fev-ago	set-out (dez-fev) ago-out (dez-mar) set-nov (dez)
ULMACEAE <u>Trema micrantha</u> Blume <u>Celtis iguanæ</u> (Jacq.) Sargent.	ago-fev set-jan	jan-dez fev-jun	jun-ago(I) --	jul-set(I) --
URTICACEAE <u>Urera baccifera</u> Baudch.	jan-mar	abr-jun	jun-ago	nov-fev
VERBENACEAE <u>Aegiphila sellowiana</u> Cham. <u>Aloysia virgata</u> (Ruiz et Pav.) Juss. <u>Citharexylum myrianthum</u> Cham.	dez-jan jun-set nov-dez	mar-mai set-out jan-mar	jun-ago fev-jun abr-ago	nov-fev ago-dez (fev-abr) set-nov
VIOLACEAE <u>Hybanthus atropurpureus</u> (St.Hil.)	jul-abr	set-dez, mar	abr-jun nov	jul-ago, jan

¹R. Sigrist (com.pes.)²Dados entre parenteses representam crescimento.

Queda de folhas e brotamento

A floresta tropical sazonal ou mesofila semidecidua tipicamente muda de aspecto ao longo do ano. Durante os meses mais secos, de abril a setembro, cerca de 70% das espécies perdem total ou parcialmente suas folhas e pode ser observado um aumento significativo da quantidade de serapilheira sobre o solo (Pedroni et al. 1990, inédito). Nos meses de setembro e outubro, no final da estação seca e inicio da estação úmida, mais de 70% das espécies produz folhas novas (Figura 4), sendo notável a mudança de aspecto da vegetação, de esclerófilo para vicejante, nesta ocasião.

Padrões de produção e queda de folhas

As espécies foram agrupadas segundo três padrões principais de atividade vegetativa (Tabela 3), semelhantes aos utilizados por Morellato et al. (1989): grupo I - *decíduo*: espécies com queda e produção de folhas concentradas em uma determinada época do ano, ficando durante um período variável sem folhas; grupo II - *semidecíduo*: espécies com um período de maior intensidade de queda de folhas, porém nunca ficando totalmente sem folhas, e apresentando fluxo de folhas novas, em geral, concentrado em determinada época do ano (nestes dois primeiros grupos, o brotamento, via de regra, sucede o período de queda de folhas); grupo III - *não decíduo ou perenifólio*: espécies que não apresentam queda de folhas concentrada em determinada época do ano, mostrando padrões variados de brotamento (contínuo, intermitente até concentrado em determinada época do ano).

As espécies do grupo I predominam no estrato superior (54% do total), foram ausentes no sobdossel e pouco comuns na beira de mata (33%). As seis espécies deciduas de beira de mata ficaram, em média, 8,8 semanas totalmente sem folhas ($\pm 3,35$ D.P.), variando de quatro a doze semanas. No estrato superior as espécies permaneceram sem folhas, em média, 7,0 semanas ($\pm 4,5$ D.P.), variando de menos de uma semana (Vernonia diffusa) a até 20 semanas (Pseudobombax longiflorum). No sub-bosque ocorreu uma proporção maior de espécies do grupo III do que entre as espécies de beira de mata e do estrato superior (74% vs. 61% vs. 31%), revelando que o caráter deciduo da vegetação se deve às árvores do estrato superior (Tabela 3).

Todas as espécies deciduas e semideciduas apresentaram queda de folhas concentradas na estação seca e período transicional ($N = 69$). Se somarmos a estas as espécies perenifólias que apresentam queda de folhas mais perceptível neste período ($N = 18$), teremos 68% das espécies com pico de queda de folhas na época mais seca do ano.

Existe, portanto, uma relação estreita entre deciduidade e estacionalidade climática. Em 1988 a estação seca foi muito rigorosa, prolongando-se até outubro. Neste ano, certas espécies perderam folhas duas vezes: em algumas espécies deciduas houve queda de folhas - brotamento - queda de folhas e novo brotamento (Platypodium elegans); espécies semideciduas, como Croton floribundus, apresentaram queda de folhas mais acentuada e também repetida (queda - brotamento - queda); espécies perenifólias mostraram queda de folhas acentuada e, algumas vezes, não

conseguiram desenvolver seus brotos, que murcharam e morreram, como em Trichilia clausenii.

Periodicidade na produção e queda de folhas

A periodicidade na queda de folhas e produção de folhas novas seguiu a estacionalidade climática, para a comunidade estudada. O pico de produção de folhas novas sucedeu o pico de queda de folhas (Figura 4) e as espécies apresentaram grande sincronia inter e intraespecífica para estas fenofases.

A queda de folhas começou a ser notada em maio, com grande acréscimo no número de espécies em junho e pico em julho - agosto, na metade final da estação seca. Durante a estação úmida o número de espécies perdendo folhas se manteve baixo e estável.

O número de espécies brotando aumentou rapidamente a partir de agosto, com pico em setembro e outubro, no período transicional, quando ocorrem as primeiras chuvas que marcam o final da estação seca. O número de espécies caiu abruptamente em novembro e manteve-se baixo pelo resto do ano.

Padrões menos perceptíveis na produção de folhas novas

Brotamento menos intenso ou episódico, denominado crescimento (v. Alvin 1964), relacionado principalmente ao alongamento de ramos e formação de botões ou inflorescências, foi observado durante a estação úmida (Figura 4, Tabela 2).

Queda de folhas e brotamento vs. atividade reprodutiva

Queda total de folhas e floração ocorreram em treze espécies do grupo I: Astronium graveolens, Tabebuia umbellata, Pseudobombax longiflorum, Vernonia diffusa, Erythrina falcata, Myroxylon peruiferum, Casearia decandra, Casearia gossipiosperma, Zanthoxylum chiloperone, Z. riedelianum, Z. roifolium, Heliocarpus americanus, Luehea speciosa e Aloysia virgata. Todas são árvores pertencentes aos estratos superiores, exceto A. virgata, de beira de mata. A sincronia queda de folhas-floração nestas espécies foi notável, mesmo naquelas com floração longa (v. definição adiante), como P. longiflorum. Em várias destas espécies, tuhos com pequenos brotos podiam ser vistos, mas o alongamento das folhas só ocorreu no final da floração.

A. graveolens ficou sem folhas por pelo menos dois meses, enquanto florescia (botões até antese), nas plantas estaminadas, e até o final da frutificação nas plantas pistiladas (cerca de quatro meses). Pseudobombax longiflorum, Myroxylon peruiferum e A. virgata também permaneceram sem folhas até o final da frutificação (em todas estas espécies a frutificação ocorreu logo após a floração).

Floração após o brotamento ou no final deste, quando as folhas ainda são jovens, foi o comportamento fenológico mais comum, tanto no estrato superior como no dossel. Oito espécies do grupo I começaram a florescer simultaneamente ao aparecimento de brotos e formação das folhas novas, ao final do período sem folhas. Foi o caso de Cassia ferruginea, Schizolobium parahyba, Platypodium elegans, Clorophora tinctoria, Rhamnidium elaeocarpum, Guazuma

ulmifolia, Urera baccifera, Aegiphyllea sellowiana e Hybanthus atropurpureus.

Queda de folhas sincronica à maturação de frutos ocorreu em 36 espécies. Destas, 27 têm frutos adaptados a dispersão pelo vento e pertencem ao grupo I ou II (22 e 5, respectivamente). As outras espécies são zoocóricas (3) ou autocóricas (6) e pertencem ao grupo I e II, respectivamente. Nas espécies do grupo II, a queda de folhas foi mais intensa nos ramos com frutos (Lonchocarpus guillerminianus, Machaerium nictitans, Aspidosperma polyneurum, A. ramiflorum, P. axilaris, Esenbeckia febrifuga, E. leiocarpa, Galipea multiflora e Pachystroma ilicifolium).

Tabela 3. Número de espécies arbóreas e arbustivas por padrão de produção e queda de folhas e ambiente ocupado, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. (veja texto para definição detalhada dos três grupos).

Grupo	Padrão	Ambiente ocupado			Total
		Estrato superior	sobdossel	beira de mata	
I	Decídua	47	0	6	53
II	Semidecídua	12	4	0	16
III	Não decídua	27	17	11	55
	Desconhecida	1	2	1	4
	Total	87*	23	18	128

* Excluídas as duas espécies de Palmae

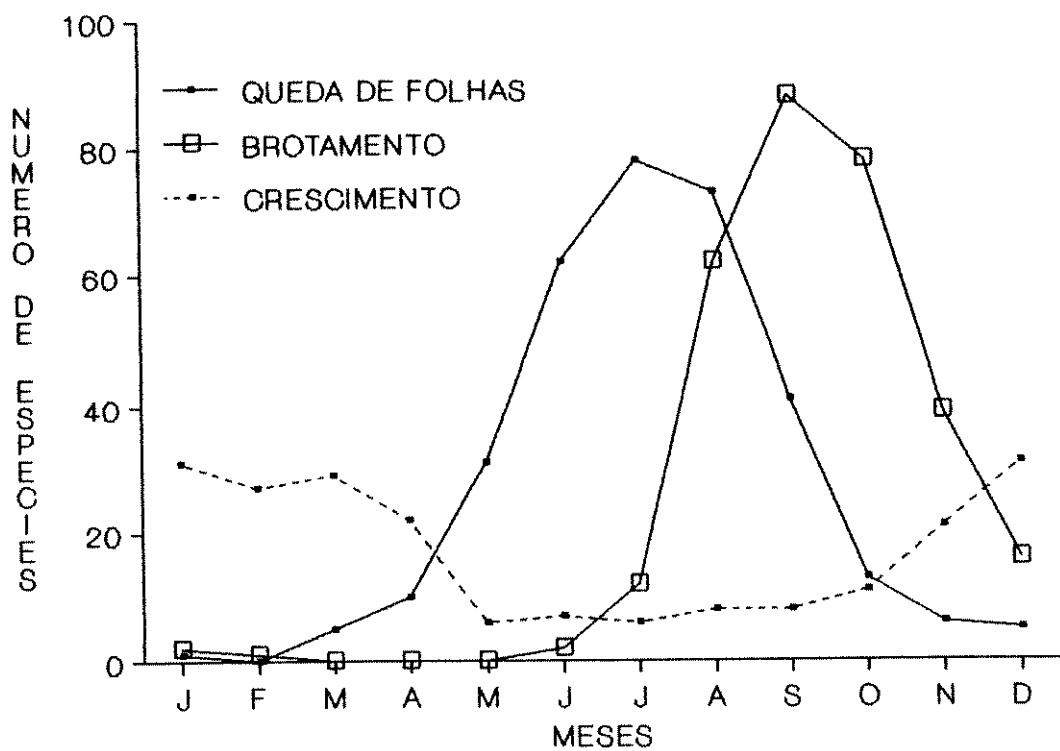


Figura 4. Número de espécies arbóreas e arbustivas apresentando queda de folhas, brotamento ou crescimento, ao longo do ano, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Floração

Dentre as 130 espécies em observação fenológica, apenas duas não floresceram no decorrer deste estudo (Lamanomia ternata e Machaerium villosum). O ritmo de floração encontrado para as espécies da RSG foi marcadamente sazonal: houve um aumento no número de espécies em flor a partir de agosto, na estação seca, com pico em outubro-novembro, no início da estação úmida, decaindo a partir de dezembro e janeiro (Figura 5). Apesar desta sazonalidade, durante todo o ano foram encontradas espécies em flor, com número mínimo de 16 (junho) e máximo de 65 (novembro) espécies.

Estratégias de floração

A estratégia de floração mais comum na RSG foi o tipo IV, periódica anual sazonal, com 45% das espécies, seguido pelo tipo III, periódica anual explosiva, observada em 21% das espécies. Floração longa foi registrada em 14% das espécies, os outros tipos estando poucos representados na vegetação estudada. É importante ressaltar que floração supra-anual (Tipo VI), ocorreu somente em espécies arbóreas do estrato superior e floração continua (Tipo I), apenas nas espécies de beira de mata (Tabela 4).

Periodicidade da floração

O ritmo de floração variou na dependência do grupo de espécies estudado. A partir de agosto-setembro e principalmente durante os dois primeiros meses da estação úmida (outubro-novembro), 72% das espécies do estrato superior estavam em flor (Figura 5 e Tabela 5). Após este período a atividade de floração decaiu, sendo mínima nos

meses de maio e junho (estação seca). A contribuição das espécies de floração sazonal ou explosiva, no estrato superior, foi muito grande (76% das espécies deste estrato) e determinou o padrão geral de floração encontrado (Tabela 4).

As espécies do sobdossel apresentaram menor sazonalidade no seu padrão geral de floração, mas mostraram acréscimo no número de espécies em flor de setembro a dezembro (Figura 5 e Tabela 4). Este acréscimo foi devido, principalmente, as espécies de floração sazonal ou explosiva (61% das espécies deste estrato).

Na beira de mata, o número de espécies florescendo ao longo do ano foi aproximadamente constante, não havendo sazonalidade na floração deste grupo de plantas (Figura 5). Este padrão se deve à predominância, na beira de mata, de espécies com floração do tipo longo ou contínuo (78% das espécies), que florescem por mais de uma estação (72% das espécies) (Tabelas 4 e 5).

Floração vs. estação do ano e ocorrência das espécies

Os resultados indicam que a maior parte das espécies estudadas na RSG (80%) parece estar programada para florescer anualmente, em uma única estação, predominando as espécies com floração tipo sazonal ou explosiva (Tabelas 4 e 5).

Das 130 espécies em observação na RSG, 60 (46%) floresceram entre final de agosto e outubro, quando das primeiras chuvas que marcam o final da estação seca. Entram nesta soma principalmente as espécies que floresceram no período transicional (setembro-outubro), como Tapirira guianensis, Aspidosperma cylindrocarpum, A. polyneuron, A. ramiflorum, Protium heptaphyllum, Schizolobium

parahyba, Tetrorchidium macrophyllum, Cabralea canjerana, Eugenia moraviana, Zanthoxylum chiloperone e Diatenopteryx sorbifolia. Quarenta e três porcento das espécies floresceram na estação úmida, 22% na estação seca, 12% no período transicional e 21% em períodos longos que, em geral, incluíam mais de uma estação (Tabela 5).

O tempo médio de floração das espécies anuais (sazonais ou explosivas), com flor na estação úmida foi 7,45 semanas ($\pm 3,45$ D.P.). Estas espécies são, na sua maioria, frequentes (49%) e o número de espécies ocasionais e raras se equivalem (Tabela 6). Portanto, o pico de floração em outubro-novembro representa, de fato, o pico na oferta de recursos florais (pólen, néctar e outros; v. Capítulo 3).

O tempo médio de floração das espécies anuais (sazonais ou explosivas) com flor na estação seca foi de 6,5 semanas ($\pm 3,7$ D.P.), pouco menor que o encontrado para espécies que floresceram na estação úmida. Muitas das espécies que floresceram na estação seca apresentam floração do tipo explosiva, com grande sincronia intraespecífica. É o caso de Tabebuia umbellata, Vernonia diffusa, Erythrina falcata, Casearia decandra, C. gossypiosperma, Inga marginata, Stylogyne ambigua, Ixora venulosa, Picramia regnelii e Heliocarpus americanus. Algumas destas espécies estavam totalmente sem folhas quando floresceram (T. umbellata, V. diffusa, E. falcata, C. decandra, C. gossypiosperma e Heliocarpus americanus), aumentando a conspicuidade de sua floração explosiva (v. queda de folhas). Ao contrário das espécies que floresceram na estação úmida, as espécies que floresceram na estação seca estão distribuídas de forma quase equivalente entre raras, ocasionais e

frequentes (Tabela 6). As espécies de floração longa ou continua (Tipo I e VI) apresentaram um período médio de 23,8 semanas ($\pm 6,1$ D.P.) e 46,1 semanas ($\pm 3,1$ D.P.) em flor, respectivamente. Elas são, na sua maioria, frequentes ou ocasionais (Tabela 6), e provavelmente são responsáveis por manter estável a oferta de recursos florais ao longo do ano, principalmente fora dos períodos de pico de floração.

Tabela 4. Número de espécies arbóreas e arbustivas da Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP), distribuídas segundo sua estratégia de floração (veja texto para definição detalhada dos tipos) e ambiente ocupado.

Tipo	Estratégias de floração	Ambiente ocupado			Total
		Estrato superior	Sobdossel	Beira de mata	
I	Continua	0	0	7	7
II	Episódica	2	5	1	8
III	Explosiva*	23	4	0	27
IV	Sazonal*	45	10	3	58
V	Longa*	7	4	7	18
VI	Supra-anual	7	0	0	7
	Desconhecido	5	0	0	5
	Total	89	23	18	130

*Floração periódica anual

Tabela 5. Número de espécies arbóreas e arbustivas em flor, segundo a época do ano e ambiente ocupado na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Ambiente ocupado	Epoa do ano					
	Estação Seca	Úmida	Período de transição	longa*	Desc.**	Total
Estrato superior	21	45	12	10	1	89
Sobdossel	7	8	3	5	0	23
Beira de mata	1	2	1	13	1	17
Total	29	55	16	28	2	130

*Floresceram por mais de uma estação

**Desc. = desconhecida

Tabela 6. Número de espécies arbóreas e arbustivas em flor, segundo a época do ano e ocorrência, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP)

Epoa do ano	Total de espécies em flor	Ocorrência das espécies em flor		
		frequente	ocasional	rara
Estação seca	29	7	12	10
Estação úmida	55	27	13	15
Período de transição	16	6	5	5
Longa*	28	15	11	2
Desconhecida	2	1	0	1

* Floresceram por mais de uma estação

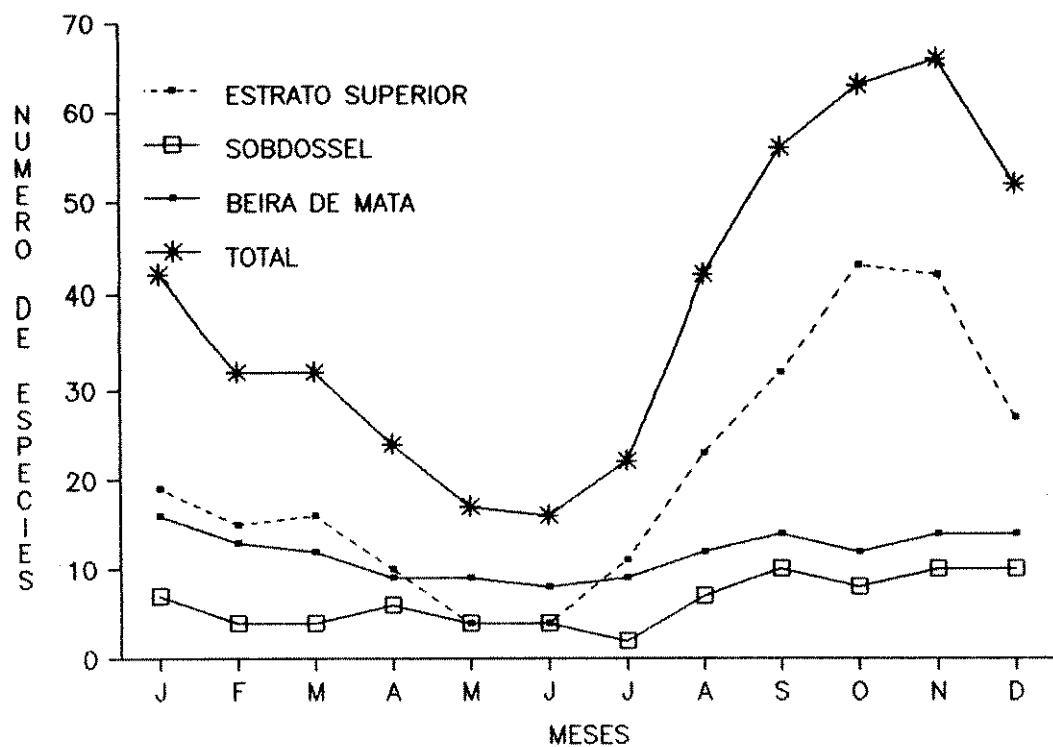


Figura 5. Número de espécies arbóreas e arbustivas em floração ao longo do ano, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

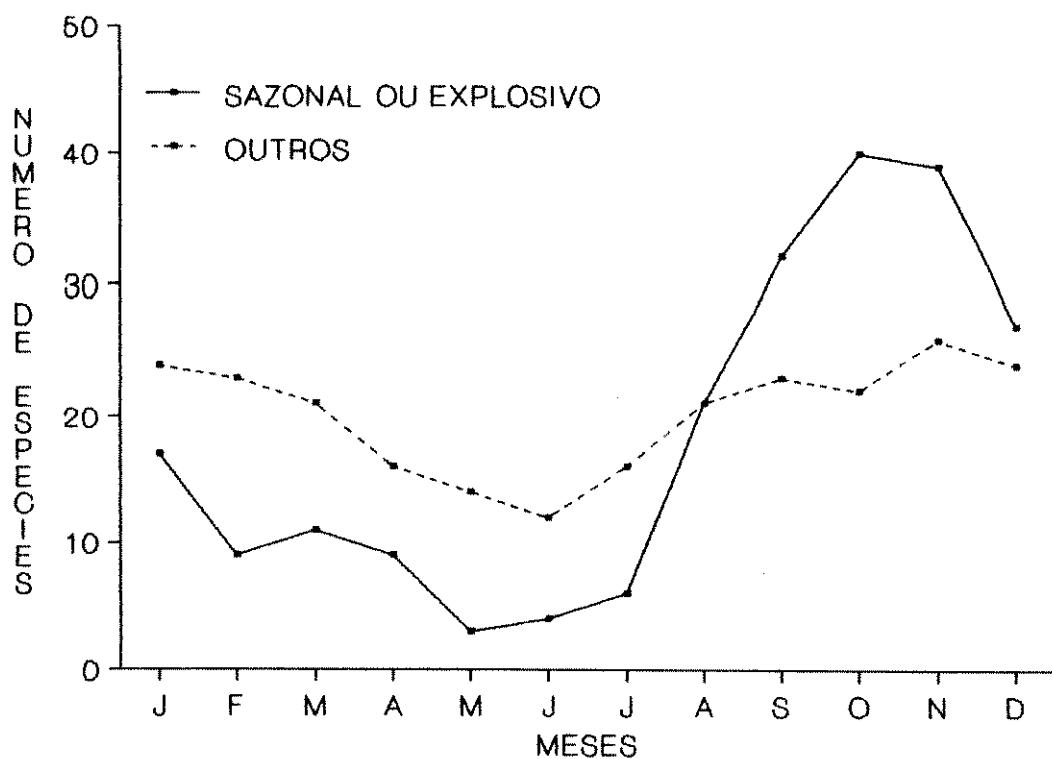


Figura 6. Número de espécies arbóreas ou arbustivas com estratégias de floração do tipo sazonal ou explosivo, em flor ao longo do ano na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Frutificação

Das 130 espécies estudadas durante o período de observação, 109 (84%) frutificaram. Como para a floração, o padrão geral de frutificação foi sazonal. Houve um acréscimo no número de espécies com frutos a partir de julho, com pico em setembro, no final da estação seca, decaindo a partir do mês de outubro (Figura 7). De dezembro a maio a produção de frutos permaneceu baixa, mas relativamente constante, com mínimo de 20 (abril) e máximo de 30 espécies com fruto neste período.

Estratégias de frutificação

As espécies foram agrupadas por estratégias de frutificação seguindo-se os mesmos critérios utilizados para floração (Tabela 7). Predominou o tipo IV - sazonal, das espécies que frutificam anualmente, na mesma estação (45%), seguido dos tipos V e I, das espécies com frutificação longa (18%) e contínua (8%), respectivamente. Poucas espécies apresentaram frutificação do tipo II - episódico (2%) ou do tipo III - explosivo (5%), este último tipo sendo muito mais comum como estratégia de floração (v. Tabela 4). Estratégia de frutificação supra-anual (tipo VI), ocorreu apenas em espécies arbóreas do estrato superior (8%), como para floração.

Periodicidade na frutificação

O maior período de atividade, no estrato superior, foi de agosto a outubro, ou seja, no final da estação seca e período transicional (Figura 7). As espécies que frutificaram em uma única

estação (tipo III e IV), predominam neste estrato (51%) e definem o padrão de frutificação encontrado. As espécies com frutificação longa ou contínua estão presentes em proporção bem inferior (19% e 4%, respectivamente). Existe uma proporção semelhante de espécies com fruto na estação seca (31%) ou úmida (27%); espécies que frutificam por mais de uma estação perfazem apenas 16% do total (Tabela 8).

No sobdossel o padrão de frutificação também foi definido pelas espécies sazonais (61%). Entretanto, houve uma maior proporção de espécies com frutos na estação úmida (48%) do que na estação seca (26%). No sobdossel, embora tenha ocorrido um primeiro acréscimo no número de espécies com fruto em setembro, o maior número de espécies frutificando ocorreu em novembro-dezembro, prolongando-se até janeiro, sucedendo o pico de frutificação do estrato superior (Tabela 8 e Figura 7).

Na beira de mata, o número de espécies com fruto foi relativamente constante ao longo do ano. o maior número de espécies em fruto ocorreu em setembro, embora este número fosse mais elevado desde março (Figura 7). Entretanto, ao contrário das espécies arbustivas e arbóreas da floresta, o padrão de frutificação das espécies de beira de mata foi determinado pelas espécies de frutificação continua e longa (56%)(Tabela 7) e que frutificam por mais de uma estação (61%)(Tabela 8).

Frutificação vs. estação do ano e ocorrência das espécies

Como para a floração, os padrões de frutificação encontrados indicam uma interdependência entre frutificação e estação do ano.

Frutificaram em uma única estação ou período do ano 63% do total de espécies estudadas, sendo igual a proporção de espécies com frutos maduros na estação seca e úmida (27%). Entretanto, o número de espécies com frutos não se distribui de forma homogênea ao longo das estações, estando concentrado no final da estação seca e no início da estação úmida (Figura 7).

A proporção de espécies frequentes com fruto maduros na estação seca (65%), foi maior que a proporção de espécies frequentes, com frutos maduros na estação úmida (45%; v. Tabela 9). Aparentemente, o crescente número de espécies com fruto ao longo da estação seca, com pico em setembro, representa um aumento real no número de indivíduos com frutos e, portanto, na oferta deste recurso na RSG. Vinte e um por cento das espécies estudadas frutificaram por mais de uma estação (Tabela 8) e são, em geral, frequentes ou ocasionais (Tabela 9). Estão melhor representadas na beira de mata (61%), embora ocorram no estrato superior (16%) e sobdossel (13%) e sua importância está na manutenção de uma oferta de frutos estável ao longo do ano.

O tempo de frutificação das espécies com fruto na estação seca foi de 15,9 semanas ($5,2 \pm D.P.$), superior ao tempo médio de 10,4 semanas ($4,6 \pm D.P.$) das espécies que frutificaram na estação úmida. As espécies com frutos maduros por mais de uma estação apresentaram os tempos médios mais longos, de 28,4 semanas ($14,3 \pm D.P.$) e com frutos maduros na estação transicional os tempos médios mais curtos 11,3 semanas ($5,0 \pm D.P.$).

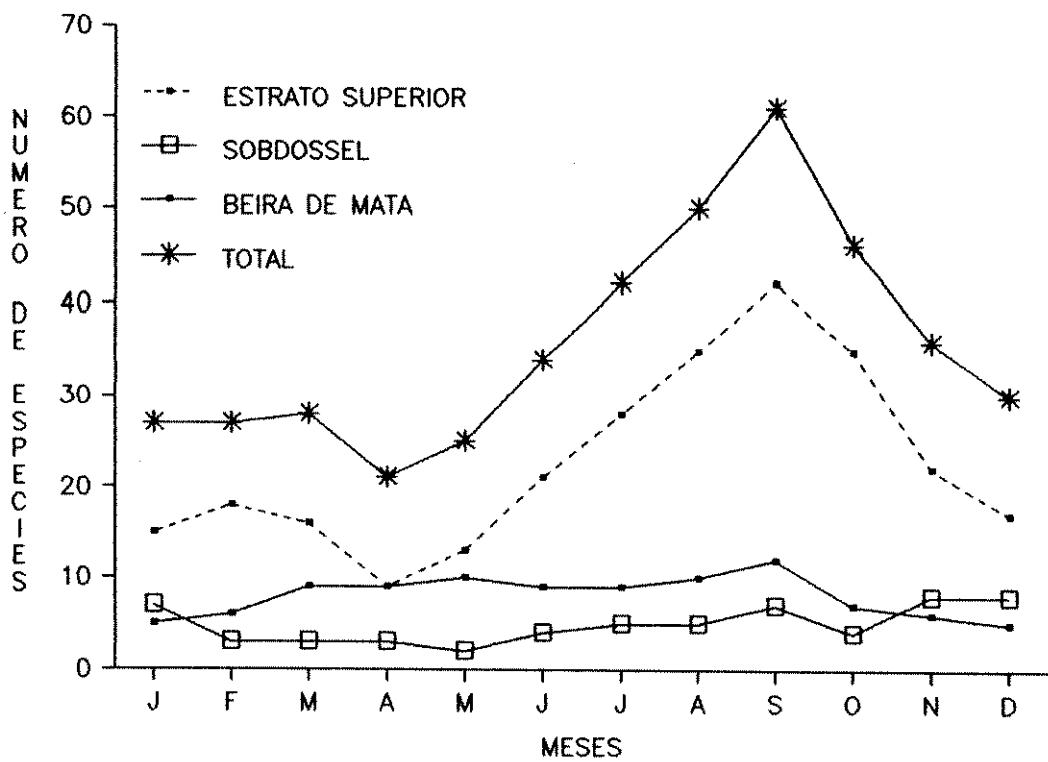


Figura 7. Número de espécies arbóreas e arbustivas em frutificação ao longo do ano, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Tabela 7. Número de espécies arbóreas e arbustivas da Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP), distribuídas segundo sua estratégia de frutificação (veja texto para definição detalhada dos tipos) e ambiente ocupado.

Tipo	Estratégias de frutificação	Ambiente ocupado			Total
		Estrato superior	Sobdossel	Beira de mata	
I	Continua	3	0	7	10
II	Episódica subanual	0	1	2	3
III	Explosiva*	4	2	0	6
IV	Sazonal*	41	14	4	59
V	Longa*	17	3	3	23
VI	Supra-anual	10	0	0	10
	Desconhecida	14	3	2	19
	Total	89	23	18	130

*Frutificação periódica anual

Tabela 8. Número de espécies arbóreas e arbustivas em fruto, segundo a época do ano e ambiente ocupado, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Ambiente ocupado		Estação Seca	Úmida	Período de transição	longa*	Desc.	Total
Estrato superior	28**	24	6	14	17	89	
Sobdossel	6	11	1	3	2	23	
Beira de mata	3	0	2	11	2	18	
Total	37	35	9	27	21	130	

*Frutificaram por mais de uma estação

**Dentre estas espécies, 15 terminaram de dispersar seus frutos em outubro

Tabela 9. Número de espécies arbóreas e arbustivas em fruto, segundo a época do ano e ocorrência, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Época do ano	Total de espécies em fruto	Ocorrência de espécies com fruto		
		frequente	ocasional	rara
Estação seca	37	24	7	6
Estação úmida	35	16	11	8
Período de transição	9	1	5	0
Longa*	28	13	9	6
Desconhecida	21	4	8	9

* Frutificaram por mais de uma estação

Frutificação vs. tipo de fruto

O período de frutificação das espécies, ao longo do ano, por tipo de fruto é apresentado na tabela 10. Analisadas em conjunto, 56% das espécies que frutificaram possuem frutos zoocóricos, cerca de 28% têm frutos anemocóricos e 16% são autocóricas (para definição dos tipos v. Capítulo 4). A ocorrência de determinado tipo de fruto nem sempre pode ser relacionada à estação do ano. Frutos zoocóricos ocorreram nas duas estações, mas em maior proporção na estação úmida (41%) do que na estação seca (20%). Frutificaram por mais de uma estação 33% das espécies zoocóricas. As espécies anemocóricas frutificaram principalmente durante a estação seca (58%) e no início da estação úmida e no período transicional (32%), poucas espécies apresentando frutificação longa (10%). Espécies autocóricas frutificaram em ambas as estações (Tabela 10).

Tabela 10. Número de espécies arbóreas e arbustivas frutificando, segundo a época do ano e tipo de fruto, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Época do ano	Total de espécies com fruto	Tipo de fruto		
		zoocórico	anemocórico	autocórico
Estação seca	37	12	18	7
Estação úmida	35	25	5	5
Período de transição	9	4	5	0
Frutificação longa	28	20	3	5
Totais	109	61	31	17

Relação entre floração e frutificação

O pico de floração das espécies da RSG, em outubro-novembro, sucedeu o pico de frutificação, em setembro, no final da estação seca (Figura 8).

Comparando os períodos de floração com os períodos de frutificação para cada espécie (Tabela 11), um interessante padrão aparece: dentre as espécies que floresceram na estação úmida, 23 (42%) frutificaram na estação seca seguinte (Tabela 12). É importante notar que estas espécies apresentaram, com exceção das espécies de Ficus e U. baccifera, um período longo de maturação dos frutos (em média 16,7 semanas ($5,5 \pm D.P.$)). Estas espécies são, na sua maioria, anemocóricas (56%) e seus frutos estavam maduros principalmente no final da estação seca (algumas ainda possuem frutos em outubro).

Setembro e outubro é o último período do ano onde os diásporos anemocóricos podem ser dispersos com eficiência, antes das chuvas pesadas de verão cheguem (novembro-dezembro). Após este período a dispersão pode ser prejudicada não só pelas chuvas, como pelo brotamento e expansão de folhas novas das árvores dos estratos superiores. O período úmido subsequente seria propício à germinação das sementes, como ocorreu em Piptadenia gonoacantha (as sementes começaram a germinar em novembro, estando na forma de plântulas no final de dezembro).

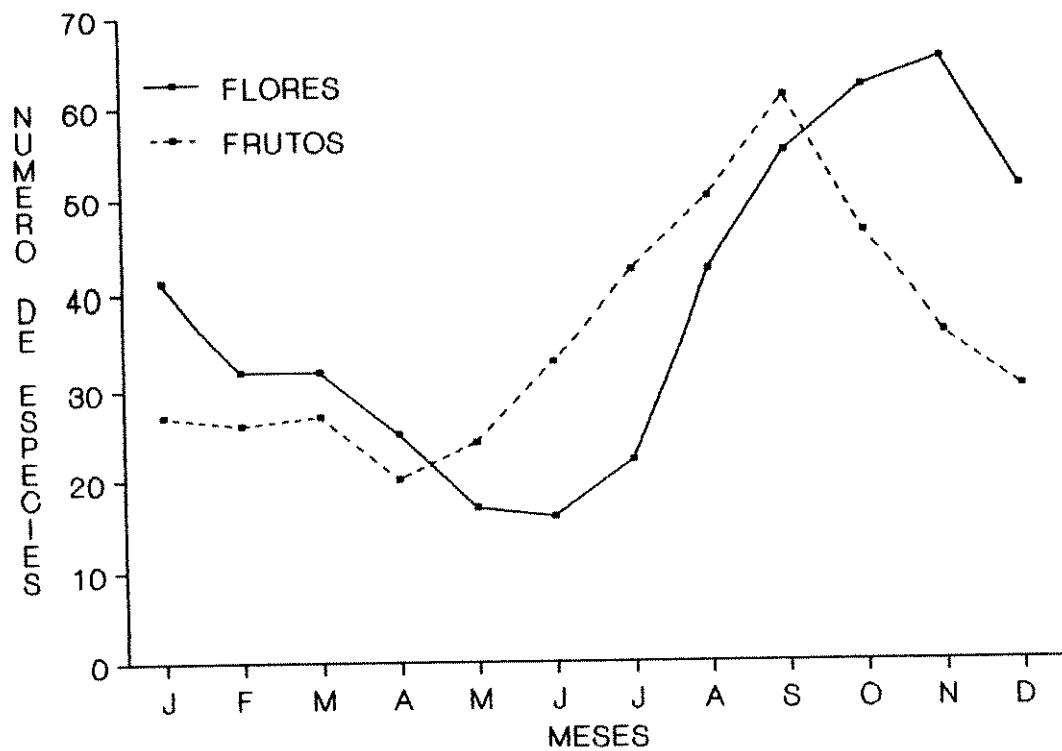


Figura 8. Número total de espécies arbóreas e arbustivas com flores e frutos ao longo do ano, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP ($N = 130$)

Tabela 11. Comparação entre época de floração e época de frutificação em número de espécies arbóreas e arbustivas, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Época do ano	Total de espécies em flor	Número de espécies com frutos					
		Estações seca	Úmida	Período de transição longa*	Desc.**	longa*	Desc.**
Seca	29	4	9	6	3	7	
Úmida	55	23	13	2	11	6	
Transição	16	5	8	0	1	2	
Longa*	28	5	5	1	13	3	

*Frutificam ou florescem por mais de uma estação

** Época de frutificação desconhecida

Tabela 12. Espécies sazonais que florescem na estação úmida e frutificam na estação seca seguinte, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Especie	Floração	Frutificação
<u>Acacia polypylla</u>	jan	jun-out
<u>Balfourodendron riedellianum</u>	out	mai-set
<u>Cariniana estrellensis</u>	nov	jul-out
<u>Cariniana legalis</u>	dez-fev	mai-set
<u>Cassia ferruginea</u>	out-jan	mai-ago
<u>Cedrela fissilis</u>	out	jun-set
<u>Centrolobium tomentosum</u>	jan-mar	jun-out
<u>Chorisia speciosa</u>	fev-abr	jun-set
<u>Copaifera langsdorffii</u>	dez-jan	ago-out
<u>Coutarea hexandra</u>	fev	jun-jul
<u>Esenbeckia febrifuga</u>	out-dez	jul-set
<u>Esenbeckia leiocarpa</u>	nov-jan	ago-out
<u>Ficus enormis</u>	jan-abr	mar-out
<u>Ficus glabra</u>	fev-abr	abr-set
<u>Galipea multiflora</u>	dez-abr	jul-set
<u>Hymenaea courbaril</u>	out-nov	mai-jul
<u>Lonchocarpus guilleminianus</u>	nov-dez	mai-set
<u>Metrodorea stipularis</u>	dez-jan	jul-set
<u>Piptadenia gonoacantha</u>	out-mar	jun-out
<u>Platypodium elegans</u>	out-dez	ago-out
<u>Trichilia elegans</u>	nov-dez	jun-set
<u>Urera baccifera</u>	jan-mar	abr-jun
<u>Zeyera tuberculosa</u>	out-jan	mai-out

DISCUSSAO

A interpretação de padrões fenológicos nos trópicos frequentemente tem confundido fatores próximos (proximate factors) e fatores finais (ultimate factors) (Janzen 1967, Bawa 1983, Borchert 1983, v. Newstrom et al. 1991, para discussão). Fatores próximos envolveriam fatores externos como água, luz, temperatura ou nutrientes e fatores internos, endógenos, relacionados à limitações morfológicas ou fisiológicas das plantas e que dependem de características genéticas, do desenvolvimento e da história de vida da planta (Borchert 1983, Sarmiento & Monastério 1983, Kochmer & Handel 1986). Fatores finais envolveriam a relação dos padrões fenológicos das plantas com outros constituintes da biota, sejam outras plantas ou animais. Por exemplo, fatores próximos seriam os mecanismos que permitem a uma determinada espécie florescer em uma determinada época e devem ser separados dos fatores finais, que especificam as vantagens e desvantagens de florescer em uma determinada época. Para se entender a evolução dos padrões fenológicos nas plantas tropicais é necessário levar em consideração todos os fatores (próximos ou finais), que podem estar envolvidos neste processo (v. Rathcke & Lacey 1985).

As relações entre as mudanças climáticas com as estações e as diferentes fases da fenologia de árvores tropicais não são bem entendidas (Reich & Borchert 1984) e pouco trabalho experimental tem sido feito neste sentido (Borchert 1980, 1983, Reich & Borchert 1982, 1984, Augspurger 1982, 1983). Estudos que analisam a influência de fatores bióticos na ocorrência de fenofases muitas vezes esquecem de levar em consideração fatores próximos. Borchert

(1983) considera que a evolução dos padrões temporais de floração nas árvores tropicais não pode ser explicada adequadamente como resultado apenas de interações bióticas, mas deve ser visto no contexto geral do desenvolvimento da árvore, determinado por um dado grupo de fatores climáticos, edáficos e bióticos.

Nesta discussão serão examinados, principalmente, os fatores próximos que poderiam influenciar os padrões fenológicos das espécies estudadas. Embora fatores finais possam ser abordados, eles serão tratados nos capítulos seguintes (Capítulos 3 e 4).

Correspondência entre eventos fenológicos e a sazonalidade climática

As espécies de árvores e arbustos da RSG mostraram, em geral, grande periodicidade na ocorrência dos eventos fenológicos, apresentando padrões sazonais na organização dos recursos foliares, florais e de frutos e sementes. Esta periodicidade acompanhou a estacionalidade climática, evidenciando a forte influência dos fatores abióticos, principalmente da precipitação.

A existência de ritmos periódicos de crescimento e reprodutivos em florestas tropicais têm sido ressaltada por diversos pesquisadores, mesmo em regiões tidas como não sazonais (e.g. Richards 1952, Janzen 1967, Lieth 1974, Leigh et al. 1982, Longman & Jenik 1987, Morellato et al. 1989 e referências nestes).

A precipitação permanece, ainda hoje, como principal fator influenciando os padrões fenológicos nos trópicos sazonais (Opler et al. 1976, Borchert 1980, 1983, Augspurger 1982, Reich & Borchert 1982, 1984), embora temperatura e fotoperíodo sejam frequentemente

apontados como reguladores ou indutores do crescimento e reprodução nos trópicos (Frankie et al. 1974a, Longman & Jenik 1987, Njoku 1963, Opler et al. 1976). As estações seca e úmida, típicas de regiões tropicais, comandariam as mudanças fenológicas no ciclo de vida das plantas e animais (Malaisse 1974).

Portanto, a variação na disponibilidade de água, em climas sazonais tropicais, estaria determinando o desenvolvimento sazonal das plantas, como ocorre na RSG, assim como a fenologia das árvores decíduas de regiões temperadas é primariamente determinada por variações sazonais no fotoperíodo e temperatura (Reich & Borchert 1984). Esta relação disponibilidade de água - crescimento vegetativo fica evidente principalmente em florestas tropicais sob climas com marcada sazonalidade na precipitação anual, como visto por Janzen (1967), Daubenmire (1972), Frankie et al. (1974a), Fournier (1976), Alencar et al. 1979, Matthes 1980, Opler et al. (1980a), Morellato et al. 1989, nos neotrópicos e Hopkins (1970) e Lieberman (1982), na África.

Queda de folhas

A queda de folhas, nas espécies da RSG, acompanhou os padrões de precipitação: espécies perderam folhas ao longo do ano todo, mas numa proporção mínima nos meses mais chuvosos, aumentando no início da estação seca, em abril, alcançando um pico em julho-agosto, no meio da estação seca. Em florestas tropicais sazonais, o máximo de queda de folhas geralmente têm sido observado durante o período mais seco do ano (Janzen 1967, Frankie et al. 1974, Fournier 1976, Opler et al. 1980a, Daubenmire 1972, na Costa Rica; Araújo 1970,

Alencar et al. 1979, na região amazônica; Monasterio & Sarmiento (1976), na Venezuela; Davies 1945, Matthes 1980, Morellato et al. 1989, no sudeste do Brasil, Ortega 1986, no Paraguai e Lieberman 1982 na África. Trabalhos focalizando produção de serrapilheira (litter) e ciclagem de nutrientes também têm encontrado maior queda de folhas (produção em Kg/ha) durante a estação seca (v. Morellato 1992).

Na RSG a deficiência hídrica foi o principal fator associado à perda de folhas. Algumas das espécies estudadas apresentaram queda de folhas mais intensa ou repetida em anos com estação seca muito severa, como em 1988 (e.g. Croton floribundus e Platypodium elegans). Aparentemente, em espécies semideciduas a intensidade da queda de folhas está relacionada à severidade da seca. Beard (1944, apud Frankie et al. 1974a) relatou variações na quantidade de queda de folhas com a intensidade da estação seca, em Trinidad. Koriba (1958) constatou que várias espécies de árvores tropicais perdiam folhas após curtos períodos de deficiência de água, eventualmente duas a três vezes ao longo do ano. Reich & Borchert (1982, 1984) demonstraram experimentalmente que a queda de folhas era induzida por estresse hídrico em espécies de floresta tropical sazonal da Costa Rica: espécies deciduas passavam a apresentar hábito semidecíduo ou perenifólio, em ambientes com estação seca menos definida ou ausente. Para Longman & Jenik (1987), em florestas tropicais de todos os tipos, o principal valor adaptativo da deciduidade seria o escape ao estresse hídrico na parte central da estação seca.

No sudeste do Brasil, a estação seca é, também, o período de fotoperíodos mais curtos e das menores temperaturas, mas o comportamento fenológico das espécies da RSG sugere uma menor influência destes fatores em relação à disponibilidade de água. Entretanto, para as espécies da RSG que começaram a perder folhas no início da estação seca ou no final da estação úmida (quando a precipitação ainda é abundante), a redução do fotoperíodo e/ou a queda das temperaturas poderiam ser apontados como prováveis indutores da senescência e inicio da queda de folhas; a deficiência hídrica determinaria a intensidade e duração desta perda. Secundariamente, a menor disponibilidade de nutrientes, no final da estação úmida e estação seca também poderia influenciar este comportamento (v. Morellato 1991). Morellato et al. (1989) sugerem que fotoperíodos curtos e baixas temperaturas seriam outros fatores que, associados à seca, induziriam a perda de folhas em dois tipos de floresta semidecidua na Serra do Japi (SP). Segundo Longman & Jenik (1987), baixa intensidade luminosa, mudanças de temperatura, redução no fotoperíodo e estresse hídrico são fatores relacionados à indução de senescência e abscissão foliar em plantas tropicais. Alvin (1964) e Alvin & Alvin (1976) observaram que a queda de folhas em árvores tropicais ocorre, em geral, quando os dias são curtos, sugerindo mecanismo fotoperiódico semelhante ao das plantas caducifólias de regiões temperadas.

A grande porcentagem de espécies deciduas e semideciduas que ocorrem nas florestas semideciduas do sudeste do Brasil indica uma adaptação à alternância entre estação seca e úmida: 53% na RSG (este estudo); 53% em outra floresta semidecidua na região de

Campinas (Matthes 1980); 69% e 67% em floresta semidecidua e semidecidua de altitude na Serra do Japi (Morellato & Leitão Filho 1991). Se considerarmos apenas espécies arbóreas, a proporção ficará por volta de 68% nas florestas da região de Campinas. No sudeste do Brasil, em florestas sob clima mais úmido a porcentagem destas espécies cai para cerca de 10% (Davies 1945). Em florestas da região amazônica, sob clima sazonal, existe uma grande porcentagem de espécies deciduas e semideciduas (47% em floresta de terra-firme, Araújo 1970).

Na RSG, a deciduidade ocorre principalmente entre espécies do estrato superior. Segundo (Longman & Jenik 1987), a deciduidade é comum em árvores emergentes, mesmo em florestas sempre verdes. A parte mais alta do dossel é aquela onde as mudanças atmosféricas de umidade são mais marcantes (Whitmore 1975) e é o estrato onde a deciduidade é mais frequente (Davies 1945, Ortega 1986, Morellato et al. 1989, Morellato & Leitão Filho 1991).

Cabe lembrar que características fenológicas são adaptativas e, em seu conjunto, podem aumentar a aptidão reprodutiva do indivíduo e estar geneticamente determinadas. A longevidade das folhas de uma determinada espécie pode estar determinada geneticamente e a espécie perderá folhas sempre, num determinado período do ano mais adverso, independentemente das variações ano a ano. Por exemplo: Cedrela fissilis é uma espécie decidua que perde suas folhas na mesma estação, todos os anos, independentemente se estes são anos mais "secos" ou mais "úmidos". Mesmo quando ocorre em regiões de clima mais úmido, em zona de transição entre floresta semidecidua e floresta pluvial ou atlântica, esta espécie apresenta

queda folhas no mesma época, com igual duração e intensidade (Davies 1945).

Brotamento

O brotamento foi o evento fenológico mais sazonal e com maior sincronia interespecífica na floresta da RSG. Apresentou um único pico no número de espécies em setembro-outubro, na transição da estação seca para a úmida, logo após o pico de queda de folhas, junto com as primeiras chuvas que marcam o final da estação seca. A tendência geral de um fluxo sazonal de folhas novas seria um traço característico das florestas tropicais sazonais (Longman & Jenik 1987) e tem aparecido como a fenofase mais marcante nas florestas semidecíduas do sudeste do Brasil (Morellato et al. 1989, Matthes 1980).

A precipitação após período de estresse hídrico aparece como principal fator indutor do brotamento nas espécies da RSG (especialmente aquelas do grupo I e II). O pico do brotamento coincidiu com as primeiras chuvas que marcam o final da estação seca e, em anos muito secos, como 1988, o fluxo de folhas novas foi um pouco retardado em algumas espécies, sendo intenso ainda em novembro.

Fluxo sazonal e sincrônico de folhas novas, no final da estação seca ou transição da estação seca para a úmida, foi encontrado em árvores e arbustos de florestas tropicais sazonais e tem sido relacionado às precipitações que ocorrem no final da estação seca (Frankie et al. 1974a, Fournier 1976, Monasterio &

Sarmiento 1976, Matthes 1980, Opler et al. 1980a, Lieberman 1982, Ortega 1986, Morellato et al. 1989).

Wareing (1956) e Njoku (1963) demonstraram que pequenas quantidades de água podem quebrar a dormência de ramos e provocar o brotamento em árvores tropicais. Longman & Jenik (1987) colocam que a chuva pode ter outros efeitos além da diminuição do estresse hídrico, como a lavagem de inibidores solúveis nos primórdios foliares ou indução do brotamento através da rápida queda de temperatura associada às tempestades tropicais.

Na RSG, a indução do brotamento pela precipitação foi constatada através do comportamento fenológico de algumas espécies. Erythrina falcata é uma espécie decidua que, em anos secos ou normais (1988 e 1989), perdeu suas folhas no início da estação seca, em seguida floresceu e brotou no final desta estação. O ano de 1990 foi mais úmido que a média e E. falcata brotou após as chuvas pesadas que ocorreram no mês de julho, enquanto florescia. Embora no ano de 1989 também tenha ocorrido uma precipitação alta em julho, E. falcata não brotou enquanto florescia. Provavelmente, o estresse hídrico no período anterior foi acentuado e não houve reposição de água suficiente para induzir o brotamento. Borchert (1989) observou fenômeno semelhante em Erytrina poeppigiana, na Costa Rica. Daubenmire (1972) constatou que precipitações baixas (20-40 mm) causavam brotamento em árvores moderadamente estressadas, mas não em árvores sobre forte estresse hídrico. Para Reich & Borchert (1984), o estresse hídrico na estação seca causaria a queda de folhas e a quantidade de água necessária para o

brotamento variaria de espécie para espécie e estaria relacionada ao grau de estresse à que o indivíduo está submetido.

Para algumas espécies da RSG, o brotamento iniciou durante a estação seca, em agosto setembro, mesmo em ausência de precipitação, como na seca rigorosa de 1988 (e.g. Trichilia clausseni). Nestes casos, o aumento de fotoperíodo e/ou a elevação das temperaturas poderiam aparecer como fatores indutores do brotamento. Diferentes estudos sugerem que a variação sazonal no fotoperíodo e/ou temperatura induziria o brotamento em árvores tropicais (Daubenmire 1972, Frankie et al. 1974a, Hopkins 1970a, Matthes 1980, Morellato et al. 1989, Longman & Jenik 1987). Njoku (1963) considera que variações no fotoperíodo pode ser fator que controla brotamento em árvores tropicais. Entretanto, este tipo de relação deve ser testada experimentalmente.

Outro fator sugerido como indutor do brotamento, em algumas espécies, seria a queda de folhas (Reich & Borchert 1984). A queda de folhas reduziria dramaticamente a perda de água pela planta, haveria uma reidratação dos ramos sem folhas e produção de brotos ainda na estação seca (Reich & Borchert 1984). Para Longman & Jenik (1987), as folhas maduras inibiriam o desenvolvimento de brotos pré-dormentes, que seriam liberados com a perda de folhas.

Na RSG, as espécies deciduas e semideciduas permaneceram por diferentes intervalos de tempo sem folhas, porém praticamente todas brotaram no mesmo período. A queda de folhas poderia estimular o brotamento apenas naquelas espécies onde uma fenofase é imediatamente seguida pela outra (e.g. Vernonia diffusa, Cariniana legalis, Hymenaea courbaril). Nas espécies deciduas, que ficam

algum tempo sem folhas e nas semideciduas, que não substituem suas folhas logo após perde-las, a precipitação permanece como principal responsável pelo alongamento dos brotos, podendo, talvez, estar associada ao aumento do fotoperíodo e temperaturas, em algumas espécies.

Na RSG, o corte de folhas novas e brotos por formigas saúva (Atta sexdens), provocou rebrotamento em Annona cacans e Rhamnidium elaeocarpum. Morellato et al. (1989) observaram brotamento estimulado por desfoliação por lagartas em Inga sessilis, na Serra do Japi.

Na RSG, o intenso brotamento cessa ainda no início da estação úmida, em novembro, quando as condições para o crescimento são favoráveis, e é sucedido pela floração, na maioria das espécies (v. Figura 7). Aparentemente, o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos, principalmente flores, inibe a brotação nestas espécies. Por exemplo, Astronium graveolens só inicia o brotamento após florescer, ou após frutificar, nas plantas femininas. Em alguns indivíduos masculinos foi observado início de brotamento precoce nos ramos sem flor, enquanto os ramos floridos continuavam nus. Segundo Koslowski (1971), existem consideráveis evidências mostrando que o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos inibe o crescimento vegetativo em árvores.

A parada no brotamento, ainda na estação úmida, tem sido observada em diferentes tipos de florestas tropicais sazonais (Frankie et al. 1974, Opler et al. 1980 em floresta seca na Costa Rica, Matthes 1980, Morellato et al. 1989 em floresta semidecidua

no sudeste do Brasil, e v. Reich & Borchert 1984, Longman & Jenik 1987, para referências adicionais). O período de repouso também seria um evento sazonal em árvores tropicais, com exceção daquelas de crescimento intermitente (Longman & Jenik 1987). Este fenômeno tem sido relacionado a fatores como indução de dormência apical dos brotos pela chuva, durante a estação úmida (Njoku 1963, Hopkins 1970), e fotoperíodo (Hopkins 1970, Longman & Jenik 1987). Alguns estudos sugerem que o estresse interno de água estaria envolvido na dormência dos ramos (v. Reich & Borchert 1982, 1984). Na RSG, no início da estação seca, de abril a julho, as baixas temperaturas e os fotoperíodos curtos seriam condições adversas ao crescimento e favoreceriam a manutenção do repouso nas espécies, influenciando, inclusive, outras fenofases como a floração. Longman & Jenik (1987) colocam que fotoperíodos curtos e baixas temperaturas inibiriam o brotamento. Morellato et al. (1989) sugerem que os fotoperíodos curtos e baixas temperaturas inibiriam ou não favoreceriam o desenvolvimento vegetativo ou reprodutivo das espécies, em floresta semidecídua na Serra do Japi (SP). Não se pode descartar a existência de uma determinação genética subjacente a esta fenofase.

Floração

A sincronização da floração com uma determinada estação, observada em 78% das espécies da RSG (a maioria pertencente ao estrato superior ou sobdossel) sugere, novamente, a sazonalidade climática como principal fator regulador desta fenofase. Floração periódica, relacionada à uma determinada estação do ano, tem sido observada em muitas florestas tropicais sazonais (Janzen 1967,

1976, Ashton 1969, Croat 1969, Matthes 1980, Morellato et al 1989, 1990, Morellato & Leitão Filho 1990, 1991, Frankie et al. 1974a, Araújo 1970, Alencar et al. 1979, Opler et al. 1980a, Ortega 1986, Gautier & Spiger 1986). Mesmo em florestas tropicais crescendo sob climas mais uniformes, é comum a ocorrência de um pico de floração em determinada época do ano (Richards 1952, Medway 1972, Malaisse 1974). Koslowski (1971) comenta que padrões de floração variam grandemente com o ambiente, especialmente com a distribuição sazonal das chuvas e regime fotoperiódico. A periodicidade na floração aumenta com a distância do equador, espécies não sazonais tornando-se sazonais na sua fenologia (Koslowski 1971).

O pico de floração, na RSG, ocorreu em outubro-novembro, no início da estação úmida. Este foi o padrão fenológico encontrado em outras florestas semideciduais do sudeste do Brasil (Morellato et al. 1989, Matthes 1980, obs. pes.). Em regiões com clima mais úmido e uniforme, na floresta úmida costeira ou floresta atlântica do sudeste brasileiro, os dados de Davies (1945), para floresta atlântica no Rio de Janeiro, mostram pico de floração de janeiro a março, na estação úmida. Informações obtidas através de levantamentos florísticos (Leitão Filho com. pes.) sugerem ocorrência de maior números de espécies em flor de setembro a novembro, em floresta úmida na região de Cubatão.

Este tipo de comportamento fenológico difere do padrão frequentemente encontrado em outras florestas tropicais sazonais nos neotrópicos, onde o pico de floração é na estação seca (Janzen

1967, Araujo 1970, Frankie et al. 1974, Fournier 1976, Jackson 1978, Alencar et al. 1979)

Na floresta da RSG, grande número de espécies começou a florescer no final da estação seca e período transicional (35%) e são árvores e arbustos com floração do tipo sazonal ou explosivo. As chuvas, após o período de estresse hídrico, parecem ser o estímulo indutor da floração, nestas espécies, corroborando a idéia proposta por Holthum (1968), Alvin (1964), Janzen (1967), Opler et al. (1976), de que a sequência de períodos secos e úmidos são importantes no desencadeamento da resposta de floração em árvores tropicais. Segundo Alvin (1964) e Opler et al. (1976) a chuva, ou a redução de temperatura a ela associada, teria uma importante função na determinação do início (antese), duração e sincronização da floração para muitas espécies arbóreas tropicais.

As espécies da RSG que floresceram na estação úmida (34%) apresentaram, na sua maioria, floração do tipo sazonal e podem ter como estímulo à floração o aumento no fotoperíodo, as temperaturas mais elevadas e constantes e o período anterior de precipitação abundante. Estes fatores são considerados como importantes indutores da floração em espécies arbóreas de floresta semidecidua na Serra do Japi, SP (Morellato et al. 1989).

Na RSG, espécies de floração episódica, em especial Miconia discolor e M. aff. elegans, apresentam florações rápidas, explosivas, logo após as chuvas. Este parece ser o fator indutor da floração para várias espécies de Melastomataceae da RSG (Borges 1991). Fatores abióticos, principalmente chuva, tem sido

relacionados ao desencadeamento de floração em espécies episódicas (Newstrom et al. (1991).

Fatores bióticos devem ser uma importante força modeladora dos padrões de floração, principalmente nas espécies com padrão de floração longo ou contínuo, que atravessam mais de uma estação e serão discutidos posteriormente (v. Capítulo 3).

Frutificação

A frutificação na RSG foi um evento sazonal, principalmente para as espécies do estrato superior e sobdossel. A maioria destas espécies apresentou frutificação do tipo anual periódico sazonal (46%) ou explosivo (5%). A influência da sazonalidade climática, como para a floração, parece evidente, mas esta análise deve levar em consideração o tipo de fruto.

Espécies anemocóricas ou autocóricas com frutos secos, desíntentes, frutificaram durante a estação seca, principalmente no final desta (agosto-setembro) ou no período transicional. Nesta época do ano, a menor umidade relativa do ar, a baixa precipitação e os ventos mais fortes, favoreceriam a desicância dos frutos e a dispersão dos diásporos anemocóricos (v. Capítulo 4). Principalmente no final da estação seca e período transicional, as tempestades, acompanhadas de fortes ventos, levam os diásporos para longe da planta mãe. Frutificação de espécies anemocóricas durante a estação seca foi relatada por pesquisadores trabalhando em diferentes tipos de florestas tropicais (Croat 1969, Janzen 1967, Frankie et al. 1974, Foster 1982, Howe & Smallwood 1982, Lieberman

1982, Morellato et al. 1989 e v. Capítulo 4) e tem sido relacionada às condições climáticas favoráveis à disseminação dos diásporos.

Na RSG, as espécies anemocóricas estão localizadas no estrato superior, e frutificam numa época em que a maioria das espécies está sem folhas, o que facilitaria ainda mais a dispersão pelo vento. Morellato & Leitão Filho (1991) relacionaram a posição na estratificação e a deciduidade com a anemocoria em espécies de floresta semidecídua, na Serra do Japi (v. Capítulo 4, para discussão mais detalhada sobre o assunto).

As espécies sazonais que frutificaram na estação úmida (principalmente no início) possuem, predominantemente, frutos zoocóricos carnosos. O período de amadurecimento em geral é rápido, ocorrendo logo após a floração, e a umidade presente nesta estação seria necessária para o desenvolvimento dos frutos.

A ocorrência de um maior número de espécies com frutos carnosos na estação úmida, em florestas tropicais, foi observada por Janzen (1967), Foster (1982), Lieberman (1982), Frankie et al. (1974a), Morellato et al. (1989)(v. Capítulo 4). Os padrões de frutificação de espécies zoocóricas têm sido relacionados à fatores bióticos, em particular a interações com predadores e dispersores, que serão discutidas no Capítulo 4.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies arbóreas da RSG apresentaram padrões sazonais de reprodução, brotamento e perda de folhas. Morellato (1991) propõe que a época de maior atividade reprodutiva e vegetativa das espécies de florestas semidecíduas, no período de setembro a novembro, estaria relacionado não só à fatores climáticos mas também à maior disponibilidade de nutrientes, neste período. Na RSG, o pico da atividade reprodutiva e vegetativa das espécies ocorreu do final de agosto a novembro. Neste período ocorre o maior acúmulo de serapilheira sobre o solo, durante o ano (setembro) e, provavelmente, uma maior transferência de nutrientes para a vegetação (final de setembro a novembro) (Pedroni et al. 1990, inédito). O padrão encontrado corrobora as idéias propostas por Morellato (1991) para florestas semidecíduas do sudeste do Brasil.

Portanto, para a RSG e, em geral, para florestas semidecíduas, os fatores abióticos como clima e, em especial, as variações de precipitação entre as estações seca e úmida, seria o principal fator seletivo básico, limitando a época de ocorrência das fenofases. Secundariamente, e também ligado às precipitações, estaria a maior disponibilidade de nutrientes em certas épocas do ano, temperaturas baixas entrando como fator limitante adicional, da ocorrência das fenofases. A predominância de espécies com fenofases de ocorrência sazonal, limitadas a uma única estação, reforça esta idéia. O período de transição da estação seca para a úmida, com as primeiras chuvas que marcam o final da estação seca,

é muito importante no desencadeamento e sincronização das fenofases, principalmente floração e brotamento.

Finalmente, outra característica importante e que também pode ser generalizada para outras florestas semideciduas do sudeste do Brasil, é a alta previsibilidade na ocorrência das fenofases ao longo do ano. Esta previsibilidade está ligada a estacionalidade climática e é uma característica encontrada em ecossistemas florestais temperados, onde a marcada sazonalidade climática restringe os períodos reprodutivos e de crescimento das espécies, tornando os eventos fenológicos muito previsíveis ano após ano (v. Lieth 1974).

Capítulo 2

Fenologia reprodutiva em uma comunidade de lianas de floresta
semidecidua no sudeste do Brasil

ÍNDICE

Introdução	54
Metodologia	55
Resultados.....	57
Floração	57
Frutificação	59
Discussão	75
Padrões de floração e frutificação	75
Comparação: fenologia de lianas vs. árvores e arbustos.	78
Considerações finais	82

INTRODUÇÃO

Lianas são plantas cujo crescimento em altura depende da sustentação mecânica fornecida por outras plantas. Na literatura corrente são muitas vezes separadas em lianas herbáceas (vines) e lianas lenhosas (lianas), o termo 'climbers' sendo usado de uma forma geral para qualquer planta trepadora, seja lenhosa ou herbácea (v. Croat 1969, 1975 e Opler et al. 1991).

A necessidade de um suporte mecânico para seu desenvolvimento está relacionada a uma série de adaptações mecânicas e ecológicas (Putz & Windsor 1987). Enquanto árvores investem recursos em tecidos de sustentação, lianas investem em rápido crescimento em altura (Darwin 1867) e podem ser consideradas como 'parasitas estruturais' das árvores (Stevens 1987).

Embora lianas ocorram em florestas temperadas, são muito mais abundantes e possuem maior diversidade de espécies e de formas e tamanhos nos trópicos (v. Putz 1984 e referências neste). Aproximadamente a metade das famílias de plantas vasculares contêm espécies de lianas (Schenck apud Putz 1984) e, em algumas famílias, quase todas as espécies são lianas (e.g. Vitaceae e Hippocrateaceae).

Apesar de sua importância nas florestas tropicais, ainda são poucos os estudos feitos com o objetivo de compreender um pouco mais sobre a biologia e ecologia das lianas (v. Putz & Chai 1987 e Putz et al. 1991). Trabalhos abordando padrões fenológicos em comunidades de lianas em florestas neotropicais são ainda mais raros. Temos os estudos de Croat (1969, 1975) e Putz & Windsor

(1987), na Ilha do Barro Colorado, Panamá, e o trabalho de Opler et al (1991) em floresta tropical seca na Costa Rica.

O objetivo deste capítulo é apresentar o primeiro estudo sobre a fenologia reprodutiva de uma comunidade de lianas realizado em uma floresta semidecídua do sudeste do Brasil.

METODOLOGIA

As observações fenológicas das lianas foram feitas paralelamente à realização do levantamento florístico das espécies de lianas da RSG. Foi considerada liana qualquer planta, herbácea ou lenhosa, que apresentasse hábito trepador.

Ambos os estudos foram desenvolvidos principalmente ao longo da trilha com cerca de 10,5 km de extensão que circunda a RSG (Figura 1), utilizada no acompanhamento das espécies arbustivas arbóreas (v. Capítulo 1). Foram feitas incursões em diferentes pontos no interior dos subtipos de vegetação da RSG (v. Metodologia Geral), para completar o levantamento florístico e a catalogação dos dados fenológicos.

A coleta regular de material para o levantamento florístico e dados fenológicos foi de março de 1988 a fevereiro de 1991. Durante o primeiro ano (março/1988 a fevereiro/1989) foram feitas visitas semanais à RSG para coleta de material em fase reprodutiva e observações fenológicas. Nos dois anos seguintes (março/1989 a fevereiro/1991), as visitas foram quinzenais. Para as espécies de lianas já conhecidas eram anotados dados de presença de flor e/ou

fruto e coletado material reprodutivo de espécies com dúvidas de identificação ou novas para o levantamento florístico.

Neste estudo fenológico, não foram marcados indivíduos das diferentes espécies: os dados fenológicos apresentados representam uma estimativa das mudanças fenológicas nas populações de cada espécie de liana, dentro da trilha que era percorrida regularmente. Foram estudadas apenas as fenofases reprodutivas de floração e frutificação, conforme definições no Capítulo 1. Não será feita distinção entre os anos na apresentação dos padrões fenológicos (v. Metodologia Geral), mesmo porque os dados são cumulativos: as espécies foram sendo incluídas nas observações a medida que eram 'descobertas', no decorrer do levantamento florístico.

Embora existam espécies de lianas mais heliófitas e outras mais umbrófilas, não foi possível agrupá-las por estrato vegetacional ou ambiente. Espécies de lianas 'emergentes', que ocorrem sobre as copas das árvores, podem ser encontradas em locais ensolarados, na beira da mata. Da mesma forma, espécies mais umbrófilas, podem ser encontradas em locais mais sombreados na beira de mata ou em clareiras, no interior da mata, desde que componham um ambiente mais úmido e menos sujeito a incidência de raios solares diretos. Evitou-se, portanto, o tipo de separação utilizado para as espécies arbustivas e arbóreas (Capítulo 1), mais fiéis a um determinado ambiente.

As espécies de lianas foram distribuídas em três classes de ocorrência (raras, frequentes e abundantes), seguindo-se os critérios utilizados para as espécies arbustivas e arbóreas (v.

Capítulo 1); os valores de abundância para cada espécies serão apresentados nos Capítulos 3 e 4.

Foram incluídas, neste trabalho, todas as espécies de lianas levantadas durante o estudo florístico (v. Tabela 13). Exsicatas encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC).

RESULTADOS

Os dados fenológicos para a floração e frutificação das espécies de lianas da RSG são apresentados na tabela 13. São 135 espécies distribuídas em 79 gêneros e 41 famílias, representando o número total de espécies de lianas conhecidas para a RSG, até o momento. A Figura 9 mostra o ritmo de floração e frutificação das espécies de lianas ao longo do ano.

Floração

Ocorreram dois picos de floração: o primeiro, e maior, em março-abril, na transição da estação úmida para a seca ($n = 39$ espécies em flor em cada mês), e um segundo pico, menor, em outubro, no início da estação úmida ($n = 35$). O número de espécies em flor se manteve alto durante toda a estação úmida, caindo abruptamente a partir de maio, sendo mínimo em julho ($n = 13$), no meio da estação seca. Desta forma, na RSG, 39% das espécies de lianas floresceram durante a estação úmida, enquanto 28% estavam com flor na estação seca, existindo uma menor porcentagem de espécies transicionais (11%) ou que floresceram por mais de uma

estação (18%) (Tabela 14). Dentre as espécies com flor na estação úmida, há uma proporção maior de espécies raras (45%) e ocasionais (31%) em relação às espécies frequentes (23%). As espécies com flor na estação seca são principalmente raras (42%) ou ocasionais (34%), havendo uma menor proporção de espécies frequentes (24%) florescendo nesta estação (Tabela 14). Os picos de floração das espécies de lianas, na RSG, representam, aproximadamente, picos no número de indivíduos e na abundância do recurso flor naqueles períodos. Na estação seca, o menor número de espécies com flor representa um queda drástica na oferta de flores, já que 45% das espécies que floresceram nesta estação são raras.

Os picos e vales no número de espécies em flor, na RSG, refletem, em grande parte, os padrões de floração das famílias de lianas mais ricas em espécies (Figura 10A): Bignoniaceae ($n = 22$), Malpighiaceae ($n = 17$), Sapindaceae ($n = 12$) e Compositae ($n = 12$). Nestas quatro famílias pelo menos metade das espécies são ocasionais ou frequentes e seus indivíduos, em geral, produzem uma grande quantidade de flores. A sequência dos picos de floração destas famílias, ao longo do ano, inicia com o segundo pico de floração (menor intensidade) das Bignoniaceae e Malpighiaceae, em fevereiro - abril e março, respectivamente, seguido pelo pico de floração das Sapindaceae, em maio, o das Compositae em agosto, e o pico principal (maior intensidade), das Malpighiaceae e Bignoniaceae, em setembro-outubro e novembro-dezembro, respectivamente (Figura 10A).

As Malpighiaceae e Bignoniaceae seguiram de perto o padrão de floração apresentado pela comunidade de lianas, com dois picos de

floração, invertidos apenas quanto a sua intensidade. Compositae e Sapindaceae aparecem como principais responsáveis pela oferta de flores durante a estação seca, período com grande decréscimo no número de espécies em flor na comunidade de lianas (v. Figuras 11 a 14).

Como não foram marcados indivíduos no acompanhamento fenológico das lianas, para 37% das espécies ($n = 49$), especialmente aquelas de ocorrência rara, não foi possível determinar com certeza sua estratégia de floração (v. definições na Metodologia Geral). Este número (45 espécies) é suficiente para mudar as proporções de espécies por estratégia, encontradas até agora. Em linhas gerais, dentre as 81 espécies para as quais foi definida uma estratégia, 38% ($n = 50$) mostraram floração do tipo anual sazonal; 12% ($n = 16$) floração do tipo anual longa, sendo que 5 e 8% ($n = 4$ e $n = 10$) apresentaram floração do tipo episódica ou explosiva, respectivamente. Predominou a estratégia de floração do tipo anual sazonal, como para as espécies arbustivas e arbóreas (v. Capítulo 1).

Frutificação

Dentre as 135 espécies de lianas estudadas, apenas para 80 (59%) é conhecido o período de frutificação. O pico de frutificação ocorreu em julho e agosto, o número de espécies com frutos permanecendo alto de junho a setembro, na estação seca. Este número decaiu a partir de outubro, no início da estação úmida, sendo mínimo de novembro a fevereiro, no meio da estação úmida. Portanto, dentre estas 80 espécies, 61% frutificaram na estação seca e têm

ocorrência principalmente frequente ou ocasional. Apenas 25% das espécies frutificaram na estação úmida, tendo ocorrência, em geral, rara ou frequente. Uma pequena proporção das espécies frutificou por mais de uma estação (9%) ou no período transicional (5%) (v. Tabela 15).

Este maior número de espécies frutificando na estação seca está relacionado ao tipo de fruto e modo de dispersão das espécies estudadas (Tabela 16). Dentre as espécies de lianas que frutificaram durante o período de estudo, 69% são anemocóricas, 25% zoocóricas e apenas 6% são autocóricas. Dentre as espécies anemocóricas, 89% frutificaram durante a estação seca. Entre as espécies zoocóricas, 55% frutificaram na estação úmida.

As famílias com maior número de espécies são predominantemente anemocóricas (com exceção de duas espécies de Paullinia - Sapindaceae e Dicella bracteosa - Malpighiaceae) e percebe-se claramente duas estratégias com relação ao tempo de maturação dos frutos (intervalo entre floração e frutificação): uma longa, com o amadurecimento dos frutos demorando vários meses, e outra curta, quando o amadurecimento dos frutos ocorre logo após ou poucos meses depois da floração. Por exemplo, nas Bignoniaceae ocorreram dois picos de floração ao longo do ano e um único pico de frutificação, na estação seca (Figura 11). As espécies com flor no início da estação úmida apresentaram um período longo de maturação dos frutos, enquanto nas espécies que floresceram no final da estação úmida e na transição estação seca-úmida, os frutos amadureceram rapidamente, logo após a floração, na estação seca subsequente (Tabela 13). Como exemplos extremos temos Lundia obliqua e

Pyrostegia venusta, que frutificaram logo após florescerem e Macfadyena unquis-cati e Mansoa diffcilis que frutificaram quase um ano após florescerem (lembra que as quatro espécies são anemocóricas e estão com frutos maduros na mesma época do ano, durante a estação seca).

Nas Compositae a maturação dos frutos foi rápida, logo após a floração, que ocorreu principalmente no início da estação seca (Figura 14). As Sapindaceae apresentaram padrão intermediário entre as Bignoniaceae e as Compositae: períodos de floração deslocados ao longo do ano, com maior número de espécies em flor no inicio da estação seca e frutificação concentrada na estação seca (Figura 13). O intervalo entre floração – frutificação nunca é tão longo quanto para as Bignoniaceae. As Malpighiaceae, apesar de anemocóricas, apresentaram as estratégias de amadurecimento de frutos mais variadas. A frutificação, via de regra, se deu logo após a floração, independente da época do ano. O maior número de espécies com frutos maduros na estação seca está relacionado ao maior número de espécies em flor na transição estação úmida-seca (Figura 12).

Quando se analisa os picos de frutificação das famílias com maior número de espécies percebe-se que, apesar dos picos serem deslocados para cada família, estão muito próximos e dentro de um mesmo período, a estação seca (Figura 10B).

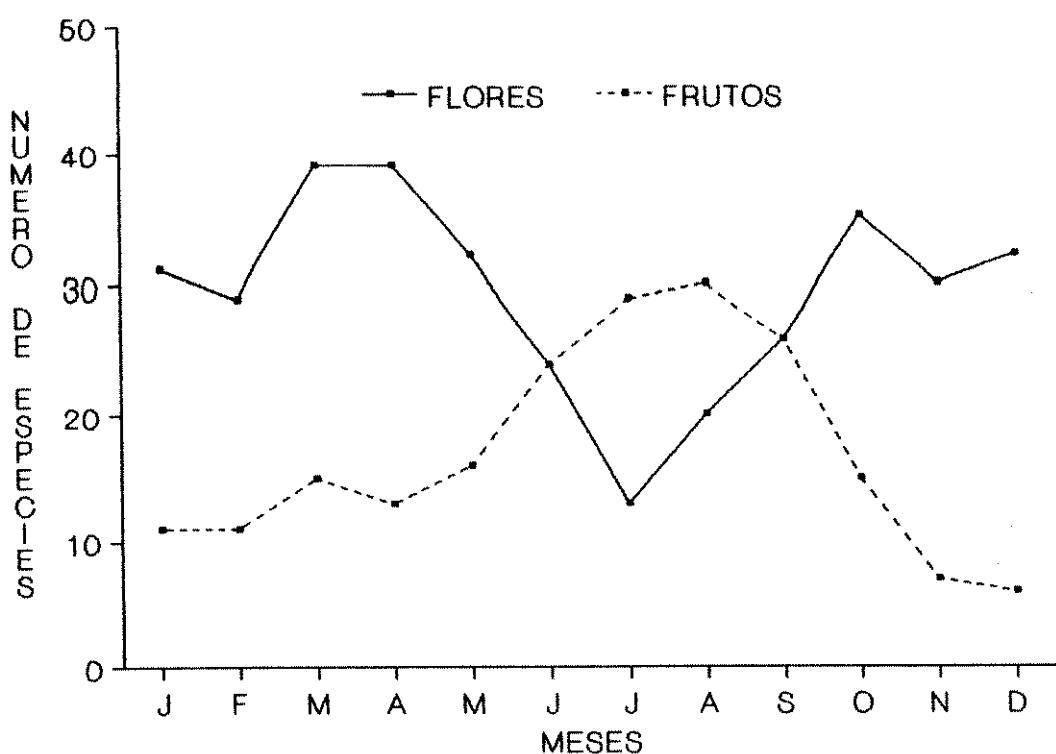


Figura 9. Número total de espécies de lianas com flores e frutos ao longo do ano, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP ($n = 135$).

Tabela 13. Dados fenológicos para as espécies de lianas da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.
(número de espécies = 135). -- = fenofase não observada.

FAMILIA/Espécie	Floração	Frutificação
ACANTHACEAE		
<u>Mendoncia puberula</u> Mart.^	dez-jun	jan-jun
<u>Mendoncia velloziana</u> Mart.^	ago-dez	nov-mai
AMARANTHACEAE		
<u>Chamissoa altissima</u> (Jacq.) H.B.K.^	dez-mai	mar-agosto
<u>Pffafia paniculata</u> (Mart.) O.Kuntze	jul-agosto	ago-out
APOCYNACEAE		
<u>Condylarpon rauwolfiae</u> (DC.) Muell-Arg.	set-out	--
<u>Forsteronia leptocarpa</u> (Hook. et Arn.) DC.	out	--
<u>Forsteronia rufa</u> Muell-Arg.	dez	--
<u>Prestonia coerulea</u> (Vell.) Woodson	nov-mar	jun-jul
<u>Prestonia riedelii</u> (Muell-Arg.) Mgf.	dez-fev	jun
<u>Prestonia tomentosa</u> R.Br.	mar	--
ARISTOLOCHIACEAE		
<u>Aristolochia arcuata</u> Mart.	jun; nov	--
<u>Aristolochia galeata</u> Mart. & Zucc.	out; fev	jun
<u>Aristolochia melastoma</u> Manso ex Duchtr	--	--
ASCLEPIADACEAE		
<u>Ditassa anomala</u> Mart.	mar	--
<u>Gonolobus rostratus</u> (Vahl) Roem. et Schult.	nov	--
<u>Oxypetalum molle</u> Hook et Arn.	mai	--
<u>Oxypetalum appendiculatum</u> Mart.	jan	--
<u>Tassadia propinqua</u> Deckne	jan	--
<u>Orthosia</u> sp	out	--
BASELACEAE		
<u>Anredera cordifolia</u> (Tenore) Steer.	set-out	mar-abr
BIGNONIACEAE		
<u>Adenocalymma bracteatum</u> (Cham.) DC.	abr-dez	jul-set
<u>Adenocalymma marginatum</u> (Cham.) DC.	jan	jul-set
<u>Amphilophium vauthieri</u> P.DC.	nov-jan	--
<u>Anemopaegma chamberlainii</u> (Sims) Bur. & K.Schum.	mar-mai; nov	jul-set
<u>Arrabidaea triplinervia</u> Baill.	fev-abr	jul-ago
<u>Arrabidaea samydoides</u> (Cham.) Sandw.	nov-dez	jul-set
<u>Arrabidaea selloi</u> (Spreng.) Sandw.	dez	jul-set
<u>Clytostoma campanulatum</u> (Cham.) Bur.	mar-jun, out-dez	--
<u>Cuspidaria floribunda</u> (DC.) A.Gentry	fev-mar; jun	--
<u>Cuspidaria pterocarpa</u> (Cham.) DC.	set	--
<u>Fridericia speciosa</u> Mart.	out-jan	jul-set
<u>Lundia nitidula</u> DC.	fev	jul-set
<u>Lundia obliqua</u> Sonder	fev-jun	jul-set
<u>Macfadyena unguis-cati</u> (L.) Gentry	set-nov	jun-agosto

Tabela 13. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Frutificação
<u>Mansoa difficilis</u> (Cham.) Bur. & K.Schum.	set-dez	--
<u>Paragonia pyramidata</u> (L.C. Rich.)Bur.	out	--
<u>Pithecoctenium crucigerum</u> (L.)A.Gentry	dez-fev	jul-set
<u>Pleonotoma tetraquetrum</u> (Cham.)Bur.	set	--
<u>Pyrostegia venusta</u> (Ker-Gaw)Miers	mai-out	set-out
<u>Stizophyllum perforatum</u> (Cham.)Miers	set-abr	jan
<u>Tynnanthus cognatus</u> (Cham.)Miers	nov-dez	--
<u>Tynnanthus fasciculatus</u> (Vell.)Miers	set-out	--
BORAGINACEAE		
<u>Tournefortia bicolor</u> Sw.	mar; nov-dez	dez-jan
<u>Tournefortia villosa</u> Salzm. ex DC.	dez	jan-fev
CACTACEAE		
<u>Pereskia aculeata</u> Miller	jan-mar	mai-out
COMPOSITAE		
<u>Bidens brasiliensis</u> ^	mar-mai	--
<u>Calea pinnatifida</u> Less.	abr; out	--
<u>Dasyphyllum brasiliense</u> (Spreng.)Cabr.	jun-jul	jul-ago
<u>Dasyphyllum spinescens</u> (Less.)Cabr.	jun-ago	ago-set
<u>Eupatorium vitalbae</u> (Gardn.)DC.^	ago-set	set
<u>Mikania glomerata</u> Spreng.	ago	set
<u>Mikania cynanchifolia</u> Hook. et Arn. ex Robinson	ago	set
<u>Mikania hirsutissima</u> DC.	jul-ago	ago-set
<u>Mikania micrantha</u> H.B.K.^	abr-mai	jun
<u>Mikania triangularis</u> Baker	ago	set
<u>Mutisia coccinea</u> St. Hil.	jun-ago	jul-nov
<u>Irixis antimenorrhoea</u> (Schrank.)Mart.	ago	set
CONVOLVULACEAE		
<u>Ipomoea acuminata</u> Roem. et Schult.	fev-abr	mar-mai
<u>Ipomoea cairica</u> (L.)Sweet.	abr-mai	--
<u>Ipomoea quamoclit</u> L.	mar-abr	mar-abr
<u>Ipomoea hederifolia</u> L.	abr-jun	--
<u>Merremia macrocalyx</u> (Ruiz et Pav.)O'Donell	abr-jun	out
CUCURBITACEAE		
<u>Melothria fluminensis</u> Gardn.	mar;ago-set	mar; ago-out
<u>Wilbrandia hibiscoides</u> Manso	dez-jun	mar-jul
<u>Momordica charantia</u> L.	nov-abr	fev-abr
DILLENIACEAE		
<u>Davilla rugosa</u> Poir	mai	out
DIOSCORIACEAE		
<u>Dioscorea macrocapsa</u> Ulne ex R. Kunth.	abr	--
<u>Dioscorea pseudomacrocapsa</u> Barroso, Guimarães et Sucre	mar;nov	--

Tabela 13. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Frutificação
EUPHORBIACEAE		
<u>Dalechampia olfersiana</u> Muell.-Arg.	jul	--
<u>Dalechampia pentaphylla</u> Lam.	set-jun	mar-nov
<u>Dalechampia stipulacea</u> Muell.-Arg.	jun-out	--
<u>Dalechampia triphylla</u> Lam.	jun	ago
<u>Tragia sellowiana</u> Muell.-Arg.	dez-mai	mar; nov
FABACEAE		
<u>Canavalia parviflora</u> Benth.	mar-abr	jul-ago
<u>Canavalia picta</u> Mart. ex Benth.	abr-mai	--
<u>Dalbergia frutescens</u> (Vell.) Britton	out-nov	--
<u>Dioclea rufescens</u> Benth.	out-nov	--
<u>Dioclea violacea</u> Mart. ex Benth.	fev-mar	--
<u>Rhynchosia phaseoloides</u> (Sw.) DC.	--	abr
<u>Vigna candida</u> (Vell.) Marechal, Mascherpa et Stainier	mar-abr; dez	--
HIPPOCRATEACEAE		
<u>Hippocratea volubilis</u> L. ^c	out-fev	--
<u>Peritassa calypsooides</u> (Camb.) A.C.Smith	nov	--
<u>Pristimera andina</u> Miers	set-out	--
MALPIGHIAEAE		
<u>Banisteriopsis adenopoda</u> (Juss.) Gates	jan-abr	jun
<u>Banisteriopsis anisandra</u> (Juss.) Gates	set	--
<u>Banisteriopsis argyrophylla</u> (Juss.) Gates ^b	mar-mai	jun-jul
<u>Banisteriopsis lutea</u> (Griseb.) Gates ^b	ago-out	--
<u>Banisteriopsis muricata</u> (Cav.) Cuatr. ^b	fev-abr	mai-jun
<u>Ranisteriopsis pubipetala</u> (Juss.) Cuatr.	out	--
<u>Dicella bracteosa</u> (Juss.) Griseb. ^b	ago-fev	dez-jun
<u>Heteropteris acerooides</u> Griseb.	mar; dez	jan-abr
<u>Heteropteris acutifolia</u> Juss. ^b	ago-out	out
<u>Heteropteris bicolor</u> Juss.	out-nov	fev-mar
<u>Heteropteris pauciflora</u> Juss.	--	jul
<u>Mascagnia anisopetala</u> (Juss.) Griseb. ^b	mar-jun	mai-ago
<u>Mascagnia cordifolia</u> (Juss.) Griseb.	set-out	out-nov
<u>Mascagnia sepium</u> (Juss.) Griseb.	set-out	out-nov
<u>Stigmaphyllon lalandianum</u> Juss. ^b	jan-abr	--
<u>Tetrapteris guilleminiana</u> Juss.	jan; mai; nov	nov-jun
<u>Tetrapteris xylosteifolia</u> Juss.	set	--
MENISPERMACEAE		
<u>Cissampelos</u> sp	out-dez	jan-fev
NYCTAGINACEAE		
<u>Pisonia aculeata</u> L.	mar-jun	--

Tabela 13. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Frutificação
PASSIFLORACEAE		
<u>Passiflora miersii</u> Mart.	jan-mar	fev
<u>Passiflora suberosa</u> L.	jan-dez	fev
<u>Passiflora vespertilio</u> L.	jan-abr	
<u>Passiflora violacea</u> Vell.	ago	
POLYGALACEAE		
<u>Diclidanthera laurifolia</u> Mart.	out	dez-jan
RANUNCULACEAE		
<u>Clematis dioica</u> L.	abr-mai	jun-ago
RHAMNACEAE		
<u>Gouania latifolia</u> Reissk.	mar-abr	--
<u>Gouania virgata</u> Reissk.	jan-abr	mai-out
RUBIACEAE		
<u>Chiococca alba</u> (L.) Hitch.	jan	mai
<u>Manettia cordifolia</u> Mart.	abr-mai	
SAPINDACEAE		
<u>Cardiospermum grandiflorum</u> Sw.	abr-mai	mai-jun
<u>Paullinia pinnata</u> L.	out-nov	jan-mar
<u>Paullinia rhomboidea</u> Radlk.	jan-mar	--
<u>Serjania caracasana</u> (Jacq.) Willd.	mar-jun	jul-out
<u>Serjania communis</u> Benth.	mai-jul	jun-ago
<u>Serjania grandiflora</u> Camb.	jun-jul	ago-set
<u>Serjania hebecarpa</u> Benth.	set	--
<u>Serjania multiflora</u> Camb.	mai-ago	--
<u>Serjania reticulata</u> Camb.	mai-jun	jul-ago
<u>Thinouia mucronata</u> Radlk.	jan	--
<u>Urvillea laevis</u> Radlk.	mar-mai	jun-ago
<u>Urvillea ulmacea</u> Kunth	--	ago-set
SMILACACEAE		
<u>Smilax brasiliensis</u> Spreng.	out	--
<u>Smilax campestris</u> Griseb.	--	out
<u>Smilax elastica</u> Griseb.	jun-jul	--
<u>Smilax syringoides</u> Griseb.	set	out-nov
SOLANACEAE		
<u>Solanum concinnum</u> Schott & Sendth	ago	--
<u>Solanum pabstii</u> Smith & Downs.	nov-jun	--
<u>Solanum wendlandii</u> Hook.	dez-fev	jun

Tabela 13. conclusão

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Frutificação
STERCULIACEAE		
<u>Byttneria catalpifolia</u> Jacq.	jan	jun-jul
TRIGONIACEAE		
<u>Trigonia nivea</u> Camb.	mar-mai	abr-jul
VERBENACEAE		
<u>Petraea volubilis</u> Jacq.	out-dez	dez
VIOLACEAE		
<u>Anchietea salutaris</u> St Hil. ^f	abr-mai	--
VITACEAE		
<u>Cissus sicyoides</u> L.	fev; set-nov	--

Acrescentados dados fenológicos de: ^a S.Buzato (1990), ^b M. Sazima (1986) e ^f Arruda (1990).

Tabela 14. Número de espécies de lianas em flor, segundo a época do ano e ocorrência, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Época do ano	Total de espécies em flor	Ocorrência das espécies em flor		
		frequente	ocasional	rara
Estação seca	38	9	13	16
Estação úmida	51	12	16	23
Período de transição	15	4	7	4
Longa*	24	13	6	5
Desconhecida	4	0	1	3

* Floresceram por mais de uma estação

Tabela 15. Número de espécies de lianas em fruto, segundo a época do ano e ocorrência, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Epoca do ano	Total de espécies em fruto	Ocorrência de espécies com fruto		
		frequente	ocasional	rara
Estação seca	49	20	18	11
Estação úmida	20	8	3	9
Período de transição	4	1	2	1
Longa*	7	4	1	2
Desconhecida	52	5	19	28

* Frutificaram por mais de uma estação

Tabela 16. Número de espécies de lianas frutificando, segundo a época do ano e tipo de fruto, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Epoca do ano	Total de espécies com fruto	Tipo de fruto		
		zoocórico	anemocórico	autocórico
Estação seca	49	5	41	3
Estação úmida	20	11	8	1
Período de transição	4	1	3	0
Frutificação longa *	7	3	3	1
Totais	80	20	55	5

* Frutificaram por mais de uma estação

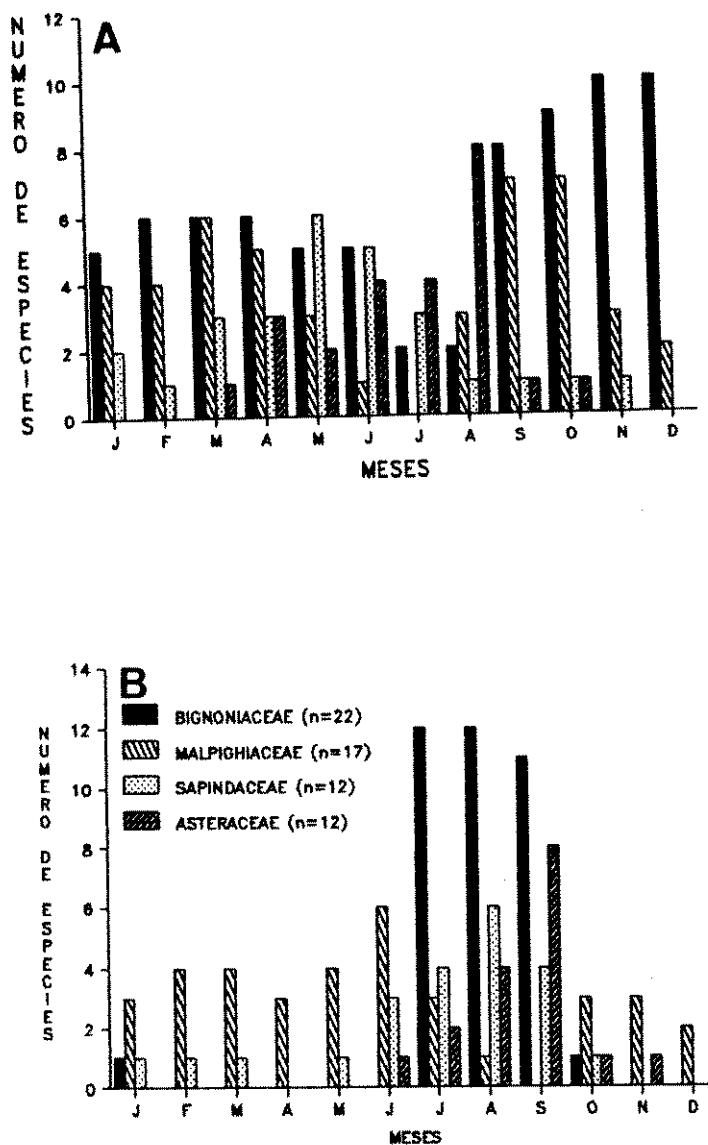


Figura 10. Número de espécies em flor (A) e com frutos (B) nas quatro principais famílias de lianas da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. (n = número de espécies por família).

Figura 11. Padrões de floração e frutificação das espécies de liana da família Bignoniaceae na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP). Linha contínua = floração; linha tracejada = frutificação.

Espécies	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<u>Adenocalymma marginatum</u>	—								—	—		
<u>Lundia nitidula</u>	—								—	—		
<u>Arrabidaea triplinervia</u>	—								—	—		
<u>Cuspidaria floribunda</u>	—							—	—	—		
<u>Lundia obliqua</u>	—							—	—	—		
<u>Anemopaeuma chamberlainii</u>	—							—	—	—		
<u>Clytostoma campanulatum</u>	—							—	—	—		
<u>Adenocalymma bracteatum</u>	—							—	—	—		
<u>Pyrostegia venusta</u>	—							—	—	—		
<u>Cuspidaria pterocarpa</u>	—							—	—	—		
<u>Pleonotoma tetraquetrum</u>	—							—	—	—		
<u>Tynnanthus fasciculatus</u>	—							—	—	—		
<u>Mactadyena unquis-cati</u>	—							—	—	—		
<u>Mansoa difficilis</u>	—							—	—	—		
<u>Stizophyllum perforatum</u>	—							—	—	—		
<u>Paragonia pyramidata</u>	—							—	—	—		
<u>Fridericia speciosa</u>	—							—	—	—		
<u>Arrabidaea samydoides</u>	—							—	—	—		
<u>Tynnanthus cognatus</u>	—							—	—	—		
<u>Amphilophium vauthieri</u>	—							—	—	—		
<u>Arrabidaea selloi</u>	—							—	—	—		
<u>Pithecoctenium crucigerum</u>	—							—	—	—		

Figura 12. Padrões de floração e frutificação das espécies de liana da família Malpighiaceae na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP). Linha contínua = floração; linha tracejada = frutificação.

Figura 13. Padrões de floração e frutificação das espécies de liana da família Sapindaceae na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP). Linha contínua = floração; linha tracejada = frutificação.

Figura 14. Padrões de floracção e frutificação das espécies de liana da família Compositae na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP). Linha contínua = floracção; linha tracejada = frutificação.

DISCUSSÃO

Padrões de floração e frutificação

O padrão bimodal de floração, observado para as espécies de lianas da RSG, com pico na transição da estação seca para a úmida e um segundo pico no início da estação seca, foi diferente dos padrões de floração observados em outros estudos com fenologia de lianas. Croat (1975) catalogou dados de floração de 240 espécies de lianas de floresta tropical sazonal no Barro Colorado e encontrou pico de floração na estação seca. Opler et al. (1991) acompanharam a fenologia da floração de 33 espécies de lianas em floresta seca da Costa Rica e constataram que o padrão de floração das lianas lenhosas (lianas) era relativamente asazonal, e o das lianas herbáceas (vines) era muito sazonal com pico de atividade no final da estação úmida e início da estação seca. Este pico encontrado por Opler et al. (1991), para as lianas herbáceas, ocorre no mesmo período do pico principal de floração das espécies de liana da RSG. Entretanto, na RSG são as lianas lenhosas que determinam os padrões de floração. As lianas herbáceas perfazem apenas 11% ($n = 15$) do total de espécies de lianas levantados para a RSG. Croat (1975 o.p.) encontrou padrões sazonais tanto em lianas herbáceas quanto lenhosas. Putz & Windsor (1987) trabalharam com 43 espécies de lianas em floresta tropical úmida no Barro Colorado e encontraram um padrão bimodal de floração, como na RSG. Entretanto os picos de floração observados por Putz & Windsor ocorreram no meio da estação seca e no meio da estação úmida, em períodos diferentes daqueles observados na RSG.

As regiões onde foram realizados os estudos supracitados apresentam clima sazonal com uma estação seca bem definida. Esta sazonalidade influencia os padrões fenológicos das lianas, muito embora uma análise mais detalhada dos fatores próximos envolvidos dependeria de estudos experimentais ecofisiológicos (v. Longino 1986 e comentários em Opler et al. 1991).

Na RSG e, em geral, nas florestas semideciduais do sudeste do Brasil, a estação seca e, mais particularmente, os meses de maio a julho, parecem ser um período desfavorável à atividade reprodutiva das plantas, especialmente à floração. O fator próximo relacionado deve ser a ocorrência de baixas temperaturas neste período (mínimas médias e absolutas). No final da estação seca, apesar do estresse hídrico ainda persistir, as temperaturas estão em elevação e várias espécies começam a florescer (v. Figuras 9 e 10). Daí não se encontrar, em florestas semideciduais do sudeste do Brasil, pico de floração na estação seca, como em outras regiões tropicais (v. referências acima e no Capítulo 1), e sim nos períodos transicionais (lianas) ou nos meses que precedem ou sucedem a estação seca.

Os picos de floração das lianas aconteceram em período com características abióticas favoráveis. O pico de floração de outubro, coincide com um ótimo de condições climáticas no início da estação úmida: alta luminosidade, temperaturas em elevação e redução do estresse hídrico (v. discussão de floração no Capítulo 1). O principal pico de floração, na transição estação úmida-seca, apesar de aproveitar as condições climáticas ainda amenas neste período, está mais fortemente relacionado à proximidade do período

ótimo para a frutificação. A maioria das espécies de lianas é anemocórica e a frutificação rápida, logo após a floração, durante a estação seca, reduz a probabilidade dos frutos serem predados ou sofrerem outros danos, enquanto estão verdes e encontram, nesta época, condições favoráveis para dispersão dos diásporos anemocóricos. As Compositae da RSG são um exemplo extremo de amadurecimento rápido de frutos. Algumas espécies de Bignoniaceae com períodos longos de maturação dos frutos (florescem no início da estação úmida e estão com frutos maduros apenas na estação seca do ano seguinte), muitas vezes têm seus frutos verdes predados por macacos (Cebus apella e Alouata fusca), na RSG (Galleti et al. 1990, inédito). Ao contrário, as Bignoniaceae que floresceram no final da estação úmida apresentaram rápida maturação de seus frutos. Gentry (1974a) observou, em floresta tropical na Costa Rica e Panamá, períodos mais curtos de maturação de frutos em Bignoniaceae que floresciam próximo à estação seca. Opler et al. (1991) observaram que as lianas anemocóricas que floresciam no final da estação úmida - início da estação seca frutificavam logo em seguida (na estação seca), mas lianas que floresciam em outros períodos apresentavam frutificação longa, amadurecendo seus frutos apenas na estação seca seguinte.

Na RSG, as espécies de lianas com frutos carnosos ocorrem em pequena proporção (25%) e frutificaram principalmente ao longo da estação úmida. Opler et al. (1991) observaram o mesmo padrão em espécies de lianas com frutos carnosos, na Costa Rica.

O padrão de frutificação das lianas da RSG foi unimodal, com pico na produção de frutos durante a estação seca, semelhante ao encontrado para lianas em outras florestas tropicais (Opler et al 1991, Putz & Windsor 1987, Croat 1975). Putz & Windsor (1987) encontraram um segundo pico de frutificação, de menor intensidade, no final da estação úmida. Para Opler et al. (1991), este segundo pico de frutificação talvez seja característico de florestas mais úmidas.

O padrão unimodal de frutificação contrasta fortemente com o padrão bimodal de floração observado para a comunidade de lianas da RSG. Esta diferença pode ser explicada quando se analisa o padrão de frutificação em relação ao tipo de fruto e síndrome de dispersão das espécies. Dentre as espécies de lianas com frutificação conhecida na RSG ($n = 80$), 69% apresentam síndrome de dispersão anemocórica e encontram condições ótimas para a dispersão de seus diásporos em época restrita do ano, durante a estação seca (84% das espécies anemocóricas frutificaram na estação seca). A floração, encontra apenas um curto período desfavorável ao longo do ano, de maio a julho. Frutificação na estação seca, em espécies anemocóricas, tem sido relatada não só para lianas, mas também para árvores do estrato superior (v. referências no Capítulo 1). Discussão mais detalhada dos padrões de frutificação em relação às síndromes de dispersão das espécies será apresentada no Capítulo 4.

Comparação: padrões fenológicos das lianas vs., árvores e arbustos

Lianas e árvores/arbustos apresentaram ritmos fenológicos diferentes na RSG. Lianas mostraram floração bimodal enquanto

árvoreas e arbustos tiveram um comportamento unimodal de floração ao longo do ano. O principal pico de floração das lianas foi na transição estação úmida-seca, antecedendo o pico de floração das espécies árboreas/arbustivas que ocorreu no início da estação úmida, havendo um número crescente de espécies arbóreas em flor na transição estação seca-úmida (Figura 15).

O pico de floração das lianas em março-abril (estação úmida-seca), período de declínio na atividade reprodutiva as árvores e arbustos, mantém constante a oferta de recursos florais na comunidade, ao longo do ano. Croat (1969, 1975) trabalhando em florestas semidecidua e úmida no Barro Colorado, e Frankie et al. (1974a) e Opler et al (1980a, 1991), trabalhando em floresta seca na Costa Rica, observaram separação entre o pico de floração das lianas e o das árvores e arbustos. Lianas tinham pico de floração no início e árvores/arbustos no final da estação seca. Putz & Windsor (1987) estudando floresta úmida no Barro Colorado, também observaram que árvores e lianas apresentavam picos de floração diferentes; o pico de floração das lianas sucede o das árvores, na estação seca, havendo um novo pico, das lianas, no meio da estação úmida.

Fica evidente a importância das lianas na manutenção da oferta de recursos florais ao longo do ano, em florestas tropicais. A coincidência entre o segundo pico de floração das lianas (outubro) e o pico de floração das árvores/arbustos, na RSG, reforça a tese deste ser o período de maior atividade reprodutiva em florestas semideciduas do sudeste do Brasil (Morellato 1991b, Capítulo 1).

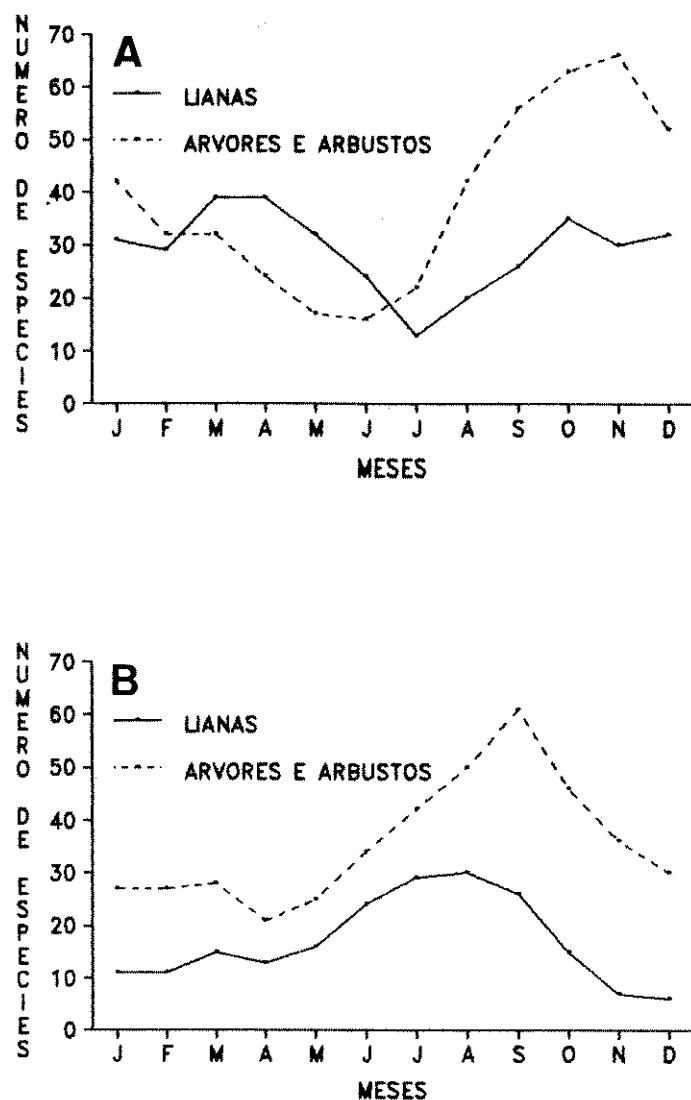


Figura 16. Número de espécies de lianas ($n = 135$) e árvores e arbustos ($n = 130$) em flor (A) e em fruto (B), ao longo do ano, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Na RSG a proporção de espécies de lianas (29%) foi pouco maior do que a de árvores/arbustos (22%) em flor durante a estação seca. Na estação úmida, a proporção de espécies arbóreas/arbustivas em flor (42%) foi semelhante à de lianas (39%). As florações longas foram proporcionalmente mais comuns entre árvores e arbustos (21,5%) do que entre as espécies de lianas (12%). Nos períodos de transição houve uma proporção semelhante de espécies de ambos os grupos em flor. Entretanto, lianas floresceram com mais frequência na transição estação úmida-seca e árvores/arbustos na transição estação seca-úmida. Entre lianas e árvores e arbustos predominou a estratégia de floração sazonal (38 e 45%, respectivamente), sugerindo que a influência da sazonalidade climática está presente em ambos os grupos de plantas.

Embora árvores, arbustos e lianas utilizem predominantemente de uma mesma estratégia de floração (floração sazonal), estas últimas demonstraram diferentes preferências quanto a época de floração de suas espécies. Outros fatores, além da sazonalidade climática, provavelmente bióticos, estão influenciando estes ritmos de floração das espécies de lianas da RSG (v. Capítulo 3, sobre fenologia vs. modos de polinização).

Os ritmos de frutificação apresentaram diferenças menos acentuadas entre árvores/arbustos e lianas, na RSG. Em ambos os grupos de plantas os picos de frutificação ocorreram na estação seca: em julho-agosto, nas lianas e em agosto-setembro, nas árvores/arbustos (Figura 16). Frankie et al. (1974a) e Opler et al. (1991), encontraram padrão semelhante de frutificação entre árvores e lianas em floresta tropical seca na Costa Rica. No Barro

Colorado, Putz & Windsor (1987) observaram coincidência entre os picos de frutificação de árvores e lianas e Croat (1975) constatou que um maior número de lianas frutificava no final da estação seca, enquanto árvores apresentavam pico de frutificação no meio da estação úmida, com um pico secundário que coincidia com o das lianas, na estação seca. Arbustos apresentaram pico de floração em período intermediário, no final da estação seca e inicio da úmida.

Portanto, apesar da sazonalidade climática e da existência de um período com maior número de espécies em frutificação, existem espécies com frutos durante todo o ano, tanto na RSG como em outras florestas tropicais supracitadas. A relação entre diferentes padrões de frutificação e o tipo de fruto e síndrome de dispersão serão discutidos com detalhes no Capítulo 4.

Na RSG uma proporção maior de espécies de lianas (37%) do que de árvores (28%) estava com frutos maduros durante a estação seca. Árvores e arbustos frutificaram, na estação úmida, em maior proporção do que lianas (25 e 15%, respectivamente). Existe uma "preferência" por estação de frutificação entre os dois grupos de plantas. As frutificações longas, por mais de uma estação, foram encontradas em uma pequena porcentagem de espécies de lianas (5%), sendo mais comuns em árvores e arbustos (21%). Nas lianas, dentre as espécies com estratégia de frutificação conhecida, 73% apresentaram frutificação sazonal versus 53% frutificação sazonal nas espécies arbóreas e arbustivas. A influência da sazonalidade climática nos padrões de frutificação das lianas fica evidente e está relacionada ao tipo de síndrome de dispersão dominante: a anemocoria.

A destacada importância de algumas famílias nos padrões fenológicos encontrados para a comunidade de lianas, não foi encontrada para as árvores e arbustos, na RSG. Dentre as árvores e arbustos estudados, nenhuma família é composta por mais de 10 espécies. Nas famílias com maior número de espécies, como Fabaceae, Rutaceae e Meliaceae, os ritmos fenológicos das espécies podem acompanhar ou não o ritmo fenológico geral para o total de espécies arbustivas e arbóreas estudado.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo ressalta a importância das lianas nas comunidades tropicais e, em especial, nas florestas semidecíduas do sudeste do Brasil. Lianas perfazem uma proporção considerável do número total de espécies de plantas dentro de uma floresta. Seu comportamento fenológico, complementar ao das árvores e arbustos, mantém estável a oferta de flores e frutos ao longo do ano. Também são importantes na oferta de folhas para vertebrados e invertebrados folívoros (Opler et al. 1991). A contribuição das lianas na produtividade e composição da biomassa das florestas, embora considerada importante, tem sido pouco estudada. Por outro lado, lianas devem influenciar profundamente a estrutura e composição dos tipos de vegetação onde são abundantes. O estudo de sua biologia e história natural indicaria formas de manejo em áreas florestais muito alteradas, onde o número de indivíduos por espécie de liana tende a aumentar consideravelmente.

Capítulo 3

**Padrões sazonais de floração e polinização em floresta semidecídua
no Sudeste do Brasil**

INDICE

Introdução	86
Metodologia	88
Resultados e Discussão	89
A vegetação estudada e seus tipos de polinização	89
Sazonalidade da floração por tipo de polinizador	95
Considerações finais	117

INTRODUÇÃO

Apesar da importância da fenologia e das relações planta-polinizador na estruturação de comunidades de florestais tropicais, (e.g. Heithaus 1974, Frankie et al. 1974a, b, Frankie 1975, Stiles 1977, 1978, Waser 1983, Bawa et al. 1985, Bawa 1990) poucos estudos têm sido realizados no sentido de analisar, a nível de comunidades, os padrões fenológicos de floração dentro de cada modo de polinização. A maior parte destes estudos enfocam padrões fenológicos em grupos restritos de plantas, servidos por um mesmo polinizador (e.g. Stiles 1977, 1978, Heithaus 1974, Heinrich 1976, Feinsinger et al. 1979, 1987, Linhart et al. 1987) e tratam de um tema específico: a competição por polinizadores ou transferência interespecífica de pólen originando deslocamento nos períodos de floração entre espécies próximas (v. Waser 1983, Pleasants 1983 e v. Wheelwright 1985 para revisão sobre o assunto).

A idéia de que plantas competem por polinizadores deve ser tão antiga quanto a observação que diferentes tipos de flores atraem diferentes visitantes (Darwin 1867, Robertson 1895 *apud* Waser 1983, Heithaus 1974). Alguns autores afirmam que a competição por polinizadores não seria confinada a poucas espécies estreitamente aparentadas, mas seria um dos maiores fatores na evolução dos períodos de floração dentro de comunidades de plantas (Croat 1969, Mosquin 1971, Heithaus 1974). Entretanto, evidências de que competição por polinizadores ocorra correntemente em populações naturais de plantas são esparsas e seus efeitos devem ser verificados na produção de frutos (Rathcke & Lacey 1985). É difícil comprovar a correlação entre variação sazonal de polinizadores e

floração, chegando-se a uma argumentação circular: a disponibilidade de polinizadores é uma causa ou consequência da floração sazonal (Heithaus 1974)? Muitos estudos mostram a relação entre a variação em populações de polinizadores e floração (Levin & Anderson 1970, Mosquin 1971) e, no caso de insetos polinizadores, há evidências de adaptações de ciclo de vida e reprodutivo destes aos períodos de floração (Faegri & Pijl 1979).

Plantas simpátricas que partilham os mesmos dispersores (de pólen ou sementes) e florescem ou frutificam ao mesmo tempo, podem reduzir sua aptidão se o seu sucesso reprodutivo é limitado pela polinização e produção de frutos (Levin & Anderson 1970, Waser 1983). A época de floração ou frutificação é um caráter hereditário no qual a seleção natural pode agir (Wheelwright 1985). A competição entre plantas por dispersores de pólen ou sementes poderia selecionar para a evolução de períodos de reprodução deslocados, com sobreposição mínima. A divergência nos períodos de floração também pode ser um mecanismo que evita transferência interespecífica de pólen (Waser 1983, Pleasants 1983).

Portanto, polinizadores são um fator biótico importante influenciando os padrões de floração das espécies. Neste capítulo será levantada a proporção de espécies de plantas em cada sistema de polinização e verificada a relação entre estratégias de floração e o sistema de polinização das espécies de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. A fenologia da floração será analisada para cada sistema de polinização, assim como a influência das relações planta-

polinizador (fatores finais) na determinação dos padrões fenológicos.

METODOLOGIA

As espécies de plantas foram caracterizadas segundo seu tipo de polinizador com base nos critérios propostos por Faegri & Pijl (1979), Jones & Little (1983) e Real (1983), em consulta à bibliografia especializada (v. Tabela 17) e na observação de características florais e dos visitantes. Estas observações foram realizadas durante os estudos fenológicos, sendo anotadas as seguintes características da flor: cor, odor, disposição dos elementos florais, simetria, recurso oferecido, duração da flor e, em alguns casos, o horário de antese, receptividade do estigma e apresentação de pólen. Também foram registradas as espécies de animais visitantes, seu comportamento na flor e sua adaptabilidade para polinização. Os visitantes eram capturados com auxílio de puça ou frasco aspirador esterilizado.

Foram evidenciados 10 tipos ou modos de polinização, semelhante aos tipos utilizados por Bawa et al. (1985) para árvores de floresta tropical na Costa Rica, a saber: morcegos, beija-flores, abelhas, besouros, borboletas (lepidópteros diurnos), mariposas (lepidópteros noturnos, incluindo mariposas e esfingídeos), moscas, vespas, diversos pequenos insetos (inclui pequenas abelhas, borboletas, mariposas e besouros, vespas, hemípteros e outros insetos, que visitam plantas com flores

generalistas ou morfológicamente pouco especializadas ('sensu' Bawa et al. 1985) e vento.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A vegetação estudada e seus tipos de polinização

A caracterização de cada espécie estudada quanto a sua fenologia, morfologia e recursos florais, tipo de polinizador e ocorrência são apresentados na Tabela 17, para árvores, arbustos e lianas da RSG. Apenas para 14% das espécies não foi apontado o sistema de polinização.

Polinização por vertebrados

Foi pequena a proporção de espécies polinizadas por beija-flores (4%) e morcegos (4%) na RSG (Tabela 18). Entretanto, espécies com estes sistemas de polinização têm ocorrência ocasional ou frequente (Tabela 19), o que aumenta sua importância e evidência na vegetação estudada.

Na RSG, espécies polinizadas por morcegos foram encontradas apenas entre espécies do estrato superior (9%) e na beira de mata (17%); polinização por beija-flores ocorreu entre as lianas (5%), na beira de mata (6%) e, em menor proporção, no estrato superior (2%). Ambos os tipos de polinização não foram encontrados no sobdossel. Bawa et al. (1985) encontraram baixo número de espécies polinizadas por morcegos (4%) e beija-flores (5%) em árvores do dossel de floresta tropical úmida, na Costa Rica. Frankie (1975)

também constatou que poucas espécies são polinizadas por morcegos ou beija-flores em árvores do dossel de floresta tropical seca, na Costa Rica.

Ao contrário da RSG, Bawa et al. (1985) encontraram polinização por morcegos em 3% e por beija-flores em 5%, das espécies de árvores do sobdossel e Bawa (1990) relatou, para floresta tropical úmida, 18% de polinização por beija-flores em espécies do sobdossel e sub-bosque de floresta tropical úmida.

Segundo Opler et al. (1980b), em florestas tropicais, na Costa Rica, o tamanho dos polinizadores aumentaria dos estágios sucessionais iniciais para a floresta madura. Na RSG, as espécies polinizadas por morcegos são mais comuns no estrato superior (73%) do que na beira de mata (27%), corroborando a idéia proposta por Opler et al. (1980b). As espécies polinizadas por beija-flores predominam entre as lianas (70%), ocorrendo em pequena proporção entre árvores e arbustos do estrato superior (20%) e beira de mata (10%). Ambos os modos de polinização estão ausentes nas espécies sobdossel.

A estratégia de floração das espécies polinizadas por beija-flores, na RSG, foi predominantemente, sazonal ou longa (Tabela 20). Sua floração foi sequencial (Figura 18), ao longo do ano, sugerindo mecanismos para evitar a competição por polinizadores ou transferência interespecífica de pólen, como discutido por Stiles (1977, 1978), Waser (1983), Linhart et al. (1987) e Feinsinger et al. (1987). A maioria das espécies polinizadas por morcegos, na RSG, apresentou florações longas, abrindo poucas flores por noite, provavelmente apresentando um sistema "trap-line" (v. Janzen 1983)

de polinização, ou sazonais (Tabela 20). Não ocorreu um padrão sequencial de floração, como observado para os beija-flores, embora haja espécies quiropterófilas em flor ao longo do ano todo (Figura 19).

Polinização por abelhas e diversos pequenos insetos (dpi)

A polinização por abelhas foi o sistema mais comum (39%) na comunidade de plantas da RSG (Tabela 18). Predominou entre as lianas (57%) e foi a mais frequente entre árvores do estrato superior (23%) e plantas sobdossel (30%), embora não tenha destaque entre as espécies de beira de mata (17%). Somada à polinização por diversos pequenos insetos (18%), constituem os sistemas de polinização dominantes na comunidade estudada (57%). A polinização por dpi ocorreu em proporção pouco superior à polinização por abelhas, no estrato superior (28%) e em proporção pouco inferior nas espécies sobdossel (26%). Já entre as lianas, a polinização por dpi ocorre em proporção bem inferior (11%), e perde em número de espécies para a polinização por moscas (14%). Na RSG, espécies polinizadas por abelhas e dpi têm ocorrência principalmente frequente ou ocasional (mais de 60% das espécies), confirmando a dominância deste sistema de polinização na comunidade estudada (v. Tabela 19).

Em florestas neotropicais, a polinização por abelhas tem sido o sistema predominante (Frankie 1975, Bawa 1990). Bawa et al. (1985) estudaram o sistema de polinização de árvores em uma floresta tropical úmida, na Costa Rica, e encontraram 52% e 37% de espécies polinizadas por abelhas no dossel e sobdossel,

respectivamente. Neste mesmo estudo (Bawa et al. 1985), dpi polinizam 23% das espécies do dossel e 17% das espécies sobdossel. Bawa (1990) fez uma revisão dos sistemas de polinização em florestas tropicais pluviais e, novamente, abelhas aparecem como principais polinizadores (52%), em árvores do dossel.

Os sistemas de polinização por abelhas e dpi também foram muito característicos quanto às estratégias de floração apresentadas (Tabela 20). Apesar de representada em todos os tipos de estratégias de floração, predominou entre as espécies polinizadas por abelhas a estratégia de floração sazonal, com 45% das espécies, seguida da explosiva, com 13%, os outros tipos de estratégias sendo representados por menos de 10% das espécies cada um. As espécies polinizadas por dpi foram menos diversificadas quanto às suas estratégias de floração do que aquelas polinizadas por abelhas, havendo uma maior dominância das espécies com estratégia de polinização sazonal (51%) e, principalmente, explosiva, com 32% das espécies. Além de uma floração rápida, espécies polinizadas por dpi apresentam alta sincronia intraespecífica na floração. Esta deve estar relacionada a ocorrência de dioicia neste grupo de plantas (12/44 espécies comprovadamente dioicas, obs. pes.).

Frankie et al. (1974a) observaram predominância do padrão sazonal em espécies do estrato superior em floresta tropical na Costa Rica. Posteriormente, Frankie (1975), associou este padrão à polinização por abelhas. O mesmo autor constatou que a maioria das espécies polinizadas por dpi apresentavam florações massivas, por curto período de tempo.

Não há estudos sobre os modos de polinização em comunidades de lianas. Gentry (1974a, b) estudou a polinização das espécies de Bignoniaceae, na Costa Rica, e encontrou que estas eram predominantemente polinizadas por grandes abelhas, como observado para as Bignoniaceae da RSG (Tabela 17, M.E. Amaral & J. Semir com. pes.). Sazima et al. (1989) estudaram alguns aspectos da biologia floral das Malpighiaceae da RSG, família que é polinizada por abelhas especializadas na coleta de óleo e pólen (Vogel 1974). Bawa et al. (1985), trabalhando em floresta tropical úmida, na Costa Rica, sugerem que lianas devam ser polinizadas principalmente por abelhas devido a dominância, em termos de número de espécies, das famílias de lianas Bignoniaceae, Sapindaceae e Malpighiaceae, predominantemente melítófilas.

Outros sistemas de polinização

Os outros sistemas de polinização por insetos apresentaram frequência baixa, inferior a 10%, na comunidade de plantas estudada (Tabela 18). Moscas e mariposas são os sistemas de maior importância, depois de abelhas e dpi (exceto para as espécies de beira de mata). Mariposas foi o terceiro sistema de polinização mais importante encontrado por Bawa et al. (1985) e Frankie (1975).

A cantarofilia foi o sistema menos representado na RSG, ocorrendo apenas no estrato superior, suas espécies sendo raras (Tabela 19). Bawa et al. (1985) encontraram 11% de polinização por besouros em floresta tropical úmida, na Costa Rica e Bawa (1990) aponta 15.5% de polinização por besouros em espécies de sub-bosque e sobdossel de floresta úmida, na Costa Rica.

A pequena porcentagem de espécies polinizadas por borboletas (5%), na RSG, deve aumentar, caso se considere o estrato herbáceo (M. Sazima com. pes.) ou seja aumentada a amostragem de espécies arbustivas sobdossel. Rubiaceae é uma das famílias dominantes no sobdossel, na RSG e, com suas flores tubulosas, são frequentemente polinizadas por borboletas e também, mariposas e beija-flores (v. Tabela 17). A porcentagem de espécies polinizadas por borboletas no estrato superior (3%) e sobdossel (9%) da Santa Genebra (Tabela 18) é semelhante à proporção encontrada por Bawa et al. (1985), de 2 e 7% para espécies do dossel e o sobdossel, de floresta tropical úmida, na Costa Rica.

Polinização pelo vento ocorreu apenas em duas espécies de lianas (1%) e entre espécies de beira de mata (17%). As espécies anemófilas têm ocorrência frequente (Tabela 19) na RSG, o que aumenta a importância destas espécies, especialmente na beira de mata. Porcentagem elevada de espécies polinizadas pelo vento, em vegetação secundária, foi encontrada por Opler et al. (1980b), em diferentes estágios sucessionais de floresta tropical, na Costa Rica. Bawa et al. (1985) encontraram polinização pelo vento (4%) em espécies de sub-bosque de floresta tropical úmida, na Costa Rica. Entretanto os autores não separaram espécies sucessionais daquelas de floresta madura. Polinização pelo vento pode ser confundida com polinização por dpi: Trema micrantha é anemófila (obs. pes.), mas foi considerada por Bawa et al. (1985) como polinizada por dpi. Espécies de Ulmaceae são predominantemente anemófilas (v. Arruda & Sazima 1988 e Tabela 17).

Sazonalidade da floração por tipo de polinizador

A fenologia da floração foi diferente para cada sistema de polinização estudado (Figura 17). O padrão de floração das espécies polinizadas por beija-flores foi o menos sazonal, com número de espécies aproximadamente constante ao longo do ano (figuras 17 e 18). Este número constante de espécies pode estar relacionado a um deslocamento nas épocas de floração entre espécies que competem por polinizadores, como foi discutido anteriormente. No caso de polinização por morcegos, não ocorreu este tipo de floração sequencial. Houve um maior número de espécies em flor de agosto a novembro e a sobreposição entre as épocas de floração das espécies foi maior (Figuras 17 e 19).

Espécies polinizadas por abelhas e dpi, os dois sistemas mais frequentes na RSG, apresentaram padrão fenológico muito diferente entre si (Figura 17). Nas espécies polinizadas por abelhas a floração foi sazonal, com pico de outubro a dezembro, durante a estação úmida, decrescendo rapidamente na estação seca (mínimo em julho) e acréscimo no número de espécies só em setembro. Esta curva é muito semelhante à curva fenológica para a comunidade (Figura 5). A floração das espécies polinizadas por dpi foi muito mais sazonal, com pico em agosto, durante a estação seca, decaindo a partir de setembro, o número de espécies mantendo-se baixo de fevereiro a julho.

Entre as espécies polinizadas por borboletas e mariposas, o padrão também foi marcadamente sazonal. Borboletas apresentaram maior número de espécies florescendo num período restrito, de dezembro a abril, durante a estação úmida. É interessante que o

padrão de floração destas espécies acompanha o ciclo de vida das borboletas polinizadoras, cuja população de adultos é abundante no verão, decaindo durante o inverno (estação seca) (Brown 1991). O pico de floração das espécies polinizadas por mariposas ocorreu em outubro-novembro, no início da estação úmida. Não se sabe se a fenologia destas plantas acompanha o ciclo de vida das mariposas, na RSG. Haber & Frankie (1989) encontraram maior atividade de floração em plantas polinizadas por mariposas durante a estação úmida, na Costa Rica, junto com o pico de maior atividade das mariposas e consideraram que a concentração da atividade reprodutiva das mariposas, na estação úmida, está relacionada à presença de plantas hospedeiras e não somente à polinização.

Espécies polinizadas por vespas apresentaram padrão de floração menos sazonal, com número de espécies em flor relativamente constante ao longo do ano, decaíndo apenas no início da estação seca (maio-junho). Segundo Heithaus (1979) vespas forageiam durante todo o ano (especialmente vespas eusociais) e que muitas das espécies sazonais são encontradas na estação seca, em floresta tropical decidua, na Costa Rica.

Espécies polinizadas por moscas mostraram o padrão de floração menos sazonal entre as espécies polinizadas por insetos, com um leve pico em outubro-novembro e outro com menor número de espécies no início da estação seca, em maio-junho.

A floração das espécies polinizadas por besouros ocorreu no início da estação úmida, quando as temperaturas estão em elevação. Segundo Gottsberger & Silberbauer-Gotttsberger (1989) polinização por besouros ocorre quando os dias são quentes.

Finalmente, o padrão de floração das espécies polinizadas pelo vento foi o mais intrigante. Espécies anemófilas floresceram por períodos, em geral, longos, com pico de dezembro a fevereiro, na estação úmida, e número reduzido de espécies em flor durante a estação seca. Segundo Arruda & Sazima (1988), a posição das espécies anemófilas na beira de mata facilitaria o fluxo de pólen e polinização, assim como ventos fortes e precipitações baixas. Na RSG os ventos mais fortes ocorrem de agosto a novembro, e o período de menores precipitações médias é de abril a setembro. Portanto, o esperado seria um maior número de espécies anemófilas em flor na transição estação seca-úmida e não nos meses de maior precipitação e umidade relativa (dezembro a fevereiro).

É importante lembrar o pequeno número de espécies utilizado para determinar o padrão de floração dentro de alguns tipos de polinização (e.g. besouros, vento e vespas). Estes padrões podem se modificar com a inclusão de outras espécies.

É difícil relacionar as variações fenológicas nos diferentes sistemas de polinização com a presença ou abundância dos polinizadores. Não existem estudos sobre a sazonalidade da fauna de insetos ao longo do ano, em florestas semideciduais do sudeste do Brasil. O único estudo disponível é o de Brown (1991), sobre as borboletas da Serra do Japi. Neste caso, foi observada uma sincronia entre o pico de floração das plantas da RSG e o pico populacional das borboletas polinizadoras, estudadas na Serra do Japi (cerca de 50 km da RSG).

Insetos, principalmente abelhas, estão sujeitos a variações sazonais em suas populações ou no seu ritmo de atividade, nas

regiões tropicais sazonais, embora mantenham-se ativos ao longo do ano todo (Heithaus 1979). As baixas temperaturas que ocorrem no início da estação seca (principalmente de maio a julho), no sudeste brasileiro, devem limitar a atividade de insetos. Não só as condições climáticas adversas (v. Capítulo 1), mas também a diminuição na oferta de polinizadores, devem estar relacionadas ao baixo número de espécies em flor neste período (v. Figura 17). No caso de polinização por vertebrados, onde o suprimento de néctar deve ser constante ao longo do ano para manter as populações de polinizadores, o número de espécies em flor foi aproximadamente constante ao longo do ano.

A maior ou menor sincronia interespecífica observada em espécies de um mesmo sistema de polinização (à exceção da polinização por beija-flores) não permite evidenciar a existência de competição por polinizadores. Como observado na Figura 17 e nas figuras 10 a 14 do Capítulo 2, a floração tende a ser sincrônica, mesmo dentro de uma mesma família (Bignoniaceae, Sapindaceae, Malpighiaceae e Compositae). Provavelmente diferenças morfológicas, nas flores, estão evitando a transferência interespecífica de pólen, não havendo necessidade de deslocamento nos períodos de floração (v. Waser 1983). No caso das Malpighiaceae, ocorre mimetismo entre espécies com e sem glândulas de óleo (Sazima et al. 1989), sendo vantajoso, para certas espécies, sobrepor os períodos de floração. A alta sincronia interespecífica na floração das Compositae do gênero Mikania, com morfologias florais tão semelhantes, torna interessante o estudo dos mecanismos de isolamento reprodutivo que estariam agindo nestas espécies.

Na RSG, aparentemente, as relações planta polinizador estão organizadas temporalmente e a sazonalidade climática tem uma função muito importante devido a sua influência como regulador de ritmos periódicos não só nas plantas como dos polinizadores. Entretanto, embora as relações apontadas entre ciclo de vida ou de atividade dos polinizadores e floração das espécies sejam casuais, as diferenças fenológicas observadas entre espécies de diferentes sistemas de polinização apontam os polinizadores como fator final importante na determinação dos padrões de floração da comunidade estudada.

Tabela 17. Dados fenológicos e características relacionadas à polinização, das espécies de plantas estudadas na Reserva de Santa Genebra (Campinas SP). Símbolos empregados - jan-dez: janeiro a dezembro. Estratégias de floração: continua = contínua ou aperibídica; episódica = episódica; supra-anual; explosiva = rítmica anual explosiva; sazonal = rítmica anual sazonal ou cornucópia; longa = rítmica anual longa. Cores: pu = púrpura; ro = rosa; ca = carmin; vr = vermelho; la = laranja; am = amarela; cr = creme; ve = verde; az = azul; vi = violeta; li = lilás; br = branco. Tipo de flor: Ab = aberto; Ca = campanulado; Go = goela; Es = estandarte; Pi = pincel; Tu = tubo; Ar = armadilha; Cl = flores cleistopétalas; Si = sicônio; in = in conspicuas. Recurso: n = néctar; p = pólen; o = óleo; r = resina; so = substâncias odoríferas; pf = partes florais; ag = abrigo. Tipo de polinizador: abelhas; bf = beija-flor; besouro; borboleta; esfing. = esfingídeo; marip. = mariposa; mor. = morcegos; moscas; vespas; vento; d.p.i. = diversos pequenos insetos; 1 = observado; 2 = inferido. Hábito: a = arbóreo; b = arbustivo; l = liana. Ambiente ocupado: e = estrato superior (dossel e emergente); s = sobdossel; m = margem ou beira de mata. Ocorrência: raro; ocas. = ocasional; freq. = frequente. -- = característica desconhecida ou não estudada.

Arvores do estrato superior (número de espécies n = 89)

FAMÍLIA/Espécie		Estratégia de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
ANACARDIACEAE								
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	ago-set	sazonal	ve/Ab	n	abelhas ¹ , dpi ²	a	e	raro
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	set-nov	sazonal	am/Ab	n/p	moscas ¹ , dpi ²	a	e	freq. occas.
ANNONACEAE								
<i>Annona cacans</i> Warm.	out-nov	sazonal	am/Cl	p,pf	besouro ¹	a	e	raro
<i>Guatteria nigrescens</i> Mart.	nov-dez	sazonal	cr/Ab	p,pf	besouro ²	a	e	raro
APOCYNACEAE								
<i>Aspidosperma cylindrocarpum</i> Muell.Arg.	set-nov	sazonal	am/Tu	n	marip. ²	a	e	raro
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell. Arg.	set-nov	sazonal	cr/Tu	n	marip. ²	a	e	freq.
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Muell. Arg.	set-out	explosiva	cr/Tu	n	marip. ²	a	e	freq. occas.
ARALIACEAE								
<i>Dendropanax cuneatum</i> Decne & Planch.	mai-jun	sazonal	Br/Ab	n	mosca ¹	a	e	freq. occas.
BIGNONIACEAE								
<i>Tabebuia umbellata</i> (Sond.) Sandw.	ago-set	explosiva	am/Go	n	abelhas ²	a	e	freq. occas.
<i>Zeyhera tuberculosa</i> (Vell.) Bur.	out-jan	sazonal	pu/Go	n	abelhas ²	a	e	freq.
BOMBACACEAE								
<i>Chorisia speciosa</i> St. Hil.	fev-abr	sazonal	ro/Tu	n	bor. ¹ +bf ² +mor. ²	a	e	freq.
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Mart. et Zucc.) A.Robins	jun-set	sazonal	br/Pi	n	mor. ¹	a	e	freq. occas.
BORAGINACEAE								
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	nov-dez	explosiva	br/Tu	n	moscas ²	a	e	freq. occas.
<i>Cordia trichotoma</i> Vell. ex Steud.	dez	explosiva	br/Tu	n	--	a	e	raro
BURSERACEAE								
<i>Protium heptaphyllum</i> March.	set-out	sazonal	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	raro

Tabela 17. continuação

FAMILIA/Espécie		Estratégia Floração de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
CAESALPINACEAE								
<i>Cassia ferruginea</i> Scharad. ex DC.	out-jan	sazonal	am/Ab	p	abelhas ¹	a	e	ocas.
<i>Coparia ferrea</i> (Lam.) Desf.	dez-jan	explosiva	cr/Es	n	abelhas ¹	a	e	freq.
<i>Hymenaea courbaril</i> Plum. ex Endl.	out-nov	sazonal	br/Ab	n	mor. ¹	a	e	freq.
<i>Schizolobium parahybum</i> Blake	set-nov	explosiva	am/Es	--	abelhas ²	a	e	freq.
CARICACEAE								
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aublet) A.DC.	out-nov	explosiva	br/Tu	n	esfing. ²	a	e	freq.
COMPOSITAE								
<i>Gochatia polymorpha</i> (Less.) Cabr.	jul-fev	episódica	cr/Tu	n	dpi ¹	a	e	ocas.
<i>Piptocarpha axillaris</i> Baker var. <i>axillaris</i>	ago-out	sazonal	cr/Tu	n	dpi ¹	a	e	raro
<i>Vernonia diffusa</i> Less.	ago-set	explosiva	cr/Tu	n	dpi ²	a	e	ocas.
CUNONIACEAE								
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	--	--	cr/Ab	--	--	a	e	raro
EUPHORBIACEAE								
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	out-dez	sazonal	cr/Ab	n/p	dpi ¹	a	e	freq.
<i>Croton salutaris</i> Casar.	nov-dez	sazonal	cr/Ab	n/p	dpi ¹	a	e	freq.
<i>Pachystroma ilicifolium</i> Muell.Arg.	dez-jan	explosiva	ve/Ab?	n/p?	dpi ¹	a	e	freq.
<i>Pera glabrata</i> Poepp. ex Baill.	jan-abr	sazonal	am/--	p	--	a	e	raro
<i>Tetrorchidium macrophyllum</i> Muell.Arg.	set-out	sazonal	am/in.	p	--	a	--	raro
FABACEAE								
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guill. ex Benth.	jan-mar	sazonal	am/Es	n	abelhas ²	a	e	freq.
<i>Erythrina falcata</i> Benth.	jul-set	explosiva	vr/Tu	n	bf ¹	a	e	ocas.
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> (Tul.) Málme	nov-dez	explosiva	li/Es	n	abelhas ²	a	e	freq.
<i>Luetzelburgia guaiacra</i> Tol.	dez-mar	supra-anual	ca/Es	n	abelhas ²	a	e	ocas.
<i>Machaerium nictitans</i> Benth.	mar	supra-anual	cr/Es	n	abelhas ²	a	e	ocas.
<i>Machaerium villosum</i> Vog.	--	supra-anual	(rx)cr/Es	n/p	abelhas ²	a	e	freq.
<i>Myroxylon peruviferum</i> L.	jul-ago	supra-anual	cr/Es	n	abelhas ²	a	e	ocas.
<i>Platypodium elegans</i> Vog.	out-dez	sazonal	am/Es	n	abelhas ²	a	e	freq.
FLACOURTIACEAE								
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	ago	explosiva	cr/Ab	n?	dpi ²	a	e	raro
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briquet	ago-nov	explosiva	cr/Ab	n?	dpi ²	a	e	freq.
LAURACEAE								
<i>Cryptocarya moschata</i> Nees et Mart. ex Nees	out-nov	sazonal	--	--	--	a	e	ocas.
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees et Mart. & Nees	ago-out	sazonal	--	--	--	a	e	ocas.
<i>Nectandra mollis</i> Ness.	jan-abr	sazonal	br/--	--	--	a	e	raro
<i>Nectandra puberula</i> Ness.	set	sazonal	--	--	--	a	e	raro
<i>Ocotea corimbosa</i> (Meissn.) Miq.	nov-jan	sazonal	br/--	--	--	a	e	raro
<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meissn.) Miq.	out	sazonal	am/--	--	--	a	e	raro
<i>Ocotea</i> sp B3	set	sazonal	--	--	--	a	e	raro
Lauraceae 117	nov-dez	sazonal	--	--	--	a	e	raro

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie		Floração	Estratégia de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
LECYTHIDACEAE									
<i>Cariniana estrellensis</i> (Reddi)O.Kuntze	nov	supra-anual	am/Go?	n?	abelhas ²	a	e	raro	
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.)O.Kuntze	jan-fev	supra-anual	am/Go?	n?	abelhas ²	a	e	freq.	
MAGNOLIACEAE									
<i>Talauma ovata</i> St.Hil.	nov-dez	sazonal	br/C1	p/pf	bosque ¹	a	e	ocas.	
MELASTOMATACEAE									
<i>Miconia</i> sp	mai-jun	sazonal	cr/Ab	p	abelhas ²	a	--	raro	
MELIACEAE									
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.)Mart.	set-out	sazonal	cr/Tu	n	marip. ²	a	e	freq.	
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	out	explosiva	cr/Tu	n	marip. ²	a	e	raro	
<i>Trichilia claussemi</i> DC.	set-out	sazonal	ve/Tu	n/p	moscas ¹	a	e	freq.	
<i>Trichilia hirta</i> L.	nov	explosiva	cr/Tu	n	dpi ¹	a	e	raro	
MIMOSACEAE									
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	jan	explosiva	cr/Pi	n	marip. ¹ , borb. ¹	a	e	freq.	
<i>Inga luschnathiana</i> Benth.	set-mar	longa	br/Pi	n	marip. ²	a	e	freq.	
<i>Inga marginata</i> Wild.	ago	explosiva	br//Pi	n	marip. ²	a	e	raro	
<i>Inga aff. platyptera</i> Benth.	ago-out	sazonal	br/Pi	n	marip. ²	a	e	raro	
<i>Inga striata</i> Berg.	ago-nov, fev	longa	br/Pi	n	marip. ²	a	e	freq.	
<i>Inga uruguensis</i> Hooker et Arnott	jul-nov, fev	longa	br/Pi	n	marip. ²	a	e	freq.	
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.)Macbr.	out-mar	longa	br/Pi	n/p	marip. ² , borb. ²	a	e	freq.	
MORACEAE									
<i>Clorophora tinctoria</i> Gaudch.	set-dez	sazonal	am/Pi?	n?	abelhas?	a	e	raro	
<i>Ficus enormis</i> Mart. ex Miq.	jan-abr	sazonal	ve/Si	ag	vespas ¹	a	e	raro	
<i>Ficus glabra</i> Griff.	fev-abr	sazonal	ve/Si	ag	vespas ¹	a	e	ocas.	
<i>Ficus luschnatiana</i> Miq.	jul-nov	longa	ve/Si	ag	vespas ¹	a	e	ocas.	
PALMAE									
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	nov-dez	sazonal	cr/Ab	n	--	a	e	freq.	
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.)Glassman	nov-abr	sazonal	cr/Ab	n	--	a	e	freq.	
PHYTOLACACEAE									
<i>Galesia integrifolia</i>	mar-mai	supra-anual	ve/Ab	n/p?	--	a	e	ocas.	
RHAMNACEAE									
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	mar-abr	sazonal	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	ocas.	
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reiss.	out-nov	sazonal	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	ocas.	
RUBIACEAE									
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.)Schum.	fev	--	ro/Tu+Bo	n	esfing. ²	a	--	ocas.	

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Padrão de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
RUTACEAE								
<u>Balfourodendron riedelianum</u> Engl.	out	explosiva	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	freq.
<u>Esenbeckia leiocarpa</u> Engl.	nov-jan	sazonal	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	freq.
<u>Metrodorea nigra</u> St.Hil.	out-nov	--	ca/Ab	n	mosca ¹ , abelhas ²	a	e	freq.
<u>Metrodorea stipularis</u> Mart.	dez-jan	sazonal	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	freq.
<u>Zanthoxylum chiloperone</u> Mart. ex Engl.	set-out	explosiva	ve/Ab	n	dpi ²	a	e	freq.
<u>Zanthoxylum hemicale</u> St Hil.	ago-out	sazonal	br/Ab	n	dpi ²	a	e	ocas.
<u>Zanthoxylum minutiflorum</u> Tul.	nov-dez	explosiva	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	ocas.
<u>Zanthoxylum rhoifolium</u> Lam.	ago	--	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	ocas.
<u>Zanthoxylum riedelianum</u> Engl.	ago-out	sazonal	cr/Ab	n	dpi ²	a	e	ocas.
SAPINDACEAE								
<u>Diatenopteryx sorbifolia</u> Radlk.	set-out	sazonal	cr/60	n	abelhas ²	a	e	freq.
SAPOTACEAE								
<u>Chrysophyllum gonocarpum</u> (Mart. & Eichl.) Engl.	abr,out-nov	episódica	ve/Ab	n	dpi ²	a	e	freq.
SOLANACEAE								
<u>Solanum cf. inaequale</u> Vell.	ago-out	sazonal	br/Ab	p	abelhas ²	a	e	raro
STERCULIACEAE								
<u>Guazuma ulmifolia</u> Lam.	nov	explosiva	am/--	--	abelhas ²	a	e	raro
TILIACEAE								
<u>Helicocarpus americanus</u> L.	jul-ago	explosiva	cr/Ab	n ² /p ²	dpi ²	a	e	raro
<u>Luehea divaricata</u> Mart.	dez-abr	longa	cr+vi/Da	n	abelhas ²	a	e	freq.
<u>Luehea speciosa</u> Willd.	mai-nov	longa	cr/Da	n	mor. ¹	a	e	ocas.
VERBENACEAE								
<u>Citharexylum myrianthum</u> Cham.	nov-dez	explosiva	cr/Tu	n	marip. ²	a	e	freq.

Arvoretas e arbustos sobdossel (n = 23)

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Padrão de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
ANACARDIACEAE <i>Lithrea molleoides</i> Engl.	ago-set	sazonal	am/Ab	n	abelhas ²	a	s	raro
CELASTRACEAE <i>Maytenus aquifolium</i> Mart.	ago-set	sazonal	am/Ab	n	dpi ²	b	s	freq.
EUPHOBIAEAE <i>Sapium</i> sp <i>Sebastiania edwalliana</i> Pax & Hoffm.	nov-jan, abr-maio episódica ago-set	episódica	ve/Ab? am/Ab	n/p n/p	moscas ¹ moscas ¹	b b	s s	raro freq.
LACISTEMATACEAE <i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	out-dez	sazonal	ve/in.	n	--	b	s	ocas.
MELASTOMATACEAE								
<i>Miconia</i> aff. <i>elegans</i> Cogn. <i>Miconia discolor</i> L.	mai-ago ago-dez	episódica longa	br/Ab br/Ab	p n/p	abelhas ¹ abelhas ¹	b b	s s	ocas. ocas.
MELIACEAE <i>Guarea macrophylla</i> Vahl. <i>Trichilia catigua</i> A.Juss. <i>Trichilia elegans</i> A.Juss. <i>Trichilia pallida</i> Swartz.	out-abr abr-jun nov-dez dez-jun, ago-set episódica	longa sazonal sazonal sazonal	vi/Tu am/Tu ve/Tu am/Tu	n n n/p n/p	marip. ¹ moscas ² hemípteros ¹ dpi ¹	b b-a b a	s s s s	raro freq. freq. freq.
MONIMIACEAE <i>Siparuna</i> sp	jun-out	longa	ve/Si	--	--	b	s	ocas.
MYRCINACEAE <i>Stylogyne ambigua</i> (Mart.) Mez	abr	explosiva	cr/Ab	--	abelhas ²	a	s	freq.
MYRTACEAE <i>Campomanesia mascalantha</i> (Berg.) Kiaerskow <i>Eugenia moraviana</i> Berg.	set, nov set-out	episódica explosiva	br/Pi br/Pi	p p	abelhas ¹ abelhas ²	b b	s s	ocas. ocas.
NYCTAGINACEAE <i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	out-nov	sazonal	cr/Tu	n/p	marip ²	a	s	freq.
POLYGALACEAE <i>Polygala klotzschii</i> Chod.	set-dez	sazonal	br/Es	n	abelhas ¹	b	s	ocas.
RUBIACEAE <i>Ixora venulosa</i> Benth. <i>Rubiaceae</i> sp	set nov-jan	explosiva sazonal	br/Tu ou Go br/Tu	n --	borb. ² dpi ²	a b	s s	freq. freq.

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floracão	Estratégia de floracão	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
RUTACEAE								
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (St.Hil.)Juss.	out-dez	sazonal	br/Ab	n/p	dpi ²	b	s	freq.
<i>Galipea multiflora</i> Schult.	dez-abr	longa	br/Tu	n	borb. ¹ ,marip. ¹	b	s	freq.
SAPOTACEAE								
<i>C. marginatum</i> (Hook. et Arn.)Raldk.	jan-fev	sazonal	ve/Ab	n	dpi ²	b	s	raro
SIMAROURBACEAE								
<i>Picramnia regnellii</i> Engl.	ago	explosiva	cr/Ab	n?	dpi ²	a	s	ocas.

BEIRA DE MATA

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floracão	Padrão de floracão	Flor car/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ocupado	Ocorrência
ACANTHACEAE								
<i>Ruellia graecizans</i> Baker	jan-dez	continua	vr/Tu+Bo	n	bf ¹ , borb. ¹	b	s	freq.
CAESALPINACEAE								
<i>Bauhinia forficata</i> Link	nov-mai	longa	br/Pi	n	esfing. ¹	b	s	freq.
<i>Bauhinia rufa</i> Steud.	out-mai	longa	br/Pi	n	mor. ¹	b	s	ocas.
CECROPIACEAE								
<i>Cecropia glazioui</i> Sneth.	jan-dez	continua	cr/in.	--	--	a	s	raro
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	jan-dez	continua	cr/in.	--	--	a	s	freq.
<i>Cecropia pachystachia</i> Tréc.	jan-dez	continua	cr/in.	--	--	a	s	ocas.
FLACOURTIACEAE								
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	ago-set	sazonal	br/Ab	n	dpi ¹	b	s	freq.
MALVACEAE								
<i>Abutilon peltatum</i> K.Schum	ago-abr	longa	as/Ab	n	mor. ¹ , esfing. ¹	b	s	freq.
SOLANACEAE								
<i>Cyphomandra sciadostylis</i> Sendt.	set-mar	longa	pu/Ab	so/p	abelhas ¹	b	s	raro
<i>Solanum granulos-leprosum</i> Dun.	jan-dez	continua	li/Ab	p	abelhas ¹	a	s	freq.
<i>Solanum swartzianum</i> Roem. et Schult.	jan-dez	continua	br/Ab	p	abelhas ²	a	s	freq.
STERCULIACEAE								
<i>Helicteres syata</i> Lam.	abr-jan	continua	vr/Tu	n	mor. ¹	b	s	ocas.
ULMACEAE								
<i>Celtis iquana</i> (Jacq.) Sargent.	set-jan	longa	ve/In	--	vento ¹	b	s	freq.
<i>Trema micrantha</i> Blume	ago-fev	longa	ve/In	--	vento ¹	a	s	abund.
URTICACEAE								
<i>Urera baccifera</i> Gaudch.	jan-mar	sazonal	br/In	--	vento ²	s	a	freq.
VERBENACEAE								
<i>Aeqiphila sellowiana</i> Cham.	dez-jan	sazonal	cr/Tu	n/p	--	b	s	ocas.
<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz et Pav.) Juss.	jun-set	episódica	br/Tu	n/p	dpi ¹	a	s	ocas.
VIOLACEAE								
<i>Hybanthus atropurpureus</i> (St.Hil.)	jul-abr	longa	cr+pu/Bo	n	vespas ¹	b	s	freq.

Lianas (n = 135).

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Padrão de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ocupado	Ocorrência
ACANTHACEAE								
<i>Mendoncia puberula</i> Mart.	dez-jun	longa	br/Tu+Go	n/p	abelhas ¹	1	s	raro
<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	ago-dez	longa	vr/Tu	n	bf ¹	1	s	ocas.
AMARANTHACEAE								
<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) H.B.K.	dez-mai	longa	br-cr/Ab	n/p	moscas ¹ ,dpi ²	1	e	freq.
<i>Pffafia paniculata</i> (Mart.) D.Kuntze	jul-ago	sazonal	br-cr/Ab	n/p	moscas ¹ ,dpi ²	1	e	freq.
APOCYNACEAE								
<i>Condylaroppon rauwolfiae</i> (DC.) Muell-Arg.	set-out	sazonal	cr/Tu	n?	--	1	e	ocas.
<i>Forsteronia leptocarpa</i> (Hook. et Arn.) DC.	out	--	cr/Tu	n?	--	1	e	ocas.
<i>Forsteronia rufa</i> Muell-Arg.	dez	--	cr/Tu	n?	--	1	e	ocas.
<i>Prestonia coalita</i> (Vell.) Woodson	nov-mar	longa	am/Tu	n	abelhas ¹ ,borb ¹	1	s	freq.
<i>Prestonia riedelii</i> (Muell-Arg.) Mgf.	dez-fev	sazonal	am/Tu	n	borb ¹ ,abelhas ¹	1	e	ocas.
<i>Prestonia tomentosa</i> R.Br.	mar	--	ve/Tu	n	--	1	e	ocas.
ARISTOLOCHIACEAE								
<i>Aristolochia arcuata</i> Mart.	jun;nov	--	ve/Ar	n	moscas ¹	1	s	raro
<i>Aristolochia galeata</i> Mart. & Zucc.	out; fev	--	ca/Ar	n	moscas ¹	1	s	raro
<i>Aristolochia melastoma</i> Manso ex Duchtr. (= brasiliensis)	--	--	--	n	moscas ²	1	s	raro
ASCLEPIADACEAE								
<i>Ditassa anomala</i> Mart.	mar	--	cr?/Ab	n	moscas ²	1	s	raro
<i>Gonolobus rostratus</i> (Vahl) Roem. et Schult.	nov	--	cr?/Ab	n	moscas?	1	s	raro
<i>Oxypetalum molle</i> Hook et Arn.	mai	--	cr?/Ab	n	moscas?	1	s	raro
<i>Oxypetalum appendiculatum</i> Mart.	jan	--	ve/Ab	n	moscas?	1	s	ocas.
<i>Tessaria propinqua</i> Deckne	jan	--	ve/Ab	n	moscas?	1	s	raro
<i>Orthosia</i> sp	out	--	cr/Ab	n	moscas?	1	s	raro
BASELACEAE								
<i>Anredera cordifolia</i> (Tenore) Steer.	set-out	sazonal	am/Ab	--	--	1	e	raro
BIGNONIACEAE								
<i>Adenocalymma bracteatum</i> (Cham.) DC.	abr-dez	longa	am/Go	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC.	jan	sazonal	am/Go	n	abelhas ¹	1	e	raro
<i>Amphilophium vauthieri</i> P.DC.	nov-jan	sazonal	pu/Go?	n	abelhas ¹	1	e	raro
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i> (Sims) Bur. & K.Schum.	mar-mai;nov	epíssódica	am/Go	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Arrabidaea triplinervia</i> Baill.	fev-abr	sazonal	li/Go	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Arrabidaea samyoides</i> (Cham.) Sandw.	nov-dez	sazonal?	vi?/Go	n	abelhas ¹	1	e	ocas.
<i>Arrabidaea selloi</i> (Spreng.) Sandw.	dez	explosiva?	vi?/Go	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Clytostoma campanulatum</i> (Cham.) Bur.	mar-jun,out-dezepisódica		rotca/Go	n	abelhas ¹	1	e	ocas.
<i>Cuspidaria floribunda</i> (DC.) A.Gentry	fev-mar;jun	?	ro/Go	n	abelhas ¹	1	e	raro

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Padrão de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
<i>Cuspidaria pterocarpa</i> (Cham.) DC.	set	explosiva	ro/6o	n	abelhas ¹	1	e	raro
<i>Fridericia speciosa</i> Mart.	out-jan	longa	vitvr/Tu	n	bf	1	e	ocas.
<i>Lundia nitidula</i> DC.	fev	--	rotma/6o	n	abelhas ¹	1	e	raro
<i>Lundia obliqua</i> Sonder	fev-jun	longa	vitca/6o	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Mactadyena unquis-cati</i> (L.) Gentry	set-nov	sazonal	am/6o	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bur. & K. Schum.	set-dez	sazonal	vi/6o	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Paragonia pyramidata</i> (L.C. Rich.) Bur.	out	--	ro/6o	n	abelhas ¹	1	e	raro
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. Gentry	dez-fev	sazonal	cr/6o	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Pleonotoma tetraquetrum</i> (Cham.) Bur.	set	explosiva	am/6o	n	abelhas ¹	1	e	raro
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker-Gaw) Miers	mai-out	longa	la/Tu	n	bf ¹	1	e	freq.
<i>Stizophyllum perforatum</i> (Cham.) Miers	set-abr	longa	ro?/6o	n	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Tynnanthus cognatus</i> (Cham.) Miers	nov-dez	explosiva?	cr/6o	n	abelhas ¹	1	e	ocas.
<i>Tynnanthus fasciculatus</i> (Vell.) Miers	set-out	explosiva?	br/6o	n	abelhas ¹	1	e	ocas.
BORAGINACEAE								
<i>Tournefortia bicolor</i> Sw.	mar; nov-dez	episódica	cr/Tu	--	--	1	s	freq.
<i>Tournefortia villosa</i> Salzm. ex DC.	dez	--	cr/Tu	--	--	1	s	ocas.
CACTACEAE								
<i>Pereskia aculeata</i> Miller	jan-mar	sazonal	cr/Ab	n/p	abelhas ¹	1	s	ocas.
COMPOSITAE								
<i>Ridens brasiliensis</i>	mar-mai	sazonal	am/Tu	n/p	mosca ¹ , dpi ²	1	s	ocas.
<i>Calea pinnatifida</i> Less.	abr; out	episódica?	am/Tu	n	borb. ¹	1	s	ocas.
<i>Dasyphyllum brasiliense</i> (Spreng.) Cabr.	jul-jul	sazonal	cr/Tu	n	dpi ²	1	e	ocas.
<i>Dasyphyllum spinescens</i> (Less.) Cabr.	jul-agosto	sazonal	cr/Tu	n	dpi ²	1	e	raro
<i>Eupatorium vitalbae</i> (Gardn.) DC.	ago-set	sazonal	li/Tu	n/p	dpi ² , mosca ¹	1	s	raro
<i>Mikania cynanchifolia</i> Hook. et Arn. ex Robinson	ago	explosiva	br/Tu	n?	dpi ²	1	e	ocas.
<i>Mikania glomerata</i> Spreng.	ago	explosiva	br/Tu?	n/p	dpi ² , mosca ¹	1	s	freq.
<i>Mikania hirsutissima</i> DC.	jul-ago	sazonal	br/Tu?	n	dpi ²	1	e	ocas.
<i>Mikania micrantha</i> H.B.K.	abr-mai	explosiva	br/Tu?	n/p	mosca ¹ , dpi ²	1	s	ocas.
<i>Mikania triangularis</i> Baker	ago	explosiva	br/Tu?	n/p	mosca ¹ , dpi ²	1	e	ocas.
<i>Mutisia coccinea</i> St. Hil.	jul-agosto	--	ve/Tu	n	bf ¹	1	e	raro
<i>Irixis antimenorrhoea</i> (Schrank.) Mart.	ago	--	cr/Tu	n/p	mosca ¹ , dpi ²	1	s	ocas.
CONVOLVULACEAE ?								
<i>Ipomoea acuminata</i> Roem. et Schult.	fev-abr	sazonal	az/Tu	n	abelhas ²	1	s	ocas.
<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet.	abr-mai	sazonal	li/Tu	n	abelhas ²	1	M	ocas.
<i>Ipomoea quamoclit</i> L.	mar-abr	sazonal	ca/Tu	n	borb. ¹ , bf ¹	1	s	ocas.
<i>Ipomoea hederifolia</i> L.	abr-jun	sazonal	vr/Tu	n	bf ¹ , borb. ¹	1	s	rara
<i>Merremia macrocalyx</i> (Ruiz et Pav.) O'Donell	abr-jun	sazonal	br/Tu	n	abelhas ¹	1	s, e	freq.
CUCURBITACEAE								
<i>Melothria fluminensis</i> Gardn.	mar;ago-set	episódica	az/Ab	--	--	1	s	ocas.
<i>Wilbrandia hibiscoides</i> Manso	dez-jun	longa	az/Ab	--	--	1	s	freq.
<i>Momordica charantia</i> L.	nov-abr	longa	az/Ab	n	abelhas ¹	1	s	freq.

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Padrão de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
DILLENIACEAE								
<u><i>Davilla rugosa</i> Poir.</u>	mai	--	--	--	--	1	s	freq.
DIOSCORIACEAE								
<u><i>Dioscorea macrocapsa</i> Ulne ex R. Kunth.</u>	abr	--	cr/Ab	n	moscas ²	1	s	ocas.
<u><i>Dioscorea pseudomacrocapsa</i></u> Barroso, Guimaraes et Sucre	mar; nov	--	cr/Ab	n	moscas ²	1	s	ocas.
EUPHORBIACEAE								
<u><i>Dalechampia olfersiana</i> Muell-Arg.</u>	jul	--	ve/Ab	r	abelhas ¹	1	e	raro
<u><i>Dalechampia pentaphylla</i> Lam.</u>	set-jun	contínua	ve/Ab	r	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Dalechampia stipulacea</i> Muell-Arg.</u>	jun-out	--	ve/Ab	r	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Dalechampia triphylla</i> Lam.</u>	jun	--	ve/Ab	r	abelhas ¹	1	s	ocas.
<u><i>Traagia sellowiana</i> Muell-Arg.</u>	dez-mai	longa	ve/Ab	--	vento ¹	1	s	freq.
FABACEAE								
<u><i>Canavalia parviflora</i> Benth.</u>	mar-abr	sazonal	pu/Es	n	abelhas ²	1	s	ocas.
<u><i>Canavalia picta</i> Mart. ex Benth.</u>	abr-mai	sazonal	vi/Es	n	abelhas ²	1	s	ocas.
<u><i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton</u>	out-nov	sazonal	am/Es	n/p	abelhas ²	1	e	ocas.
<u><i>Dioclea rufescens</i> Benth.</u>	out-nov	sazonal	vi+li/Es	n	abelhas ²	1	e	raro
<u><i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth.</u>	fev-mar	sazonal	vi/Es	n	abelhas ¹	1	e	raro
<u><i>Rhynchosia phaseoloides</i> (Sw.) DC.</u>	--	--	br+vi/Es	N	abelhas ¹	1	s	raro
<u><i>Vigna candida</i></u> (Vell.) Maréchal, Mascherpa et Stainier	dez-abr	longa	br+li/Es	n	abelhas ¹	1	s	ocas.
HIPPOCRATEACEAE								
<u><i>Hippocratea volubilis</i> L.</u>	out-fev	longa	cr/Ab	n/p	moscas ¹	1	e	ocas.
<u><i>Peritassa calypsooides</i> (Camb.) A.C.Smith</u>	nov	--	cr/Ab	n	moscas ²	1	e	raro
<u><i>Pristimera andina</i> Miers</u>	set-out	--	cr/Ab	n	moscas ²	1	e	raro
MALPIGHIAEAE								
<u><i>Banisteriopsis adenopoda</i> (Juss.) Gates</u>	jan-abr	sazonal	ro/Ab	o	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Banisteriopsis anisandra</i> (Juss.) Gates</u>	set	--	am/Ab	o	abelhas ¹	1	e	raro
<u><i>Banisteriopsis argyrophylla</i> (Juss.) Gates</u>	mar-mai	sazonal	br/Ab	o/p	abelhas ¹	1	e	ocas.
<u><i>Banisteriopsis lutea</i> (Griseb.) Gates</u>	ago-out	episódica	am/Ab	p	abelhas ¹	1	e	raro
<u><i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatr.</u>	fev-abr	sazonal	ro/ab	o/p	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Banisteriopsis pubipetala</i> (Juss.) Cuatr.</u>	out	--	am/Ab	o	abelhas ²	1	e	raro
<u><i>Dicella bracteosa</i> (Juss.) Griseb.</u>	ago-fev	longa	am/Ab	o/p	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Heteropteris aceroidea</i> Griseb.</u>	mar; dez	--	am/Ab	o/p	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Heteropteris acutifolia</i> Juss.</u>	ago-out	sazonal	am/Ab	o	abelhas ²	1	e	freq.
<u><i>Heteropteris bicolor</i> Juss.</u>	out-nov	sazonal	br+li/Ab	o	abelhas ²	1	e	raro
<u><i>Heteropteris pauciflora</i> Juss.</u>	--	--	am/Ab	o	abelhas ¹	1	e	raro
<u><i>Mascagnia anisopetala</i> (Juss.) Griseb.</u>	mar-jun	sazonal	ro/Ab	o/p	abelhas ¹	1	e	ocas.
<u><i>Mascagnia cordifolia</i> (Juss.) Griseb.</u>	set-out	sazonal	ro/Ab	o	abelhas ¹	1	e	ocas.
<u><i>Mascagnia sepium</i> (Juss.) Griseb.</u>	set-out	sazonal	am/Ab	o	abelhas ²	1	e	raro
<u><i>Stigmaphyllon lalandianum</i> Juss.</u>	jan-abr	sazonal	am/Ab	o/p	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Tetrapteris guilleminiana</i> Juss.</u>	jan; mai; nov	episódica	am/Ab	o	abelhas ¹	1	e	freq.
<u><i>Tetrapteris xylosteifolia</i> Juss.</u>	set	--	am/Ab	o	abelhas ²	1	e	raro

Tabela 17. continuação

FAMÍLIA/Espécie	Floração	Padrão de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ambiente Ocupado	Ocorrência
MENISPERMACEAE								
<i>Cissampelos</i> sp.	out-dez	sazonal	cr/Ab	--	--	1	s,m	ocas.
NYCTAGINACEAE								
<i>Pisonia aculeata</i> L.	mar-jun	sazonal	ve/Tu	--	--	1	s	ocas.
PASSIFLORACEAE								
<i>Passiflora miersii</i> Mart.	jan-mar	sazonal	pu+br/Ab	n	abelhas ¹	1	s,m	rara
<i>Passiflora suberosa</i> L.	jan-dez	continua	br/Ab	n	vespas ¹ , moscas ¹	1	s,m	rara
<i>Passiflora vespertilio</i> L.	jan-abr	sazonal	br/Ab	n	esfing. ¹	1	m	rara
<i>Passiflora violacea</i> Vell.	ago	--	vi/Ab	n	abelhas ¹	1	s	rara
POLYGALACEAE								
<i>Diclidanthera laurifolia</i> Mart.	out	explosiva	br/Es	n?	abelhas ²	1	e	raro
RANUNCULACEAE								
<i>Clematis dioca</i> L.	abr-mai	sazonal	br/Ab	--	vento ²	1	e,m	ocas.
RHAMNACEAE								
<i>Gouania latifolia</i> Reissk.	mar-abr	--	cr/Ab	n/p	dpi ¹	1	e	raro
<i>Gouania virgata</i> Reissk.	jan-abr	sazonal	cr/Ab	n	moscas ¹ , dpi ²	1	e	freq.
RUBIACEAE								
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitch.	jan	--	am/--	--	--	1	s	raro
<i>Manettia cordifolia</i> Mart.	abr-mai	--	am+vr/Tu	n	bf ¹	1	s	raro
SAPINDACEAE								
<i>Cardiospermum grandiflorum</i> Sw.	abr-mai	sazonal	cr/Go	n/p?	abelhas ²	1	e	raro
<i>Paullinia pinnata</i> L.	out-nov	sazonal	br/Go	n/p?	abelhas ²	1	e	raro
<i>Paullinia rhomboidea</i> Radlk.	jan-mar	sazonal	cr/Go	n/p?	abelhas ²	1	e	raro
<i>Serjania caracasana</i> (Jacq.) Willd.	mar-mai	sazonal	cr/Go	n/p	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Serjania communis</i> Benth.	mai-jul	sazonal	cr/Go	n/p	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Serjania grandiflora</i> Camb.	jul-jul	sazonal	cr/Go	n/p?	abelhas ¹	1	e	ocas.
<i>Serjania hebecarpa</i> Benth.	set	--	cr/Go	n/p?	abelhas ¹	1	e	ocas.
<i>Serjania multiflora</i> Camb.	mai-ago	sazonal	cr/Go	n/p?	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Serjania reticulata</i> Camb.	mai-jun	sazonal	cr/Go	n/p?	abelhas ²	1	e	raro
<i>Thinouia mucronata</i> Radlk.	jan	--	cr/Go	n/p?	abelhas ²	1	e	raro
<i>Urvillea laevis</i> Radlk.	jan	--	br/Go	n/p?	abelhas ¹	1	e	freq.
<i>Urvillea ulmacea</i> Kunth	--	--	cr/Go	n/p?	abelhas ²	1	e	ocas.
SMILACACEAE								
<i>Smilax brasiliensis</i> Spreng.	out	--	cr/?	n	moscas ²	1	s	freq.
<i>Smilax campestris</i> Griseb.	--	--	--	--	--	1	s	raro
<i>Smilax elastica</i> Griseb.	jun-jul	sazonal	cr/--	n	moscas ²	1	s	raro
<i>Smilax syringoides</i> Griseb.	set	?	cr/?	n	moscas ²	1	s	raro

Tabela 17. conclusão

FAMILIA/Espécie	Floração	Padrão de floração	Flor cor/tipo	Recurso	*Tipo de polinizador	Hábito	Ocupado	Ocorrência
SOLANACEAE								
<u><i>Solanum concinnum</i></u> Schott & Sendth.	ago-	--	br/Ab	p	abelhas ¹	I	m	freq.
<u><i>Solanum pabstii</i></u> Smith & Downs.	nov-jun	longa	br+li/Ab	p	abelhas ²	I	m	raro
<u><i>Solanum wendlandii</i></u> Hook.	dez-fev	--	br/Ab	p	abelhas ¹	I	m	raro
STERCULIACEAE								
<u><i>Byttneria catalpaefolia</i></u> Jacq.	jan	--	br/--	--	--	I	m	ocas.
TRIGONIACEAE								
<u><i>Trigonia nivea</i></u> Camb.	mar-mai	sazonal	br/Go	n/p	abelhas ²	I	e	freq.
VERBENACEAE								
<u><i>Petraea volubilis</i></u> Jacq.	out-dez	sazonal	li/Tu	n	borb ¹	I	e	raro
VITACEAE								
<u><i>Cissus sicyoides</i></u> L.	fev; set-nov	episódica	ve/Ab	n	vespas ¹	I	s	freq.

*O tipo de polinizador foi determinado com base na morfologia floral, observações de campo, estudos de ecologia da polinização realizados na RSG (Arruda & Sazima 1988, Arruda 1990, Borges 1991, Buzato 1990, Franco 1991, Machado & Sazima 1987, Miotto & Morellato 1989, Piedade & Ranga 1990, Sazima 1986, M. Sazima & I. Sazima 1975, 1978, 1987, 1988, 1989, I. Sazima & M. Sazima 1989, Sazima & Machado 1983, Sazima & Vasconcellos 1981, Sazima & Vogel 1989, Sazima et al. 1982, 1983, 1985, Sigrist et al. 1990, Silveira & Mesquita 1990, Siqueira 1988, ou em outras áreas (Bawa 1980, Bawa et al. 1985, Faria 1990, Feinsinger et al. 1979, Fisher & Sazima 1989, Gibbs et al. 1977, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1989, Haber & Frankie 1982, 1989, Koptur 1983, Mori & Pipoly 1984 e comunicações pessoais, sobre estudos em andamento (Bignoniacées; M.E. Amaral e J.Semir; Passifloraceae: C.Koschnitzke; *L. sellowiana*: S.Vogel; *R. graecizans*, *C. mescalantia*: R. Sigrist; *Trema micrantha*: E.V.Franceschinelli).

Tabela 1B. Número de espécies arbóreas, arbustivas e de lianas por tipo de polinizador e ambiente ocupado, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Tipo de Polinizador	Ambiente ocupado				Total (n = 265)
	Estrato superior (n = 89)	sobdossel (n = 23)	Beira de mata (n = 18)	Lianas (n = 135)	
Morcegos	8(9%*)	0	3(17%)	0	11(4%)
Beija-flores	2(2%)	0	1(6%)	7(5%)	10(4%)
Abelhas	20(23%)	7(30%)	3(17%)	74(57%)	104(39%)
Besouros	3(3%)	0	0	0	3(1%)
Borboletas	3(3%)	2(9%)	1(6%)	7(5%)	13(5%)
Mariposas**	11(12%)	3(13%)	2(11%)	1(1%)	17(6%)
Moscas	4(4%)	3(13%)	0	18(14%)	25(9%)
Vespas	3(3%)	0	1(6%)	2(1%)	6(2%)
Diversos peq. insetos	25(28%)	6(26%)	2(11%)	14(11%)	47(18%)
Vento	0	0	3(17%)	2(15%)	5(2%)

* Porcentagem de espécies por ambiente ocupado

** Mariposas e esfingídeos

Tabela 19. Número de espécies arbóreas, arbustivas e de lianas por tipo de polinização e ocorrência, na Reserva de Santa Genebra (Campinas) SP.

Tipo de Polinizador	Ocorrência		
	Frequente	Ocasional	Rara
Morcegos	6(55%*)	4(36%)	1(9%)
Beija-flores	3(30%)	4(40%)	3(30%)
Abelhas	41(39%)	28(27%)	35(34%)
Besouros	0	1(33%)	2(67%)
Borboletas	7(54%)	3(23%)	3(23%)
Mariposas**	10(59%)	2(12%)	5(29%)
Moscas	5(20%)	6(24%)	14(56%)
Vespas	2(33%)	2(33%)	2(33%)
Diversos peq. insetos	20(43%)	18(38%)	9(19%)
Vento	4(80%)	1(20%)	0

* Porcentagem do tipo de polinizador em cada nível de ocorrência

** Mariposas e esfingídeos

Tabela 20. Número de espécies arbóreas, arbustivas e de lianas por estratégias de floração e tipo de polinizador, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. (veja Metodologia Geral para definições das estratégias).

Tipo de Polinizador	Estratégias de Floração*						Desc.
	I	II	III	IV	V	VI	
Morcegos	1	0	0	4	6	0	0
Beija-flores	1	0	1	3	3	0	2
Abelhas	3	6	13	47	9	6	20
Besouros	0	0	0	3	0	0	0
Borboletas	1	1	2	5	3	0	1
Mariposa**	0	0	6	5	5	0	1
Moscas	1	2	1	4	1	0	16
Vespas	1	1	0	2	2	0	0
Diversos peq. insetos	0	4	15	24	1	0	3
Vento	0	0	0	0	2	3	0

* I= continua ou aperiodica; II= episódica subanual; III= explosiva; IV= sazonal ou cornucopia; V= longa; VI= supra-anual.

** Mariposas e esfingídeos

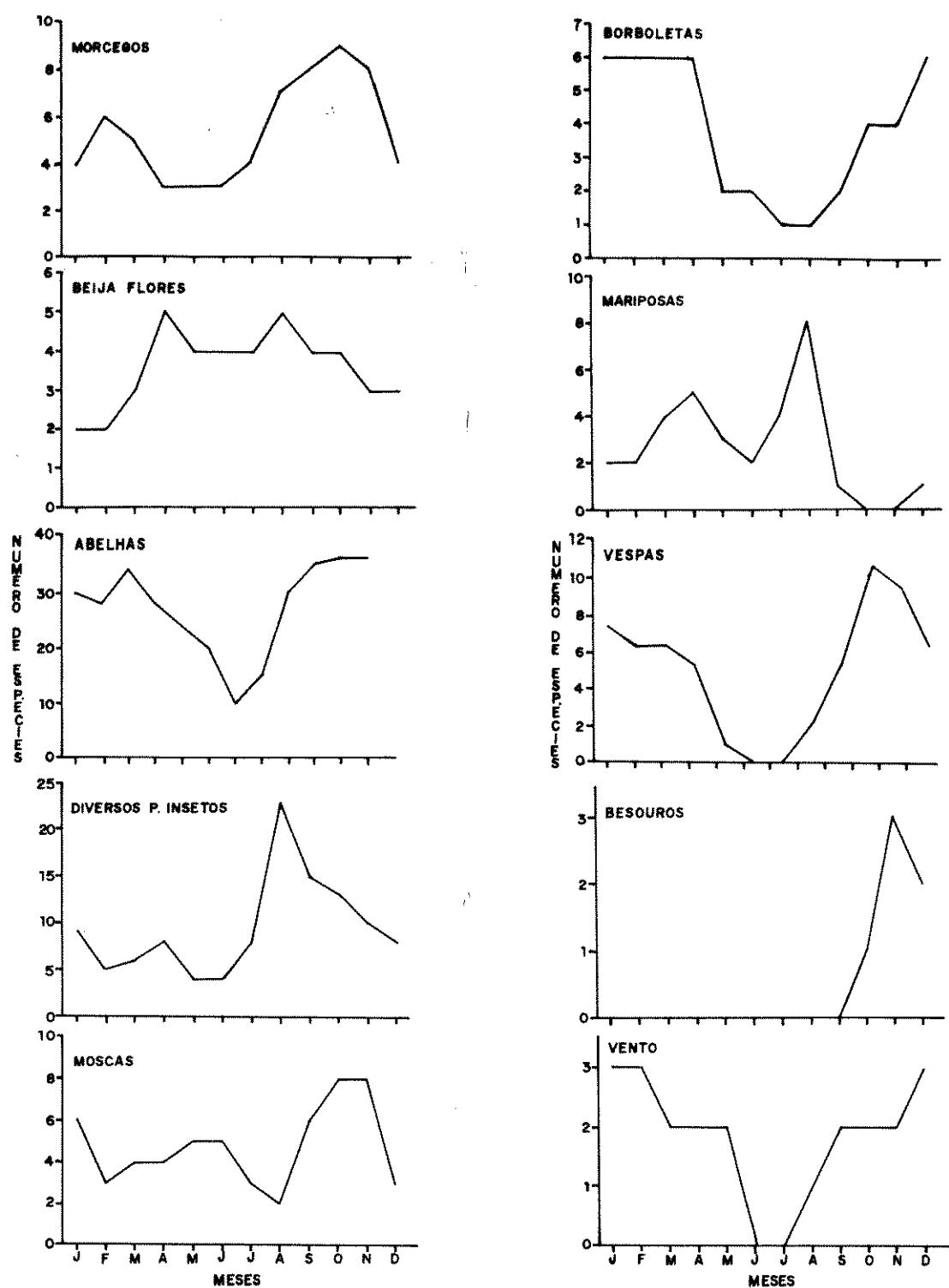


Figura 17. Comparação do ritmo fenológico de floração das espécies arbóreas, arbustivas e lianas, por sistema de polinização, na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Figura 1B. Padrões de floração das espécies polinizadas por beija-flores na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

Figura 19. Padrões de floração das espécies polinizadas por morcegos na Reserva de Santa Genebra (Campinas, SP).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudos dos sistemas de polinização em florestas tropicais ainda são raros atualmente, embora ofereçam uma oportunidade única para discutir vários problemas de interesse ecológico e evolutivo, como fluxo de pólen, função das interações planta-polinizador na especiação em plantas, efeitos das interações planta-polinizador na estrutura e organização de comunidades e a função das interações mutualísticas na manutenção da estabilidade em comunidades complexas (Bawa 1990). A diversidade dos sistemas de polinização encontrados na RSG e a dominância da polinização por agentes bióticos (98% das espécies) evidenciam a importância das interações planta-polinizador na organização e estruturação da vegetação da RSG e, com certeza, das florestas semidecíduas do sudeste do Brasil. A baixa diversidade de sistemas de polinização entre as espécies do sobdossel da RSG pode ser resultado do empobrecimento em espécies que, em geral, ocorre em fragmentos florestais (Klein 1989). O estudo dos sistemas de polinização em uma área maior de floresta semidecídua, poderia responder esta questão. Segundo Bawa (1990), ambientes pequenos, isolados, podem não ter a heterogeneidade espacial necessária para suportar populações de polinizadores ao longo do ano. Jennersten (1988) demonstrou que mudanças na composição e abundância de alguns polinizadores específicos em pequenas áreas florestais resultam na diminuição da produção de sementes. A provável redução na produção de sementes em fragmentos florestais deve afetar suas taxas de regeneração. Entretanto, o resultado deste tipo de efeito deve permanecer obscuro ainda por muitos anos (Bawa 1990).

Capítulo 4

Padrões sazonais de frutificação e dispersão em floresta
semidecidua no sudeste do Brasil

ÍNDICE

Introdução	120
Metodologia	122
Resultados e Discussão	123
A vegetação estudada e seus modos de dispersão	135
Sazonalidade nos ritmos de frutificação	144
Considerações finais	156

INTRODUÇÃO

Florestas tropicais são conhecidas por apresentarem uma grande proporção de espécies arbustivas e arbóreas (usualmente 50 a 90%) com frutos adaptados à dispersão por animais, principalmente vertebrados (Fleming 1979, Gentry 1983, Howe & Smallwood 1982, Estrada & Fleming 1986, Willson et al. 1989, Morellato & Leitão Filho 1991).

Frugívoros dispersores e plantas estão envolvidos em uma relação mutualística (v. Boucher et al. 1982) onde estes frugívoros 'oferecem' seus serviços como dispersores em troca de comida (frutos ou parte de frutos). Diversas características dos frutos como acessibilidade, cor, peso, tamanho, palatabilidade e conteúdo de nutrientes nos tecidos comestíveis têm sido interpretadas como adaptações das plantas que determinam a escolha das espécies de frutos pelos animais (Gautier-Hion et al. 1985, Herrera 1987). Para atrair os agentes dispersores, as plantas têm desenvolvido, também, uma grande variedade de estratégias fenológicas. A estação de frutificação e outras características da produção de frutos são produto de uma grande diversidade de pressões seletivas (Fleming 1979, Snow 1965), que convergem para um objetivo final: a dispersão dos diásporos. Dentre as pressões seletivas que determinariam as estratégias de frutificação apresentadas pelas plantas, as principais seriam: estacionalidade climática, ambiente ocupado pela espécie de planta na floresta (estrato superior, sobdossel, clareiras, etc.), pressão de predação, disponibilidade de frugívoros dispersores adequados ao longo do ano e competição interespecífica nas espécies que se utilizam dos mesmos agentes

dispersores (Snow 1965, Smythe 1970, Janzen 1978, Fleming 1979, Opler et al. 1980a, Howe & Smallwood 1982).

Recentemente, Gautier-Hion (1990) testou algumas hipóteses que tentam explicar quais fatores evolutivos (fatores finais), além de ou em conjunto com fatores abióticos (fatores próximos), poderiam estar influenciando os ritmos de frutificação em florestas tropicais. Especialmente para espécies zoocóricas, propôs avaliar se haveria alguma influência evolutiva dos agentes dispersores nos padrões temporais de frutificação. Algumas destas hipóteses seriam:
Hipótese 1: *evitar competição*: espécies de plantas simpátricas, que utilizam um mesmo grupo de dispersores, poderiam deslocar seus períodos de frutificação de tal forma a minimizar a competição por dispersores entre elas; Hipótese 2: *saciação de predadores*: espécies de frutos mais sujeitos à predação pré-dispersão sincronizariam seus períodos de frutificação para saciar o apetite dos predadores. A previsão seria de períodos de frutificação agregados, ao invés de deslocados (distribuídos de forma temporariamente uniforme ao longo do ano), como esperado na hipótese 1. Hipótese 3: *período ótimo para a produção (amadurecimento e dispersão) de frutos*: diferentes tipos de frutos amadureceriam em épocas do ano mais propícias para dispersão de suas sementes. Gautier-Hion (1990) verificou se frutos deiscentes tendiam a amadurecer no final da estação seca, quando as condições atmosféricas poderiam favorecer a deiscência da parede dos frutos e se frutos carnosos frutificariam mais abundantemente na estação úmida, quando a umidade, somada a insolação abundante, promoveria o acúmulo de carboidratos e lipídeos. Gautier-Hion (1990) não

encontrou diferença nos padrões de frutificação entre espécies com diferentes tipos de fruto, ou padrão de frutificação sequencial em espécies que utilizam o mesmo grupo de dispersores, em floresta tropical, no Gabão (Africa). Não conseguiu evidência de que a disponibilidade de dispersores ou pressão de predação estivessem influenciando os padrões de frutificação das espécies.

O objetivo deste capítulo é demonstrar a influência dos fatores finais, bióticos, na determinação dos padrões de dispersão de espécies zoocóricas, ao contrário do que deve ocorrer em espécies anemocóricas e autocóricas, que não dependem de um agente biótico para a disseminação de seus diásporos. Para tanto serão testadas as hipóteses analisadas por Gautier-Hion (1990), acima descritas, em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Serão também apresentados os padrões gerais de dispersão para a floresta estudada e feitas comparações com outras florestas neotropicais.

METODOLOGIA

Neste capítulo os frutos foram agrupados, primeiramente, em três grandes modos de dispersão, com base nos critérios morfológicos propostos por Pijl (1982): *anemocóricos* - diásporos adaptados à dispersão pelo vento; *zoocóricos* - diásporos adaptados à dispersão por animais e *autocóricos* - diásporos que não apresentam adaptação evidente para dispersão pelas categorias anteriores, agrupando espécies barocóricas (dispersão por gravidade) e com dispersão explosiva.

Esta é uma forma geral de classificação e sua identificação não substitui o estudo dos processos de dispersão (Howe & Smallwood 1982). Observações diretas dos dispersores, na RSG, vêm sendo realizadas por Galetti et al. (1990, inédito). Somadas aos critérios morfológicos, fornecem a base de conhecimento necessária para agrupar as espécies em categorias mais específicas, dentro da zoocoria (ornitocoria, quiropteroocoria, mamalocoria, etc.). Este agrupamento permitirá, posteriormente, uma análise mais fina dos padrões fenológicos de frutificação por grupo de animal dispersor.

As características morfológicas dos frutos foram descritas, na sua maioria, a partir de observação direta, no campo, à medida que as espécies frutificavam. Para as espécies que não frutificaram durante o período de estudo, a morfologia do fruto foi descrita com base em material de herbário e na experiência pessoal com estas espécies em outras florestas semidecíduas da região (Morellato & Leitão Filho 1991).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As características de cada espécie estudada quanto à sua fenologia, tipo de fruto e modo de dispersão, deciduidade (somente para árvores e arbustos) e ocorrência são apresentadas, na Tabela 21, para árvores e arbustos e na Tabela 22 para as lianas.

Tabela 21. Lista das espécies arbóreas e arbustivas estudadas na Reserva de Santa Genebra, Campinas (SP), e características relacionadas à dispersão de sementes. Símbolos empregados - jan-dez = janeiro a dezembro; estratégias de frutificação: continua = contínua ou aperiódica; episódica = episódica; supra-anual; explosiva = rítmica anual explosiva; sazonal = rítmica anual sazonal ou cornucópia; longa = rítmica anual longa. Tipo de fruto: s.d. = seco deiscente, s.i. = seco indeiscente, c.d. = carnoso deiscente, c.i. = carnoso indeiscente. Unidade dispersa: f = fruto, se = semente, c = carnoso, s = seco. Cores: am = amarela-laranja, be = bege br = branco, ci = cinza; ma = marrom, pr = preto, ro = rosa, rx = roxo, ve = verde, vr = vermelho; Síndrome de dispersão: anemo = anemocoria, auto = autocoria, zoo = zoocoria. Decid. = Deciduidade: DE = decidua, SD = semidecidua, ND = não decidua. Ocorrência: raro; freq. = frequente; abun. = abundante. -- = característica desconhecida ou não estudada.

Arvores do estrato superior

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD) f/se c/s	cor da UD	Síndrome de dispersão	Decid.	Ocorrência
ANACARDIACEAE								
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	out-nov	explosiva	s.i.	f	s	ma	anemo	DE
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	--	--	c.i.	f	c	pr	zoo	ND
ANNONACEAE								
<i>Annona cacans</i> Warm.	fev-mar	sazonal	c.i.	f	c	am	zoo	DE
<i>Guatteria nigrescens</i> Mart.	--	--	c.i.	f	c	pr	zoo	ND
APOCYNACEAE								
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Muell.Arg.	mai-out	longa	s.d.	se	s	be	anemo	DE
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell. Arg.	jul-out	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo	ND
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Muell. Arg.	jul-out	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo	SD
ARALIACEAE								
<i>Dendropanax cuneatum</i> Decne & Planch.	ago-out	sazonal	c.i.	f	c	pr	zoo	DE
BIGNONIACEAE								
<i>Tabebuia umbellata</i> (Sond.) Sandw.	set-out	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo	DE
<i>Zeyera tuberculosa</i> (Vell.) Bur.	mai-out	longa	s.d.	se	s	be	anemo	DE
BOMBACACEAE								
<i>Chorisia speciosa</i> St. Hil.	jun-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo	DE
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Mart. et Zucc) A.Robins	set-out	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo	DE
BORAGINACEAE								
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	jan-abr	sazonal	c.i.	f	c	ve	zoo	ND
<i>Cordia trichotoma</i> Vell. ex Steud.	nov-dez	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo	--
BURSERACEAE								
<i>Protium heptaphyllum</i> March.	nov-jan	sazonal	s.d.	se	c	br	zoo	ND
CAESALPINACEAE								
<i>Cassia ferruginea</i> Scharad. ex DC.	mai-ago	sazonal	s.i.	f	s	ma	auto	DE
<i>Copaifera langsdorfii</i> Desf.	ago-out	sazonal	s.d.	se	c	pr/am	zoo	DE
<i>Hymenaea courbaril</i> Plum. ex Endl.	mai-jul	sazonal	s.i.	f	s	ma	zoo	DE
<i>Schizolobium parahybum</i> Blake	jun-ago	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo	DE

Tabela 21. Continuação. Árvores do estrato superior

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD) f/se c/s	cor da UD	Síndrome de dispersão	Decid.	Ocorrência
CARICACEAE								
<u>Jacaratia spinosa</u> (Aublet) A.DC.	fev-mar	supra-anual	c.i.	f	c	am	zoo	DE abund.
COMPOSITAE								
<u>Bochnatia polymorpha</u> (Less.) Cabr.	out-abr	longa	s.i.	f	s	be	anemo	SD freq.
<u>Piptocarpha axillaris</u> Baker var. <u>axillaris</u>	set-out	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo	SD raro
<u>Vernonia diffusa</u> Less.	ago-out	sazonal	s.i.	f	s	br	anemo	DE freq.
CUNONIACEAE								
<u>Lamanonia ternata</u> Vell.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo	DE raro
EUPHORBIACEAE								
<u>Croton floribundus</u> Spreng.	nov-mar	longa	s.d.	se	s	ma	auto	SD abund.
<u>Croton salutaris</u> Casar.	dez-fev	sazonal	s.d.	se	s	ma	auto	SD abund.
<u>Pachystroma ilicifolium</u> Muell.Arg.	jun-nov	longa	s.d.	se	s	ma	auto	ND abund.
<u>Pera glabrata</u> Poepp. ex Baill.	set-out	sazonal	s.d.	se	c	vr	zoo	ND raro
<u>Tetrorchidium macrophyllum</u> Muell-Arg.	--	--	--	--	--	--	--	ND raro
FABACEAE								
<u>Centrolobium tomentosum</u> Guill. ex Benth.	jun-out	longa	s.i.	f	s	ma	anemo	DE abund.
<u>Erythrina falcata</u> Benth.	--	supra-anual	s.d.	se	s	pr/vr	zoo*	DE freq.
<u>Lonchocarpus quilleminianus</u> (Tul.) Malme	mai-set	supra-anual	s.i.	f	s	ma	anemo	DE abund.
<u>Luetzelburgia quaigara</u> Tol.	--	supra-anual	s.i.	f	s	ma	anemo	DE freq.
<u>Machaerium nictitans</u> Benth.	ago-nov	supra-anual	s.i.	f	s	ma	anemo	SD freq.
<u>Machaerium villosum</u> Vog.	--	supra-anual	s.i.	f	s	ma	anemo	DE abund.
<u>Myroxylon peruiferum</u> L.	set-out	supra-anual	s.i.	f	s	ma	anemo	DE freq.
<u>Platypodium elegans</u> Vog.	ago-out	sazonal	s.i.	f	s	ma	anemo	DE abund.
FLACOURTIACEAE								
<u>Casearia decandra</u> Jacq.	--	--	s.d.	se	c	am	zoo	DE raro
<u>Casearia gossypiosperma</u> Briquet	fev-abr	sazonal?	s.d.	se	s	oc	anemo	DE abund.
LAURACEAE								
<u>Cryptocaria moschata</u> Nees et Mart. ex Nees	dez-mar	sazonal	c.i.	f	c	zoo	ND	freq.
<u>Nectandra lanceolata</u> Nees et Mart. & Nees	out-nov	sazonal	c.i.	f	c	zoo	ND	freq.
<u>Nectandra mollis</u> Ness.	set-out	sazonal	c.i.	f	c	zoo	ND	raro
<u>Nectandra puberula</u> Ness.	--	--	c.i.	f	c	zoo	ND	raro
<u>Ocotea corimbosa</u> (Meissn.) Miq.	--	--	c.i.	f	c	zoo	ND	raro
<u>Ocotea diospyrifolia</u> (Meissn.) Miq.	--	--	c.i.	f	c	zoo	ND	raro
<u>Ocotea</u> sp	nov-dez	sazonal	c.i.	f	c	zoo	ND	raro
Lauraceae sp	fev-mar	sazonal	c.i.	f	c	zoo	ND	raro
LECYTHIDACEAE								
<u>Cariniana estrellensis</u> (Raddi) O.Kuntze	jul-out	supra-anual	s.d.	se	s	ma	anemo	DE raro
<u>Cariniana legalis</u> (Mart.) O.Kuntze	mai-set	supra-anual	s.d.	se	s	ma	anemo	DE abund.

Tabela 21. Continuação. Árvores do estrato superior.

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD)	cor da UD	Síndrome de dispersão	Decid.	Ocorrência
			f/se	c/s				
MAGNOLIACEAE								
<u>Talauma ovata</u> St.Hil.	ago-nov	sazonal	s.d.	se	c	vr	zoo	SD freq.
MELASTOMATACEAE								
<u>Miconia</u> sp 113	ago-set	sazonal	c.i.	f	c	pr	zoo	ND raro
MELIACEAE								
<u>Cabralea canjerana</u> (Vell.)Mart.	nov-jan	sazonal	c.d.	se	c	pr/ci	zoo	DE abund.
<u>Cedrela fissilis</u> Vell.	jun-set	sazonal	s.d.	se	s	ma	anemo	DE raro
<u>Trichilia claussemi</u> DC.	jan-mar	sazonal	s.d.	se	c	vr	zoo	ND abund.
<u>Trichilia hirta</u> L.	mar-jun	sazonal	s.d.	se	c	vr	zoo	SD raro
MIMOSACEAE								
<u>Acacia polystachya</u> DC.	jun-out	longa	s.i.	f	s	ma	anemo	DE abund.
<u>Inga luschnathiana</u> Benth.	dez-fev	longa	c.i.	f	c	ma	zoo	SD abund.
<u>Inga marginata</u> Wild.	--	--	c.i.	f	c	ma	zoo	ND raro
<u>Inga aff. platyptera</u> Benth.	--	--	c.i.	f	c	ma	zoo	ND raro
<u>Inga striata</u> Berg.	jun-jul	sazonal	c.i.	f	c	ma	zoo	ND abund.
<u>Inga uruguensis</u> Hooker et Arnott	set-jan	longa	c.i.	f	c	am	zoo	ND abund.
<u>Piptadenia gonoacantha</u> (Mart.)Macbr.	jun-out	longa	s.d.	f	s	ma	anemo	DE abund.
MORACEAE								
<u>Clorophora tinctoria</u> Gaudich.	jan-abr	sazonal	c.i.	f	c	pr	zoo	DE raro
<u>Ficus enormis</u> Mart. ex Miq.	mar-out	continua	c.i.	f	c	pr	zoo	DE freq.
<u>Ficus glabra</u> Griff.	abr-set	longa	c.i.	f	c	pr	zoo	DE freq.
<u>Ficus luschnatiana</u> Miq.	set-jan	longa	c.i.	f	c	pr	zoo	SD raro
PALMAE								
<u>Euterpe edulis</u> Mart.		continua	c.i.	f	c	pr	zoo	-- abund.
<u>Syagrus romanzoffiana</u> (Cham.)Glassman	jan-dez	longa	c.i.	f	c	am	zoo	-- abund.
PHYTOLACACEAE								
<u>Galesia integrifolia</u>	--	supra-anual	s.i.	se	s	--	anemo	SD freq.
RHAMNACEAE								
<u>Colubrina glandulosa</u> Perkins	ago-dez	longa	s.d.	se	s	pr	auto	DE freq.
<u>Rhamnidium elaeocarpum</u> Reiss.	fev-mar	sazonal	s.i.	f	s	ma	auto	DE freq.
RUBIACEAE								
<u>Coutarea hexandra</u> (Jacq.)Schum.	jun-jul	--	s.d.	se	s	be?	anemo	ND? freq.
RUTACEAE								
<u>Balfourodendron riedelianum</u> Engl.	mai-set	longa	s.i.	f	s	be	anemo	DE abund.
<u>Esenbeckia leiocarpa</u> Engl.	ago-out	sazonal	s.d.	se	s	ma	auto	DE abund.
<u>Metrodorea nigra</u> St.Hil.	--	--	s.d.	se	s	ma	auto	ND abund.
<u>Metrodorea stipularis</u> Mart.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	ma	auto	ND abund.

Tabela 21. Continuação. Árvores do estrato superior / Arvoretas e arbustos sobdossel.

FAMÍLIA/Espécie		Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD)	cor da UD	Síndrome de dispersão	Decid.	Ocorrência
			f/se	c/s					
<u>Zanthoxylum chiloperone</u> Mart. ex Engl.	dez	explosiva?	s.d.	se	c	vr	zoo	DE	abund.
<u>Zanthoxylum hemicale</u> St Hil.	fev	explosiva?	s.d.	se	c	vr	zoo	SD	freq.
<u>Zanthoxylum minutiflorum</u> Tul.	--	--	s.d.	se	c	vr	zoo	DE	freq.
<u>Zanthoxylum rhoifolium</u> Lam.	--	--	s.d.	se	c	vr	zoo	DE	freq.
<u>Zanthoxylum riedelianum</u> Engl.	fev	explosiva?	s.d.	se	c	vr	zoo	DE	freq.
SAPINDACEAE									
<u>Dipterocarpus sorbifolia</u> Radlk.	nov-dez	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo	DE	abund.
SAPOTACEAE									
<u>Chrysophyllum gonocarpum</u> (Mart. & Eichl.) Engl.	ago-out	sazonal	c.i.	f	c	am	zoo	ND	abund.
SOLANACEAE									
<u>Solanum cf. inaequale</u> Vell.	out-jul	continua	c.i.	f	c	ve	zoo	ND	raro
STERCULIACEAE									
<u>Guazuma ulmifolia</u> Lam.	jul-nov	longa	s.d.	se	s	pr	auto?	DE	raro
TILIACEAE									
<u>Heliocarpus americanus</u> L.	ago-out	sazonal	s.i.	f	s	ro-be	anemo	DE	raro
<u>Luehea divaricata</u> Mart.	jul-nov	longa	s.d.	se	s	be	anemo	DE	abund.
<u>Luehea speciosa</u> Willd.	ago-nov	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo	DE	freq.
VERBENACEAE									
<u>Citharexylum myrianthum</u> Cham.	jan-mar	sazonal	c.i.	f	c	am-vr	zoo	DE	abund.

Arvoretas e arbustos sobdossel

ANACARDIACEAE									
<u>Lithrea molleoides</u> Engl.	--	--	s.i.	f	s	ci	zoo	SD	raro
CELASTRACEAE									
<u>Maytenus aquifolium</u> Mart.	jan	explosiva	s.d.	se	c	br	zoo	ND	abund.
EUPHORBIACEAE									
<u>Sapium sp</u>	jan-fev	sazonal	s.d.	se	s	vr	zoo	ND	raro
<u>Sebastiana edwalliana</u> Pax & Hoffm.	dez	--	s.d.	se	s	ma	auto	--	abund.
LACISTEMATACEAE									
<u>Lacistema hasslerianum</u> Chodat	nov-jan	sazonal	c.d.	se	c	br	zoo	ND	freq.
MELASTOMATACEAE									
<u>Miconia aff. elegans</u> Cogn.	set, nov-dez	episódica	c.i.	f	c	pr	zoo	ND	freq.
<u>Miconia discolor</u> DC	abr-jun	sazonal	c.i.	f	c	am	zoo	ND	freq.

Tabela 21. Continuação. Arvoretas e arbustos sobdossel.

FAMILIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD) f/se c/s	cor da UD	Síndrome de dispersão	Decid.	Ocorrência	
MELIACEAE									
<u>Guarea macrophylla</u> Vahl.	jun-jan	longa	s.d.	se	c	vr	zoo	ND	raro
<u>Trichilia catigua</u> A.Juss.	out-dez	sazonal	s.d.	se	c	vr	zoo	ND	abund.
<u>Trichilia elegans</u> A.Juss.	jun-set	sazonal	s.d.	se	c	pr/vr	zoo	ND	abund.
<u>Trichilia pallida</u> Swartz.	jul-out	sazonal	s.d.	se	c	pr/vr	zoo	ND	abund.
MONIMIACEAE									
<u>Siparuna</u> sp	fev-mar	sazonal	c.d.	se	c	pr/ci	zoo	ND	freq.
MYRCINACEAE									
<u>Stylogyne ambiqa</u> (Mart.)Mez	jul-set	sazonal	c.i.	f	c	pr	zoo	ND	abund.
MYRTACEAE									
<u>Campomanesia mascalantha</u> (Berg.)Kiaerskow	--	--	c.i.	f	c	ve-am	zoo	ND	freq.
<u>Eugenia moraviana</u> Berg.	jan	explosiva	c.i.	f	c	pr	zoo	ND	freq.
NYCTAGINACEAE									
<u>Buapira opposita</u> (Vell.)Reitz	nov-jan	sazonal	c.i.	f	c	ro-pr	zoo	ND	abund.
POLYGALACEAE									
<u>Polygala klotzschii</u> Chod.	nov-jan	sazonal	s.d.	se	s	ma	auto	--	abund.
RUBIACEAE									
<u>Ixora venulosa</u> Benth.	mar-?	sazonal	c.i.	f	c	pr	zoo	ND	abund.
Rubiaceae sp	abr-set	longa	c.i.	f	c	am-vr	zoo	ND	abund.
RUTACEAE									
<u>Esenbeckia febrifuga</u> (St.Hil.)Juss.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	ma	auto	SD	abund.
<u>Galipea multiflora</u> Schult.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	ma	auto	SD	abund.
SAPOTACEAE									
<u>C. marginatum</u> (Hook. et Arn.)Raldk.	fev-abr	sazonal	c.i.	f	c	ma	zoo	ND	raro
SIMARUBACEAE									
<u>Picramnia regnellii</u> Engl.	set-jan	longa	c.i.	f	c	aa	zoo	ND	freq.

Tabela 21. Conclusão. Árvores e arbustos da Beira de mata.

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD)	cor da UD	Síndrome de dispersão	Ocorrência
			f/se c/s				
ACANTHACEAE							
<i>Ruellia graecizans</i> Baker	jan-dez	continua	s.d.	se	s	ma	auto?
CAESALPINACEAE							
<i>Bauhinia forficata</i> Link.	mai-set	longa	s.i.	f	s	ma	auto
<i>Bauhinia rufa</i> Steud.	jun-ago	sazonal	s.i.	f	s	ma	auto
CECROPIACEAE							
<i>Cecropia glaziouii</i> Sneth.	jan-dez	continua	c.i.	f	c	ba	zoo
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	jan-dez	continua	c.i.	f	c	pr	zoo
<i>Cecropia pachystachia</i> Tréc.	jan-dez	continua	c.i.	f	c	pr	zoo
FLACOURTIACEAE							
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	set-nov	sazonal	s.d.	se	c	vr	zoo
MALVACEAE							
<i>Abutilon peltatum</i> K.Schum.	--	--	s.d.	se	s	ma	auto
SOLANACEAE							
<i>Cyphomandra sciadostylis</i> Sendt.	jan-mai	longa	c.i.	f	c	ve	zoo
<i>Solanum granulos-leprosum</i> Dun.	jan-dez	continua	c.i.	f	c	ve	zoo
<i>Solanum swartzianum</i> Roem. et Schult.	jan-dez	continua	c.i.	f	c	ve	zoo
STERCULIACEAE							
<i>Helicteres ovata</i> Lam.	--	--	s.d.	se	s	ma	auto
ULMACEAE							
<i>Trema micrantha</i> Blume	jan-dez	continua	s.d.	se	c	vr	zoo
<i>Celtis iquane</i> (Jacq.) Sargent.	fev-jun	longa	c.i.	f	c	am	zoo
URTICACEAE							
<i>Urera baccifera</i> Gaudch.	abr-jun	sazonal	s.d.	se	c	br	zoo
VERBENACEAE							
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	mar-mai	sazonal	c.i.	f	c	as	zoo
<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz et Pav.) Juss.	set-out	episódica	?	?	s	be	anemo
VIOLACEAE							
<i>Hybanthus atropurpureus</i> (St.Hil.)	set-dez, mar	episódica	s.d.	se	s	ma	auto
							DE
							abund.

* Frutos zoocóricos miméticos (sensu Van der Pijl 1982); semente bicolor atrativa porém sem parte carnosa.

Tabela 22. Lista das espécies de lianas estudadas na Reserva de Santa Genebra, Campinas (SP), e características relacionadas à dispersão de sementes. Símbolos empregados - jan-dez = janeiro a dezembro; estratégias de frutificação: continua = contínua ou aperiódica; episódica = episódica; supra-anual; explosiva = rítmica anual explosiva; sazonal = rítmica anual sazonal ou cornucópia; longa = rítmica anual longa. Tipo de fruto: s.d. = seco descente, s.i. = seco indecente, c.d. = carnoso descente, c.i. = carnoso indecente. Unidade dispersa: f = fruto, se = semente, c = carnoso, s = seco. Cores: am = amarela-laranja, be = bege branco, ci = cinza; ma = marron, pr = preto, ro = rosa, rx = roxo, ve = verde, vr = vermelho; Síndrome de dispersão: anemo = anemocoria, auto = autocoria, zoo = zoocoria. Decid. = Deciduidade: DE = decidua, SD = semidecidua, ND = não decidua. Ocorrência: raro; freq. = frequente; abun. = abundante. -- = característica desconhecida ou não estudada.

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD) f/se c/s	cor da UD	Síndrome de dispersão	Ocorrência
ACANTHACEAE							
<u>Mendoncia puberula</u> Mart.	jan-jun	longa	c.i.	f	c	pr	zoo
<u>Mendoncia velloziana</u> Mart.	nov-mai	longa	c.i.	f	c	pr	zoo
AMARANTHACEAE							
<u>Chamissoa altissima</u> (Jacq.) H.B.K.	mar-ago	longa	s.d.	se	c	br	zoo
<u>Pffafia paniculata</u> (Mart.) O.Kuntze	ago-out	sazonal	s.d.	se	s	br	anemo
APOCYNACEAE							
<u>Condylarcarpon rauwolfiae</u> (DC.) Muell-Arg.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Forsteronia leptocarpa</u> (Hook. et Arn.) DC.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Forsteronia rufa</u> Muell-Arg.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Prestonia coalita</u> (Vell.) Woodson	jun-jul	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Prestonia riedelii</u> (Muell-Arg.) Mg.	jun	--	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Prestonia tomentosa</u> R.Br.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo
ARISTOLOCHIACEAE							
<u>Aristolochia arcuata</u> Mart.	--	--	s.d.	se	s	ma	anemo
<u>Aristolochia galeata</u> Mart. & Zucc.	jun	--	s.d.	se	s	ma	anemo
<u>Aristolochia melastoma</u> Manso ex Duchtr.	--	--	s.d.	se	s	ma	anemo
ASCLEPIADACEAE							
<u>Ditassa anomala</u> Mart.	--	--	--	--	--	--	raro
<u>Gonolobus rostratus</u> (Vahl) Roem. et Schult.	--	--	--	--	--	--	raro
<u>Oxypetalum molle</u> Hook et Arn.	--	--	--	--	--	--	raro
<u>Oxypetalum appendiculatum</u> Mart.	--	--	--	--	--	--	freq.
<u>Tessadia propinqua</u> Deckne	--	--	--	--	--	--	raro
<u>Orthosia</u> sp	--	--	--	--	--	--	raro
BASELACEAE							
<u>Anredera cordifolia</u> (Tenore) Steer.	mar-abr	--	c.i.	f	c	?	zoo
BIGNONIACEAE							
<u>Adenocalymma bracteatum</u> (Cham.) DC.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Adenocalymma marginatum</u> (Cham.) DC.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Amphilophium vauthieri</u> P.DC.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Anemopaegma chamberlainii</u> (Sims) Bur. & K.Schum.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo
<u>Arrabidaea triplinervia</u> Baill.	jul-ago	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo

Tabela 22. Continuação

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD)	cor da UD	Síndrome de dispersão	Ocorrência
			f/se	c/s			
<u>Arrabidaea samyoides</u> (Cham.) Sandw.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo freq.
<u>Arrabidaea selloi</u> (Spreng.) Sandw.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo abund.
<u>Clytostoma campanulatum</u> (Cham.) Bur.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo freq.
<u>Cuspidaria floribunda</u> (DC.) A.Gentry	--	--	s.d.	se	s	be	raro
<u>Cuspidaria pterocarpa</u> (Cham.) DC.	--	--	s.d.	se	s	be	raro
<u>Fridericia speciosa</u> Mart.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo freq.
<u>Lundia nitidula</u> DC.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo raro
<u>Lundia obliqua</u> Sonder	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo abund.
<u>Mactadyena unquis-cati</u> (L.) Gentry	jun-ago	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo abund.
<u>Mansoa difficilis</u> (Cham.) Bur. & K.Schum.	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo abund.
<u>Paragonia pyramidata</u> (L.C. Rich.) Bur.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo raro
<u>Pithecoctenium crucigerum</u> (L.) A.Gentry	jul-set	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo abund.
<u>Pleiotoma tetraquetrum</u> (Cham.) Bur.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo raro
<u>Pyrostegia venusta</u> (Ker-Gaw) Miers	set-out	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo abund.
<u>Stizophyllum perforatum</u> (Cham.) Miers	jan	--	s.d.	se	s	be	anemo abund.
<u>Tynnanthus cognatus</u> (Cham.) Miers	--	--	s.d.	se	s	be	anemo freq.
<u>Tynnanthus fasciculatus</u> (Vell.) Miers	--	--	s.d.	se	s	be	anemo freq.
BORAGINACEAE							
<u>Tournefortia bicolor</u> Sw.	dez-jan	sazonal	c.i.	f	c	am	zoo abund.
<u>Tournefortia villosa</u> Salzm. ex DC.	jan-fev	sazonal	c.i.	f	c	am	zoo freq.
CACTACEAE							
<u>Pereskia aculeata</u> Miller	mai-out	longa	c.i.	f	c	am	zoo freq.
COMPOSITAE							
<u>Bidens brasiliensis</u>	--	--	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Calea pinnatifida</u> Less.	--	--	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Dasyphyllum brasiliense</u> (Spreng.) Cabr.	jul-ago	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Dasyphyllum spinescens</u> (Less.) Cabr.	ago-set	sazonal	s.i.	f	s	be	raro
<u>Eupatorium vitalbae</u> (Gardn.) DC.	set	explosiva?	s.i.	f	s	be	anemo raro
<u>Mikania cynanchifolia</u> Hook. et Arn. ex Robinson	set	explosiva	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Mikania glomerata</u> Spreng.	set	explosiva	s.i.	f	s	be	anemo abund.
<u>Mikania hirsutissima</u> DC.	ago-set	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Mikania micrantha</u> H.B.K.	jun	explosiva	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Mikania triangularis</u> Baker	set	explosiva	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Mutisia coccinea</u> St. Hil.	jul-nov	longa	s.i.	f	s	be	anemo raro
<u>Trixis antimenorrhoea</u> (Schrank.) Mart.	set	explosiva	s.i.	f	s	be	anemo freq.
CONVOLVULACEAE							
<u>Ipomoea acuminata</u> Roem. et Schult.	mar-mai	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Ipomoea cairica</u> (L.) Sweet.	--	--	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Ipomoea quamoclit</u> L.	mar-abr	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo freq.
<u>Ipomoea hederifolia</u> L.	--	--	--	--	--	--	raro
<u>Merremia macrocalyx</u> (Ruiz et Pav.) O'Donell	out	--	s.i.	f	s	be	anemo abund.

Tabela 22. Continuação

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD)	cor da UD	Síndrome de dispersão	Ocorrência
		f/se c/s					
CUCURBITACEAE							
<i>Melothria fluminensis</i> Gardn.	mar; ago-out	episódica	c.i.	f	c	ve	zoo
<i>Wilbrandia hibiscoides</i> Manso	mar-jul	longa	c.i.	f	c	ve	zoo
<i>Momordica charantia</i> L.	fev-abr	sazonal	c.d.	f,se	c	am,vr	zoo
DILLENIACEAE							
<i>Davilla rugosa</i> Poir	mai, out	--	s.d.	se	c	br	zoo
DIOSCOREACEAE							
<i>Dioscorea macrocapsa</i> Ulne ex R. Kunth,	--	--	c.i.	f	c	pr	zoo
<i>Dioscorea pseudomacrocapsa</i>							
Barroso, Guimaraes et Sucre	--	--	c.i.	f	c	pr	zoo
EUPHORBIACEAE							
<i>Dalechampia olfersiana</i> Muell.-Arg.	--	--	s.d.	se	s	ma	auto
<i>Dalechampia pentaphylla</i> Lam.	mar-nov	continua	s.d.	se	s	ma	auto
<i>Dalechampia stipulacea</i> Muell.-Arg.	--	--	s.d.	se	s	ma	auto
<i>Dalechampia triphylla</i> Lam.	ago	--	s.d.	se	s	ma	auto
<i>Traagia sellowiana</i> Muell.-Arg.	mar; nov	--	s.d.	se	s	ma	auto
FABACEAE							
<i>Canavalia parviflora</i> Benth.	jul-ago	sazonal	s.d.	se	s	ma	auto
<i>Canavalia picta</i> Mart. ex Benth.	--	--	s.d.	se	s	ma	auto
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	--	--	s.i.	f	s	ma	anemo
<i>Dioclea rufescens</i> Benth.	--	--	s.d.	se	s	ma	raro
<i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth.	--	--	s.d.	se	s	ma	auto
<i>Rhynchosia phaseoloides</i> (Sw.) DC.	abr	--	s.d.	se	s	pr/vr	zoo*
<i>Vigna candida</i>							
(Vell.) Manchial, Mascherpa et Stainier	--	--	s.d.	se	s	be	auto
HIPPOCRATEACEAE							
<i>Hippocratea volubilis</i> L.	--	--	s.d.	se	s	be	anemo
<i>Peritassa calyptoides</i> (Camb.) A.C.Smith	--	--	c.i.	f	c	ap	zoo
<i>Pristimera andina</i> Miers	--	--	s.d.	se	s	?	anemo
MALPIGHIAEAE							
<i>Banisteriopsis adenopoda</i> (Juss.) Gates	jun	--	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Banisteriopsis anisandra</i> (Juss.) Gates	--	--	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Banisteriopsis argyrophylla</i> (Juss.) Gates	jun-jul	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Banisteriopsis lutea</i> (Griseb.) Gates	--	--	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatr.	mai-jun	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Banisteriopsis pubipetala</i> (Juss.) Cuatr.	--	--	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Dicella bracteosa</i> (Juss.) Griseb.	dez-jun	longa	s.i.	f	s	ve	zoo
<i>Heteropteris aceroides</i> Griseb.	jan-abr	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Heteropteris acutifolia</i> Juss.	out	--	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Heteropteris bicolor</i> Juss.	fev-mar	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo
<i>Heteropteris pauciflora</i> Juss.	jul	--	s.i.	se	s	be	anemo

Tabela 22. Continuação

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD)	cor da UD	Síndrome de dispersão	Ocorrência	
			f/se	c/s				
<i>Mascagnia anisopetala</i> (Juss.) Griseb.	mai-ago	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo	freq.
<i>Mascagnia cordifolia</i> (Juss.) Griseb.	out-nov	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo	freq.
<i>Mascagnia sepium</i> (Juss.) Griseb.	out-nov	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo	raro
<i>Stigmaphyllon lalandianum</i> Juss.	--	--	s.i.	se	s	be	anemo	abund.
<i>Tetrapteris guilleminiana</i> Juss.	jan-jun	longa	s.i.	se	s	be	anemo	abund.
<i>Tetrapteris xylosteifolia</i> Juss.	--	--	s.i.	se	s	be	anemo	raro
MENISPERMACEAE								
<i>Cissampelos</i> sp	jan-fev	sazonal	c.i.	f	c	vr	zoo	freq.
NYCTAGINACEAE								
<i>Pisonia aculeata</i> L.	--	--	--	--	--	--	--	raro
PASSIFLORACEAE								
<i>Passiflora miersii</i> Mart.	fev	--	c.i.	f	c	ve	zoo	raro
<i>Passiflora suberosa</i> L.	fev	--	c.i.	f	c	ve	zoo	raro
<i>Passiflora vespertilio</i> L.	--	--	c.i.	f	c	ve	zoo	raro
<i>Passiflora violacea</i> Vell.	--	--	c.i.	f	c	ve	zoo	raro
POLYGALACEAE								
<i>Diclidanthera laurifolia</i> Mart.	dez-jan	sazonal	c.i.	f	c	pr	zoo	raro
RANUNCULACEAE								
<i>Clematis dioica</i> L.	jun-ago	sazonal	s.i.	f	s	br	anemo	freq.
RHAMNACEAE								
<i>Boumania latifolia</i> Reissk.	--	--	s.i.	f	s	ba	anemo	raro
<i>Boumania virgata</i> Reissk.	mai-out	longa	s.i.	f	s	ba	anemo	abund.
RUBIACEAE								
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitch.	mai	--	--	--	--	--	--	raro
<i>Manettia cordifolia</i> Mart.	--	--	s.d.	se	s	ba	auto	raro
SAPINDACEAE								
<i>Cardiosperma grandiflorum</i> Sw.	mai-jun	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo	raro
<i>Paullinia rhomboidea</i> Radlk.	fev-mar	sazonal	s.d.	se	c	br	zoo	raro
<i>Paullinia pinnata</i> L.	jan-mar	sazonal	s.d.	se	c	br	zoo	raro
<i>Serjania caracasana</i> (Jacq.) Willd.	jul-out	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo	abund.
<i>Serjania communis</i> Benth.	jun-ago	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo	abund.
<i>Serjania grandiflora</i> Camb.	ago-set	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo	freq.
<i>Serjania hebecarpa</i> Benth.	--	--	s.i.	se	s	be	anemo	freq.
<i>Serjania multiflora</i> Camb.	set	--	s.i.	se	s	be	anemo	abund.
<i>Serjania reticulata</i> Camb.	jul-ago	sazonal	s.i.	se	s	be	anemo	raro
<i>Thinouia mucronata</i> Radlk.	--	--	s.i.	se	s	be	anemo	raro
<i>Urvillea laevis</i> Radlk.	jun-ago	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo	abund.
<i>Urvillea ulmacea</i> Kunth	ago-set	sazonal	s.i.	f	s	be	anemo	freq.

Tabela 22. Conclusão

FAMÍLIA/Espécie	Frutificação	Estratégia de frutificação	Tipo de fruto	Unidade dispersa(UD)	cor da UD	Síndrome de dispersão	Ocorrência
			f/se	c/s			
SMILACACEAE							
<i>Smilax brasiliensis</i> Spreng.	--	--	c.i.	f	c	pr	zoo abund.
<i>Smilax campestris</i> Griseb.	out	--	c.i.	f	c	pr	zoo raro
<i>Smilax elastica</i> Griseb.	--	--	c.i.	f	c	pr	zoo raro
<i>Smilax syringoides</i> Griseb.	out-nov	sazonal	c.i.	f	c	pr	zoo raro
SOLANACEAE							
<i>Solanum concinnum</i> Schott & Sendth	--	--	c.i.	f	c	--	zoo abund.
<i>Solanum pabstii</i> Smith & Downs.	--	--	c.i.	f	c	--	zoo raro
<i>Solanum wendlandii</i> Hook.	jun	--	c.i.	f	c	--	zoo raro
STERCULIACEAE							
<i>Bytneria catalpaefolia</i> Jacq.	jun-jul	sazonal	s.d.	se	s	pr	auto freq.
TRIGONIACEAE							
<i>Trigonia nivea</i> Camb.	abr-jul	sazonal	s.d.	se	s	be	anemo abund.
VERBENACEAE							
<i>Petrea volubilis</i> Jacq.	dez	--	s.i.	f	s	rx	anemo raro
VITACEAE							
<i>Cissus sicyoides</i> L.	--	--	c.i.	f	c	pr	zoo abund.

* Frutos zoocóricos miméticos (sensu Van der Pijl 1982); semente bicolor atrativa porém sem parte carnosa.

A vegetação estudada e seus modos de dispersão

Foi encontrada maior proporção de zoocoria (57%) do que anemocoria (27%) e autocoria (15%), entre árvores e arbustos da RSG. Analisando-se por estrato e ambiente ocupado, a dispersão por animais predomina entre arvoretas e arbustos sobdossel (83%) e na beira de mata (61%), sendo menor no estrato superior (49%), onde ocorre uma grande proporção de espécies anemocóricas (39%) (Tabela 23). Em contraste, lianas apresentam uma proporção pequena de espécies zoocóricas (24%) e dominância de dispersão pelo vento (65%). A autocoria ocorre em maior proporção entre as espécies de beira de mata (33%), diminuindo proporcionalmente, em ocorrência, nas espécies sobdossel (17%), no estrato superior (11%) e entre as lianas (8%) (Tabela 23).

Maior porcentagem de espécies zoocóricas entre árvores e arbustos de florestas neotropicais tem sido encontrada por diferentes autores (Tabela 24) e esta proporção parece aumentar, principalmente no estrato superior, à medida que as florestas se tornam mais úmidas e menos sujeitas a uma forte estacionalidade climática (Howe & Smallwood 1982, Gentry 1983, Willson et al. 1989 e v. Tabela 24). Plantas dispersas pelo vento seriam mais comuns em florestas secas, sob menor precipitação anual e espécies dispersas por animais ganhariam importância em florestas úmidas ou pluviais, sob clima mais úmido (v. Howe & Smallwood 1982, Gentry 1983). Esta correlação é verdadeira principalmente para árvores dos estratos superiores e parece se confirmar quando se analisa a Tabela 24. Florestas semideciduas do sudeste brasileiro, como é o caso da RSG, apresentam um padrão intermediário quanto a porcentagem de espécies

anemocóricas em seus estratos superiores (Tabela 24). É provável que a distribuição das chuvas, mais do que a sua quantidade anual, deva influenciar este padrão, com a presença de uma estação mais seca favorecendo o aparecimento de espécies dispersas pelo vento.

Opler et al. (1980b) relacionaram tipo de fruto com estágio sucessional e posição na estratificação em espécies de floresta tropical, na Costa Rica. Os autores encontraram uma grande proporção de espécies autocóricas ('sclerochores') e anemocóricas com plumas ou apêndices semelhantes ('pogonochores') nas espécies pioneiras ou nos primeiros estágios sucessionais; frutos carnosos ou arilados (zoocóricos) seriam dominantes na maioria das espécies de floresta tropical madura. Haveria uma tendência ao aumento da importância de espécies dispersas por animais com a idade da sere ou estágio sucessional e de uma associação de anemocoria e autocoria (barocoria) com a posição vertical das espécies na estratificação, necessária para a dispersão deste tipo de diásporos a uma distância adequada (Opler et al. 1980b).

As tendências propostas por Opler et al. (1980b) nem sempre se confirmaram para as espécies da RSG. A proporção de espécies zoocóricas (61%) na beira de mata (espécies pioneiras ou de sucessão inicial) foi maior do que a encontrada no estrato superior (49%), mas menor do que nas espécies sobdossel (83%), ambos estágios sucessionais mais maduros.

Há, no entanto, uma diferença no tipo de dispersão zoocórica nestes grupos de plantas, na RSG. No estrato superior predomina a dispersão por mamíferos (macacos - Cebus apella e Alouata fusca, morcegos e esquilos), nas espécies sobdossel a ornitocoria e na

beira de mata há uma grande proporção de espécies dispersas por morcegos, ao lado das espécies ornitocóricas, sendo raras as espécies dispersas por macacos e outros mamíferos (Galetti et al. 1990). Em florestas neotropicais, plantas pioneiras ou da sucessão inicial, quando zoocóricas, são predominantemente dispersas por morcegos (Foster et al. 1986) ou morcegos e aves (Hartshorn 1978, Charles-Dominique 1986). Segundo Gentry (1983) e Howe & Smallwood (1982), o modo de dispersão está relacionado ao hábito e, em florestas neotropicais, lianas e árvores emergentes são dispersas principalmente pelo vento, arbustos são predominantemente ornitocóricos e árvores são dispersas por mamíferos.

A autocoria está presente, em maiores proporções, nas espécies do estrato superior (33%) e de beira de mata (37%), na RSG, tendência observada por Opler et al. (1980b), para espécies autocóricas pioneiras e do estrato superior de florestas tropicais na Costa Rica. A vantagem da autocoria em espécies pioneiras não está bem clara (v. Opler et al. 1980b e Gentry 1983). Uma idéia seria que, como estas plantas não suportam muita competição interespecífica, um mecanismo de dispersão a curtas distâncias teria a vantagem adaptativa de formar colônias ao redor da planta mãe, permitindo ocupar rapidamente um determinado espaço.

Foi encontrada apenas uma espécie anemocórica na beira de mata, na RSG. Este fato talvez esteja relacionado à exclusão do estrato herbáceo neste estudo. A maior presença de anemocoria em árvores do estrato superior está associada às melhores condições de exposição dos diásporos à ação do vento e, portanto, dispersão. Morellato & Leitão Filho (1991) demonstraram que, no estrato

superior de duas florestas semideciduais do sudeste brasileiro, a anemocoria predominava entre as espécies dos estratos emergentes (63%), diminuindo sua proporção entre as espécies do dossel (22%), sendo ausente no sub-bosque. Na RSG, a anemocoria também está ausente nas espécies do sobdossel porém, em algumas florestas tropicais deciduais, espécies do sub-bosque apresentam anemocoria, dispersando seus diásporos quando as árvores dos estratos superiores estão sem folhas (Opler et al. 1980b, Tabela 24). Em diferentes tipos de floresta tropical a anemocoria tem sido observada em espécies dos estratos superiores e relacionada a melhor dispersão dos diásporos (tabela 24 e v. Capítulo 1, para referências).

A deciduidade é outra característica que, nas árvores da RSG, está associada à posição na estratificação e anemocoria (Tabelas 23 e 25). Dentre as espécies anemocóricas, 77% são deciduais, com apenas 35% de espécies zoocóricas deciduais e 26% de espécies autocóricas deciduais (Tabela 25). Acrescente-se a este fato que as espécies anemocóricas estão sem folhas quando seus diásporos estão maduros, facilitando a dispersão pelo vento. Espécies anemocóricas semideciduais perdem folhas nos ramos com frutos, que apresentam posição terminal. Frutificação simultânea à queda de folhas não foi observada nas espécies zoocóricas e autocóricas deciduais. Esta relação anemocoria + posição na estratificação + deciduidade foi observada em outras florestas semideciduais do sudeste brasileiro (Matthes 1980, Morellato & Leitão Filho 1991) e em florestas sazonais tropicais na Amazônia (Araújo 1979, Alencar et al. 1979) e América Central (Frankie et al. 1974a).

As lianas da RSG ocupam, predominantemente, a copa das árvores, posição que favorece a dispersão pelo vento, observada em 65% das espécies deste grupo. Em outras florestas neotropicais lianas, em geral, têm apresentado uma maior proporção de anemocoria em relação à zoocoria (Tabela 24 e v. Capítulo 2). Na RSG, as espécies de lianas com dispersão zoocórica geralmente ocorrem em ambiente protegido, sob o dossel, no interior da mata. Entretanto em floresta super-úmida, no Equador, Gentry (1983) encontrou maior proporção de espécies de lianas zoocóricas (63% vs. 33% de espécies anemocóricas). Gentry (1983) sugere que a maior predominância de dispersão pelo vento em lianas, quando comparada com árvores, está relacionada à estratégia de colonizadoras de clareiras para um estabelecimento bem sucedido. Para Howe & Smallwood (1982) ventos fortes promovem a dispersão pelo vento e condições mésicas (climas mais úmidos) a zoocoria. Na RSG e, em geral, nas florestas semideciduais do sudeste do Brasil, fatores como a baixa precipitação durante a estação seca, ventos mais fortes e queda de folhas estão associados à anemocoria, nas espécies que ocupam os estratos superiores.

E importante observar que, na RSG, somando-se árvores, arbustos e lianas, existe uma proporção semelhante de espécies zoocóricas (40%) e anemocóricas (42%), espécies autocóricas estando em proporção bem inferior (17%) (Tabela 23). Quanto a sua ocorrência, as espécies zoocóricas são raras (38%) ou frequentes (35%) e, em menor proporção, ocasionais (27%) (Tabelas 21, 22 e 26). Desta forma, podemos afirmar que as espécies zoocóricas não são frequentes na RSG e, em geral, nas florestas semideciduais do

sudeste brasileiro (Matthes 1980, Morellato & Leitão Filho 1991). Portanto, a distribuição dos períodos de frutificação das espécies zoocóricas ao longo do ano deve ser muito importante para a manutenção da oferta de recursos e, consequentemente, da fauna de frugívoros (especialmente vertebrados menos móveis), nestas florestas (v. discussão a seguir).

Embora presentes em menor proporção, espécies autocóricas têm ocorrência, na sua maioria, frequente (53%) ou ocasional (31%), sendo poucas as espécies raras (16%)(Tabela 26). Esta abundância de indivíduos aumenta a importância das espécies autocóricas como recurso alimentar alternativo para as espécies de frugívoros capazes de utilizá-lo (Galletti et al. 1990).

Quanto à ocorrência, espécies anemocóricas da RSG estão distribuídas de forma equivalente entre raras (31%), ocasionais (35%) e frequentes (34%)(Tabela 26).

Tabela 23. Número de espécies arbóreas, arbustivas e de lianas segundo seu modo de dispersão e grau de deciduidade, por ambiente ocupado, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Modo de Dispersão	Ambiente ocupado				Total
	Estrato superior	sobdossel	Beira de mata	Lianas	
Zoocoria	44(49%*)	19(83%)	11(61%)	32(24%)	106(40%)
Anemocoria	34(39%)	0	1(6%)	88(65%)	123(46%)
Autocoria	10(11%)	4(17%)	6(33%)	12(9%)	32(12%)
Desconhecidas	1(1%)	0	0	3(2%)	4(2%)
Total	89	23	18	135	265
Deciduidade**					
Decídua	47(53%*)	0	6(33%)	--	53(41%)
Semidecídua	12(13%)	3(13%)	0	--	15(12%)
Não decídua	27(30%)	18(78%)	11(61%)	--	56(43%)
Desconhecidas	3(3%)	2(9%)	1(6%)	--	5(4%)
Total	89	23	18	0	135

* Porcentagem de espécies por modo de dispersão e grau de deciduidade, em cada ambiente ocupado.

** Excluídas as duas espécies de Palmae

-- Característica não observada

Tabela 24. Porcentagem de espécies arbóreas, arbustivas e lianas, por modo de dispersão, em diferentes florestas neotropicais. E = estrato superior (dossel e emergente); S = sobdossel.

Tipo de vegetação Localidade, País	Precipitação anual (mm)	Hábito	Porcentagem de espécies				Número total de espécies	Referência
			zoocóricas ^a	anemocóricas	autocóricas	outras ^b		
Florestas asazonais								
1) Alto Yunda, Colômbia	5539	Árvores, E	89	3	-	8	133	Bilby 1980
Florestas super-úmidas								
2) La Selva, Costa Rica	4000	Árvores, E	85	13	-	3	79	Frankie et al 1974a
		Árvores, S	98	2	-	-	82	
		Arvoretas e arbustos, S	91	-	-	8 ^c	154	Opler et al 1980a
3) S'Elie, Guiana (francesa)	3238	Árvores, E	85	8	3	4	92	Sabatier 1985
		Arvoretas e arbustos, S	77	-	23	-	30	
		Lianas	73	15	4	8	26	
4) Monte Verti, Costa Rica	2916	Arvoretas e arbustos, S	88	4	-	8 ^d	107	Koptur et al. 1988
5) Rio Palenque, Equador	2650	Árvores, E	93	4	2	1	145	Gentry 1982 ^e
		Arvoretas e arbustos, S	91	5	2	2	96	
		Lianas	63	33	4	1	83	
Florestas úmidas								
6) Barro Colorado, Panamá	2650	Árvores, E	78	16	4	1	291	Gentry 1982 ^e
		Árvores, S	87	5	5	3	131	
		Arvoretas, E	75	23	-	1	94	Foster 1982
		Arvoretas e arbustos, S	89	-	8	3	65	
		Lianas	41	56	-	3	80	
Florestas secas								
7) Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica	c.1800	Árvores, E	64	28	6	1	138	Gentry 1982 ^e
		Árvores, S	77	9	15	-	60	
		Lianas	22	71	16	-	49	
8) Alto Paraná, Paraguai	1700	Árvores, E	26	55	-	18 ^c	110	Ortega 1986
9) Guanacaste e Comelco, Costa Rica	1533	Árvores, E	51	31	-	18	104	Frankie et al. 1974a
		Arvoretas e arbustos, S	45	30	25	-	95	Opler et al. 1980a
		Lianas ^f	15	59	-	25 ^c	103	Opler et al. 1991
10) Bosque Jequitibás, Brasil	1371	Árvores, E ^g	70	24	6	-	165	Matthes 1980
11) Reserva Santa Genebra, Brasil	1360	Árvores, E	49	39	11	1	89	Este trabalho
		Arvoretas e arbustos, S	83	-	17	-	23	
		Lianas	24	65	8	3	135	
		Beira de Mata	61	6	33	-	18	
12) Serra do Japi, Brasil Floresta semidecidua (870m altitude)	1355	Árvores, E	54	41	5	-	59	Morellato & Leitão-Filho 1991
		Árvores, S	90	-	10	-	48	
Floresta de altitude (1170m altitude)		Árvores E	59	38	3	-	68	
		Árvores S	91	-	9	-	32	

^aEspecies dispersas por vertebrados, com frutos carnosos arilados; ^bModo de dispersão desconhecido ou não correspondendo aos três anteriores;
^cInclui espécies anemo e autocóricas, não discriminadas pelos autores; ^dInclui espécies anemocóricas e epizoocóricas; ^eGentry 1982 apud Howe & Smallwood (1982); ^fporcentagens estimadas a partir da lista florística; ^gpode incluir algumas espécies arbóreas sobdossel.

Tabela 25. Número de espécies arbustivas e arbóreas por modo de dispersão e deciduidade na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Deciduidade*	Modo de dispersão		
	Zoocoria	Anemocoria	Autocoria
Decídua	19(26%**)	27(79%)	7(44%)
Semidecidua	6(8%)	5(15%)	4(25%)
Não decídua	47(65%)	2(6%)	5(31%)

* Excluídas as duas espécies de Palmae

** Porcentagem de espécies decíduas, semidecíduas e não decíduas por modo de dispersão

Tabela 26. Número de espécies arbóreas, arbustivas e de lianas por classe de ocorrência e modo de dispersão, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Modos de dispersão	Ocorrência			Total
	Frequente	Ocasional	Rara	
Zoocoria	37(35%*)	29(27%)	40(38%)	106
Anemocoria	42(34%)	43(35%)	38(31%)	123
Autocoria	17(53%)	10(31%)	5(10%)	32

* Porcentagem de espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas por classe de ocorrência.

Sazonalidade nos ritmos de frutificação

Os ritmos de frutificação também foram diferentes para cada modo de dispersão estudado (Figura 20). Em linhas gerais, espécies anemocóricas (árvores, arbustos e lianas) mostraram fenologia de frutificação marcadamente sazonal, concentrada durante a estação seca, com pico em setembro (final da estação seca). Espécies zoocóricas, ao contrário, mostraram padrão de frutificação aproximadamente contínuo, ao longo do ano, com maior proporção de espécies com frutos nos meses mais úmidos, de novembro a março. Espécies autocóricas mostraram pico de frutificação no meio da estação seca, em agosto, com menor número de espécies de janeiro a maio.

Comparando os padrões de frutificação de árvores e arbustos com o das lianas, por tipo de dispersão, observamos que espécies anemocóricas, nos diferentes grupos, apresentaram padrão de frutificação semelhante, com pico na estação seca. Já entre as espécies zoocóricas, em cada grupo de plantas, os padrões de frutificação foram diferentes: mais sazonal nas lianas, com pico em fevereiro-março, no final da estação úmida e mais contínuo nas árvores e arbustos, com maior frutificação de setembro a novembro, e menor número de espécies de abril a agosto, na estação seca (Figura 21).

Os padrões de frutificação distintos entre espécies zoocóricas e anemocóricas mostram que este dois grupos de plantas estão sob a influência de diferentes fatores no que tange à frutificação. Como foi colocado no início deste capítulo, estas seriam as primeiras evidências em favor das hipóteses 1 e 2 de Gautier-Hion (1990).

Hipótese 1: se existe competição por dispersores, espécies zoocóricas tenderão a apresentar, a nível de comunidade, frutificação não sazonal ou pouco sazonal, não agrupada. As espécies zoocóricas da RSG apresentaram, a nível de comunidade, padrão contínuo de frutificação, indicando a influência de fatores finais (evolutivos), bióticos, como a competição por agentes dispersores, nos seus padrões de frutificação.

Hipótese 2: se espécies zoocóricas estão sob pressão seletiva para evitar competição por dispersores (Hipótese 1), espécies não zoocóricas poderiam agrupar sua frutificação para saciar predadores (Hipótese 2), o comportamento fenológico destes dois grupos de espécies devendo ser diferente, com estações de frutificação não agregadas e fortemente agregadas, respectivamente. Este foi o padrão observado na RSG: frutificação agregada em espécies anemocóricas e autocóricas e padrão contínuo, não agregado, para espécies zoocóricas.

A época de frutificação das espécies anemocóricas está fortemente relacionada às condições ambientais favoráveis para a dispersão dos diásporos (fator próximo). A frutificação de espécies anemocóricas durante a estação seca tem sido observada em diferentes tipos de florestas tropicais e relacionada a melhores condições climáticas para a dispersão dos diásporos (baixa precipitação, ventos fortes, v. Capítulo 1), além de características como posição na estratificação e queda de folhas nesta estação, como foi discutido anteriormente. Temos assim que a Hipótese 3 de Gautier-Hion (época mais favorável para amadurecimento dos frutos) é corroborada para as espécies

anemocóricas da RSG. Janzen (1975) coloca que, enquanto espécies zoocóricas dependem de dispersores para a disseminação de seus diásporos e estes, portanto, representam uma forte pressão seletiva nos padrões de frutificação destas espécies, plantas anemocóricas, que não dependem de vetores bióticos, teriam sua frutificação sincronizada às condições climáticas mais propícias à dispersão pelo vento.

Hipótese 3: Se determinadas épocas do ano favorecem o amadurecimento de frutos com determinada morfologia, espera-se que espécies com frutos carnosos apresentem frutificação concentrada na estação úmida, espécies com frutos secos deiscentes no final da estação seca e com frutos secos indeiscentes (anemocóricos), durante a estação seca. Caso seja verificado o contrário, outros fatores, que não condições ótimas para o amadurecimento dos frutos, estão influenciando a época de frutificação destas espécies. A Hipótese 3 pode ser testada para as espécies zoocóricas e autocóricas, utilizando-se as espécies anemocóricas como "indicadoras".

A Figura 22 mostra a fenologia da frutificação das espécies da RSG com frutos secos deiscentes, ao longo do ano. O padrão de frutificação foi fortemente sazonal nas espécies anemocóricas e autocóricas, tanto em número (Figura 22A) como em porcentagem (Figura 22B) de espécies com frutos. Nos dois casos as espécies apresentaram pico de frutificação no final da estação seca, época mais propícia à deiscência dos frutos. Espécies zoocóricas, ao contrário, apresentaram frutos maduros (deiscentes), ao longo do ano todo. A hipótese 3 é aceita para as espécies auto e

anemocóricas, para as quais a época favorável ao amadurecimento dos frutos é fator importante na determinação do período de frutificação das espécies e é rejeitada para as espécies zoocóricas. Estas não apresentaram época preferencial de amadurecimento dos frutos e, como pressão seletiva predominante fica a competição por agentes dispersores (Hipóteses 1 e 2).

A fenologia da frutificação das espécies com frutos indeiscentes, carnosos (zoocóricos) ou secos (anemo ou autocóricos) é apresentada na Figura 23. Espécies autocóricas e anemocóricas novamente foram sazonais quanto à fenologia da frutificação ao longo do ano, com maior número e proporção de espécies com frutos durante a estação seca (Figura 23A e 23B). A estação seca é a época mais propícia para dispersão dos diásporos anemocóricos. Para as espécies autocóricas, a pressão de predação (Hipótese 2) deve ser uma força seletiva importante na sincronização dos períodos de frutificação entre espécies. Frutos de espécies autocóricas (deiscentes ou indeiscentes) frequentemente são predados por macacos, esquilos e papagaios (Galetti et al. 1990). A predação por insetos não tem sido estudada na RSG, mas deve existir.

Espécies zoocóricas, com frutos carnosos indeiscentes, apresentaram padrão de frutificação, ao longo do ano, mais sazonal do que espécies zoocóricas com frutos secos deiscentes. Há um maior número e proporção de espécies com frutos carnosos no final da estação úmida, época favorável ao amadurecimento deste tipo de fruto. A tendência é de uma diminuição no número de espécies com frutos carnosos ao longo do ano, menos pronunciada em termos de proporção de espécies (Figuras 23A e 23B). Entretanto, a presença

de espécies com frutos carnosos ao longo do ano todo e a ausência de um padrão de frutificação marcadamente agrupado (sincronizado), como ocorre com as espécies autocóricas e anemocóricas, mostra que a época mais propícia para o amadurecimento dos frutos não é a única pressão seletiva atuando na determinação das épocas de frutificação destas espécies. A competição por agentes dispersores aparece novamente, como a força seletiva geradora do deslocamento nos períodos de frutificação das espécies zoocóricas.

Os resultados acima apontam a competição por dispersores como pressão seletiva na determinação das épocas de frutificação nas espécies zoocóricas. Voltando à hipótese 1, uma análise mais fina torna mais evidente esta pressão de seleção. *Hipótese 1:* se existe competição por agentes dispersores, espécies que dividem potencialmente os mesmos dispersores, deslocariam seus períodos de frutificação ao longo do ano. Caso isto não ocorra, não se evidencia a possibilidade de competição por dispersores como um dos fatores determinantes das estações de frutificação encontradas.

Escolheu-se um grupo de espécies caracteristicamente ornitocóricas para analisar a existência deste padrão. As plantas ornitocóricas são as mais fiéis quanto à síndrome de dispersão apresentada: pássaros são mais restritos a determinadas guildas de plantas do que outros vertebrados (Levey 1988) e pássaros e mamíferos tropicais em geral exploram diferentes grupos de plantas (Fleming 1979, 1991). Na RSG, pássaros eventualmente se alimentem de frutos zoocóricos com características de outras síndromes e raramente mamíferos ou outros dispersores se utilizam de frutos ornitocóricos (Galetti et al. 1990). Foram selecionadas, também,

plantas com morfologia de fruto e tamanho e número de sementes semelhantes, restringindo, assim, a guilda de pássaros frugívoros. A fenologia da frutificação de 25 espécies tipicamente ornitocóricas, estudadas na RSG, está representada na Figura 24. A hipótese nula (que corresponde à hipótese 1), seria que o número de espécies frutificando por mês deveria ser aproximadamente igual ao longo do ano, se a competição interespecífica por dispersores está sendo minimizada (v. Wheelwright 1985).; na hipótese alternativa este número não seria constante ao longo do ano. O número de espécies com frutos zoocóricos, secos deiscentes ($n = 25$), frutificando durante cada mês, ao longo do ano, não diferiu da distribuição esperada ($X^2 = 12,00$ n.s.; $P > 0.05$), a hipótese nula sendo aceita. Os períodos de frutificação mostram-se deslocados ao longo do ano, corroborando a idéia proposta na hipótese 1, acima.

Segundo Smythe 1970, a presença de frutos ao longo do ano manteria estáveis populações sedentárias de animais dispersores. Desde que as espécies zoocóricas da RSG apresentam, na sua maioria, estratégia de frutificação do tipo anual sazonal (41%) (Tabela 27), com duração média de 10,73 semanas ($\pm 2,44$ D.P.), cada espécie, sozinha, não é capaz de manter populações dos seus dispersores. Desta forma, o deslocamento entre épocas de frutificação não só evita a competição por dispersores como mantém suas populações estáveis. A imagem semelhante dos frutos, apresentada, por exemplo, por diferentes espécies de plantas que atraem aves, mantém esta guilda de dispersores "alimentada" e facilita o encontro dos frutos nas diferentes espécies de plantas, à medida que estas se "substituem" ao longo do ano. Esta idéia de manutenção dos

dispersores e reforçada pela baixa ocorrência de frutificação supra-anual entre espécies zoocóricas (2%), se comparadas com espécies anemocóricas (11%) (Tabela 27). Seria importante para estas espécies manter a fidelidade quanto à frequência e periodicidade da frutificação, ou seja, na oferta de recursos.

Tabela 27. Estratégias de frutificação relacionadas ao modo de dispersão nas espécies arbóreas, arbustivas e de lianas, da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. (veja Metodologia Geral para definições das estratégias).

Estratégias de frutificação	Modo de Dispersão				Total
	Anemocoria	Zoocoria	Autocoria		
Continua ou aperiódica	0	9	2		11
Episódica subanual	1	2	1		4
Supra-anual	14	2	0		16
Explosiva*	1	5	0		6
Sazonal ou cornucópia*	51	43	11		105
Longa*	11	16	5		32
Desconhecida	45	29	13		87
Total	123	106	32		261

*Floração periódica anual

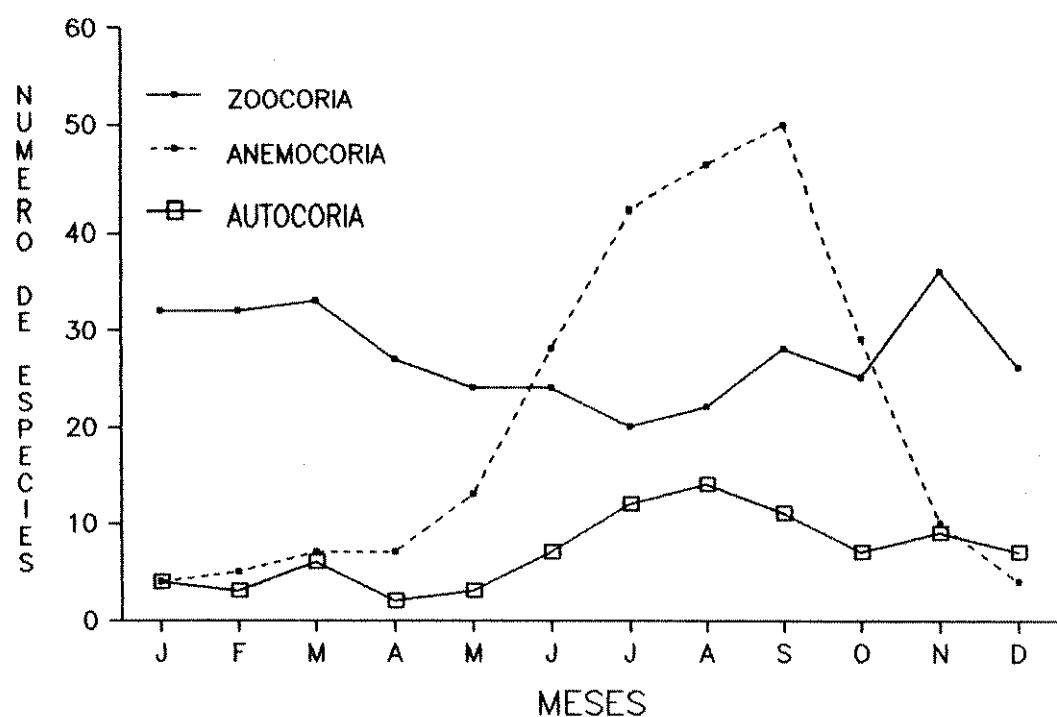


Figura 20. Comparação da sazonalidade na frutificação das espécies, por modo de dispersão, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

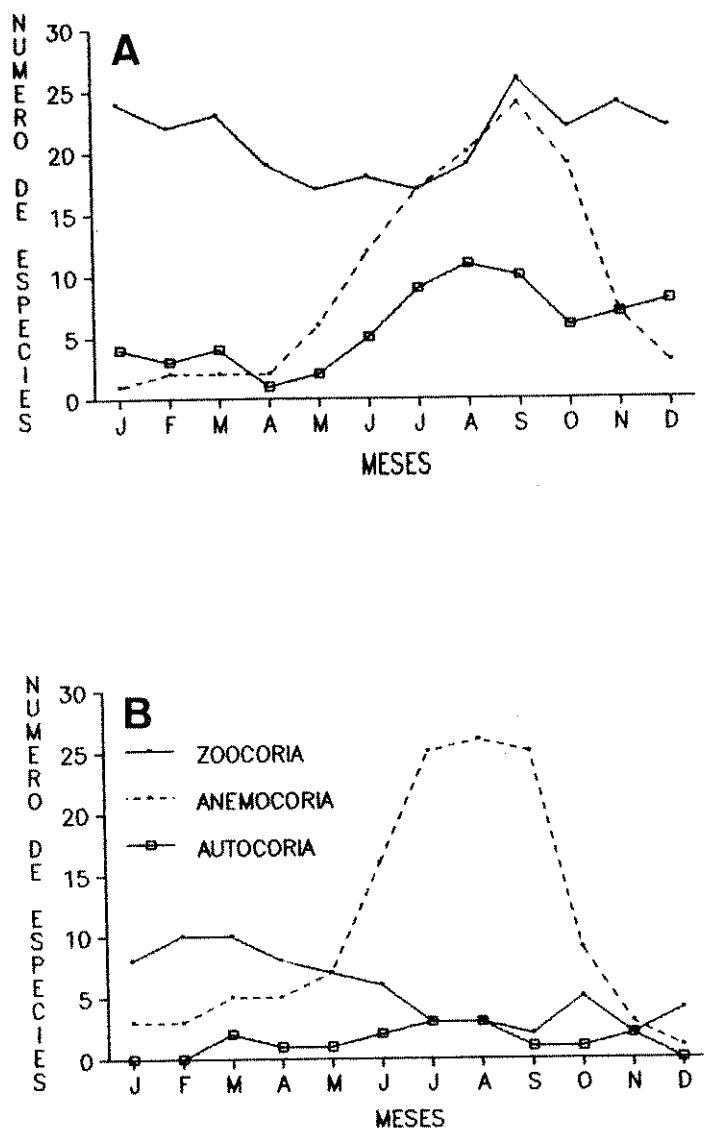


Figura 21. Comparação da sazonalidade na frutificação entre espécies (A) arbóreas e arbustivas ($n = 130$) e espécies de (B) lianas ($n = 135$), de acordo com o modo de dispersão, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

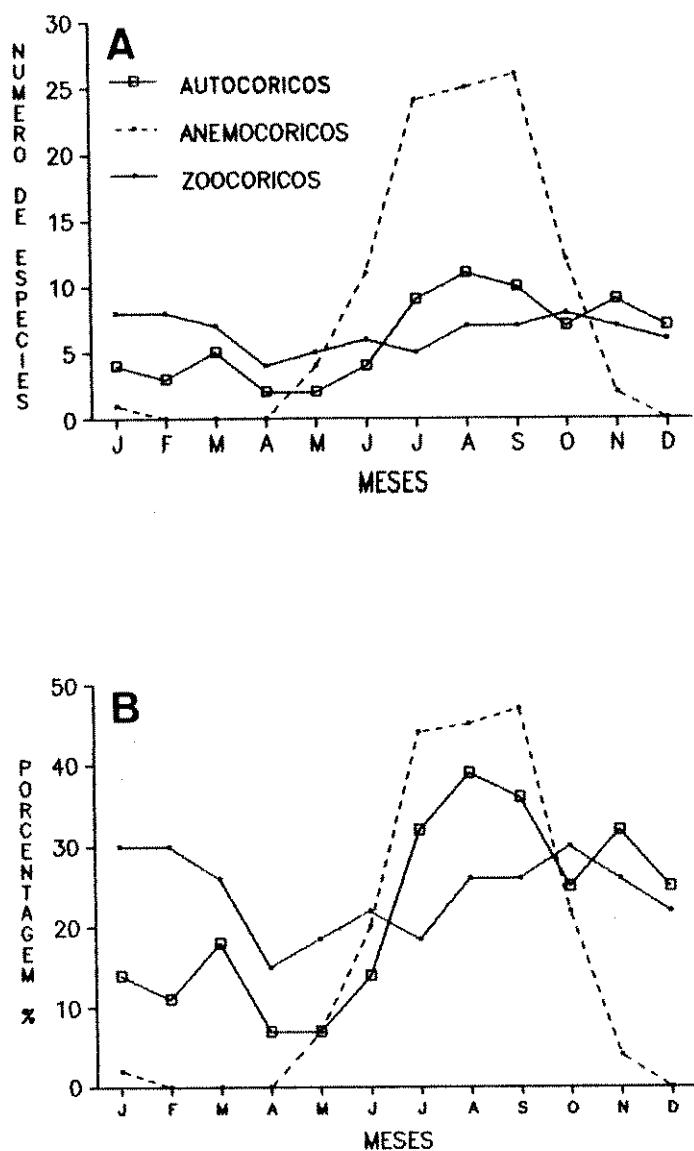


Figura 22. Número (A) e porcentagem (B) de espécies arbóreas, arbustivas e lianas com frutos secos descentes, ao longo do ano, de acordo com o modo de dispersão, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

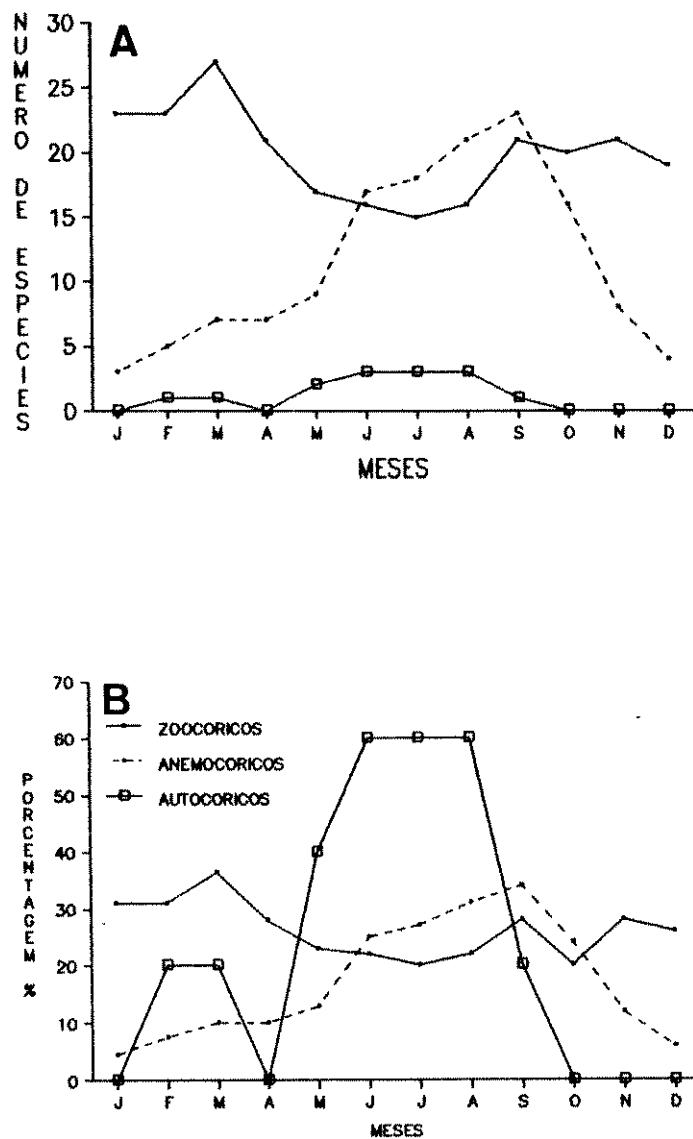


Figura 23. Número (A) e porcentagem (B) de espécies arbóreas, arbustivas e lianas com frutos indeiscentes, carnosos ou secos, ao longo do ano, de acordo com o modo de dispersão, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Figura 24. Fenologia da frutificação das espécies ornitocóricas com frutos secos descentes, na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Espécies	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<u>Maytenus aquifolium</u> *	-----											
<u>Sapium</u> sp	-----	-----										
<u>Paullinia pinnata</u> *	-----	-----	-----									
<u>Trichilia clausenii</u>	-----	-----	-----									
<u>Zanthoxylum hiemale</u>	-----											
<u>Zanthoxylum riedelianum</u>	-----											
<u>Paullinia rhomboidea</u> *	-----	-----										
<u>Siparuna</u> sp*	-----	-----										
<u>Trichilia hirta</u>				-----	-----	-----	-----					
<u>Chamissoa altissima</u> *			-----	-----	-----	-----	-----					
<u>Rhynchosia phaseoloides</u>				-----								
<u>Urera baccifera</u> *					-----							
<u>Davilla rugosa</u> *						-----						
<u>Trichilia elegans</u>							-----	-----	-----	-----	-----	
<u>Guarea macrophylla</u>								-----	-----	-----	-----	
<u>Trichilia pallida</u>								-----	-----	-----	-----	
<u>Copaifera langsdorffii</u> **								-----	-----	-----	-----	
<u>Talauma ovata</u>								-----	-----	-----	-----	
<u>Pera glabrata</u>								-----	-----	-----	-----	
<u>Casearia sylvestris</u>								-----	-----	-----	-----	
<u>Trichilia catigua</u>								-----	-----	-----	-----	
<u>Cabralea canjerana</u> *	-----							-----	-----	-----	-----	
<u>Lacistema</u> sp*	-----							-----	-----	-----	-----	
<u>Protium heptaphyllum</u> *	-----							-----	-----	-----	-----	
<u>Zanthoxylum chiloperone</u>								-----	-----	-----	-----	

* Arilo de cor branca, amarela ou cinza); sem marcação; arilo de cor vermelha

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo evidencia a influência de fatores finais, evolutivos, na determinação dos padrões de frutificação das espécies, na comunidade estudada. A importância da competição por agentes dispersores como importante força seletiva vem de vários níveis de análise. Primeiro, espécies zoocóricas perfazem apenas cerca de 40% do total das espécies estudadas e apresentam ocorrência frequente ou rara. Não podem ser consideradas um grupo de plantas dominantes e o recurso que oferecem é, portanto, limitado. Segundo, são encontradas espécies zoocóricas frutificando ao longo do ano. Não existe uma época ótima para a frutificação ou necessidade de agregar períodos de frutificação para evitar predação e fatores bióticos devem estar influenciando este comportamento. O deslocamento nas épocas de frutificação entre espécies que dividem o mesmo grupo de dispersores reforça a hipótese de competição por agentes dispersores.

Este padrão de frutificação contrasta fortemente com padrão de frutificação agregado, encontrado nas espécies anemocóricas e autocóricas. Para estas espécies, a época ótima de amadurecimento de frutos (fatores próximos) aparece como principal força seletiva atuante, seguida de escape à predação (fatores finais). A competição por dispersores seria, portanto, a principal pressão seletiva determinando os períodos de frutificação de espécies zoocóricas.

A comprovação definitiva da influência dos dispersores nos padrões de frutificação das espécies de plantas dependeria de estudos experimentais, onde fossem observados grupos de

dispersores, taxa de produção e remoção de frutos, influência de espécies próximas, etc. (v. Wheelwright 1985). Desde o clássico estudo de Snow (1969), diferentes trabalhos têm abordado o tema da competição por dispersores entre plantas e utilizado o deslocamento entre épocas de frutificação como evidência. Wheelwright (1985) fez um revisão dos estudos abordando este tema e discute os resultados encontrados. O autor coloca que a existência de deslocamento entre épocas de frutificação (ou floração), não é evidência, 'por si só', de competição por dispersores (ou polinizadores). Hipóteses devem ser formuladas 'a priori', preibições devem ser claras e aplicados testes estatísticos para comprovar os resultados observados.

A época de frutificação das espécies também está sob a influência de outros fatores, não considerados neste trabalho, como melhor período para germinação das sementes (Garwood 1982, Foster 1982, Howe & Smallwood 1982), intensidade de mortalidade pré e pós dispersão (Fleming 1979, Schupp 1988), previsibilidade dos ambientes onde são dispersas as sementes (McKey 1975), estratégias de produção de frutos utilizadas para atrair os frugívoros (McKey 1975, Howe & Smallwood 1982) e conteúdo nutricional dos frutos (Herrera 1987). As interações mutualísticas planta-dispersor são complexas e sua influência na composição e estrutura de florestas tropicais é marcante (Gentry 1983, Howe & Smallwood 1982). Recentemente, Fleming (1991) apresentou uma revisão dos aspectos ecológicos e evolutivos relacionados à interações planta - dispersores, apontando as forças seletivas que, ao longo do tempo geológico e atualmente, têm mediado esta relação e sua influência nas comunidades tropicais como são conhecidas atualmente.

REFERÉNCIAS

- ALENCAR, J.C., ALMEIDA, R.A. & FERNANDES, N.P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9:63-97.
- ALVIN, P.T. 1964. Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. In *Anais do 15º Congresso Nacional de Botânica* (Sociedade Botânica do Brasil, ed.), SBB, Porto Alegre, p.405-422.
- ALVIN, P. de T. & ALVIN, R. 1976. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In *Tropical trees as living systems*. (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, eds.). Cambridge, Cambridge Univ. Press, p. 455-464.
- ARAUJO, V.C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas I. *Boletim do Instituto de Pesquisas da Amazonia* (Manaus) 4:1-25..
- ARRUDA, V.L.V. de. 1990. Utilização de recursos florais de vegetação de borda de mata por Syrphidae. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ARRUDA, V.L.V. de & SAZIMA, M. 1988. Polinização e reprodução de Celtis iquane (Ulmaceae), uma espécie anemófila. *Revta. brasili. Bot.* 11:113-122.
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linnean Soc.* 1:155-96.
- AUGSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on Hybanthus prunifolius (Violaceae). *Ecology* 62:775-788.

- AUGSPURGER, C.K. 1982. A cue for synchronous flowering. In The ecology of a tropical forest (E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, p.133-150.
- BAWA, K.S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in Jacaratia dolichaula (D. Smith) Woodson (Caricaceae). Evolution 34:467-474.
- BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Handbook of experimental pollination biology (C.E. Jones & R.J. Little eds.). Scientific and Academic Editions, New York. p. 394-410.
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Ann. Rev. Ecol. Syst. 21:399-422.
- BAWA, K.S. & HADLEY, M. 1990 (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere 7. UNESCO e The Pathernon Publishing Group, Paris.
- BAWA, K.S., BULLOCK, S.H., PERRY, D.R., COVILLE, R.E., GRAYUM, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest tree. II. Pollination systems. Am. J. Bot. 72:346-356.
- BORCHERT, R. 1973. Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions. Physiologia Plantarum 35:152-157.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: Erythrina poeppigiana O.F. Cook. Ecology:1065-1074.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica 15:81-89.

- BORGES, H.B.N. 1991. Biologia reprodutiva de quatro espécies de Melastomataceae. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BOUCHER, D.H., JAMES, S. & KEELER, K.H. 1982. The ecology of mutualism. Ann. Rev. Ecol. Sys. 13:315-347.
- BROWN, K.S. Jr. 1991. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. (L.P.C. Morellato ed.), Editora da Unicamp, Campinas.(no prelo)
- BUZATO, S. 1990. Ecologia da polinização de duas espécies simpátricas de Mendoncia, na região de Campinas, São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- CASTELLANI, T.T. 1986. Sucessão secundária inicial em mata tropical semidecidua, após perturbação pelo fogo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1986. Inter-relations between frugivores vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guiana. In Frugivores and seed dispersal (A.Estrada & T.H. Fleming eds.). Junk Publishers, Dordrecht. p. 119-135.
- CROAT, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. Ann. Miss. Bot. Gdn. 56:295-307.
- CROAT, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). Biotropica 7:270-277.

- DARWIN, C. 1867. The different forms of flowers on plants of the same species. University of Chicago Press Chicago & London.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North-Western Costa Rica. J. Ecol. 60:147-170.
- DAVIES, D.E. 1945. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds, and mammals in two Brazilian forests. Ecol. Monogr. 15:245-295.
- EHRLICH, P.R. & ROUGHGARDEN, J. 1987. The science of ecology. Macmillan Publishing Company, Macmillan.
- ESTRADA, A. & FLEMING, T.H. 1986. Frugivores and seed dispersal. Junk Publishers, Dordrecht.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. (3 ed.). Pergamon Press, Oxford.
- FARIA, G.M. 1990. Sobre as relações entre as abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e Solanum paniculatum L., S. granulosoleprosum Dun., S. americanum Mill. e S. lycocarpum St. Hill. (Solanaceae). VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Campinas. Resumos.
- FEINSINGER, P., LINHART, Y.B., SWARM, L.A. & WOLFF, J.A. 1979. Aspects of pollination biology of three Erythrina species on Trinidad and Tobago. Ann. Miss. Bot. Gdn. 66:451-471.
- FEINSINGER, P., BEACH, J.H., LINHART, Y.B., BUSBY, W.H. & MURRAY, G. 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. Ecology 68:1294-1305.
- FERNANDES, A. & BEZERRA, P. 1990. Estudo fitogeográfico do Brasil. Stylus Comunicações, Fortaleza.

- FISCHER, E.A., JIMENEZ, F.A. & SAZIMA, M. 1989. Polinização de Pseudobombax grandiflorum (Bombacaceae) por morcegos, na estação ecológica estadual Juréia-Itatins, São Paulo. XL Congresso Nacional de Botânica. Cuiabá. Resumos.
- FLEMING, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? Amer. Zool. 19:1157-1172.
- FLEMING, T.H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. In Plant-Animal interactions (P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson eds.). John Wiley & Sons, New York. p. 119-144.
- FOSTER, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In The ecology of a tropical forest (E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, p.151-172.
- FOSTER, R.B., ARCE, J. & WACHTER, T.S. 1986. Dispersal and the sequential plant community in Amazonian Peru foodplain. In Frugivores and seed dispersal (A.Estrada & T.H. Fleming eds.). Junk Publishers, Dordrecht. p. 357-370.
- FOURNIER, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. Turrialba 26:54-59.
- FOURNIER,L.A. & SALAS, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinamica de la floracion en el bosque húmedo de Villa Collon. Revta. Biol. Trop. 14:75-85.
- FRANCO, A.L.M. 1991. Biología floral de duas espécies sincronopátricas de Prestonia (Apocynaceae). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- FRANKIE, G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In Coevolution of animals and plants (L.E. Gilbert & P.H. Raven eds.), Univ. Texas Press, Austin, p.192-209.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.,G. & OPLER, P.A. 1974a. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. J. Ecol. 62:881-913.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.,G. & OPLER, P.A. 1974b. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: Phenology and seasonality modeling (H. Lieth ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- GALETTI, M.; PEDRONI, F. MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1990. Partilha de recursos entre vertebrados frugívoros em floresta mesófila semidecidua no sudeste do Brasil. VIII-Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Campinas. Resumos.
- GANDOLFI, S. 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GARWOOD, N.C. 1982. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest. In The ecology of a tropical forest (E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, p.173-185.

GAUTIER, L. & SPICHIGER, R. 1986. Ritmos de reproducción en el estrato arbóreo del Arborétum Jenaro Herrera (provincia pequena, departamento de Loreto, Perú). Contribución al estudio da la flora de la vegetación de la Amazonia peruana. X. Candollea 41:193-207.

GAUTIER-HION, A. 1990. Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an african tropical rain forest. In K.S. Bawa & M. Hadley (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere 7. UNESCO e The Pathernon Publishing Group, Paris.

GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.-M., QURIS, R., FEER,F., SOURD, C., DECOUX, J.-P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J.-M. 1985. Fruit characteristics as basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia 65:324-337.

GENTRY, A.H. 1974a. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica, 6: 64-68.

GENTRY, A.H., 1974b. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. Ann. Miss. Bot. Gdn. 61:728-759.

GENTRY, A.H. 1983. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. Sonderb. naturwiss Ver. 7:303-314.

GIBBS, P.E., SEMIR, J. & CRUZ, N.D. da. 1977. Floral biology of Talauma ovata St. Hill. (Magnoliaceae). Ci. & Cult. 29:1436-1441.

- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1989. Pollination strategies of Annona species from the cerrado vegetation in Brazil. *Lagascalia* 15:665-672.
- HABER, W.A. & FRANKIE, G.W. 1982. Pollination of Luehea (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 63:1740-1750.
- HABER, W.A. & FRANKIE, G.W. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest sphingidae. *Biotropica* 21:155-172.
- HARTSHORN, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In Tropical trees as living systems (P.B. Tommlinson & M.H. Zimmerman eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- HEITHAUS, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determine community structure. *Ann. Mo. Bot. Gdn.* 61:675-691.
- HEINRICH, B. 1976. Flowering phenologies: bog, woodland and disturbed habitats. *Ecology* 57:890-899.
- HEITHAUS, E.R. 1979. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology* 60:190-202.
- HERRERA, C.M. 1987. Vertebrate dispersal plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecol. Monogr.* 57:305-331.
- HILTY, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in pacific Colombia. *Biotropica* 12:292-306.
- HOLDRIDGE, L.R. 1947. Determination of world plant formation from simple climatic data. *Science* 105:367-368.
- HOLTHUM, R.E. 1968. The response of plants to climate change in Singapore. *J. Ecol.* 56:97-115.

- HOPKINS, B. 1970. Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. VI. The plants on the forest site with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.* 58:765-793.
- HOOP, R.J. 1974. Plant phenology observations networks. In *Phenology and seasonality models* (H. Lieth ed.). Spring-Verlag, Berlin. p. 24-44.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- JACKSON, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica* 10:38-42.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-37.
- JANZEN, D.H. 1975. *Ecologia vegetal nos trópicos*. E.P.U. - Edusp, São Paulo.
- JANZEN, D.H. 1976. Seeding patterns of tropical trees. In *Tropical trees as living systems*. (P.B. Tommilloin & M.H. Zimmermann eds.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 88-128.
- JANZEN, D.H. 1983. *Costa rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago.
- JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conserv. Biol.* 2:359-366.
- JONES, C.E. & LITTLE, R.J. 1983. *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions, New York.

- KLEIN, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetles communities in central Amazonia. *Ecology* 70:1711-1725.
- KOCHMER, J.P. & HANDEL, S.N. 1986. Constraints and competition on the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* 56:303-325.
- KOPTUR, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of Inga (Fabaceae: Mimosoidea). *Systematic Botany* 8:354-368.
- KOPTUR, S., HABER, W.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4:347-359.
- KORIBA, K. 1958. On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall, and the formation of resting buds. *Gardens Bulletin* 17:11-81.
- KOSLOWSKI, T.T. 1971. Growth and development of trees. II. Academic Press, New York.
- LEIGH, E.G., RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. 1982. (eds.) The ecology of tropical forest: seasonal rhythms and long term changes. Smithsonian Institution Press, Washington.
- LEVEY, D.J. 1988. Seed size and fruit-handling techniques on avian frugivores. *Am. Nat.* 129:471-485.
- LEVIN, D.A. & ANDERSON, W.W. 1970. Competition for pollination between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104:455-467.
- LIEBERMAN, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.* 70:791-806.
- LIETH, H. 1974 (ed.). Phenology and seasonality modeling. Springer-Verlag, Berlin.

- LINHART, Y.B., FEINSINGER, P., BEACH, J.H., BUSBY, W.H. & MURRAY, G., POUNDS, W.Z. KINSMAN, S., GUINDON, C.A. & KOOIMAN, M. 1987. Disturbance and predictability of flowering patterns in bird-pollinated cloud forest plants. *Ecology* 68:1696-1710.
- LONGINO, J.T. 1986. A negative correlation between growth and rainfall in a tropical liana. *Biotropica* 18:195-200.
- LONGMAN, K.A. & JENIK, J. 1987. Tropical forest and its environment. Longman Singapore Publishers, Singapore.
- MACHADO, I.C.S. & SAZIMA, M. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: Ipomea heredifolia e I. quamoclit (Convolvulaceae). *Revta. brasili. Biol.* 47:425-436.
- MALAISSE, F.P. 1974. Phenology of the Zambezian woodland area with emphasis on the Miombo Ecosystem. In: Phenology and seasonality modeling (H. Lieth ed.). Springer-Verlag, Berlin. p. 269-286.
- MATTHES, L.A.F. 1980. Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MCKEY, D. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In Coevolution of animals and plants (L.E. Gilbert & P.H. Raven eds.), Univ. Texas Press, Austin, p.159-191.
- MEDWAY, L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.* 4:117-146.
- MIOTTO, S.T.S. & MORELLATO, L.P.C. 1989. Ecologia da polinização de Solanum granulosoleprosum (Solanaceae), na região de Campinas, São Paulo. XL Congresso Nacional de Botânica. Cuiabá. Resumos.

- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *J. Biogeogr.* 3:325-356.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. Sazonalidade e dinâmica dos ecossistemas florestais da Serra do Japi. In *História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil.* (L.P.C. Morellato ed.), Editora da Unicamp, Campinas. (no prelo)
- MORELLATO, L.P.C. 1992. Nutrient cycling in two Southeastern Brazilian forests. I. Litterfall and litter standingcrop. *J. Trop. Ecol.* (no prelo)
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revta brasil. Biol.* 50:163-173.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO FILHO, H.L.F. 1991. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil.* (L.P.C. Morellato, ed.). Editora da Unicamp, Campinas. (no prelo)
- MORELLATO, L.P.C., LEITÃO-FILHO, H.F. RODRIGUES, R.R., & JOLY, C.A. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revta brasil. Biol.* 50:149-162.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUES, R.R., LEITÃO FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revta. brasil. Bot.* 12:85-98.

- MORI, S.A. & PIPOLY, J.J. 1984. Observations on the big bang flowering of Miconia minutifolia (Melastomataceae). *Brittonia* 36:337-341.
- MOSQUIN, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22:398-402.
- NEVLING, L.I. 1971. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 16. the flowering cycle and an interpretation of its seasonality. *J. Arnold Arb.* 52:586-613.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & COLWELL, R.K. Manuscrito não publicado. The diversity of flowering patterns at La Selva. In: *La Selva: ecology and natural history of a lowland tropical rain forest* (K.S. Bawa, L.A. McDade, G.S. Hatshorn & H.A. Hespehneid eds.) Sinauer Press.
- NJOKU, E. 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observations on mature trees. *J. Ecol.* 51(3): 617-624.
- OMETTO, J.C. 1981. *Bioclimatologia vegetal*. Piracicaba, Agronomica Ceres.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3:231-236.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1980a. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:189-209.

- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. 1980b. Plant reproductive characteristics during secondary succession in Neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica Suplemento*, p. 40-46.
- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. 1991. Seasonality of climber communities: a review and example from Costa Rican dry forest. In *Biology of vines* (F.E. Putz, Mooney & Bullock, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. (no prelo)
- ORTEGA, L.C.S. 1986. Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du haut Parana (Paraguai Oriental). Floração, fructificación et dispersion des espèces forestières. *Candollea* 1:121-144.
- PEDRONI, F.; GALETTI, M. & MORELLATO, L.P.C. 1990. Produção de serapilheira em floresta mesófila semidecidua do sudeste do Brasil. VIII- Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Campinas. Resumos.
- PIEDADE, L.H. & RANG, N.T. 1990. Ecologia da polinização de Galipea multiflora Schult. (Rutaceae). VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Campinas. Resumos.
- PIJL, L. van der, 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. 2 ed. Berlim, Springer-Verlag.
- PLEASANTS, J.M. Structure of plants and pollinators communities. In *Handbook of experimental pollination biology* (C.E. Jones & R.J. Little eds.). Scientific and Academic Editions, New York. p. 375-393.
- PRIMACK, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:409-430.

- PUTZ, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colarado Island, Panama. *Ecology* 65:1713-1724.
- PUTZ, F.E., MOONEY & BULLOCK. (eds.) 1991. *Biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge. (no prelo)
- PUTZ, F.E. & CHAI, P. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *J. Ecol.* 75:523-531.
- PUTZ, F.E. & WINDSOR, D.M. 1987. Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 19:334-341.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16:179-214.
- REAL, L. 1983. *Pollination biology*. Academic Press, Florida.
- 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. *J. Ecol.* 72:61-74.
- RICHARDS, P.W. 1952. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- RIZZINI, C.T. 1963. Nota previa sobre a divisao fitogeografica (floristico-sociologica) do Brasil. *Revta brasil. Geogr.* 25:3-84.
- ROBBRECHT, E. 1989. Tropical wood Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* 1.
- SABATIER, D. 1985. Saisonnalite et determinisme du pic de frutification en foret guyanaise. *Revue D'Ecol.* 40:289-320.

- SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology. In Tropical savannas. (F. Bourliere, ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- SAZIMA, M. 1986. Fenologia de Malpighiaceae e ocorrência de Anthophoridae em mata mesófila, Campinas, S. Paulo. VI Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo. Resumos.
- SAZIMA, M., FABIAN, M.E. & SAZIMA, I. 1982. Polinização de Luehea speciosa (Tiliaceae) por Glossophaga soricina (Chiroptera, Phyllostomidae). Revta. brasil. Biol. 42:505-513.
- SAZIMA, M. & MACHADO, I.C.S. 1983. Biologia floral de Mutisia coccinea St. Hill. (Asteraceae). Revta. brasil. Bot. 6:103-108.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1975. Quiropterofilia em Bauhinia rufa (Leguminosae), da Serra do Cipó, Minas Gerais. XXXVI Congresso Nacional de Botânica da Sociedade de Botânica do Brasil. Rio de Janeiro. Resumos
- SAZIMA, M. & SAZIMA I. 1978. Bat pollination of the passion flower Passiflora mucronata in southeastern Brazil. Biotropica 10:100-109.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1987. Additional observations on Passiflora mucronata the bat-pollinated passion flower. Ci. & Cult. 39:310-312.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1988. Helicteres ovata (Sterculiaceae) pollinated by bats in southeastern Brazil. Botanica Acta 101:269-271.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1989. Mamangavas e irapuás (Apoidea): visitas, interações e consequências para a polinização do maracujá (Passifloraceae). Revta. bras. Ent. 33:109-118.

- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1989. Oil gattering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta* 102:106-111.
- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & CARVALHO-OKANO, R.M. 1985. Biologia floral de Dalechampia stipulacea (Euphorbiaceae) e sua polinização por Euglossa melanotricha (Apidae). *Revta. brasili. Biol.* 45:85-93.
- SAZIMA, M., SIQUEIRA, M.R. & SAZIMA, I. 1983. Abutilon peltatum K. Schumann (Malvaceae): Biologia floral e polinização por mariposas e morcegos. III Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo. Rio Claro. Resumos.
- SAZIMA, M. & VASCONCELLOS, M.B. 1981. Polinização de Hybanthus atropurpureus (Violaceae) por vespas (Hymenoptera, Vespidae). I Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo. Campinas. Resumos.
- SAZIMA, M. & VOGEL, S. 1989. Cyphomandra species (Solanac.) visited by Euglossine bees: floral fragances as a reward for pollen dispersal. 9 Symposium Morphologie, Anatomie und Systematik, Wien.
- SCHUPP, E. 1988. Predation on seeds and early seedlings in the forest understory and in treefall gap. *Oecologia* 76:525-530.
- SETZER, J. 1946. A distribuição normal das chuvas no estado de São Paulo. *Bragantia* 15(18):193-249.
- SIGRIST, M.R., MARTINS, E. & SILVA, D.M. 1990. Biologia floral de Dalechampia pentaphylla Lam. (Euphorbiaceae) em mata mesófila do sudeste brasileiro. VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. Campinas. Resumos.

SILVEIRA, L.T. & MESQUITA, A.L. 1990. Observações preliminares sobre a biologia reprodutiva de Polygala klotzchii

(Polygalaceae), na região de Campinas, São Paulo. VIII

Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo. Campinas.

Resumos.

SIQUEIRA, M.R. 1988. Biologia floral de três espécies de Aristolochia (Aristolochiaceae). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. Am. Nat. 104:25-35.

SNOW, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. Oikos 15:274-281.

STEVENS, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: the Bursera simaruba example. Ecology 68:77-81.

STILES, F.G. 1977. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. Amer. Zool. 18:715-727.

STILES, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. Biotropica 10:194-210.

TAMASHIRO, J.I., RODRIGUES, R.R., HADDAD, C.F.B. PRADO, E.

SHEPHERD, G.J. 1983. Aplicação do método das parcelas na Reserva de Santa Genebra (Campina, SP). In III Congresso Anual da Sociedade Botânica de São Paulo, Rio Claro. Resumos.

VOGEL, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde bienen. tropische und subtropische pflanzenwelt. Abh.Akad.Wiss.u.Lit., math.-nat.Kl.Helf &. F. Steiner, Wiesbaden.

- WALTER, H. & LIETH, H. 1960-67. Klimadiagramm-Weltatlas. Fisher, Jena.
- WAREING, P.F. 1956. Photoperiodism in woody plants. Ann. Rev. Pl. Physiol. 7:191-214.
- WASER, N.M. 1983. Competition for pollinator and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In: Handbook of experimental pollination biology (C.E. Jones & R.J. Little eds.). Scientific and Academic Editions, New York. p. 277- 293.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guilda of tropical trees. Oikos 44:465-477.
- WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forest of the far east. Oxford University Press, Oxford.
- WILLSON, M.F., IRVINE, A.K. & WALSH, N.G. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. Biotropica 21:133-147.
- ZAR, J.H. Bioestatistical analysis. Prentice-Hall. New Jersey.