

FENOLOGIA E ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE ESPÉCIES DE PIPERACEAE EM MATA SEMIDECÍDUA DO SUDESTE BRASILEIRO

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Rodolfo Antônio de Figueiredo
e aprovada pela Comissão Julgadora.

05/02/97

Marlies Sazima

RODOLFO ANTÔNIO DE FIGUEIREDO⁺

MARLIES SAZIMA⁺
ORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como parte
dos requisitos para obtenção do título de Doutor
em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

Campinas
1997

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

9405487

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	
T/Unicamp	
F469f	
V. Ex.	
TCMBO BC/	30363
PROC.	281197
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	22/05/197
N.º CPD	

2

CM-00097945-5

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

F469f

Figueiredo, Rodolfo Antonio

Fenologia e ecologia da polinização de espécies de Piperaceae em mata semidecídua do sudeste brasileiro / Rodolfo Antonio Figueiredo. - - Campinas, SP : [s.n.], 1997.

Orientador : Marlies Sazima.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

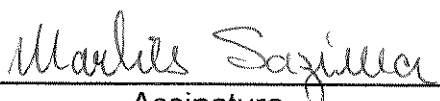
1. Polinização. 2. Fenologia. 3. Piperaceae - Floração.
4. Abelha - Comportamento. 5. Habitat (Ecologia)
I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 06 de fevereiro de 1997

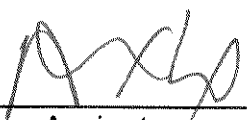
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

Profa. Dra. Marlies Sazima


Assinatura

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares


Assinatura

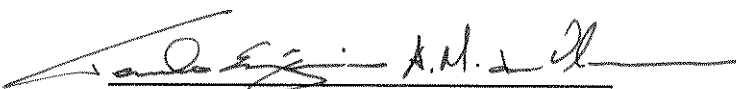
Prof. Dr. João Semir


Assinatura

Profa. Dra. Rita de Cássia S. Maimoni-Rodella


Assinatura

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira


Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. Wesley R. Silva

Assinatura

Prof. Dr. Ivan Sazima

Assinatura

DEDICATÓRIA

Esta tese é dedicada a **Truman G. Yuncker**, falecido em 1964, ano do meu nascimento. A paciência, o esforço e a sapiência do Prof. Yuncker dedicadas ao estudo das piperáceas brasileiras inspiraram a presente tese de doutorado, iniciada trinta anos após o seu falecimento. Durante a confecção da tese, meu filho Caio nasceu. Talvez esta seja uma evidência de que os seres humanos realmente não morrem, pois parte de si continua viva ao longo do tempo através de sua herança cultural.

Penso que só há um caminho para a ciência ou para a filosofia: encontrar um problema, ver a sua beleza e apaixonar-se por ele; casar e viver feliz com ele até que a morte vos separe - a não ser que encontrem um problema ainda mais fascinante, ou, evidentemente, a não ser que obtenham uma solução. Mas, mesmo que obtenham uma solução, poderão então descobrir, para vosso deleite, a existência de toda uma família de problemas-filhos, encantadores ainda que talvez difíceis, para cujo bem poderão trabalhar, com sentido, até o fim dos vossos dias.

Karl Popper
Em Busca de um Mundo Melhor, 1989

AGRADECIMENTOS

Várias pessoas contribuíram nesta tese, dentre as quais destaco:

- Marlies Sazima - propôs o tema da tese e sempre esteve disponível para ajudar com sua orientação segura;
- L. Patrícia C. Morellato - auxiliou significativamente na apresentação dos dados de fenologia e na discussão;
- Rita de Cássia S. Maimoni-Rodella - suas sugestões contribuíram para a maior clareza e precisão da tese;
- Arício Xavier Linhares - esteve sempre disponível para identificar o material entomológico, auxiliar nas análises estatísticas, ceder material bibliográfico e fazer leitura crítica da tese na pré-banca;
- Rosely Moralez de Figueiredo - companheira dedicada, cuidou de minha saúde mental ao longo destes anos, e suportou com paciência os intensos períodos de coleta de dados e de correções após a pré-banca;
- Caio Moralez de Figueiredo - forneceu estímulos e objetivos adicionais à minha formação acadêmica;
- Marlene Aparecida de Figueiredo, Carlos Augusto de Figueiredo e Fernando Augusto de Figueiredo - ofereceram a possibilidade de um ambiente culturalmente instigante na minha infância e juventude;
- Maria Lúcia Zenatti Moralez e Benedito Manoel Moralez - permitiram que sua casa se transformasse em laboratório e escritório, o que muito contribuiu para que a tese fosse escrita dentro do prazo;

- Fundação José Pedro de Oliveira - permissão para trabalhar na Reserva de Santa Genebra;
- Estação Experimental de Jundiaí (Instituto Agrônomo de Campinas), na pessoa do Eng.Agron. Fernando Picarelli Martins - permitiu que o estudo fosse feito na área de mata preservada da Estação;
- Valdevino. - abriu a "trilha do brejão" especialmente para este estudo e me ensinou a caminhar em outras trilhas da Reserva de Santa Genebra;
- Alan Sciamarelli e várias outras pessoas - auxiliaram na categorização dos odores das inflorescências;
- Luciana C. Passos e Ellen Pombal - auxiliaram na identificação preliminar dos insetos;
- Luis C. Bernacci - auxiliou na confirmação das espécies de piperáceas e na inclusão das exsicatas no Herbário do IAC;
- Renato Moralez - fez a arte final dos desenhos;
- Adilson Moralez - responsável pela fotografia da Figura 37C;
- Rodrigo S. Pereira - auxiliou na análise de agrupamento;
- Eduardo L. Borba - auxiliou na sugestão de experimentos e na discussão de diversos aspectos da ecologia reprodutiva e suas implicações;
- José Luis Hernandez - pela indicação da EEJd como local de trabalho e discussão de alguns aspectos relativos à morfologia vegetativa das piperáceas;
- Amigos e colegas dos Departamentos de Botânica e Zoologia da Unicamp - propiciaram convívio harmonioso e estimulante; e
- CNPq - forneceu bolsa de estudo e taxa de bancada para identificação dos visitantes florais.

ÍNDICE

Resumo	09
Abstract	10
Introdução	11
Material e Métodos	14
Áreas de estudo	14
Espécies estudadas	15
Hábitat	18
Fenologia	19
Morfologia floral	20
Sistema reprodutivo	21
Polinização	22
Reprodução vegetativa	24
Análise estatística	24
Resultados	27
Hábitats e hábitos	28
Fenologia da comunidade	28
Fenologia das populações	33
Fenologia dos indivíduos	41
Fenologia das inflorescências	45
Morfologia floral	48
Sistema reprodutivo	55
Ecologia da polinização	58
Atividade dos visitantes nas flores	89
Reprodução vegetativa	97
Discussão	99
Hábitos e hábitats	99
Fenologia	100
Morfologia floral	103
Atrativos e recompensas	104
Sistema reprodutivo	106
Ecologia da polinização	108
Atividade dos visitantes florais	117
Reprodução vegetativa	120
Considerações finais: aspectos evolutivos e conservacionistas	121
Conclusões	126
Referências bibliográficas	128

RESUMO

A fenologia e a ecologia da polinização de onze espécies de *Piper*, duas de *Ottonia*, quatro de *Peperomia* e uma de *Pothomorphe*, de mata semidecídua do Sudeste Brasileiro, foram estudadas de janeiro a dezembro de 1995. A comunidade de piperáceas apresentou floração e frutificação ao longo de todo o ano. A maioria dos indivíduos floresceu entre agosto e outubro e frutificou entre setembro e dezembro. A floração no nível da população apresentou três padrões básicos: floração contínua ao longo do ano, floração episódica e floração sazonal. Os padrões de frutificação foram semelhantes aos de floração. No nível dos indivíduos dois padrões foram registrados: ramos com inflorescências em diversos estádios de desenvolvimento e ramos que não apresentavam sobreposição de estádios. Nas inflorescências, o padrão fenológico mais comum é o de flores proximais amadurecerem antes das distais, sendo que as flores podem ser protogínicas ou protândricas. Três espécies de *Piper* são entomófilas, três espécies de *Peperomia* são anemófilas e as demais piperáceas têm o pólen transportado tanto pelo vento como por insetos. Os principais visitantes foram moscas (principalmente Syrphidae: Diptera) e abelhas (principalmente Apidae e Halictidae: Hymenoptera). Devido ao comportamento de forrageamento nas flores das piperáceas, todos os insetos visitantes foram considerados potenciais polinizadores, sendo sirfídeos os polinizadores principais. As visitas ocorreram das 7:00-17:00 h, com pico entre 11:00-13:00 h. Na maioria das piperáceas estudadas ocorre reprodução vegetativa por ramos de reposição, prostração de ramos com enraizamento a partir dos nós, enraizamento de fragmentos e rizomas. A disponibilidade de inflorescências e infrutescências de piperáceas ao longo de todo o ano na área de estudo é um recurso alimentar importante para insetos e morcegos, respectivamente. A maioria das espécies tem autopolinização espontânea, apresenta propagação vegetativa e seu pólen é disperso pelo vento e/ou por insetos. Estas características possivelmente estão relacionadas com a grande capacidade de colonização e a ampla distribuição geográfica apresentada pelas piperáceas.

ABSTRACT

The phenology and pollination ecology of eleven *Piper* species, two *Ottonia*, four *Peperomia* and one *Pothomorphe* species, found in semideciduous forest in Southeastern Brazil, were studied from January to December 1995. The Piperaceae community showed inflorescences and fruits all year long. Most of the individuals flowered between August and October and presented fruits between September and December. Flowering at the population level showed three basic patterns: continual, episodic and seasonal flowering. Flowering and fruiting patterns were similar. At individual level two patterns were observed: branches with inflorescences at several developmental stages and branches with no overlap of developmental stages among inflorescences. At the inflorescence level the more prevalent pattern is that proximal flowers developing before terminal ones, and the flowers are either protogynous or protandrous. Three *Piper* species were entomophilous, three *Peperomia* species were anemophilous and the other Piperaceae were pollinated both by insects and wind. Flower visitors were flies (mainly Syrphidae: Diptera) and bees (mainly Apidae and Halictidae: Hymenoptera). Due to the foraging behavior when visiting the Piperaceae flowers, all the insects were regarded as potential pollinators, and sirfid flies were considered the main pollinators. The visits were done between 7:00-17:00 h, with peaks between 11:00-13:00 h. Most of the Piperaceae showed vegetative reproduction by reposition branches, prostration of branches on the ground, rooting of fragmented branches and rhizomes. The Piperaceae inflorescence and infrutescence availability along the year in the study area may be important to insects and bats, respectively. Most Piperaceae species were selfpollinated, showed vegetative propagation and had the pollen dispersed by insects and/or wind. These characteristics may be related to the great capacity of colonization and the wide geographical distribution showed by Piperaceae species.

FENOLOGIA E ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE ESPÉCIES DE PIPERACEAE EM MATA SEMIDECÍDUA DO SUDESTE BRASILEIRO.

1. INTRODUÇÃO

As interações entre diferentes organismos são variadas e suas atividades modificam o ambiente em que vivem. Darwin (1859) propôs que a evolução é uma consequência desta interação e que as relações entre os seres vivos geram processos de seleção natural. As interações mais freqüentes são as mutualísticas e de competição, sendo que seu papel na estruturação das relações em uma comunidade ecológica ainda é pouco conhecido (Begon *et al.*, 1990). Os vegetais competem entre si por recursos importantes para sua reprodução, tais como animais polinizadores, que, por sua vez, mantêm uma relação mutualística com as plantas (Silvertown & Lovett Doust, 1993). O estudo da ecologia da polinização em famílias vegetais que compartilham o mesmo hábitat pode aprofundar o conhecimento sobre o papel das interações na estruturação e evolução da comunidade de determinada área.

Piperaceae é uma família pouco estudada em termos de reprodução, apesar de uma de suas espécies, *Piper nigrum* L., a pimenta-do-reino, ser a mais importante produtora de especiarias do mundo (Fornazieri-Filho, 1989). Piperaceae é pantropical com centros de diversidade no norte da América do Sul, América Central e Malásia, possuindo numerosas espécies distribuídas em cinco gêneros nos neotrópicos (Trelease, 1929; Yuncker, 1975; Willis, 1985; Endress, 1994a).

O gênero *Piper* Linnaeus¹ possui 283 espécies no Brasil (Yuncker, 1972; 1973). Apresenta hábito subarbustivo e arbustivo, mais raramente arbóreo e herbáceo, sendo característico de subdossel de matas secas e úmidas e de áreas perturbadas. No Novo Mundo, as espécies se distribuem do México ao Sudeste Argentino (Tebbs, 1989a). *Peperomia* Ruiz & Pavon² apresenta 154 espécies descritas para o Brasil (Yuncker, 1974), presentes como epífitas em matas úmidas. Este gênero ocorre do México à América do Sul e também é encontrado na Índia, ilhas da Polinésia, Sudeste Asiático, Austrália e África tropical (Forster, 1993). *Ottonia* Sprengel³ apresenta 25 espécies no Brasil (Yuncker, 1973), tem hábito arbustivo e ocorre em matas secas e úmidas. Distribuem-se do sul da América do Norte à Argentina (Trelease, 1929; Yuncker, 1973). *Pothomorphe* Miquel⁴ possui apenas duas espécies, arbustivas e que ocorrem em matas úmidas da América Central e do Sul (Yuncker, 1973).

A ecologia da polinização das piperáceas somente foi investigada no gênero *Piper*, assim mesmo em poucos trabalhos feitos na América Central (Semple, 1974; Fleming, 1985). Em livros sobre florestas neotropicais é citado de modo generalizado que as flores de *Piper* são polinizadas por abelhas, besouros e drosófilas (Kricher, 1990; Janzen, 1991; McDade *et al.*, 1994). A espécie paleotropical *P. nigrum* foi considerada anemófila com base em estudos de morfologia floral (Menon, 1949) e de observações feitas em cultivares no Panamá (Martin & Gregory, 1962), sendo também generalizada esta informação nos livros (Pesson & Louveaux, 1984). A ecologia da polinização dos outros gêneros é desconhecida, existindo a especulação sobre anemofilia em *Peperomia* (Benzing,

¹ Nome proveniente do grego *pepery* que significa pimenta-do-reino.

² Nome proveniente de *pepery* + *homoiós*: semelhante à pimenta-do-reino.

³ Homenagem a F. Otto, diretor do Jardim Botânico de Berlin.

⁴ Nome provém da semelhança com *Pothos*, um gênero de Araceae.

1990). A biologia reprodutiva das piperáceas é, portanto, praticamente desconhecida e existe a necessidade de que mais estudos sejam realizados (Fleming, 1985; Marquis, 1988; Bornstein, 1991; Burger, 1991).

No Brasil, além da polinização, também outros aspectos ecológicos das piperáceas como hábito, hábitat, fenologia, morfologia floral e sistema reprodutivo são praticamente desconhecidos. Neste estudo, interações que ocorrem entre as espécies de Piperaceae que compartilham o mesmo hábitat são apresentadas e discutidas.

Os objetivos do presente estudo são:

1. descrever os hábitos e habitats das espécies de Piperaceae que ocorrem em mata semidecídua;
2. caracterizar os eventos fenológicos que ocorrem nas flores, inflorescências, indivíduos, populações e comunidade;
3. descrever a morfologia e biologia floral;
4. verificar o sistema reprodutivo e, em particular, a ocorrência de autopolinização espontânea e a de reprodução vegetativa;
5. verificar agentes abióticos e bióticos de transporte de pólen;
6. caracterizar a guilda de visitantes florais e descrever suas atividades nas flores.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. ÁREAS DE ESTUDO

As áreas de estudo encontram-se na Reserva de Santa Genebra (22°49'S, 47°07'W, 670 m alt.) e na Estação Experimental de Jundiá (Instituto Agronômico de Campinas) (23°06'S, 46°55'W, 715m alt.).

A Reserva de Santa Genebra possui área de 251,77 ha, localiza-se no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, Estado de São Paulo e é rodeada por plantações e residências. No presente estudo, a vegetação da reserva é definida como mata semidecídua, apresentando dois subtipos florestais: a mata semidecídua propriamente dita, que corresponde a aproximadamente 85% da reserva, e a mata higrófila ou de brejo, cobrindo ca. 15% da área total (cf. Leitão-Filho, 1995a). O relevo é levemente ondulado e o solo classificado como latossolo roxo eutrófico com textura argilosa. As árvores de maior porte estão em áreas de sucessão secundária adiantada, lianas são encontradas por quase toda a borda da reserva e o estrato herbáceo-arbustivo é razoavelmente denso (Morellato, 1991; Matthes, 1992). Cinco por cento da mata semidecídua foi queimada em 1981 e está em processo de regeneração (Leitão-Filho, 1995a).

A Reserva de Santa Genebra foi escolhida para estudo por estar protegida contra ações antrópicas, apresentar várias espécies de Piperaceae e ter acesso fácil aos locais de crescimento das plantas de modo a fazer um melhor uso do tempo e esforço consumidos para a coleta dos dados (cf. Dafni, 1992). As condições meteorológicas da Reserva de Santa Genebra⁵ no período de

⁵ Dados fornecidos pela Feagri/Unicamp.

observação estão apresentadas na Figura 1. A região de Campinas apresenta sazonalidade bastante marcada com estação chuvosa entre outubro a março e estação seca de abril a setembro (Mello *et al.*, 1994).

A área de mata semidecídua da Estação Experimental de Jundiaí do Instituto Agrônomo de Campinas é de aproximadamente 30 ha, apresenta alta diversidade florística (Hernandes, 1996) e está rodeada por áreas de plantio de árvores frutíferas (principalmente uva, maracujá, nêspera e caqui) e um eucaliptal. Nesta área ocorrem duas espécies de piperáceas diferentes das que ocorrem na Reserva de Santa Genebra. As variáveis meteorológicas (pluviosidade e temperatura média) da Estação Experimental de Jundiaí⁶, durante o ano de 1995, estão na Figura 1.

Além disso, foram feitas observações em *Pothomorphe umbellata* (L.) Miq. no Parque Ecológico de São Carlos (21°58'S, 47°52'W, 840 m alt.), cuja área de vegetação nativa é classificada como mata ciliar. Este gênero de Piperaceae não foi encontrado nas duas outras áreas de estudo.

2.2. ESPÉCIES ESTUDADAS

2.2.1. ESPÉCIES VEGETAIS

O registro das espécies de piperáceas que ocorrem nas áreas de estudo foi feito a partir de transectos percorridos nos ambientes de borda e interior das matas semidecíduas e higrófilas nas áreas de estudo (Goldsmith & Harrison, 1976).

⁶Dados coletados na estação climatológica da Estação Experimental de Jundiaí.

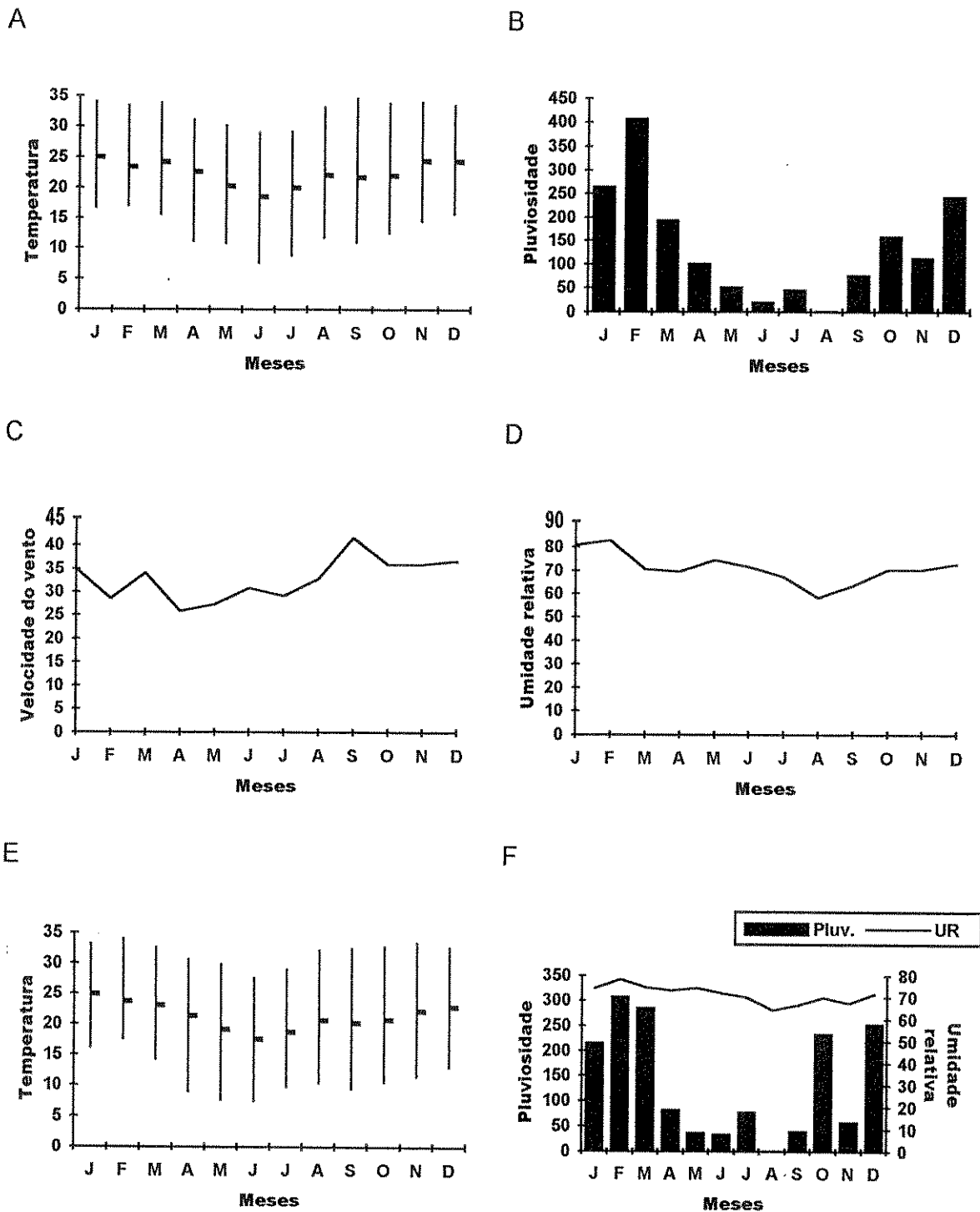


FIGURA 1. Variáveis meteorológicas da Reserva de Santa Genebra em 1995: (A) temperatura máxima, mínima e média (°C), (B) índice pluviométrico (mm), (C) velocidade do vento (km/h) e (D) umidade relativa (%). Variáveis meteorológicas da Estação Experimental de Jundiáí em 1995: (E) temperatura máxima, mínima e média (°C) e (F) índice pluviométrico (mm) e umidade relativa (%).

A identificação das espécies foi feita utilizando as chaves de Yuncker (1972; 1973; 1974; 1975) e comparadas com o material depositado nos herbários UEC e IAC. Posteriormente as identificações foram confirmadas por L. C. Bernacci⁷. Material testemunho foi coletado por R. A. de Figueiredo e depositado nos herbários da Universidade Estadual de Campinas (UEC) e do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC).

2.2.2. ESPÉCIES ANIMAIS

Os insetos coletados nas inflorescências das piperáceas foram anestesiados em frascos contendo algodão embebido em éter sulfúrico e montados em alfinetes entomológicos ou preservados em frascos individuais contendo álcool 70%. A confirmação das ordens e famílias e a identificação de diversas espécies foi feita por A. X. Linhares⁸. Para identificação dos gêneros de Syrphidae (Diptera) foram utilizadas as chaves de Thompson (1972), Do Val (1972) e de Vockeroth & Thompson (1987). Também foram feitas comparações com exemplares identificados das coleções de V. L. V. Arruda, L. C. Passos e E. Pombal⁹, depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas. Posteriormente, todo o material foi remetido para o Centro de Identificação de Insetos Fitófagos¹⁰ e a identificação final foi feita por especialistas. Material testemunho foi depositado no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas.

⁷ Departamento de Botânica Econômica, Instituto Agrônomo de Campinas.

⁸ Departamento de Parasitologia, IB, Universidade Estadual de Campinas.

⁹ Ex-alunas de pós-graduação do Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.

¹⁰ CIIF, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná. A identificação das espécies de insetos foi feita por: L. Marinoni (Diptera, Syrphidae), C. Carvalho (Diptera, Muscidae), L. M. Almeida (Coloptera), O. Mielke (Lepidoptera), K. Zanol (Hemiptera), J. Grazia (Hemiptera) e Pe J. S. Moure (Hymenoptera).

2.3. HÁBITAT

Foram definidos quatro habitats nas áreas de estudo:

- a) borda de mata semidecídua: área mais seca onde ocorre incidência direta de radiação solar por algumas horas do dia;
- b) interior de mata semidecídua: área seca, sombreada, a partir de 10 m da borda da mata;
- c) borda de mata higrófila: área que apresenta afloramento de lençol freático e que recebe insolação direta; e
- d) interior de mata higrófila: área alagada a maior parte do ano, sombreada, a partir de 10 m da borda.

Na Reserva de Santa Genebra foram feitos levantamentos em 3200 m² em borda e 910 m² em interior de mata semidecídua, e 800 m² na borda e 1120 m² no interior de mata higrófila. Na Estação Experimental de Jundiá foram registradas as piperáceas de 2230 m² de borda e 1500 m² de interior de mata semidecídua e 1920 m² de interior de mata higrófila. O levantamento foi feito nos caminhos já presentes na borda e interior da mata, e em transectos feitos deliberadamente para a coleta de dados deste estudo. Ao longo destes transectos, foram tomadas como unidades amostrais quadrados de 1 m x 1 m para o cálculo da densidade absoluta (número de indivíduos de cada espécie encontrado em uma unidade de área amostral), da frequência relativa (número de ocorrências de determinada espécie em relação percentual ao número total de ocorrências de todas as espécies) e da fidelidade ao habitat (Goldsmith & Harrison, 1976; Meguro, 1994). A fidelidade refere-se ao grau de restrição de uma espécie a um determinado tipo

de hábitat, e pode ser: exclusiva, quando ocorre sempre ou quase sempre em um tipo de hábitat, seletiva, quando encontra-se predominantemente em um tipo de hábitat e raramente em outros, preferencial, quando abundante em um hábitat mas presente também em outros, e indiferente, sem afinidade pronunciada por nenhum hábitat em particular (cf. Braun-Blanquet, 1936).

2.4. FENOLOGIA

A fenologia das espécies de Piperaceae foi estudada em quatro níveis: da comunidade, da população, do indivíduo e da inflorescência. As observações fenológicas foram feitas em cinco indivíduos adultos de cada espécie de janeiro a dezembro de 1995 na Reserva de Santa Genebra e Parque Ecológico de São Carlos, e de abril a dezembro de 1995 na Estação Experimental de Jundiáí.

Em nível da comunidade, os períodos de floração e frutificação foram registrados e relacionados a variáveis meteorológicas. Em nível das populações, as épocas de formação das inflorescências, de maturação das flores e de apresentação de infrutescências foram registradas para cada indivíduo. As épocas de floração foram então relacionadas com variáveis meteorológicas. Em nível individual e das inflorescências, foram feitas observações semanais em 10 inflorescências escolhidas ao acaso. De cada inflorescência eram tomadas as medidas de comprimento e largura, utilizando paquímetro graduado em décimos de milímetros, e registrado o estágio de desenvolvimento das flores.

As fenofases foram definidas como:

1) formação de inflorescências: indivíduos apresentavam inflorescências com botões florais;

- 2) floração: indivíduos apresentavam inflorescências com flores em antese; e
- 3) frutificação: indivíduos apresentavam infrutescências.

As estratégias de floração a nível específico foram definidas como (modificado de Morellato, 1991 e de Newstrom *et al.*, 1994):

- 1) contínua: pelo menos um indivíduo de determinada espécie floresce de forma constante ao longo do ano, podendo existir um intervalo de até dois meses sem flores em antese;
- 2) episódica: indivíduos florescem em vários períodos do ano, separados por meses sem flores em antese; e
- 3) sazonal: os indivíduos florescerem uma vez por ano em períodos variados, podendo ser de até quatro meses.

As estratégias de formação de inflorescências seguiu a mesma classificação descrita acima para a floração, mas as de frutificação foram definidas como (modificado de Morellato, 1991 e de Newstrom *et al.*, 1994):

- 1) contínua: a espécie apresenta indivíduos com infrutescências ao longo de todo o ano, podendo ocorrer ausência de infrutescências por até dois meses;
- 2) longa: a espécie apresenta indivíduos com infrutescências por mais de quatro meses ao ano; e
- 3) sazonal: a duração da frutificação apresentada pela espécie é de até cinco meses no ano.

2.5. MORFOLOGIA FLORAL

Inflorescências e infrutescências das espécies de Piperaceae foram examinadas no campo e em laboratório, e a terminologia foi adotada de acordo

com Radford *et al.* (1974), Ferri *et al.* (1981), Weberling (1992), Bell (1993), Punt *et al.* (1994) e Spjut (1994).

O número médio de flores nas inflorescências de cada espécie de piperácea foi contado em cinco inflorescências, cada uma de um indivíduo. Foram analisadas as características morfológicas das flores.

Dez inflorescências marcadas foram acompanhadas semanalmente para verificar modificações na coloração e na posição nos ramos. A coloração das inflorescências e infrutescências foram caracterizadas seguindo o guia de cores de Smithe (1975). A presença de odor nas inflorescências foi verificada no campo, por observação direta nos indivíduos, e também por dois testes em laboratório. Cinco inflorescências foram colocadas em frasco fechado, mantido por uma hora na geladeira, e a seguir o odor foi verificado por 4-6 pessoas¹¹. Além disso, os osmóforos foram detectados através do teste com vermelho neutro 1:1.000 (Dafni, 1992). A detecção de néctar nas flores das piperáceas foi feita por meio de observação das inflorescências sob lupa e através da coloração de regiões nectaríferas utilizando solução de vermelho neutro 1:10.000 (Kerns & Inouye, 1993).

2.6. SISTEMA REPRODUTIVO

Nos indivíduos marcados de cada espécie (Tabela 2) foi verificado se todas as flores eram hermafroditas e os indivíduos dióicos.

Para análise do sistema de compatibilidade, principalmente da ocorrência de autopolinização espontânea, várias inflorescências em pré-antese, em

¹¹ Alunos e professores do Departamento de Botânica, IB, Unicamp.

diferentes ramos de três indivíduos de cada espécie, eram isoladas com sacos de papel vegetal para impedir polinização cruzada (Sasikumar *et al.*, 1992). Dentre as inflorescências isoladas, foram escolhidas 10 que apresentavam os sacos não danificados após 10-20 dias do período de polinização em cada indivíduo (portanto, 30 inflorescências por espécie) para verificar a formação de frutos. Trinta inflorescências marcadas mantidas em condições naturais foram tomadas como controle.

A ocorrência de separação espacial das anteras e estigmas (hercogamia) e/ou temporal da receptividade estigmática e apresentação do pólen (dicogamia) foi verificada através da análise morfológica das flores e do acompanhamento fenológico das flores. A nomenclatura seguiu Lloyd & Webb (1986).

A receptividade estigmática ao longo do desenvolvimento das flores e inflorescências foi testada com peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (Zeisler, 1938). O período de deiscência das anteras foi verificado através de observações diárias no campo.

Polinizações controladas não demonstraram resultados satisfatórios pelo fato da emasculação danificar grande parte dos estigmas, semelhante ao que ocorreu em outros estudos sobre sistemas reprodutivos de piperáceas (Martin & Gregory, 1962; Sasikumar *et al.*, 1992).

2.7. POLINIZAÇÃO

A polinização através do vento foi testada isolando-se 10 inflorescências imaturas em sacos de filó, de três indivíduos de cada espécie (Kerns & Inouye,

1993). Trinta inflorescências imaturas foram marcadas para controle e após 10-20 dias do período de polinização de cada indivíduo.

O registro de visitantes florais nas piperáceas foi feito através de observação direta em 10-20 inflorescências entre 06:00-18:00 h, geralmente em dias seguidos (Dafni, 1992). Cada espécie de Piperaceae da Reserva de Santa Genebra recebeu ca. 60 horas de observação, enquanto que as duas espécies de *Piper* da Estação Experimental de Jundiaí foram estudadas das 10:00-16:00 h, perfazendo um total de 30 horas de observação, e *Pothomorphe umbellata* por 8 horas das 08:00-16:00 h. O registro de visitantes foi feito em 1995 para a maioria das piperáceas, e em 1996 para *Ottonia propinqua*. As observações em *Piper aduncum* foram realizadas em fevereiro de 1995, *P. amalago* em março e abril, *P. arboreum* em abril, *P. crassinervium* em maio, *P. gaudichaudianum* em março, *P. glabratum* em maio, *P. macedoi* em abril, *P. mikanianum* em outubro, *P. mollicomum* em outubro, *P. regnelli* em julho, *P. xylosteoides* em setembro, *Ottonia martiana* em agosto, *O. propinqua* em novembro, *Peperomia alata* em setembro, *P. circinnata* em setembro e outubro, *P. rotundifolia* em novembro, *P. urocarpa* em junho e *Pothomorphe umbellata* em agosto.

Exemplares de cada espécie de inseto foram capturados com auxílio de puçá e anestesiados utilizando éter sulfúrico. Cada indivíduo era colocado em um frasco separado e limpo e, no laboratório, eram observados sob lupa e microscópio para verificar a presença de grãos de pólen aderidos ao corpo.

O horário de visita de cada indivíduo de inseto era anotado para registrar a quantidade de visitas ao longo do dia nas inflorescências. A atividade dos insetos nas flores foi caracterizada através de observações diretas no campo e de fotografias. Foram registrados encontros agonísticos com outras espécies,

comportamento de coleta de pólen, número de inflorescências visitadas e duração das visitas dos principais grupos de visitantes florais. A nomenclatura utilizada para a morfologia externa dos insetos seguiu McAlpine (1981).

2.8. REPRODUÇÃO VEGETATIVA

A reprodução vegetativa das piperáceas foi verificada através da análise da parte subterrânea. A base dos indivíduos foi escavada e a ausência de raiz pivotante e/ou indícios de rizomas foram tomados como indicativo da planta ter se originado vegetativamente. Também foi considerada existência de reprodução vegetativa quando ramos novos cresciam a partir de outros que haviam sido quebrados, e quando havia raízes emergindo dos nós de ramos fragmentados ou prostrados ao solo (cf. Gartner, 1989; Greig, 1993a).

2.9. ANÁLISE ESTATÍSTICA

As informações coletadas nas populações e indivíduos de piperáceas foram descritas utilizando-se a média aritmética e o desvio padrão, com aproximação de duas decimais (Ayres & Ayres-Junior, 1987).

A influência das variáveis meteorológicas sobre a fenologia floral nas populações e na comunidade das espécies de piperáceas foi verificada utilizando o coeficiente de correlação de Spearman, r_s (Zar, 1996). A significância dos valores de r_s obtidos foi testada tomando-se como hipótese de nulidade (H_0) que não há associação entre variáveis meteorológicas e eventos fenológicos ($r = 0$) e a hipótese alternativa (H_1) que há associação entre as duas variáveis estudadas

($r \neq 0$). A significância de r_s foi estimada segundo Zar (1996). O nível de decisão foi $\alpha < 0,1$, pois devido a amostra ser pequena ($n = 12$) este nível ainda pode estar indicando significado biológico na associação (A. X. Linhares, com. pess.).

Para testar a diferença na formação de frutos entre inflorescências ensacadas e controle, nos testes de sistema reprodutivo e de anemofilia, foi feito o cálculo do χ^2 em tabelas de contingência 2x2 (Beiguelman, 1991). A hipótese nula (H_0) foi que as inflorescências desenvolvem frutos por autopolinização espontânea/polinização por vento (N tratamento = N controle), e a hipótese alternativa (H_1) foi de que não ocorre autopolinização espontânea/polinização por vento (N tratamento $\neq$ N controle). O nível de decisão foi $\alpha = 0,05$ com 1 grau de liberdade.

O cálculo da semelhança faunística entre os visitantes florais das piperáceas foi feito através da análise de agrupamento ("cluster analysis") (Ludwig & Reynolds, 1988¹²). O propósito desta análise foi a de definir grupos de piperáceas (unidades amostrais) de acordo com o número e a abundância das espécies de visitantes florais. As unidades amostrais mais similares foram agrupadas, formando uma figura hierárquica denominada dendrograma. A distância euclidiana relativa foi utilizada como medida de similaridade das unidades amostrais quanto a composição e abundância dos visitantes. Esta medida incorpora a abundância total das espécies de insetos dentro de cada unidade amostral, de tal forma que a medida final da distância é relativa às diferenças na abundância de todas as unidades amostrais. A estratégia de ligação entre os grupos foi a média de grupo, que calcula a média de todas as distâncias entre as unidades amostrais de um grupo já formado com outro. A

¹² Computação feita através do PC-ORD versão 2.01, do Curso de Campo/PG-Ecologia/IB/Unicamp.

delimitação de agrupamentos maiores (mais gerais) à partir da informação obtida no dendrograma foi feita à partir de uma interpretação subjetiva dos dados.

Para cada espécie de piperácea foi calculada a riqueza (S), a diversidade (índice de Shannon: H') e a equitatividade (E) dos visitantes florais (Magurran, 1988). A riqueza (S) refere-se ao número total de espécies de insetos na unidade amostral. A diversidade (H') prediz a qual espécie pertence um indivíduo escolhido ao acaso de um conjunto de S espécies e N indivíduos, e sua fórmula é: $H' = -\sum p_i \ln p_i$, onde p_i é a proporção de indivíduos encontrados na $i_{\text{ésima}}$ espécie, estimada como n_i/N . A equitatividade expressa a distribuição dos indivíduos pelas espécies encontradas na unidade amostral, e seu cálculo é feito através da fórmula $E = H'/\ln(S)$. Estes índices de diversidade foram correlacionados (correlação de Spearman, r_s) com características da morfologia floral e fenologia das espécies de Piperaceae (Zar, 1996). Foram feitas duas regressões múltiplas utilizando como variáveis dependentes a riqueza (S) e a diversidade (H) dos insetos visitantes e como variáveis independentes o comprimento e o número de flores das inflorescências (Beiguelman, 1991).

3. RESULTADOS

Foram registradas 15 espécies de Piperaceae para Reserva de Santa Genebra (RSG) e 10 para a Estação Experimental de Jundiá (EEJd). Apenas duas piperáceas ocorreram somente na EEJd. A seguir estão relacionadas as piperáceas e seus respectivos números de herbário:

- Piper aduncum* Linnaeus (UEC 35.299; IAC 31.154),
- Piper amalago* (Jacq.) Yuncker (UEC 35.300; IAC 31.151),
- Piper arboreum* Aublet (UEC 35.301; IAC 31.155),
- Piper crassinervium* H.B.K. (UEC 35.302; IAC 31.153),
- Piper gaudichaudianum* Kunth (UEC 35.303; IAC 31.150),
- Piper glabratum* Kunth (UEC 35.304; IAC 31.146),
- Piper macedoi* Yuncker (UEC 35.305; IAC 31.147),
- Piper mikanianum* (Kunth) Steudel (UEC 35.306; IAC 31.149),
- Piper mollicomum* (Kunth) (UEC 35.307; IAC 31.156),
- Piper regnelli* (Miq.) C.DC. (UEC 35.308; IAC 31.148),
- Piper xylosteoides* (Kunth) Steud. (UEC 35.309; IAC 31.152),
- Ottonia martiana* Miq. (UEC 35.311; IAC 31.161),
- Ottonia propinqua* (Kunth) (UEC 35.310; IAC 31.162),
- Peperomia alata* Ruiz & Pav. (UEC 35.312; IAC 31.159),
- Peperomia circinnata* Link (UEC 35.313; IAC 31.157),
- Peperomia rotundifolia* (L.) H.B.K. (UEC 35.314; IAC 31.158),
- Peperomia urocarpa* Fischer & Meyer (UEC 35.315; IAC 31.160), e
- Pothomorphe umbellata* (L.) Miq. (UEC 30.614)

3.1. HÁBITATS E HÁBITOS

As piperáceas ocorreram em quatro habitats nas áreas de estudo: borda e interior de mata semidecídua e borda e interior de mata higrófila. O hábito, habitat, altura e fidelidade ao habitat de cada espécie constam da Tabela 1.

Na Estação Experimental de Jundiaí (EEJd) foram encontradas as seguintes piperáceas: *Piper aduncum*, *P. amalago*, *P. crassinervium*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *P. mollicomum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides* e *Ottonia propinqua*. Na Reserva de Santa Genebra (RSG) foram registrados *Piper aduncum*, *P. amalago*, *P. crassinervium*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. mikanianum*, *P. mollicomum*, *P. regnelli*, *Ottonia martiana*, *O. propinqua*, *Peperomia alata*, *P. circinnata*, *P. rotundifolia* e *P. urocarpa*. *Pothomorphe umbellata* somente foi encontrada na borda de mata ciliar no Parque Ecológico de São Carlos.

Piper amalago foi a espécie mais freqüente na borda e interior de mata semidecídua na RSG, enquanto que na EEJd a espécie mais freqüente nestes habitats foi *P. aduncum*. Em mata higrófila, *P. aduncum* foi a mais freqüente na RSG, enquanto que *P. amalago* foi a espécie mais encontrada na EEJd. Na Figura 2 é apresentada a localização aproximada das espécies de Piperaceae da Reserva de Santa Genebra.

3.2. FENOLOGIA DA COMUNIDADE

As épocas de maturação de inflorescências nas espécies que compõem a comunidade de piperáceas da Reserva de Santa Genebra estão apresentadas na Figura 3.

TABELA 1. Espécies de Piperaceae encontradas nos habitats das áreas de estudo em 1995.

Espécie	Densidade absoluta ¹	Frequência relativa (%)	Área ²	Habitat ³	Hábito	Altura (m) ⁴	Fidelidade ao habitat ⁵
<i>Piper aduncum</i>	4,40	39,12	RSG/EEJd	1,2,a,b	arbustivo	1,66±0,21	indiferente
<i>P. amalago</i>	1,76	15,68	RSG/EEJd	1,2,a,b	arbustivo	3,40±1,40	indiferente
<i>P. arboreum</i>	0,34	03,04	RSG/EEJd	1,2,a,b	arbóreo	4,40±1,39	seletiva
<i>P. crassinervium</i>	0,51	04,50	RSG/EEJd	1,2,a,b	arbustivo	2,50±0,79	seletiva
<i>P. gaudichaudianum</i>	0,28	02,51	RSG	2,b	arbustivo	1,72±0,23	exclusiva
<i>P. glabratum</i>	0,58	05,18	RSG/EEJd	2,a,b	arbustivo	2,50±0,71	seletiva
<i>P. macedoi</i>	0,11	01,00	EEJd	2,a,b	arbustivo	2,17±0,29	seletiva
<i>P. mikanianum</i>	0,14	01,22	RSG	1,a,b	herbáceo	0,50±0,2	seletiva
<i>P. mollicomum</i>	0,45	04,03	RSG/EEJd	1,2,a,b	arbustivo	2,38±0,48	seletiva
<i>P. regnelli</i>	0,63	05,63	RSG/EEJd	2,a,b	arbustivo	2,10±0,42	seletiva
<i>P. xylosteoides</i>	1,16	10,12	EEJd	1,2,a,b	arbustivo	1,96±0,36	indiferente
<i>Ottonia martiana</i>	0,16	01,45	RSG	2,b	arbustivo	1,34±0,27	seletiva
<i>O. propinqua</i>	0,15	01,37	RSG/EEJd	1,a,b	arbustivo	1,54±0,23	seletiva
<i>Peperomia alata</i>	0,07	00,61	RSG	2,b	epífita	0,50-10	exclusiva
<i>P. circinnata</i>	0,06	00,53	RSG	1,b	epífita	0,50-15	exclusiva
<i>P. rotundifolia</i>	0,04	00,38	RSG	2,b	epífita	0,20-3	exclusiva
<i>P. urocarpa</i>	0,37	03,27	RSG	2,b	epífita	0,10-5	exclusiva
<i>Pothomorphe umbellata</i>	-	-	PESC	3,a,b	arbustivo	1,90±0,74	seletiva

⁽¹⁾ Indivíduos / ha.⁽²⁾ Área: RSG - Reserva de Santa Genebra; EEJd - Estação Experimental de Jundiá; PESC - Parque Ecológico de São Carlos.⁽³⁾ Habitat: 1 - mata semidecídua; 2 - mata higrofila; 3- mata ciliar; a - borda; b - interior.⁽⁴⁾ Altura média (± DP) de 5 indivíduos.⁽⁵⁾ Os graus de fidelidade levaram em conta o número de indivíduos registrados em cada habitat.

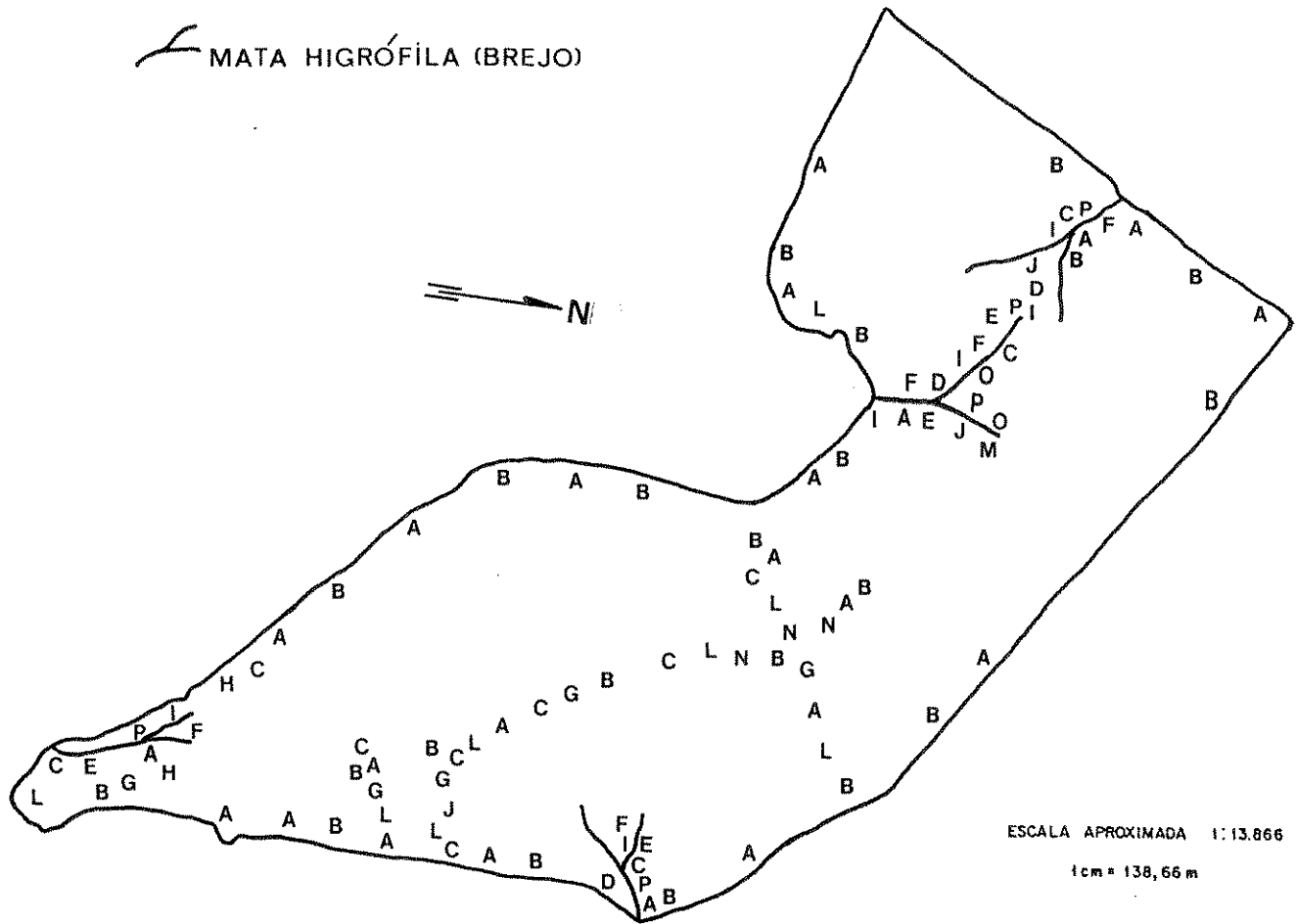


FIGURA 2. Mapa da Reserva de Santa Genebra (fonte: Arruda, 1990) indicando a localização das espécies de Piperaceae. No mapa não estão plotados todos indivíduos encontrados de cada espécie, mas somente o local aproximado onde cada espécie foi encontrada. Legenda: A - *Piper aduncum*, B - *P. amalago*, C - *P. arboreum*, D - *P. crassinervium*, E - *P. gaudichaudianum*, F - *P. glabratum*, G - *P. mikanianum*, H - *P. mollicomum*, I - *P. regnelli*, J - *Ottonia martiana*, L - *O. propinqua*, M - *Peperomia alata*, N - *P. circinnata*, O - *P. rotundifolia*, P - *P. urocarpa*.

Foi observada a presença de inflorescências ao longo de todo o ano, com pico entre agosto e outubro. Não foi encontrada correlação entre o número de espécies que floresceram a cada mês com a pluviosidade ($r_s = 0,11$; $P > 0,50$), com a temperatura média ($r_s = 0,15$; $P > 0,50$) e com a umidade relativa ($r_s = 0,01$; $P > 0,50$). A floração foi correlacionada significativamente apenas com a velocidade do vento ($r_s = 0,56$; $0,05 < P < 0,10$).

A comunidade de Piperaceae também produziu infrutescências ao longo de todo o ano, com pico de frutificação entre outubro e dezembro (Figura 3). As épocas de frutificação se correlacionaram com a pluviosidade ($r_s = 0,73$; $0,005 < P < 0,01$), com a umidade relativa ($r_s = 0,62$; $0,02 < P < 0,05$), com o vento ($r_s = 0,65$; $0,02 < P < 0,05$) e com a temperatura média ($r_s = 0,66$; $0,02 < P < 0,05$).

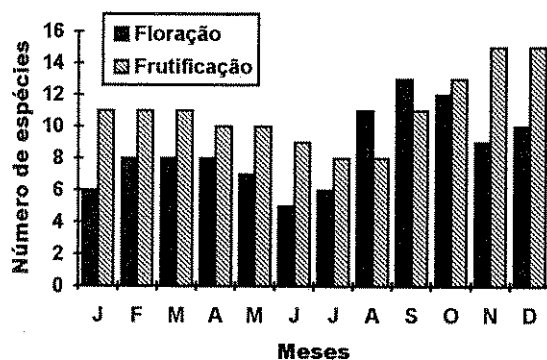


FIGURA 3. Número de espécies em floração e frutificação na comunidade de Piperaceae da Reserva de Santa Genebra em 1995.

A Figura 4 apresenta os padrões de floração das espécies de Piperaceae na mata semidecídua.

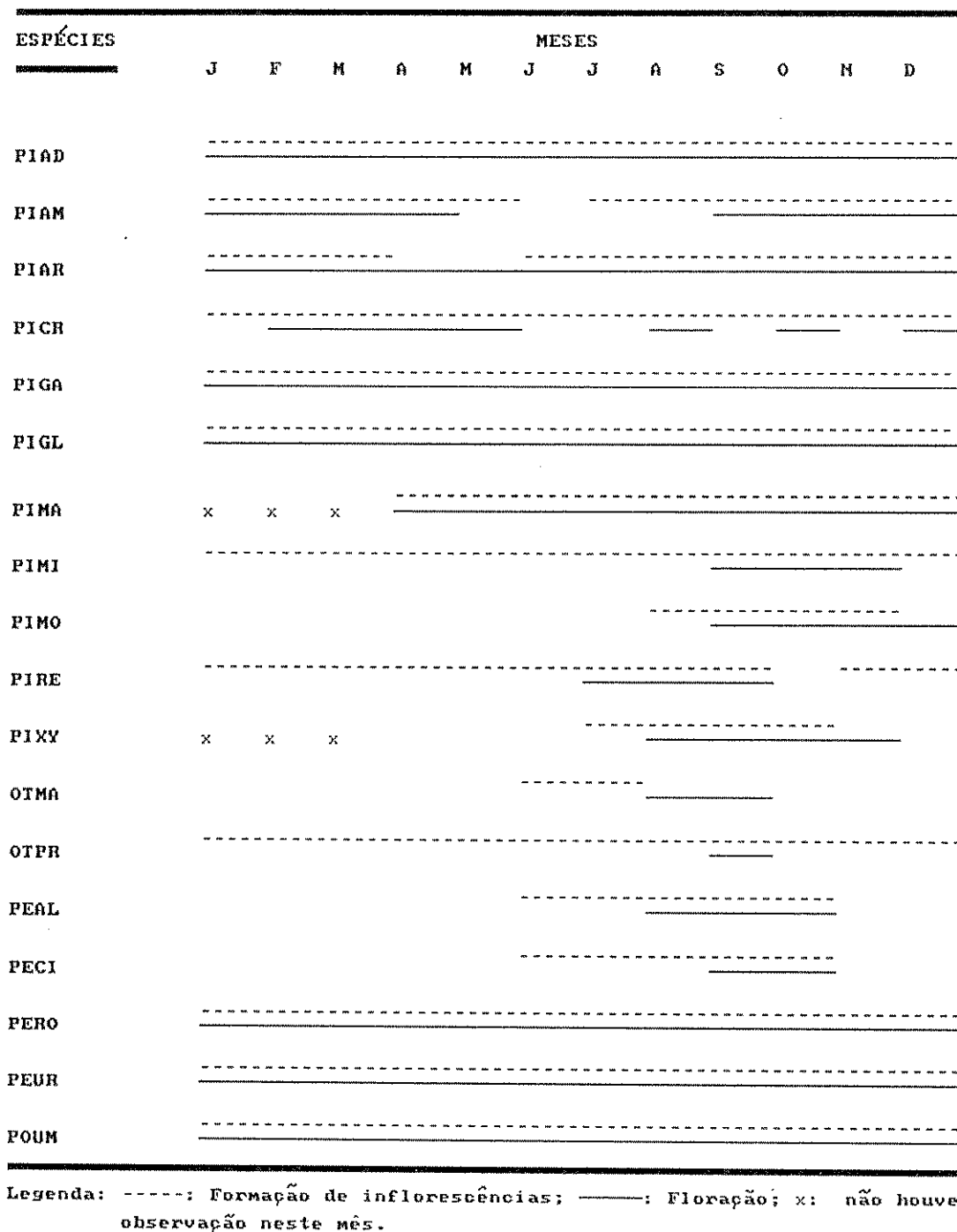


FIGURA 4. Padrões de formação de inflorescências e de floração na comunidade de Piperaceae durante o ano de 1995. Legenda: Piad: *Piper aduncum*, Piam: *P. amalago*, Piar: *P. arboreum*, Picr: *P. crassinervium*, Piga: *P. gaudichaudianum*, Pigl: *P. glabratum*, Pima: *P. macedoi*, Pimi: *P. mikanianum*, Pimo: *P. mollicomum*, Pire: *P. regnelli*, Pixy: *P. xylosteoides*, Otma: *Ottonia martiana*, Otp: *O. propinqua*, Peal: *Peperomia alata*, Peci: *P. circinnata*, Pero: *P. rotundifolia*, Peur: *P. urocarpa*, Poum: *Pothomorphe umbellata*.

3.3. FENOLOGIA DAS POPULAÇÕES

As épocas de floração e de frutificação das populações de Piperaceae são apresentadas nas Figuras 5-22. *Piper xylosteoides* e *P. macedoi* foram observadas na Estação Experimental de Jundiaí, *Pothomorphe umbellata* no Parque Ecológico de São Carlos e as demais espécies na Reserva de Santa Genebra.

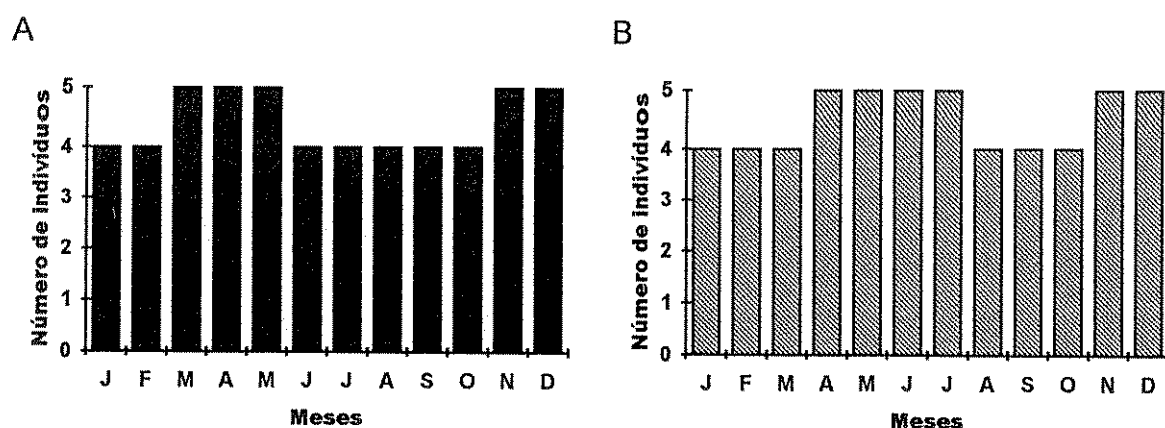


FIGURA 5. Fenologia de *Piper aduncum* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

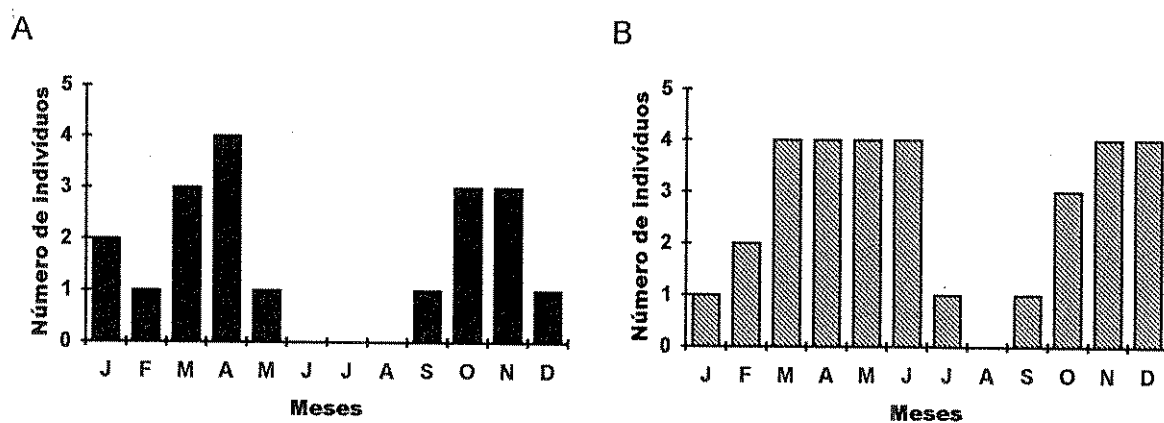


FIGURA 6. Fenologia de *Piper amalago* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

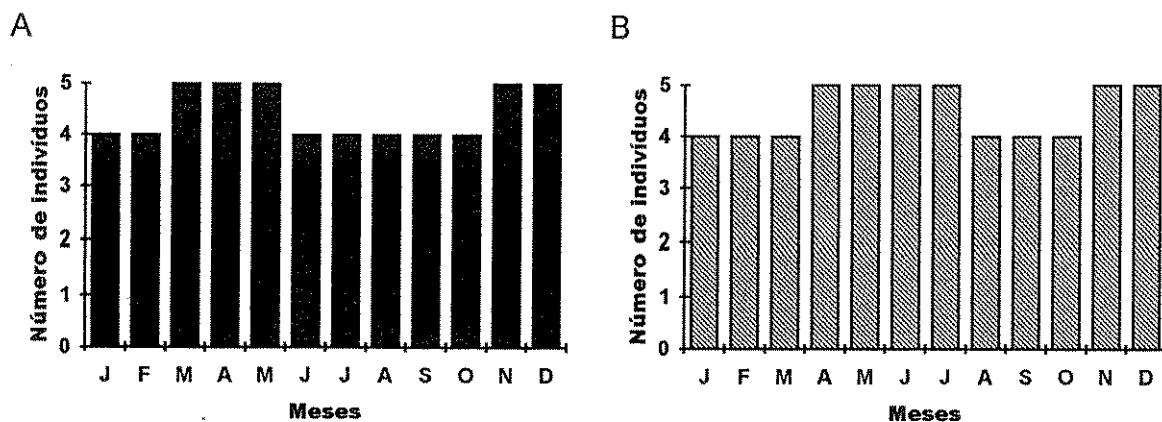


FIGURA 7. Fenologia de *Piper arboreum* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

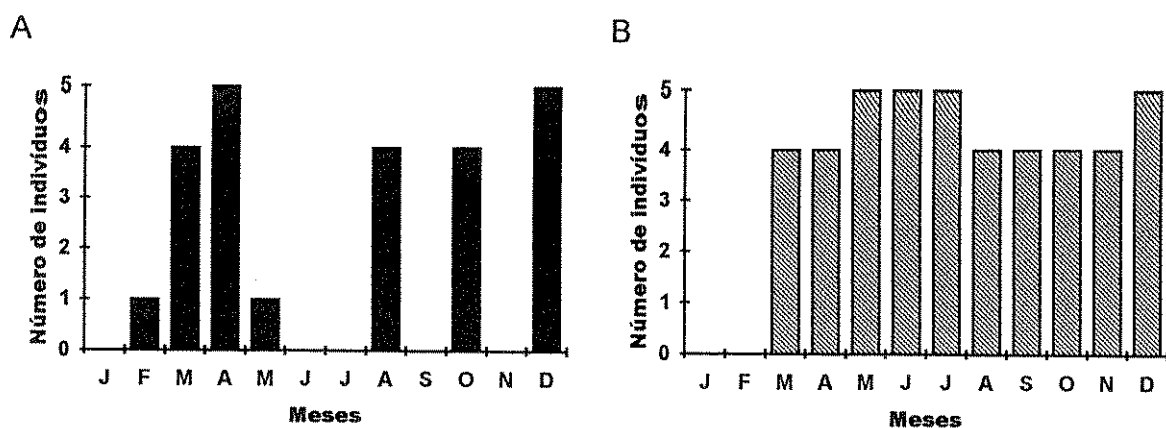


FIGURA 8. Fenologia de *Piper crassinervium* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

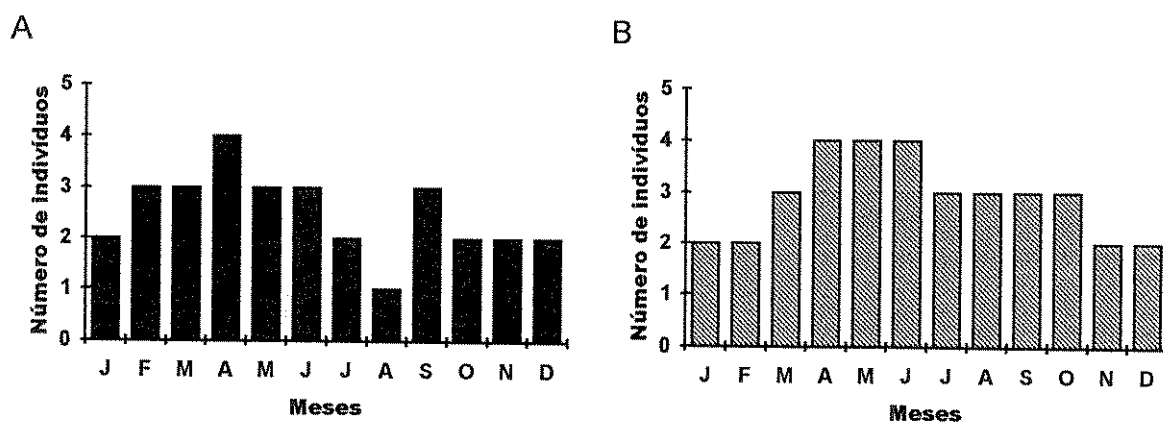


FIGURA 9. Fenologia de *Piper gaudichaudianum* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

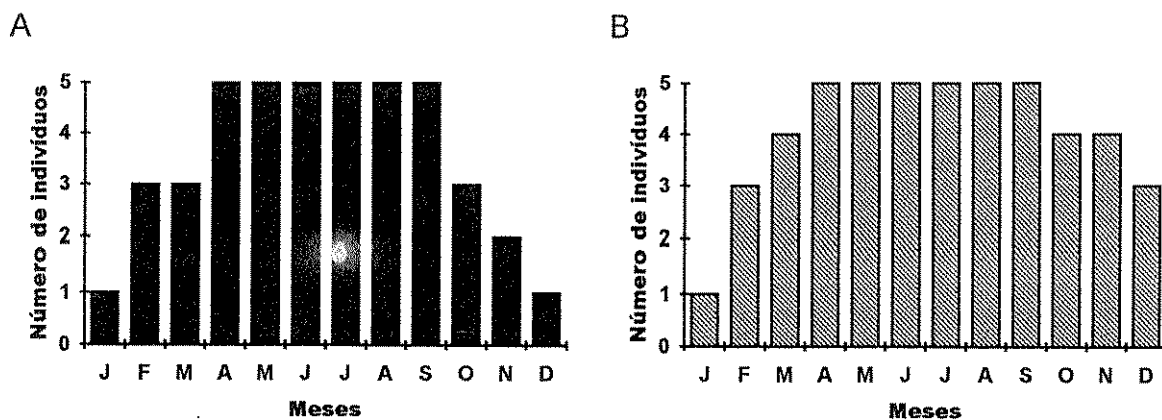


FIGURA 10. Fenologia de *Piper glabratum* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

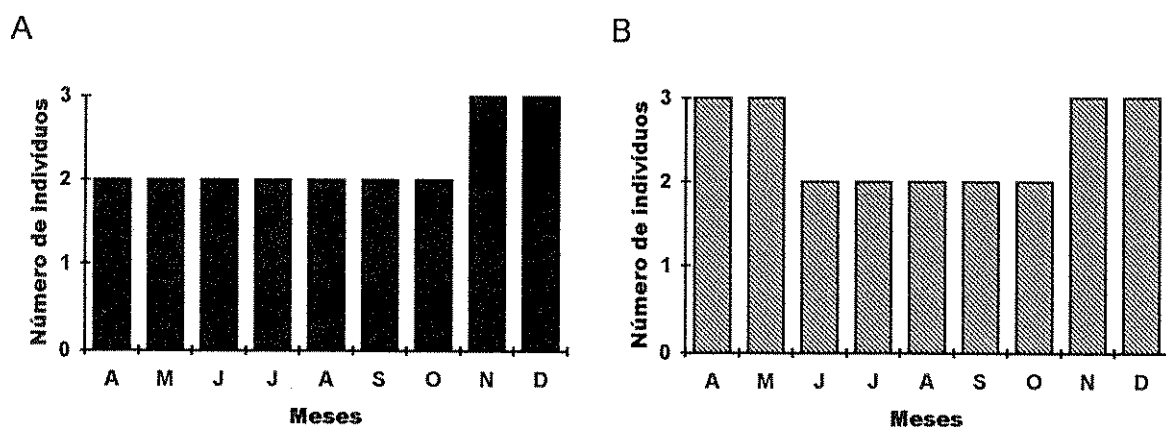


FIGURA 11. Fenologia de *Piper macedoi* na Estação Experimental de Jundiá em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

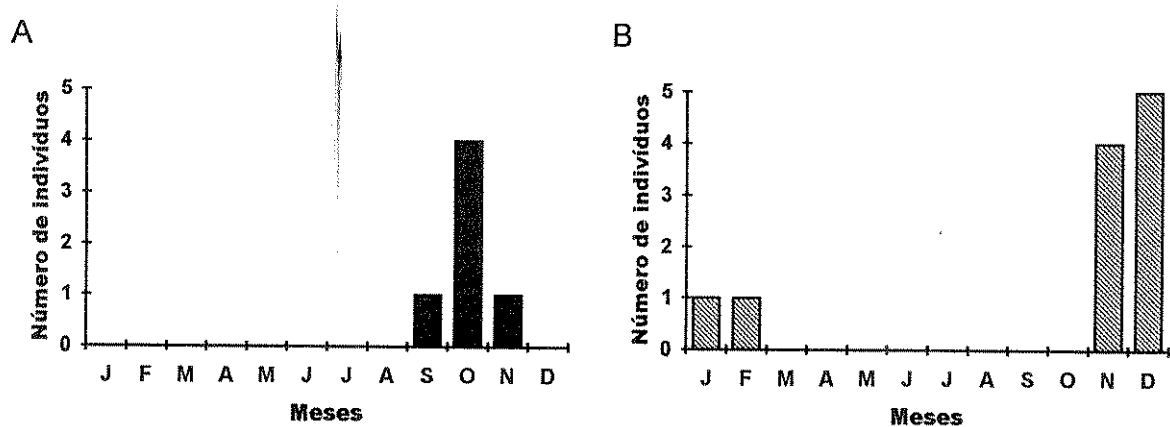


FIGURA 12. Fenologia de *Piper mikanianum* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

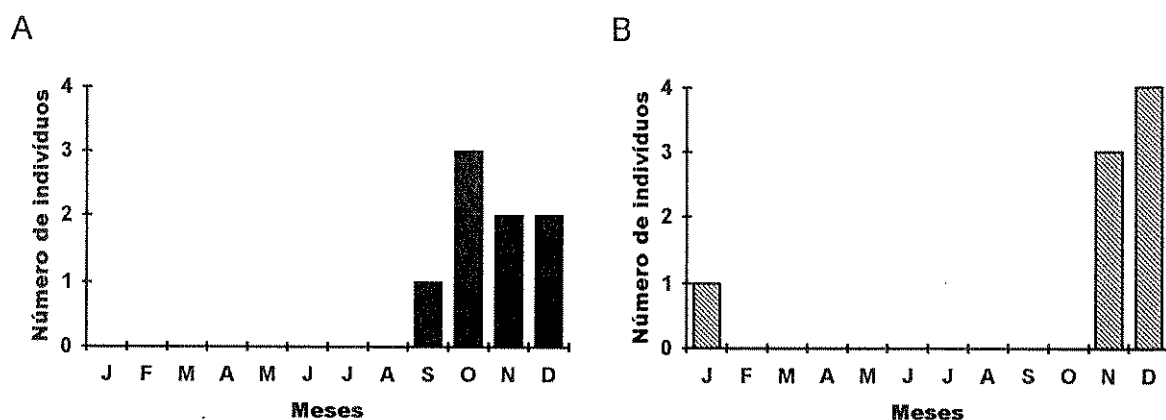


FIGURA 13. Fenologia de *Piper mollicomum* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

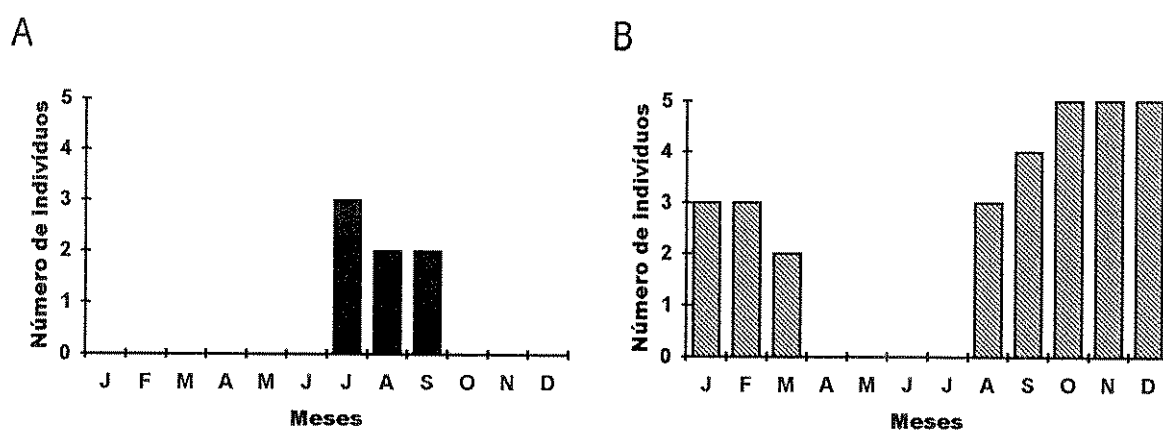


FIGURA 14. Fenologia de *Piper regnelli* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

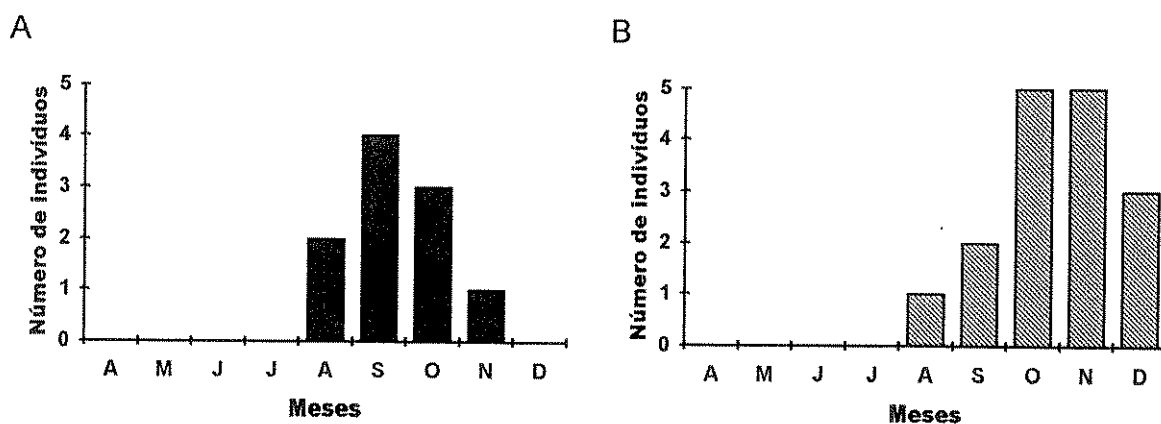


FIGURA 15. Fenologia de *Piper xylosteoides* na Estação Experimental de Jundiá em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

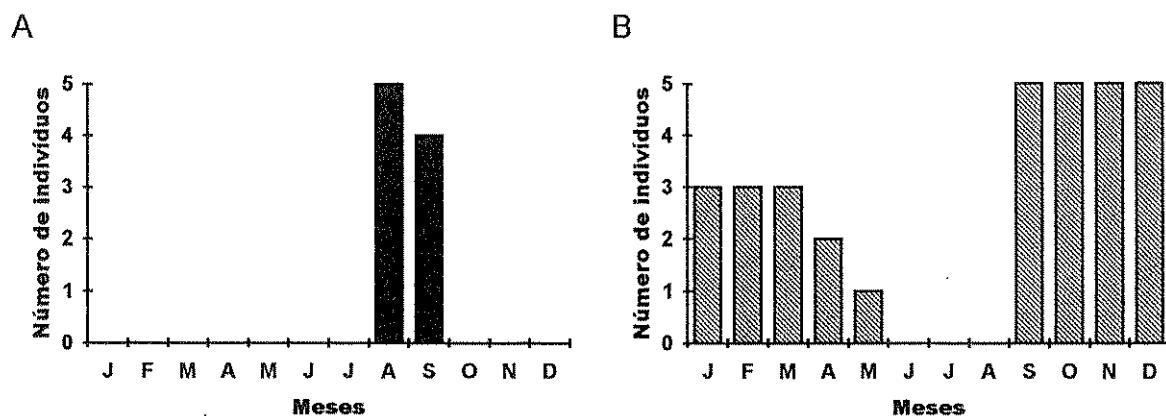


FIGURA 16. Fenologia de *Ottonia martiana* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

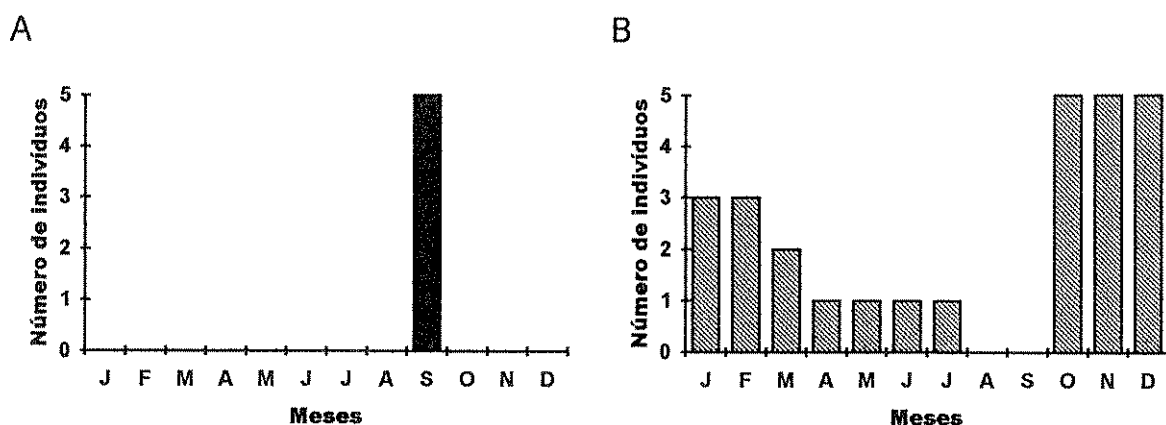


FIGURA 17. Fenologia de *Ottonia propinqua* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

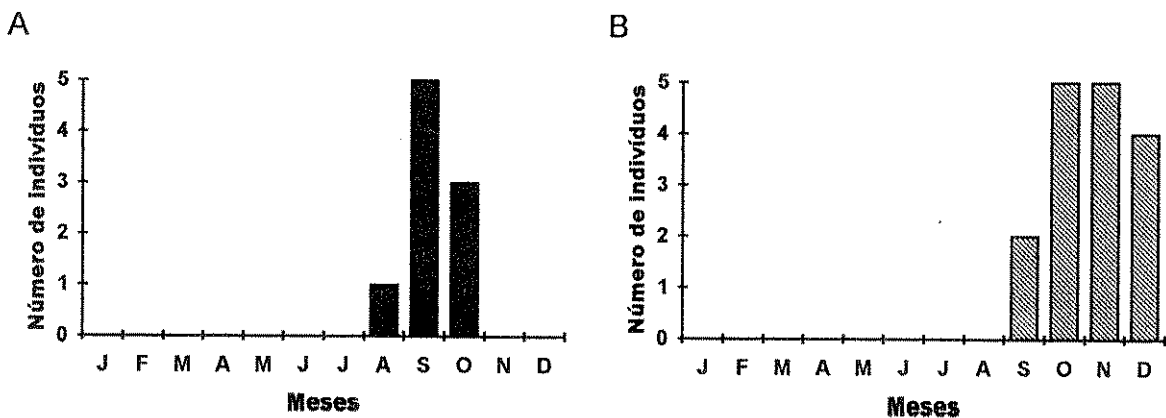


FIGURA 18. Fenologia de *Peperomia alata* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

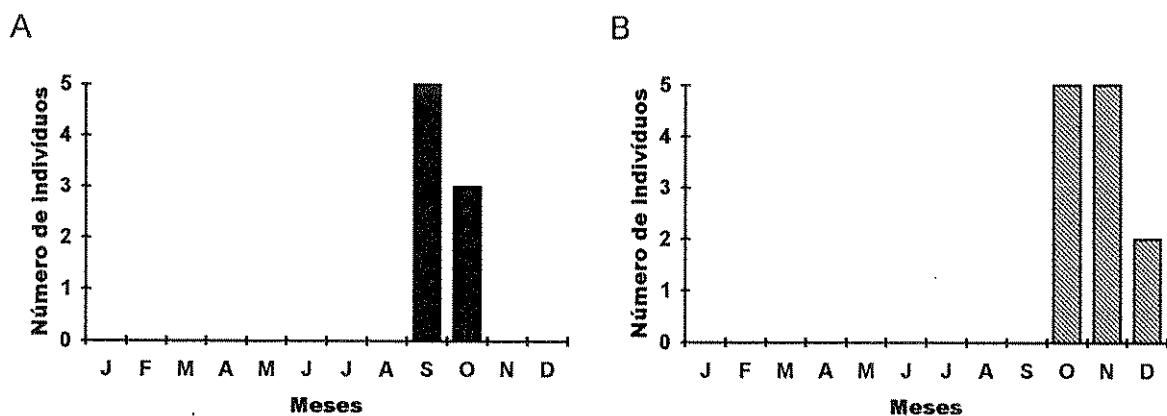


FIGURA 19. Fenologia de *Peperomia circinnata* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

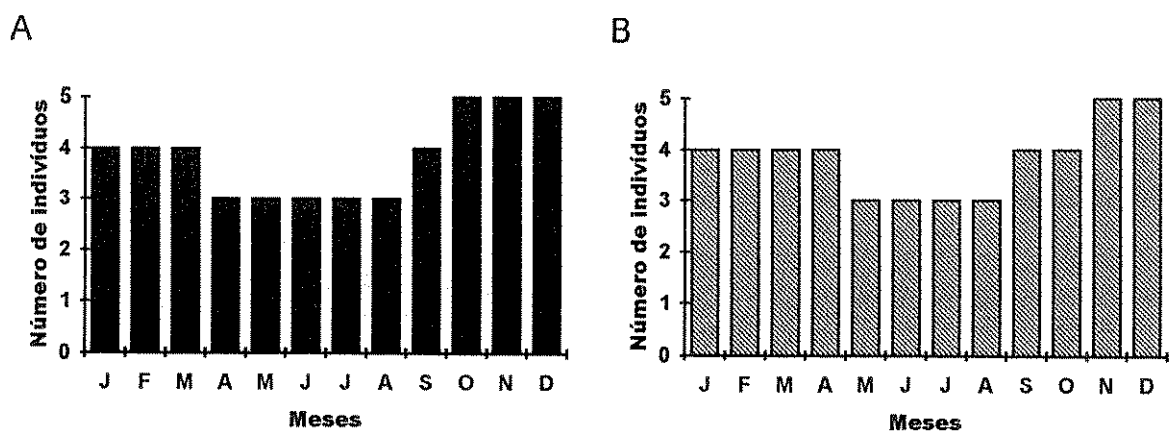


FIGURA 20. Fenologia de *Peperomia rotundifolia* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

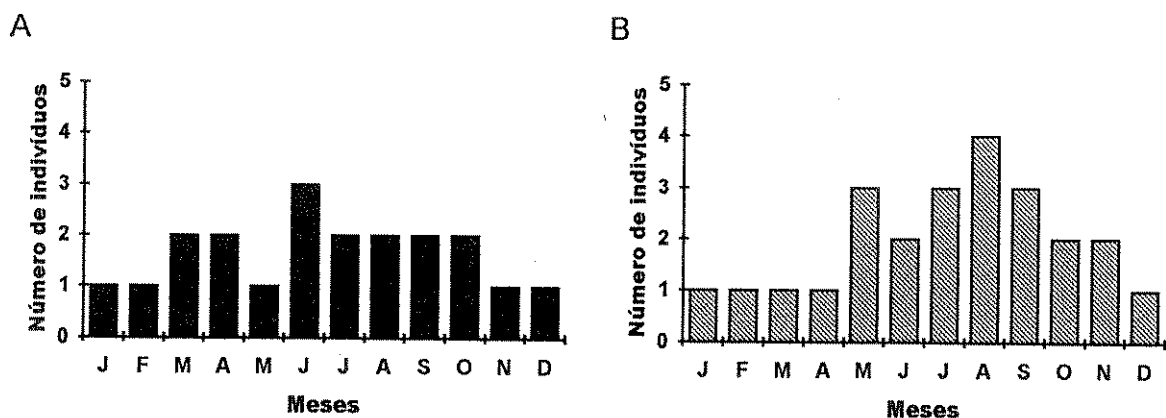


FIGURA 21. Fenologia de *Peperomia urocarpa* na Reserva de Santa Genebra em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

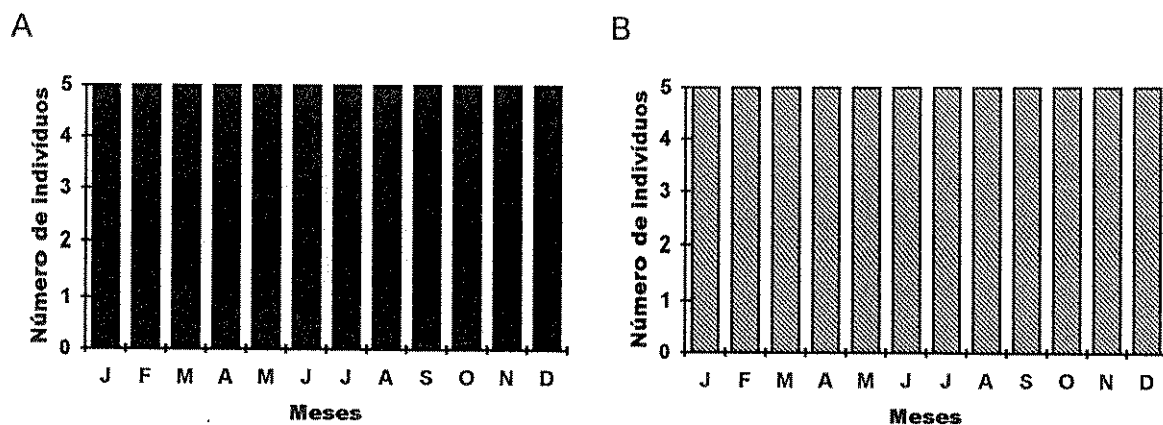


FIGURA 22. Fenologia de *Pothomorphe umbellata* no Parque Ecológico de São Carlos em 1995. A: número de indivíduos em floração; B: número de indivíduos em frutificação.

3.3.1. FORMAÇÃO DAS INFLORESCÊNCIAS

A formação de inflorescências é contínua, ou seja, ocorreu ao longo de todo o ano em *Piper aduncum*, *P. amalago*, *P. arboreum*, *P. crassinervium*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *P. regnelli*, *Peperomia rotundifolia*, *P. urocarpa* e *Pothomorphe umbellata* (Figura 4). Nestas espécies, as inflorescências se desenvolveram durante 30 a 60 dias antes do início da antese.

Em *Piper mikanianum* as inflorescências se formaram em dezembro e janeiro, mas permanecem nos ramos por vários meses antes da antese. Em *Ottonia propinqua*, as inflorescências foram formadas entre outubro e dezembro e também permaneceram por vários meses nos ramos antes da antese (Figura 4).

As espécies que apresentaram formação sazonal de inflorescências foram *Piper mollicomum*, *P. xylosteoides*, *Ottonia martiana*, *Peperomia alata* e *P. circinnata* (Figura 4).

3.3.2. FLORAÇÃO

A floração em nível populacional pode ser dividida em três padrões básicos:

- 1) floração contínua ao longo do ano, com inflorescências apresentando flores em antese todos os meses. Este padrão foi registrado em *Piper aduncum*, *P. amalago*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *Peperomia rotundifolia*, *P. urocarpa* e *Pothomorphe umbellata* (Figuras 4-6, 9-11, 20-22). A relação entre as variáveis meteorológicas sobre a floração no nível populacional nas espécies de floração contínua pode ser vista na Tabela 2. O vento se correlacionou significativamente com a floração de *Peperomia rotundifolia*. Em *Piper amalago*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *Peperomia rotundifolia* e *P. urocarpa* a floração está correlacionada significativamente a temperatura média. A pluviosidade se correlacionou significativamente com as épocas de floração de *P. amalago*, *P. glabratum*, *P. rotundifolia* e *P. urocarpa*;
- 2) floração episódica, com inflorescências apresentando flores em antese em meses intercalados. Floração episódica foi observada em *Piper arboreum* e *P. crassinervium* (Figuras 4, 7, 8). Não foi registrada relação significativa entre os períodos de floração nas populações destas espécies e as condições meteorológicas (Tabela 3);
- 3) floração sazonal, com inflorescências apresentando flores em antese no final da estação seca e início da úmida. Este padrão foi registrado em *Piper mikanianum*, *P. mollicomum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides*, *Ottonia martiana*, *O. propinqua*, *Peperomia alata* e *P. circinnata* (Figuras 4, 12-19). A relação entre as variáveis meteorológicas e a floração neste grupo de piperáceas está na Tabela

4. O aumento na velocidade do vento foi relacionado significativamente com a floração de *Piper mikanianum*, *P. mollicomum*, *Peperomia circinnata* e *P. alata*, enquanto que a diminuição da umidade relativa foi correlacionada significativamente com a floração de *Piper xylosteoides* e *Ottonia martiana*. O aumento na umidade relativa do ar e diminuição da pluviosidade foi correlacionado significativamente com a floração de *Piper regnelli*.

3.3.3. FRUTIFICAÇÃO

As infrutescências estavam presentes ao longo de todo o ano nas populações de *Piper aduncum*, *P. amalago*, *P. arboreum*, *P. crassinervium*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *Peperomia rotundifolia*, *P. urocarpa* e *Pothomorphe umbellata* (Figuras 5-11, 20-22). A frutificação foi longa em *Piper regnelli*, *Ottonia martiana* e *O. propinqua* (Figuras 14, 16, 17) e foi sazonal em *Piper mikanianum*, *P. mollicomum*, *P. xylosteoides*, *Peperomia alata* e *P. circinnata* (Figuras 12, 13, 15, 18, 19).

3.4. FENOLOGIA DOS INDIVÍDUOS

A fenologia em nível individual apresentou quatro padrões básicos entre as espécies de piperáceas:

- 1) os indivíduos apresentavam inflorescências imaturas, com flores em antese e infrutescências ao mesmo tempo nos ramos;
- 2) todos os ramos dos indivíduos apresentavam inflorescências imaturas e infrutescências, inclusive durante o período de floração;

TABELA 2. Coeficiente de correlação de Spearman (r_s) entre variáveis meteorológicas e floração no nível populacional de piperáceas que apresentaram floração contínua ao longo do ano de 1995.

Espécie	Variável	r_s	Significância ¹	
<i>Piper aduncum</i>	Pluviosidade	0,17	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	0,38	0,20<P<0,50	n.s.
	Umidade	0,22	0,20<P<0,50	n.s.
	Vento	-0,12	0,50<P<1,00	n.s.
<i>Piper amalago</i>	Pluviosidade	0,54	0,05<P<0,10	*
	Temperatura	0,57	0,05<P<0,10	*
	Umidade	0,48	0,10<P<0,20	n.s.
	Vento	0,09	0,50<P<1,00	n.s.
<i>P. gaudichaudianum</i>	Pluviosidade	0,07	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	-0,24	0,50<P<1,00	n.s.
	Umidade	0,15	0,50<P<1,00	n.s.
	Vento	-0,45	0,10<P<0,20	n.s.
<i>P. glabratum</i>	Pluviosidade	-0,83	0,001<P<0,002	*
	Temperatura	-0,82	0,001<P<0,002	*
	Umidade	-0,73	0,005<P<0,01	*
	Vento	-0,49	0,10<P<0,20	n.s.
<i>P. macedoi</i>	Pluviosidade	0,41	0,10<P<0,20	n.s.
	Temperatura	0,72	0,01<P<0,02	*
	Umidade	-0,10	0,50<P<1,00	n.s.
<i>Peperomia rotundifolia</i>	Pluviosidade	0,70	0,01<P<0,02	*
	Temperatura	0,62	0,02<P<0,05	*
	Umidade	0,54	0,05<P<0,10	*
	Vento	0,76	0,05<P<0,10	*
<i>P. urocarpa</i>	Pluviosidade	-0,61	0,02<P<0,05	*
	Temperatura	-0,64	0,02<P<0,05	*
	Umidade	-0,65	0,02<P<0,05	*
	Vento	-0,06	0,50<P<1,00	n.s.

(¹) Significância: * - significativa; n.s. - não significativa.

TABELA 3. Coeficiente de correlação de Spearman (r_s) entre variáveis meteorológicas e floração no nível populacional de piperáceas que apresentaram floração episódica ao longo do ano de 1995.

Espécie	Variável	r_s	Significância ¹	
<i>P. arboreum</i>	Pluviosidade	0,18	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	0,30	0,20<P<0,05	n.s.
	Umidade	0,18	0,50<P<1,00	n.s.
	Vento	0,04	0,50<P<1,00	n.s.
<i>P. crassinervium</i>	Pluviosidade	0,20	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	0,22	0,20<P<0,50	n.s.
	Umidade	0,27	0,20<P<0,50	n.s.
	Vento	-0,11	0,50<P<1,00	n.s.

(¹) Significância: * - significante; n.s. - não significante.

3) os indivíduos apresentavam inflorescências nos mesmos estádios em todos os ramos, ou seja, não ocorreu sobreposição de estádios; e

4) a floração e a frutificação ocorreram sem sobreposição nos ramos do mesmo indivíduo, embora houvesse inflorescências imaturas.

As inflorescências proximais de um mesmo ramo amadurecem antes das distais, a despeito do padrão que ocorre na planta.

Os indivíduos de *Piper aduncum*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *Peperomia rotundifolia*, *P. urocarpa* e *Pothomorphe umbellata* apresentaram fenologia correspondente ao padrão 1.

O padrão 2 foi encontrado em *Piper amalago*, que apresentou floração de 10 a 30 dias, em *P. mollicomum*, cuja floração dura de 15 a 30 dias, em *P. xylosteoides*, que tem a duração da floração variando de 15 a 25 dias e em *Ottonia martiana*, com floração se estendendo por 20 a 30 dias.

O padrão 3 foi encontrado em indivíduos de *Piper arboreum*, nos quais a floração dura 10 a 20 dias, de *P. mikanianum*, cuja floração dura de 10 a 15 dias, de *P. regnelli*, que permanecem em floração de 15 a 20 dias, de *Ottonia propinqua*, com floração se estendendo de 5 a 10 dias, de *Peperomia alata*, com

floração durando de 25 a 35 dias, e de *P. circinnata*, com floração de 15 a 30 dias.

O padrão 4 foi encontrado apenas em *Piper crassinervium*, que apresenta floração com duração de 8-12 dias.

TABELA 4. Coeficiente de correlação de Spearman (r_s) entre variáveis meteorológicas e floração no nível populacional de piperáceas que apresentaram floração sazonal ao longo do ano de 1995.

Espécie	Variável	r_s	Significância ¹	
<i>Piper mikanianum</i>	Pluviosidade	0,05	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	0,01	0,50<P<1,00	n.s.
	Umidade	-0,11	0,50<P<1,00	n.s.
	Vento	0,63	0,02<P<0,05	*
<i>P. mollicomum</i>	Pluviosidade	0,24	0,20<P<0,50	n.s.
	Temperatura	0,21	0,20<P<0,50	n.s.
	Umidade	0,10	0,50<P<1,00	n.s.
	Vento	0,78	0,002<P<0,005	*
<i>P. regnelli</i>	Pluviosidade	-0,58	0,02<P<0,05	*
	Temperatura	-0,44	0,10<P<0,20	n.s.
	Umidade	-0,63	0,02<P<0,05	*
	Vento	0,09	0,50<P<1,00	n.s.
<i>P. xylosteoides</i>	Pluviosidade	-0,09	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	0,17	0,50<P<1,00	n.s.
	Umidade	-0,76	0,005<P<0,01	*
<i>Ottonia martiana</i>	Pluviosidade	-0,47	0,10<P<0,20	n.s.
	Temperatura	-0,18	0,50<P<1,00	n.s.
	Umidade	-0,53	0,05<P<0,10	*
	Vento	0,29	0,20<P<0,50	n.s.
<i>O. propinqua</i>	Pluviosidade	-0,13	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	-0,22	0,20<P<0,50	n.s.
	Umidade	-0,22	0,20<P<0,50	n.s.
	Vento	0,48	0,10<P<0,20	n.s.
<i>Peperomia alata</i>	Pluviosidade	-0,27	0,20<P<0,50	n.s.
	Temperatura	-0,27	0,20<P<0,50	n.s.
	Umidade	-0,33	0,20<P<0,50	n.s.
	Vento	0,52	0,05<P<0,10	*
<i>P. circinnata</i>	Pluviosidade	-0,02	0,50<P<1,00	n.s.
	Temperatura	-0,26	0,20<P<0,50	n.s.
	Umidade	-0,09	0,50<P<1,00	n.s.
	Vento	0,59	0,02<P<0,05	*

(¹) Significância: * - significante; n.s. - não significante.

3.5. FENOLOGIA DAS INFLORESCÊNCIAS

As inflorescências apresentaram três padrões fenológicos:

- 1) as flores proximais apresentaram antese antes das distais;
- 2) as flores de toda a inflorescência apresentaram antese ao mesmo tempo; e
- 3) as flores proximais apresentaram antese primeiro em algumas inflorescências, enquanto que em outras as flores distais amadurecem antes.

O primeiro padrão foi encontrado nas espécies descritas a seguir. *Piper aduncum* apresentou inflorescências com flores maduras por $7,7 \pm 1,42$ dias ($\bar{x} \pm DP$, $N = 10$), que cresceram continuamente (Tabela 5). Em *P. amalago* as flores permaneceram receptivas $5,10 \pm 1,20$ dias, sendo que após a floração ocorre aborto de 5 a 20% da parte distal das inflorescências (Tabela 5). *Piper arboreum* apresentou inflorescências durando $3,10 \pm 0,88$ dias e crescimento contínuo (Tabela 5). Em *P. crassinervium* as inflorescências duraram $6,20 \pm 0,92$ dias, e o aumento no comprimento e no diâmetro foi constante (Tabela 5). *Piper gaudichaudianum* apresentou inflorescências que duraram $8,90 \pm 1,29$ dias e o diâmetro apresentou aumento mais acentuado que o comprimento (Tabela 5). As inflorescências de *P. glabratum* duraram $11,70 \pm 2,45$ dias e cresceram continuamente (Tabela 5). *Piper macedoi* apresentou inflorescências com duração de $9,80 \pm 1,81$ dias e com diâmetro aumentando em proporção mais elevada que o comprimento (Tabela 5). Em *P. mollicomum* as inflorescências duraram $7,10 \pm 2,18$ dias e o diâmetro cresceu mais que o comprimento após a polinização (Tabela 5). *Ottonia martiana* apresentou flores proximais amadurecendo antes das distais, mas as anteras estiveram deiscentes de maneira aleatória ao longo do racemo. As inflorescências duraram $9,2 \pm 1,32$ dias e 10-20% da parte distal do

racemo abortou as flores após o período reprodutivo. Em *O. propinqua* as inflorescências duraram $4,00 \pm 0,82$ dias e apresentaram aborto de 10-20% das flores distais. O aumento do diâmetro em proporção mais elevada que o comprimento nas inflorescências de *Ottonia* reflete o crescimento do pedicelo das flores (Tabela 5). *Peperomia alata* teve inflorescências durando $9,00 \pm 0,94$ dias e o aumento do diâmetro na fase pós-floral foi devido ao surgimento do pseudo-pedicelo nos frutos (Tabela 5). Em *P. urocarpa* as inflorescências duraram $10,00 \pm 1,41$ dias e o decréscimo no comprimento da inflorescência pós-floral foi devido ao aborto da parte distal (Tabela 5). Em *P. circinnata* e *P. rotundifolia* as inflorescências duraram $17,10 \pm 2,92$ dias, com diâmetro aumentando acentuadamente após a polinização devido ao surgimento dos pseudo-pedicelos nos frutos (Tabela 5).

O segundo padrão fenológico foi encontrado em *Piper mikanianum*, na qual as inflorescências duraram $4,1 \pm 0,88$ dias e os 20% distais das inflorescências não desenvolveram flores nem frutos (Tabela 5); *P. xylosteoides*, com inflorescências durando $6,00 \pm 0,94$ dias e crescimento contínuo (Tabela 5); e *Pothomorphe umbellata*, com inflorescências durando de sete a quinze dias e crescimento contínuo (Tabela 5).

O terceiro padrão fenológico foi observado apenas em *Piper regnelli*, na qual cerca de 10% das inflorescências tiveram as flores distais amadurecendo antes das proximais. As inflorescências duraram $5,7 \pm 0,67$ dias e o crescimento foi constante (Tabela 5).

TABELA 5. Dimensões das inflorescências ($\bar{x} \pm DP$, N = 10) das espécies de Piperaceae em mata semidecídua no Sudeste Brasileiro. As dimensões foram registradas dez dias antes da floração (pré-floral), durante a floração (floral), e dez dias após a floração (pós-floral).

Espécie	COMPRIMENTO			LARGURA		
	Pré-floral	Floral	Pós-floral	Pré-floral	Floral	Pós-floral
<i>Piper aduncum</i>	25,83 $\pm$ 1,07	41,30 $\pm$ 4,57	58,30 $\pm$ 9,30	2,21 $\pm$ 0,17	3,00 $\pm$ 0,37	3,39 $\pm$ 0,48
<i>P. amalago</i>	36,24 $\pm$ 4,38	56,52 $\pm$ 6,95	52,20 $\pm$ 3,03	2,71 $\pm$ 0,17	3,12 $\pm$ 0,08	5,06 $\pm$ 0,13
<i>P. arboreum</i>	70,21 $\pm$ 6,73	84,05 $\pm$ 3,19	92,86 $\pm$ 2,55	3,56 $\pm$ 0,19	4,08 $\pm$ 0,10	4,29 $\pm$ 0,11
<i>P. crassinervium</i>	41,20 $\pm$ 4,60	63,50 $\pm$ 7,40	75,63 $\pm$ 3,67	4,30 $\pm$ 0,19	6,41 $\pm$ 0,97	6,61 $\pm$ 0,70
<i>P. gaudichaudianum</i>	30,93 $\pm$ 5,18	44,57 $\pm$ 3,05	54,70 $\pm$ 3,48	3,40 $\pm$ 0,18	3,79 $\pm$ 0,09	4,03 $\pm$ 0,12
<i>P. glabratum</i>	59,63 $\pm$ 4,44	70,00 $\pm$ 4,32	85,41 $\pm$ 3,69	2,83 $\pm$ 0,05	3,19 $\pm$ 0,13	3,38 $\pm$ 0,04
<i>P. macedoi</i>	59,07 $\pm$ 3,31	70,55 $\pm$ 2,26	77,30 $\pm$ 3,83	2,91 $\pm$ 0,07	3,19 $\pm$ 0,06	3,37 $\pm$ 0,05
<i>P. mikanianum</i>	25,56 $\pm$ 3,89	33,94 $\pm$ 2,99	39,21 $\pm$ 1,29	2,55 $\pm$ 0,26	3,19 $\pm$ 0,11	3,46 $\pm$ 0,07
<i>P. mollicomum</i>	87,49 $\pm$ 9,02	109,53 $\pm$ 11,39	109,71 $\pm$ 3,87	2,85 $\pm$ 0,11	3,09 $\pm$ 0,09	3,69 $\pm$ 0,24
<i>P. regnelli</i>	53,33 $\pm$ 9,27	80,59 $\pm$ 5,96	85,02 $\pm$ 3,81	4,89 $\pm$ 0,18	6,01 $\pm$ 0,14	6,77 $\pm$ 0,45
<i>P. xylosteoides</i>	40,95 $\pm$ 5,40	45,40 $\pm$ 5,61	50,25 $\pm$ 3,83	2,32 $\pm$ 0,08	2,46 $\pm$ 0,12	2,61 $\pm$ 0,09
<i>Ottonia martiana</i>	27,84 $\pm$ 3,03	31,86 $\pm$ 2,06	34,74 $\pm$ 2,87	5,11 $\pm$ 1,35	10,13 $\pm$ 0,87	12,24 $\pm$ 0,33
<i>O. propinqua</i>	67,34 $\pm$ 7,53	75,03 $\pm$ 5,84	81,85 $\pm$ 4,31	4,30 $\pm$ 0,34	8,18 $\pm$ 0,65	8,85 $\pm$ 0,46
<i>Peperomia alata</i>	67,97 $\pm$ 8,51	89,77 $\pm$ 3,41	92,61 $\pm$ 2,35	1,77 $\pm$ 0,07	2,15 $\pm$ 0,07	2,29 $\pm$ 0,07
<i>P. circinnata</i>	8,53 $\pm$ 0,74	12,32 $\pm$ 2,07	13,64 $\pm$ 1,58	0,87 $\pm$ 0,05	1,01 $\pm$ 0,09	1,13 $\pm$ 0,05
<i>P. rotundifolia</i>	6,61 $\pm$ 0,57	10,36 $\pm$ 2,21	10,46 $\pm$ 0,58	0,81 $\pm$ 0,07	1,08 $\pm$ 0,06	1,19 $\pm$ 0,07
<i>P. urocarpa</i>	88,54 $\pm$ 7,37	107,57 $\pm$ 10,56	101,57 $\pm$ 5,75	1,90 $\pm$ 0,08	2,12 $\pm$ 0,12	4,31 $\pm$ 0,29
<i>Pothomorphe umbellata</i>	70,16 $\pm$ 3,16	79,86 $\pm$ 4,13	84,62 $\pm$ 5,56	3,26 $\pm$ 0,11	3,60 $\pm$ 0,11	5,03 $\pm$ 0,33

3.6. MORFOLOGIA FLORAL

Piper e *Peperomia* apresentaram inflorescências do tipo espiga, *Ottonia* apresentou racemos e *Pothomorphe*, umbelas (Figura 23). Em todos os gêneros as flores eram aclamídeas, ou seja, sem perianto, e apresentaram simetria radial. Cada flor era subtendida por uma bráctea basal, que continuava persistente após a polinização. As infrutescências eram do tipo sorose e os frutos tipo drupa.

Os principais padrões morfológicos das flores de Piperaceae constam da Figura 24.

3.6.1. GINECEU E FRUTOS

As características do gineceu das piperáceas estudadas constam da Tabela 6. As espécies de *Peperomia* apresentaram estigmas cristados, ou seja, possuíam um tufo terminal de papilas (Figura 24). Nas espécies de *Piper*, *Ottonia* e *Pothomorphe* os estigmas eram transparentes e fundidos em um único pistilo, e quando receptivos eram úmidos.

Após a receptividade, os estigmas tornaram-se marrons e secaram, mas permaneceram nos ovários das espécies de *Piper crassinervium*, *P. gaudichaudianum*, *P. mollicomum*, e nas de *Ottonia* e de *Peperomia*. Nas demais espécies, após a receptividade, os estigmas secaram e caíram.

Os frutos das espécies de *Piper*, *Ottonia* e *Pothomorphe* apresentaram odor desagradável quando maduros. As espécies de *Peperomia* produziram frutos sem odor e com epicarpo viscoso.

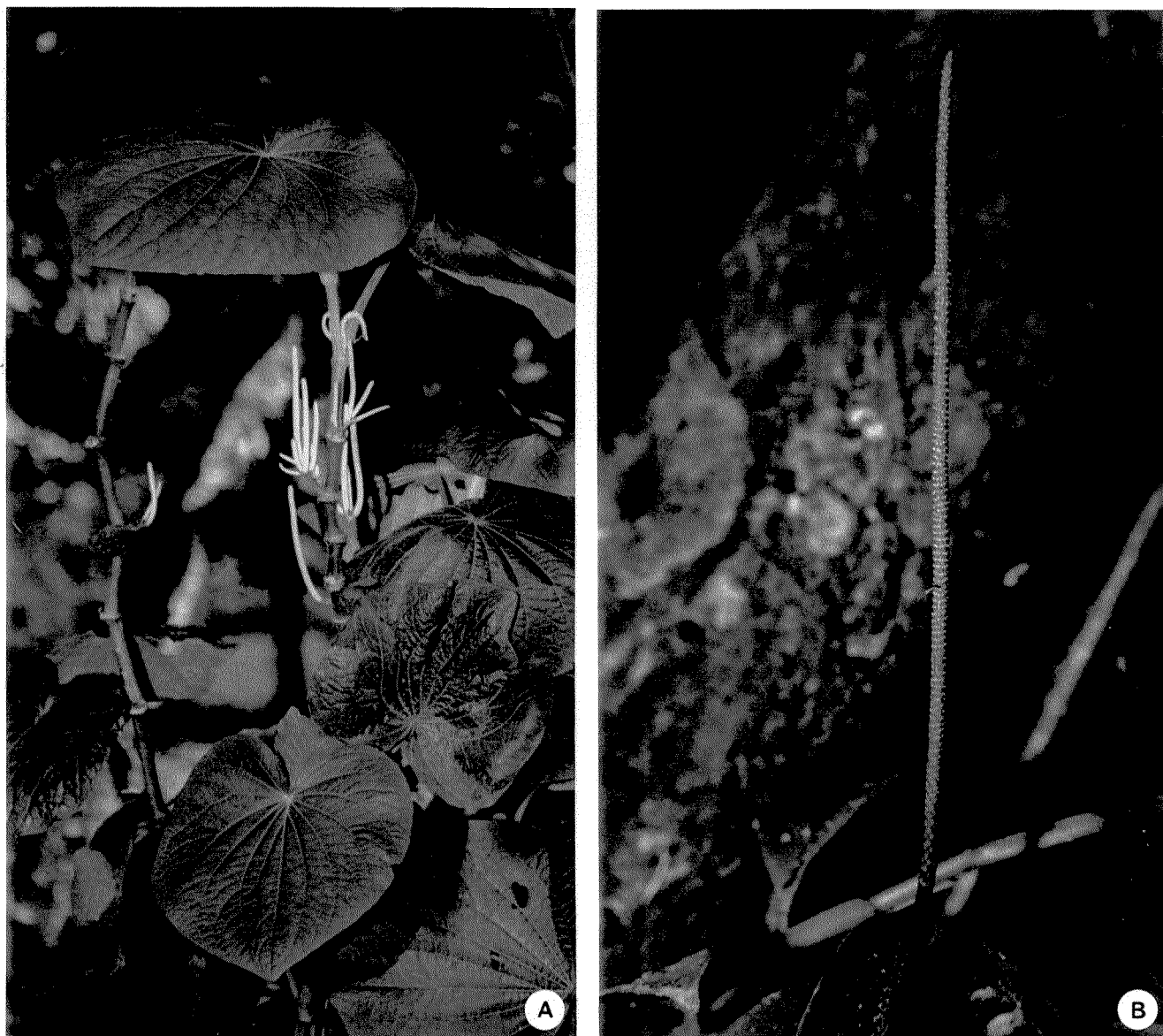


FIGURA 23. A: indivíduo de *Pothomorphe umbellata* no Parque Ecológico de São Carlos, apresentando inflorescências dispostas em umbelas, e B: inflorescência tipo espiga de *Peperomia alata* na Reserva de Santa Genebra.

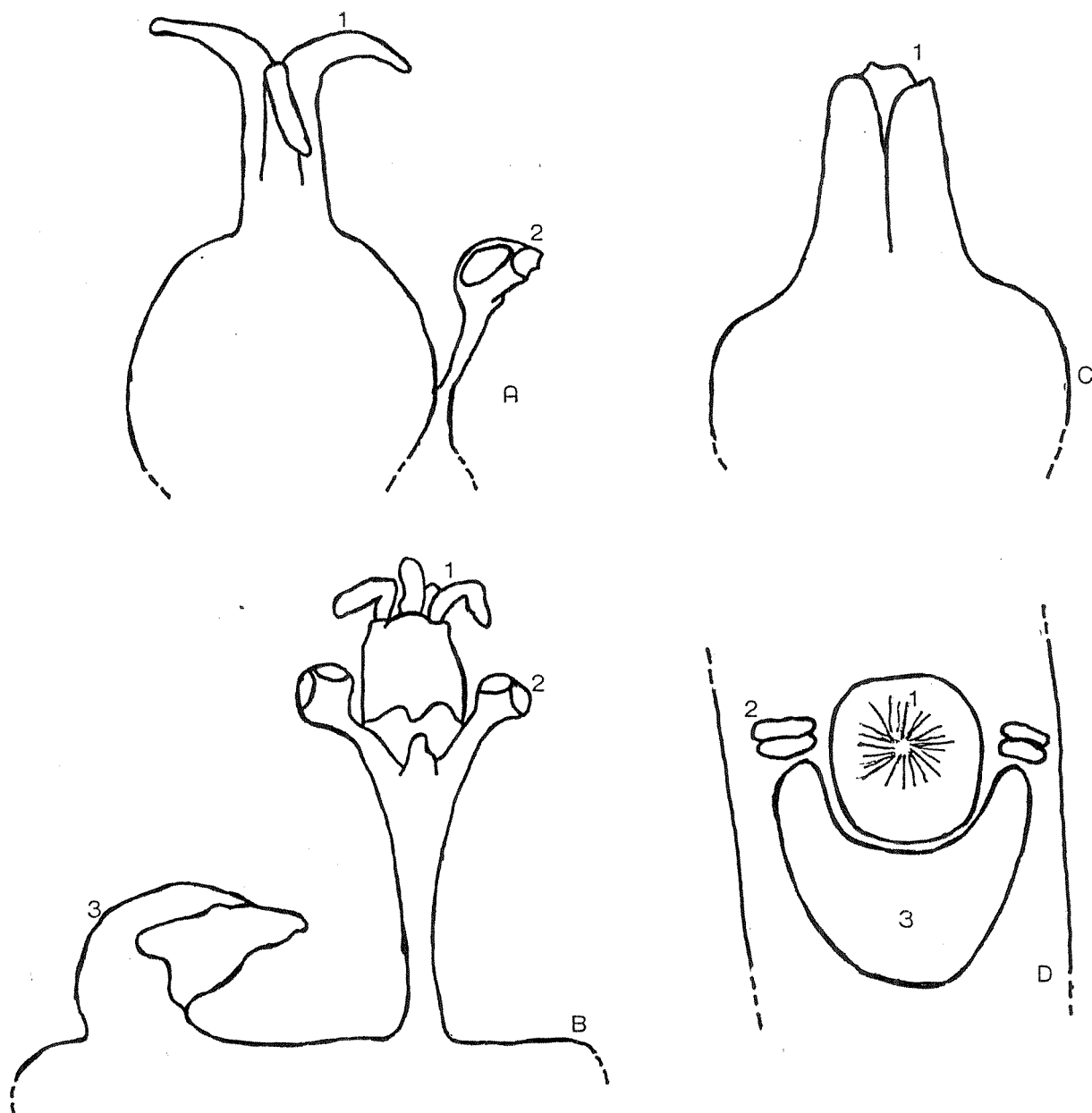


FIGURA 24. Os diversos tipos florais encontrados em Piperaceae. A; flor de *Piper crassinervium* em vista lateral mostrando estigmas decurrentes e estame filântero extrorso; B: flor de *Ottonia martiana* em vista lateral mostrando ovário, estames e bráctea; C: flor de *Piper amalago* em vista lateral mostrando estigma clavado e D: flor de *Peperomia alata* em vista frontal mostrando estigma cristado. 1: estigmas; 2: estames e 3: brácteas.

TABELA 6. Características do gineceu e do fruto das espécies de Piperaceae que ocorrem em mata semidecídua.

Espécie	Estigma Tipo ¹	Estigma Cor	Estigma Número	Ovário tipo ²	Comprimento estilete (mm)	Fruto cor	Fruto Forma
<i>Piper aduncum</i>	1	verde	três	1	0,5	verde	obovóide
<i>P. amalago</i>	2	branco	três/quatro	1	1,5	verde	ovóide
<i>P. arboreum</i>	2	branco	três	1	1,0	verde	oblongo
<i>P. crassinervium</i>	1	branco	três	1	2,0	verde	oblongo
<i>P. gaudichaudianum</i>	1	amarelo	três	2	séssil	verde	ovóide
<i>P. glabratum</i>	1	verde	três	2	séssil	verde	obpiramidal
<i>P. macedoi</i>	1	branco	três	2	séssil	verde	oblongo
<i>P. mikanianum</i>	1	branco	três	1	0,5	verde	obpiramidal
<i>P. mollicomum</i>	1	branco	três	1	0,5	verde	obovóide
<i>P. regnelli</i>	1	branco	três	1	1,0	verde	obpiramidal
<i>P. xylosteoides</i>	1	branco	três	1	0,2	verde	ovóide
<i>Ottonia martiana</i>	1	branco	quatro	3	séssil	verde	ovóide
<i>O. propinqua</i>	1	branco	quatro	3	séssil	verde	ovóide
<i>Peperomia alata</i>	3	verde	um	2	séssil	marrom	redondo
<i>P. circinnata</i>	3	verde	um	2	séssil	marrom	redondo
<i>P. rotundifolia</i>	3	verde	um	1	0,5	marrom	redondo
<i>P. urocarpa</i>	3	amarelo	um	2	séssil	marrom	ovóide
<i>Pothomorphe umbellata</i>	1	branco	três	2	séssil	verde	abovóide

(¹) Tipos de estigma: 1 - decurrente (alongados para baixo); 2 - clavado (em forma de taco); 3 - cristado (com um tufo terminal).

(²) Tipos de ovário: 1 - estilocarpelar (possui estilete mas não pedicelo), 2 - aestilocarpelar (não possui estilete nem pedicelo), 3 - aestilocarpépódico (possui pedicelo mas não estilete).

TABELA 7. Características do androceu das espécies de Piperaceae que ocorrem em mata semidecídua.

Espécie	Estame número	Estame tipo ¹	Filamento comprimento (mm)	Pólen cor
<i>Piper aduncum</i>	seis	1	0,5	branco
<i>P. amalago</i>	quatro	1	3,0	amarelo
<i>P. arboreum</i>	quatro	1	4,0	branco
<i>P. crassinervium</i>	quatro	1	2-4	branco
<i>P. gaudichaudianum</i>	três	1	0,3	branco
<i>P. glabratum</i>	quatro	1	0,5	branco
<i>P. macedoi</i>	quatro	1	0,5	amarelo
<i>P. mikanianum</i>	três	1	1,0	amarelo
<i>P. mollicomum</i>	três	1	1,0	branco
<i>P. regnelli</i>	três	1	1,2	branco
<i>P. xylosteoides</i>	três	1	0,2	branco
<i>Ottonia martiana</i>	quatro	1	0,8	branco
<i>O. propinqua</i>	quatro	1	1,0	branco
<i>Peperomia alata</i>	dois	2	-	branco
<i>P. circinnata</i>	dois	2	-	branco
<i>P. rotundifolia</i>	dois	1	0,5	branco
<i>P. urocarpa</i>	dois	1	0,3	branco
<i>Pothomorphe umbellata</i>	dois	1	-	branco

(¹) Tipos de estames: 1 - filântero (com antera e filamento distintos), 2 - séssil (filamento praticamente inexistente).

Os frutos eram pubescentes em *Piper aduncum*, *P. macedoi* e *P. mollicomum*, mas glabros nas demais espécies de *Piper* e nas espécies de *Peperomia*, *Ottonia* e *Pothomorphe*.

3.6.2. ANDROCEU

As principais características do androceu das piperáceas constam da Tabela 7. O pólen era pulverulento e apresentava-se em grãos separados (tipo mônada) em todas as espécies.

Os estames de *Ottonia martiana* eram adnatos aos ângulos da base do ovário, enquanto que os de *O. propinqua* eram opostos aos ângulos. Em todas as espécies as tecas dos estames eram divergentes e as anteras apresentaram deiscência longitudinal extrorsa (Figura 24). Três a quatro dias após a deiscência os estames tornaram-se marrons e caíram.

3.6.3. ATRATIVOS E RECOMPENSAS

O número de flores, posição no ramo e mudanças de coloração das inflorescências das piperáceas constam da Tabela 8.

As espécies de *Piper* provavelmente produziram néctar. Porém, não foi possível coletá-lo talvez por ocorrer em pequena quantidade ou ser muito concentrado. As fímbricas e a parte interna das brácteas foram evidenciadas como possíveis regiões nectaríficas na maioria das espécies de *Piper*, com exceção de *P. xylosteoides*, na qual não ocorreram estas evidências. Nas espécies de *Ottonia*, as regiões nectaríficas foram evidenciadas no interior das brácteas, que são sacado-galeadas, e em pontos no eixo da inflorescência, pedicelo, ovário e parede das anteras. As espécies de *Peperomia* não apresentaram regiões nectaríficas.

TABELA 8. Características das inflorescências de Piperaceae de mata semidecídua em 1995.

Espécie	Número de flores ¹	Posição da inflorescência	Cor	Odor ²	Intensidade odor ³
<i>Piper aduncum</i>	505,00±19,13	arqueada	creme	ausente	-
<i>P. amalago</i>	351,40±28,50	ereta	amarela	adocicado/cítrico	+++
<i>P. arboreum</i>	403,60±18,23	ereta	amarela	adocicado/cítrico	++
<i>P. crassinervium</i>	544,00±18,51	ereta	amarela	adocicado/cítrico	++++
<i>P. gaudichaudianum</i>	407,20±14,54	arqueada	amarela	adocicado	+
<i>P. glabratum</i>	446,00±53,20	ereta	amarela	adocicado/cítrico	++
<i>P. macedoi</i>	607,20±19,54	arqueada	amarela	adocicado/cítrico	+
<i>P. mikanianum</i>	199,20±08,29	ereta	amarela	adocicado/cítrico	++
<i>P. mollicomum</i>	577,20±54,21	arqueada	amarela	adocicado/cítrico	++
<i>P. regnelli</i>	746,20±40,06	ereta	amarela	adocicado/cítrico	++++
<i>P. xylosteoides</i>	290,20±33,12	ereta	branca	adocicado	+
<i>Ottonia martiana</i>	118,80±02,59	ereta	branca	cítrico/mofo	++
<i>O. propinqua</i>	284,60±18,05	ereta	amarela	adocicado/cítrico	+++
<i>Peperomia alata</i>	301,4±06,84	arqueadas	verde	ausente	-
<i>P. circinnata</i>	73,00±06,12	ereta	verde	ausente	-
<i>P. rotundifolia</i>	46,40±07,44	ereta	vermelha	ausente	-
<i>P. urocarpa</i>	597,60±10,26	ereta	verde	ausente	-
<i>Pothomorphe umbellata</i>	449,00±39,40	ereta	verde	ausente	-

(¹) Número médio de flores ($\pm$ DP) registrado em 5 inflorescências.

(²) O odor tipo adocicado é perfumado e lembra frutas muito maduras (passadas).

(³) A intensidade refere-se a distância da planta na qual o odor pode ser percebido.

3.7. SISTEMA REPRODUTIVO

A maioria das espécies apresentou flores hermafroditas, sendo que somente em *Piper arboreum* foram verificadas inflorescências com flores estaminadas e hermafroditas. Esta andromonoiccia foi verificada apenas em um indivíduo de *P. arboreum*, onde, de 40 inflorescências marcadas, 14 eram hermafroditas e 26 estaminadas. As inflorescências masculinas apresentaram coloração e comprimento semelhante ao das hermafroditas, mas possuíam diâmetro e distância menores entre flores.

Os resultados da autopolinização espontânea nas piperáceas estão apresentados na Tabela 9.

As espécies *Piper amalago*, *P. arboreum*, *P. crassinervium*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *P. mikanianum*, *Ottonia martiana* e *O. propinqua* não apresentaram autopolinização espontânea. Em *Peperomia circinnata*, a redução de infrutescências no controle ocorreu devido a predação por lagartas, e possivelmente as inflorescências isoladas permaneceram protegidas das lagartas, e sua quantidade superou as do controle. Além de *P. circinnata*, a autopolinização espontânea foi verificada em *Piper aduncum*, *P. mollicomum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides*, *Peperomia alata*, *P. rotundifolia* e *P. urocarpa*.

Na maioria das piperáceas foi verificada separação temporal entre a receptividade estigmática e a apresentação de pólen (dicogamia). Os tipos de dicogamia, assim como os períodos de receptividade estigmática e deiscência das anteras constam da Tabela 10.

TABELA 9. Número de infrutescências que se desenvolveram por autopolinização espontânea e em condições naturais (controle), a partir de 30 inflorescências ensacadas em cada espécie de Piperaceae.

Espécie	Autopolinização espontânea	Condições naturais	χ^2_1	P	(¹)
<i>Piper aduncum</i>	30	28	2,07	0,15	n.s.
<i>P. amalago</i>	00	22	34,74	<0,05	**
<i>P. arboreum</i>	00	06	6,62	<0,05	*
<i>P. crassinervium</i>	00	15	20,00	<0,05	**
<i>P. gaudichaudianum</i>	06	20	13,30	<0,05	**
<i>P. glabratum</i>	00	15	20,00	<0,05	**
<i>P. macedoi</i>	02	18	19,20	<0,05	**
<i>P. mikanianum</i>	00	14	13,47	<0,05	**
<i>P. mollicomum</i>	17	22	1,83	0,18	n.s.
<i>P. regnelli</i>	30	27	3,16	0,08	n.s.
<i>P. xylosteoides</i>	02	06	2,31	0,13	n.s.
<i>Ottonia martiana</i>	00	24	40,00	<0,05	**
<i>O. propinqua</i>	00	30	60,00	<0,05	**
<i>Peperomia alata</i>	30	30	0,00	1,00	n.s.
<i>P. circinnata</i>	30	08	34,74	<0,05	**
<i>P. rotundifolia</i>	20	22	0,32	0,57	n.s.
<i>P. urocarpa</i>	30	30	0,00	1,00	n.s.
<i>Pothomorphe umbellata</i>	16	16	0,00	1,00	n.s.

(¹) Significância: n.s. - não significante; * - significante (P < 0,05); ** - muito significante (P < 0,01).

TABELA 10. Períodos de receptividade estigmática e de deiscência das anteras nas flores, e tipo de dicogamia nas espécies de Piperaceae de mata semidecídua.

Espécie	Receptividade (dias)	Deiscência (dias)	Tipo de dicogamia ¹
<i>Piper aduncum</i>	4-6	3-5	1
<i>P. amalago</i>	3-5	3-5	1
<i>P. arboreum</i>	3-6	4-5	1
<i>P. crassinervium</i>	4-8	2-4	1
<i>P. gaudichaudianum</i>	3-5	3-6	1
<i>P. glabratum</i>	4-6	2-4	1
<i>P. macedoi</i>	2-6	5-7	1
<i>P. mikanianum</i>	4-5	3-5	2
<i>P. mollicomum</i>	2-5	4-6	1
<i>P. regnelli</i>	2-3	4-6	3
<i>P. xylosteoides</i>	4-6	3-5	4
<i>Ottonia martiana</i>	4-6	4-6	1
<i>O. propinqua</i>	4-6	3-4	1
<i>Peperomia alata</i>	3-5	3-6	1
<i>P. circinnata</i>	2-5	2-4	1
<i>P. rotundifolia</i>	3-5	2-3	1
<i>P. urocarpa</i>	3-5	3-4	4
<i>Pothomorphe umbellata</i>	2-4	3-6	1

(¹) 1 - protoginia incompleta (os estigmas ficam receptivos antes e durante a apresentação do pólen); 2 - protoginia completa (estigmas não mais receptivos quando da deiscência das anteras); 3 - não apresenta dicogamia; 4 - protandria incompleta (anteras ficam deiscentes antes e durante a receptividade estigmática).

3.8. ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO

3.8.1. POLINIZAÇÃO PELO VENTO

Os resultados dos testes para verificar polinização pelo vento constam da Tabela 11. As espécies polinizadas pelo vento foram: *Piper aduncum*, *P. arboreum*, *P. gaudichaudianum*, *P. macedoi*, *P. mikanianum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides*, *Ottonia martiana*, *O. propinqua*, *Pothomorphe umbellata* e todas as espécies de *Peperomia*. As espécies que não apresentaram polinização anemófila foram *Piper amalago*, *P. crassinervium* e *P. glabratum*.

A metodologia empregada no presente estudo não possibilitou que o efeito da autopolinização fosse separado do da anemofilia e, portanto, somente nas espécies autoincompatíveis foi comprovada a anemofilia.

3.8.2. VISITANTES FLORAIS

Os visitantes florais das piperáceas estão listados na Tabela 12.

3.8.2.1. PIPER ADUNCUM

Nesta espécie foram registradas 264 visitas florais, sendo 96,59% feita por dípteros (Tabela 13). Foram verificadas 13 espécies de visitantes florais, sendo nove de Diptera. Os principais visitantes foram dípteros da família Syrphidae, sendo os mais freqüentes indivíduos de *Salpingogaster nigra* Schiner e de uma

espécie de *Trichopsomyia* (Figura 25A). O himenóptero mais freqüente foi *Tetragonisca angustula* (Latreille).

Em *S. nigra* foi encontrado pólen no aparelho bucal, nos pêlos da tíbia, nos pulvilos e no esternito 5 do abdome. A espécie de *Trichopsomyia* teve pólen aderido ao aparelho bucal, aos pêlos do esternito 5 do abdome, ao tórax e às pernas. Em *T. angustula* foi encontrado pólen na parte ventral do abdome e nas pernas.

A maioria das visitas ocorreu no período da manhã, com pico às 10:00h (Figura 26).

TABELA 11. Número de infrutescências que se desenvolveram por polinização anemófila e em condições naturais (controle), a partir de 30 inflorescências ensacadas em cada espécie de Piperaceae.

Espécie	Polinização anemófila	Condições naturais	χ^2_1	P	(¹)
<i>Piper aduncum</i>	30	30	0,00	1,00	n.s.
<i>P. amalago</i>	00	24	40,00	<0,05	**
<i>P. arboreum</i>	08	07	0,09	0,77	n.s.
<i>P. crassinervium</i>	01	13	20,00	<0,05	**
<i>P. gaudichaudianum</i>	23	19	1,27	0,26	n.s.
<i>P. glabratum</i>	00	18	25,71	<0,05	**
<i>P. macedoi</i>	15	15	0,00	1,00	n.s.
<i>P. mikanianum</i>	12	12	0,00	1,00	n.s.
<i>P. mollicomum</i>	14	23	5,71	<0,05	*
<i>P. regnelli</i>	23	28	3,27	0,07	n.s.
<i>P. xylosteoides</i>	12	08	1,20	0,27	n.s.
<i>Ottonia martiana</i>	27	25	0,58	0,48	n.s.
<i>O. propinqua</i>	30	30	0,00	1,00	n.s.
<i>Peperomia alata</i>	30	30	0,00	1,00	n.s.
<i>P. circinnata</i>	21	11	6,70	<0,05	*
<i>P. rotundifolia</i>	23	19	1,27	0,26	n.s.
<i>P. urocarpa</i>	30	30	0,00	1,00	n.s.
<i>Pothomorphe umbellata</i>	12	12	0,00	1,00	n.s.

(¹) Significância: n.s. - não significante; * - significante ($P < 0,05$); ** - muito significante ($P < 0,01$).

TABELA 12. Insetos encontrados nas inflorescências das espécies de Piperaceae da Reserva de Santa Genebra e da Estação Experimental de Jundiá. O número de registros refere-se a quantidade total de visitas que uma determinada espécie de inseto fez ao conjunto de piperáceas que visitou.

Ordem/família	Gênero/espécie	Número de registros	Espécies de Piperaceae
DIPTERA			
Syrphidae			
Syrphini			
	<i>Salpingogaster nigra</i> Schiner	338	Piad, Piam, Piar, Picr, Pima, Pimi, Pimo, Pix
	<i>Salpingogaster minor</i> Austen	15	Picr, Pimi, Pimo, Peur
	<i>Salpingogaster</i> sp.1	02	Pimo
	<i>Salpingogaster</i> sp.2	05	Pimo, Otma
	<i>Salpingogaster</i> sp.3	02	Piad
	<i>Syrphus phaeostigma</i> (Wiedemann)	05	Pire
	<i>Ocyptamus arx</i> (Fluke)	17	Piad, Picr, Pimi, Pimo, Pire, Otma, Otp
	<i>Ocyptamus clarapex</i> (Wiedemann)	169	Piga, Pigl, Pima, Pimi, Pimo, Pire, Pixy, Otp
	<i>Ocyptamus zenia</i> (Curran)	19	Piad, Pimo, Otp
	<i>Ocyptamus</i> sp.1	65	Pima, Picr, Piga, Pigl, Pima, Pimi, Pimo, Otma, P
	<i>Ocyptamus</i> sp.2	132	Piar, Piga, Pigl, Pima, Pimo, Pixy, Otp
	<i>Ocyptamus</i> sp.3	37	Piad, Pima, Picr, Pimo, Pire, Otma
	<i>Ocyptamus</i> sp.4	25	Piam, Pigl, Pire, Otp
	<i>Ocyptamus</i> sp.5	24	Piam, Pimo, Pire, Peur
	<i>Ocyptamus</i> sp.6	03	Piga, Pimo
	<i>Ocyptamus</i> sp.7	16	Piga, Otma
	<i>Ocyptamus</i> sp.8	16	Piad, Pigl, Pimo
	<i>Allograpta neotropica</i> Curran	03	Picr, Pire
	<i>Leucopodella</i> sp.	07	Pire, Peur
	<i>Trichopsomyia</i> sp.1	69	Piad, Piam, Picr, Pire
	<i>Trichopsomyia</i> sp.2	24	Piam, Picr, Pire
	<i>Trichopsomyia</i> sp.3	01	Pima

(Tabela 12. - Continuação)

Ordem/família	Gênero/espécie	Número de registros	Espécies de Piperaceae
Volucellini	<i>Copestylum lanei</i> (Curran)	14	Piar, Pima, Pire, Otpr
	<i>Copestylum tripunctatum</i> (Hull)	99	Piar, Pigl, Pimi, Pimo
	<i>Copestylum mus</i> (Williston)	51	Piar, Piar
	<i>Copestylum belinda</i> Hull	11	Piam, Piar, Pimi
	<i>Copestylum vagum</i> (Wiedemann)	04	Piar
	<i>Copestylum virtuosa</i> (Hull)	38	Piar, Pimi, Pire
	<i>Copestylum pallens</i> (Wiedemann)	25	Pire
	<i>Copestylum</i> sp.1	59	Piam, Piar, Pigl, Pimi, Pimo
	<i>Copestylum</i> sp.2	50	Piar, Pigl
	<i>Copestylum</i> sp.3	01	Pimi
	<i>Ornidia obesa</i> (Fabricius)	1422	Piad, Piam, Piar, Pimi, Pire
Eristalini	<i>Palpada furcata</i> (Wiedemann)	195	Pimi, Pire
	<i>Palpada obsoleta</i> (Wiedemann)	04	Pire
	<i>Palpada</i> sp.1	173	Pimo, Pire
	<i>Palpada</i> sp.2	170	Pimi, Pire
	<i>Palpada</i> sp.3	21	Pire
	<i>Orthonevra neotropica</i> (Shannon)	29	Piar, Pimo, Pire
	<i>Toxomerus</i> sp.	37	Piga, Pigl, Pimo, Pire
Toxomerini	<i>Xanthandrus bucephalus</i> (Wiedemann)	02	Pima
Melanostomatini	<i>Limnophora</i> sp.1	02	Piar
	<i>Limnophora</i> sp.2	21	Pire
Muscidae	sp.	01	Piad
Sarcophagidae	<i>Setulina</i> sp.	07	Piar, Pimi, Pire, Otpr
Lauxaniidae	<i>Chrysomya putoria</i>	04	Piar, Pire
Calliphoridae	sp.1	04	Piar, Pimo, Pire
Família indet.	sp.2	33	Pigl, Pire
	sp.3	18	Pigl, Pire

(Tabela 12. - Continuação)

Ordem/família	Gênero/espécie	Número de registros	Espécies de Piperaceae
HYMENOPTERA			
Halictidae	<i>Augochloropsis cuprella</i> (Smith)	24	Otpr
	<i>Augochloropsis hebecens</i> (Smith)	01	Pire
	<i>Augochloropsis cf. brasiliana</i> (Cockerell)	10	Pigl, Pimi, Pimo, Otpr
	<i>Augochloropsis</i> sp.	02	Piam, Otma
	<i>Augochlora caeruleior</i> Cockerell	05	Piad, Pigl
	<i>Augochlora</i> sp.	16	Piam, Pima, Pimi, Pimo, Pixy
	<i>Notophus</i> sp.	28	Picr, Pimo, Pire
	<i>Neocorynura</i> sp.	04	Picr, Piga, Pima
	<i>Dialictus (Chloralictus)</i> sp.1	03	Piga
	<i>Dialictus (Chloralictus)</i> sp.2	13	Pigl, Pimi, Pimo, Pire
	<i>Megachile (Ptilasarus) bertonii</i> (Schrottky)	14	Piar, Pire, Pixy
	sp.1	26	Piad, Piam, Piar, Pigl
	<i>Oxaea flavescens</i>	02	Pire
	<i>Exomalopsis analis</i> Spinola	11	Piga, Pire
	sp.1	01	Picr
Andrenide	sp.2	01	Picr
	<i>Trigona spinipes</i> (F.)	276	Pire
	<i>Apis mellifera</i> (L.)	335	Picr, Pimi, Pire, Otpr
	<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille)	93	Piad, Piam, Picr, Piga, Pima, Pimi, Pixy, Otpr
	<i>Nannotrigona testaceicornis</i> (Lepeletier)	41	Pire, Otpr
Colletidae	sp.	01	Pigl
	<i>Colletes petropolitanus</i> Dalla Torres	20	Piar, Picr, Pigl, Pixy
	<i>Stelopolybia</i> sp.	03	Pire, Otpr
Vespidae			

(Tabela 12. - Continuação)

Ordem/família	Gênero/espécie	Número de registros	Espécies de Piperaceae
LEPIDOPTERA			
Nymphalidae	<i>Actinote</i> sp.	02	Picr,Pire
	sp.	02	Picr
Dioptiidae	<i>Josia adiante</i> Walker	03	Picr,Pire
Hesperiidae	sp.	01	Piad
Família indet.	sp.	02	Pigl,Otpr
COLEOPTERA			
Chrysomelidae			
Alticinae	sp.1	05	Picr,Pire
	sp.2	02	Piar,Pigl
Scarabaeidae			
Rutelinae	sp.	06	Piad,Piga
HEMIPTERA			
Pentatomidae	<i>Sibaria armata</i> Stal	23	Piad,Piar,Otpr
Alydidae	<i>Megalotomus</i> sp.	03	Piar,Pigl
Miridae	<i>Tropidosteptes</i> sp.	01	Piga
ARACHNIDA			
Thomisidae	sp.1	08	Picr,Pire
	sp.2	03	Picr,Otpr

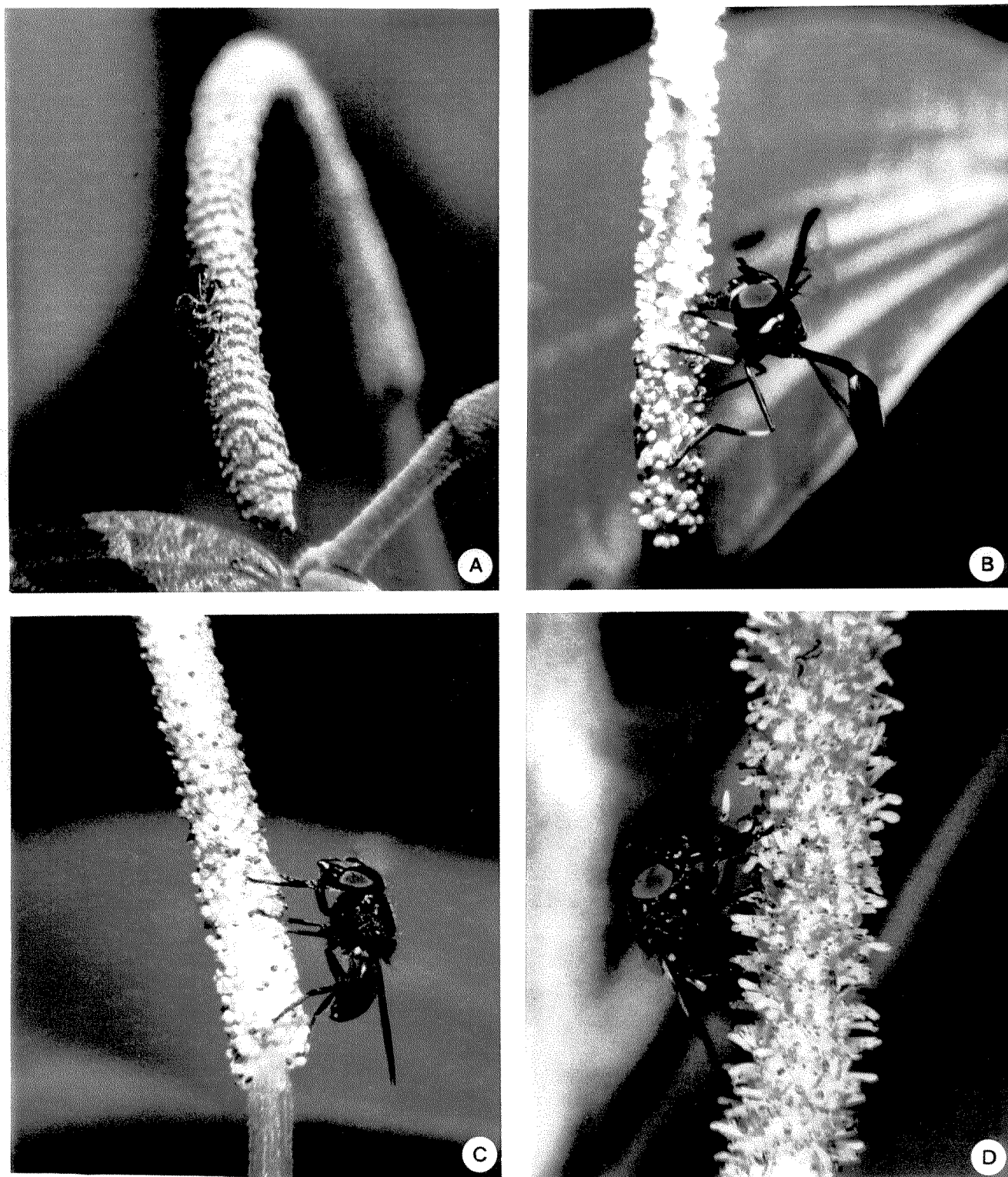


FIGURA 25. Syrphidae (Diptera) associados a espécies de Piperaceae em mata semidecídua do sudeste brasileiro. A: *Trichopsomyia* sp. visitando inflorescência de *Piper aduncum*, B: *Salpingogaster nigra* em inflorescência de *Piper amalago*, C: *Copestylum tripunctatum* em *Piper arboreum* e D: *Ornidia obesa* em inflorescência de *Piper crassinervium*.

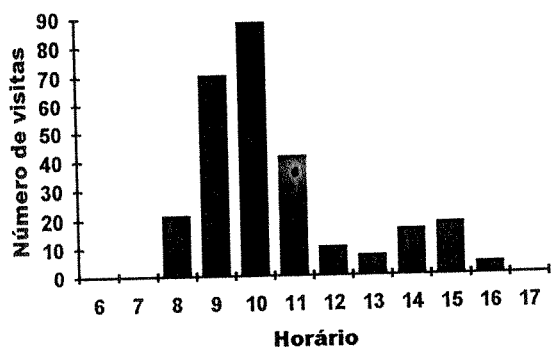


FIGURA 26. Número de visitas ao longo do dia em *Piper aduncum* na Reserva de Santa Genebra.

TABELA 13. Visitantes florais e quantidade de visitas às inflorescências de *Piper aduncum* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Salpingogaster nigra</i>	191	72,35
<i>Trichopsomyia</i> sp.1	52	19,70
<i>Ocyptamus</i> sp.3	05	1,89
<i>Salpingogaster</i> sp.3	02	0,76
<i>Ornidia obesa</i>	01	0,38
<i>Ocyptamus arx</i>	01	0,38
<i>Sarcophagidae</i> sp.	01	0,38
<i>Ocyptamus</i> sp.8	01	0,38
<i>Ocyptamus zenia</i>	01	0,38
Total	255	96,59
HYMENOPTERA		
<i>Tetragonisca angustula</i>	06	2,27
<i>Megachile bertonii</i>	01	0,38
<i>Augochlora caerulior</i>	01	0,38
Total	08	3,03
LEPIDOPTERA		
Hesperiidae	01	0,38
Total	01	0,38
TOTAL	264	100,00

3.8.2.2. PIPER AMALAGO

A Tabela 14 apresenta os visitantes florais desta piperácea, que foram principalmente 10 espécies de dípteros (81,21% das visitas). Syrphidae foram os principais visitantes, sendo as espécies mais freqüentes *Ornidia obesa* e

Salpingogaster nigra (Figura 25B). O himenóptero mais freqüente foi *Tetragonisca angustula*, que apresentou pólen nas pernas e na parte ventral do abdome, enquanto que em *O. obesa* o pólen estava aderido às pernas e aos pêlos do esternito 5 do abdome e em *S. nigra* nas pernas, nas asas e no aparelho bucal.

Os visitantes realizaram as visitas principalmente no período da manhã, com pico de visitas às 11:00 h (Figura 27).

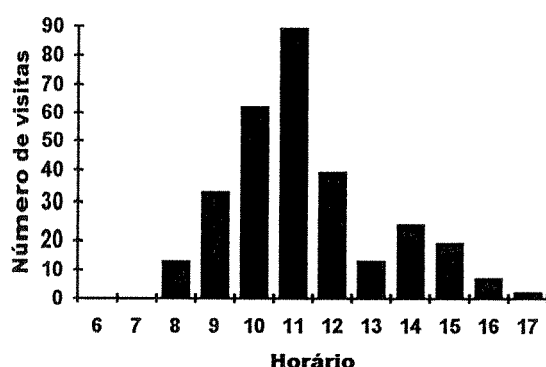


FIGURA 27. Número de visitas ao longo do dia em *Piper amalago* na Reserva de Santa Genebra.

TABELA 14. Visitantes florais e quantidade de visitas às inflorescências de *Piper amalago* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ornidia obesa</i>	108	36,24
<i>Salpingogaster nigra</i>	88	29,53
<i>Trichopsomyia</i> sp.1	14	4,70
<i>Copestylum</i> sp.1	08	2,68
<i>Ocyptamus</i> sp.3	08	2,68
<i>Copestylum belinda</i>	07	2,35
<i>Ocyptamus</i> sp.1	03	1,01
<i>Trichopsomyia</i> sp.2	02	0,67
<i>Ocyptamus</i> sp.5	02	0,67
<i>Ocyptamus</i> sp.4	01	0,34
Total	241	81,21
HYMENOPTERA		
<i>Tetragonisca angustula</i>	47	15,77
<i>Megachile bertonii</i>	07	2,35
<i>Augochloropsis</i> sp.	01	0,34
<i>Augochlora</i> sp.	01	0,34
Total	56	18,79
TOTAL	297	100,00

3.8.2.3. PIPER ARBOREUM

Nesta espécie foram registradas 201 visitas às flores, 82,09% das quais feitas por dípteros. A quantidade de visitas feitas oito espécies de sirfídeos e três de himenópteros está apresentada na Tabela 15.

Os principais visitantes foram sirfídeos, sendo os mais freqüentes *Copestylum tripunctatum* (Figura 25C) e *Copestylum* sp.2. O himenóptero mais freqüente foi *Megachile bertonii*. Tanto nas espécies de sirfídeos como na do himenóptero foi encontrado pólen na parte ventral do abdome e nos pêlos das pernas.

O pico de visitação ocorreu entre 10:00 h e 11:00 h (Figura 28).

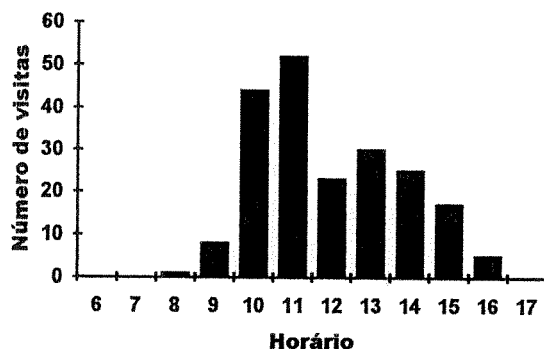


FIGURA 28. Número de visitas ao longo do dia em *Piper arboreum* na Reserva de Santa Genebra.

3.8.2.4. PIPER CRASSINERVIVUM

Esta espécie foi visitada por 17 espécies de dípteros, sete de himenópteros e três de lepidópteros, sendo os dípteros responsáveis por 93,55% das visitas às inflorescências (Tabela 16). Os dois principais visitantes de *P. crassinervium* foram os sirfídeos *Ornidia obesa* (Figura 25D) e *Copestylum mus*.

TABELA 15. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper arboreum* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Copestylum tripunctatum</i>	95	47,26
<i>Copestylum</i> sp.2	36	17,91
<i>Ocyptamus</i> sp.2	11	5,47
<i>Salpingogaster nigra</i>	08	3,98
<i>Copestylum mus</i>	06	2,99
<i>Copestylum lanei</i>	03	1,49
<i>Copestylum</i> sp.1	03	1,49
<i>Copestylum belinda</i>	03	1,49
<u>Total</u>	165	82,09
HYMENOPTERA		
<i>Megachile bertonii</i>	16	7,96
<i>Colletes petropolitanus</i>	16	7,96
Megachilidae sp.2	04	1,99
<u>Total</u>	36	17,91
TOTAL	201	100,00

O himenóptero mais freqüente em *P. crassinervium* foi *Apis mellifera*. O pólen foi encontrado no aparelho bucal e nos pêlos do esternitos 5 em *O. obesa*, na parte ventral do abdome em *C. mus* e na parte ventral do abdome, no meso e metatórax e nas pernas em *A. mellifera*.

As visitas ocorreram ao longo do dia, mas houve um pico de visitação entre 08:00-09:00 h nesta piperácea (Figura 29).

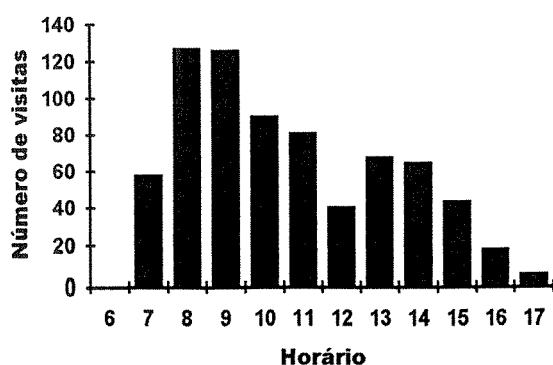


FIGURA 29. Número de visitas ao longo do dia em *Piper crassinervium* na Reserva de Santa Genebra.

TABELA 16. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper crassinervium* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ornidia obesa</i>	478	67,42
<i>Copestylum mus</i>	43	6,06
<i>Salpingogaster nigra</i>	32	4,51
<i>Trichopsomyia</i> sp.2	22	3,10
<i>Orthonevra neotropica</i>	20	2,82
<i>Ocyptamus</i> sp.1	14	1,97
<i>Copestylum virtuosa</i>	13	1,83
<i>Salpingogaster minor</i>	10	1,41
<i>Ocyptamus</i> sp.3	09	1,27
<i>Ocyptamus arx</i>	08	1,13
<i>Copestylum vagum</i>	04	0,56
<i>Limnophora</i> sp.1	02	0,28
<i>Trichopsomyia</i> sp.1	02	0,28
<i>Chrysomya putoria</i>	02	0,28
<i>Setulina</i> sp.	02	0,28
Diptera sp.1	01	0,14
<i>Allograpta neotropica</i>	01	0,14
<u>Total</u>	663	92,86
HYMENOPTERA		
<i>Apis mellifera</i>	24	3,39
<i>Tetragonisca angustula</i>	10	1,41
<i>Colletes petropolitanus</i>	02	0,28
<i>Neocorynura</i> sp.	02	0,28
<i>Notophus</i> sp.	01	0,28
Anthophoridae sp.1	01	0,14
Anthophoridae sp.2	01	0,14
<u>Total</u>	41	5,78
LEPIDOPTERA		
<i>Josia adiante</i>	02	0,28
Nymphalidae sp.	02	0,28
<i>Actinote</i> sp.	01	0,14
<u>Total</u>	05	0,71
<u>TOTAL</u>	709	100,00

3.8.2.5. PIPER GAUDICHAUDIANUM

Setenta e seis por cento das visitas às inflorescências desta espécie foram feitas por dípteros, representados por seis espécies (Tabela 17).

Os principais visitantes foram espécies de *Ocyptamus* (Syrphidae) (Figura 30A). O himenóptero mais freqüente foi *Tetragonisca angustula*. O pólen foi encontrado no aparelho bucal (principalmente no labelo) e no esternitos 5 das espécies de *Ocyptamus*, e na parte ventral do abdome e nas pernas posteriores em *T. angustula*.

Três picos de visitação foram registrados nesta piperácea, às 10:00, 12:00 e 15:00 h (Figura 31).

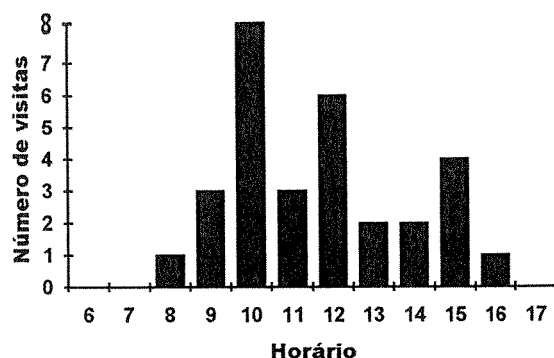


FIGURA 31. Número de visitas ao longo do dia em inflorescências de *Piper gaudichaudianum* na Reserva de Santa Genebra.

TABELA 17. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper gaudichaudianum* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ocyptamus</i> sp.6	08	38,10
<i>Ocyptamus</i> sp.7	03	14,29
<i>Ocyptamus</i> sp.1	02	9,52
<i>Toxomerus</i> sp.	01	4,76
<i>Ocyptamus clarapex</i>	01	4,76
<i>Ocyptamus</i> sp.2	01	4,76
<u>Total</u>	16	76,19
HYMENOPTERA		
<i>Tetragonisca angustula</i>	02	9,52
<i>Dialictus</i> sp.1	01	4,76
<i>Neocorynura</i> sp.	01	4,76
<i>Exomalopsis analis</i>	01	4,76
<u>Total</u>	05	23,81
<u>TOTAL</u>	21	100,00

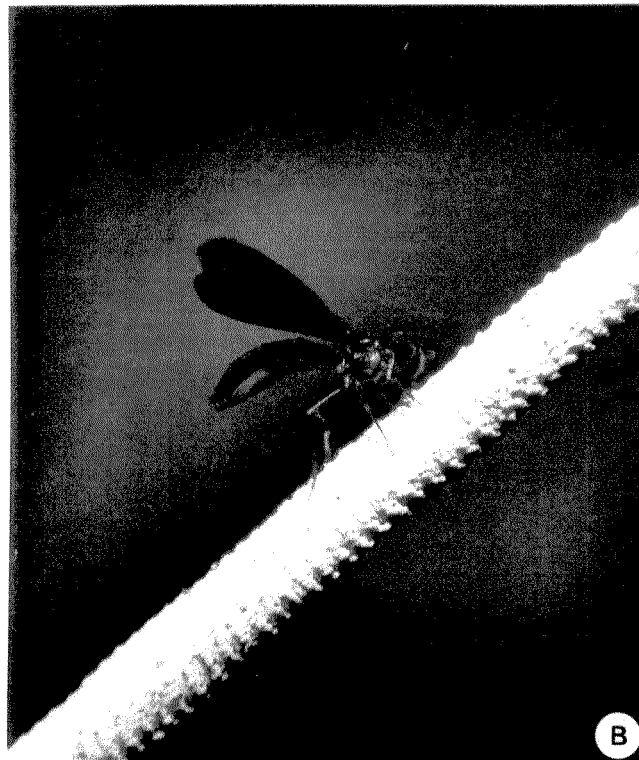
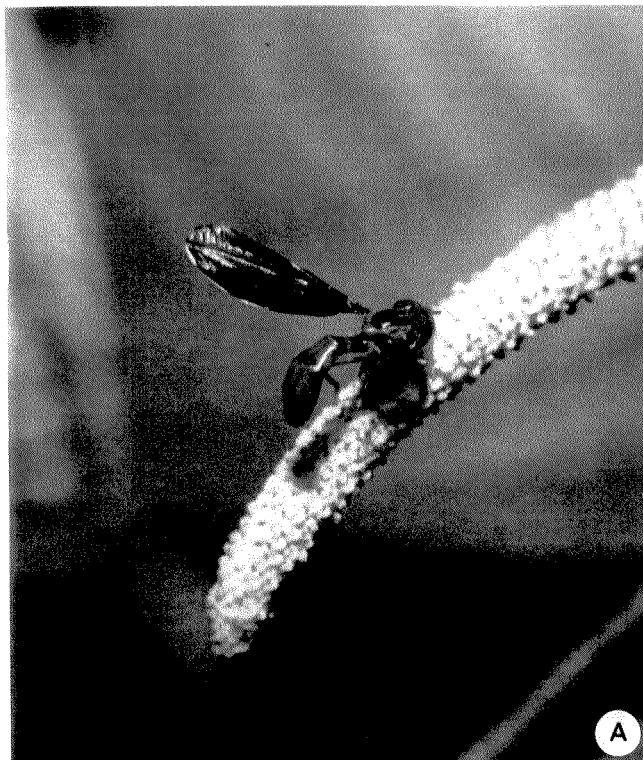


FIGURA 30. Syrphidae (Diptera) associados a espécies de Piperaceae em mata semidecídua do sudeste brasileiro. A: *Ocyptamus* sp.6 visitando inflorescência de *Piper gaudichaudianum*, B: *Ocyptamus* sp.2 em inflorescência de *Piper glabratum*, C: *Copestylum* sp.1 em *Piper mikanianum* e D: *Ocyptamus arx* em inflorescência de *Piper mollicomum*.

3.8.2.6. PIPER GLABRATUM

Esta espécie foi visitada por 11 espécies de dípteros, que perfizeram 89,12% das visitas. Na Tabela 18 consta a quantidade de visitas e os visitantes florais de *P. glabratum*.

Os principais visitantes foram dípteros da família Syrphidae, sendo mais freqüentes *Ocyptamus* spp. (Figura 30B). Nestas espécies foi encontrado pólen no aparelho bucal (principalmente labelo) e no esternito 5. O himenóptero *Dialictus* sp.2 apresentou pólen nas pernas.

A maior parte das visitas foi feita entre 12:00-14:00 h (Figura 32).

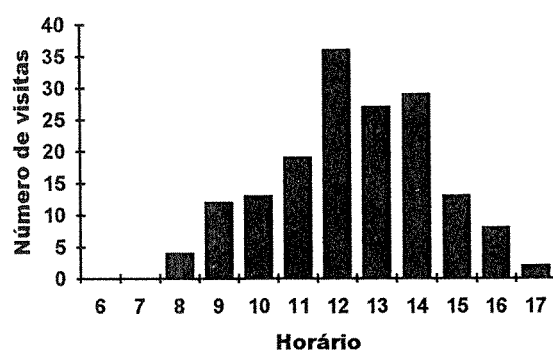


FIGURA 32. Número de visitas ao longo do dia em inflorescências de *Piper glabratum* na Reserva de Santa Genebra.

3.8.2.7. PIPER MACEDOII

Esta espécie recebeu 88,24% de visitas de Diptera. Os principais visitantes foram dípteros da família Syrphidae (Tabela 19). Os insetos mais freqüentes foram *Ocyptamus clarapex* e *Tetragonisca angustula*. O pólen foi encontrado no esternito 5 nas espécies de *Ocyptamus*, e nas pernas de *T. angustula*.

TABELA 18. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper glabratum* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ocyptamus</i> sp.2	58	39,46
<i>Ocyptamus</i> sp.4	21	14,29
<i>Ocyptamus clarapex</i>	18	12,24
<i>Copestylum</i> sp.2	14	9,52
<i>Ocyptamus</i> sp.1	10	6,80
<i>Copestylum</i> sp.1	04	2,72
<i>Copestylum tripunctatum</i>	02	1,36
Diptera sp.2	01	0,68
Diptera sp.3	01	0,68
<i>Toxomerus</i> sp.	01	0,68
<i>Ocyptamus</i> sp.8	01	0,68
<u>Total</u>	131	89,12
HYMENOPTERA		
<i>Dialictus</i> sp.2	06	4,08
<i>Augochlora caerulior</i>	04	2,72
<i>Megachile bertonii</i>	02	1,36
<i>Colletes petropolitanus</i>	01	0,68
<i>Augochloropsis brasiliana</i>	01	0,68
Apidae sp.	01	0,68
<u>Total</u>	15	10,20
LEPIDOPTERA		
Lepidoptera sp.	01	0,68
<u>Total</u>	01	0,68
<u>TOTAL</u>	147	100,00

O pico de visitação em *P. macedoi* ocorreu às 13:00 h (Figura 33).

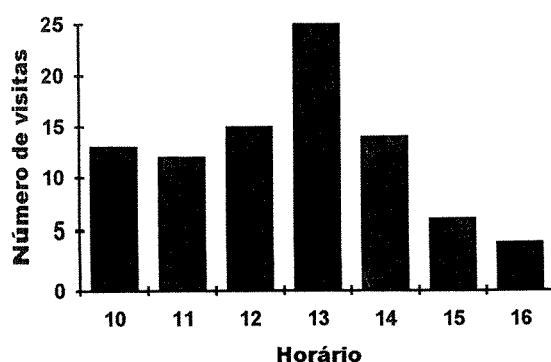


FIGURA 33. Número de visitas ao longo do dia em inflorescências de *Piper macedoi* na Estação Experimental de Jundiáí.

TABELA 19. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper macedoi* na Estação Experimental de Jundiá.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ocyptamus clarapex</i>	40	47,62
<i>Ocyptamus</i> sp.2	28	33,33
<i>Xanthandrus bucephalus</i>	02	2,38
<i>Salpingogaster nigra</i>	02	2,38
<i>Copestylum lanei</i>	01	1,19
<i>Ocyptamus</i> sp.1	01	1,19
<i>Trichopsomyia</i> sp.3	01	1,19
<u>Total</u>	75	88,24
HYMENOPTERA		
<i>Tetragonisca angustula</i>	05	5,95
<i>Augochlora</i> sp.	04	4,76
<i>Neocorynura</i> sp.	01	1,19
<u>Total</u>	10	11,76
<u>TOTAL</u>	85	100,00

3.8.2.8. PIPER MIKANIANUM

Esta espécie foi visitada por 14 espécies de dípteros, que perfizeram 84,82% das visitas, e cinco espécies de himenópteros (Tabela 20).

Os principais visitantes foram sirfídeos, sendo os dois mais freqüentes *Copestylum* sp.1 (Figura 30C) e *Ocyptamus* sp.1. O himenóptero mais freqüente foi uma espécie de Halictidae. Na espécie de *Copestylum* o pólen foi encontrado nos pulvilos das pernas, na face ventral do tórax e do abdome e no aparelho bucal. Em *Ocyptamus* sp.1 o pólen se encontrava aderido ao esternito 5, e na espécie de Halictidae, nas pernas.

O pico de visitação ocorreu às 12:00 h (Figura 34).

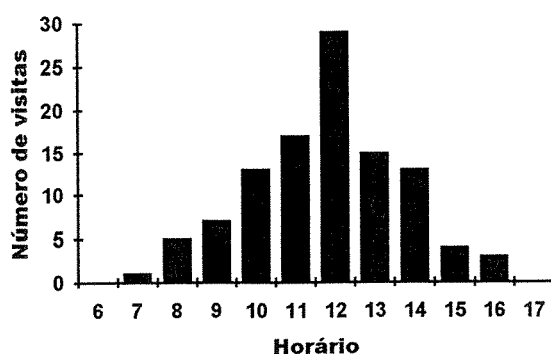


FIGURA 34. Número de visitas ao longo do dia em inflorescências de *Piper mikanianum* na Reserva de Santa Genebra.

TABELA 20. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper mikanianum* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Copestylum</i> sp.1	43	38,39
<i>Ocyptamus</i> sp.1	14	12,50
<i>Palpada</i> sp.2	09	8,04
<i>Ocyptamus clarapex</i>	06	5,36
<i>Salpingogaster nigra</i>	05	4,46
<i>Ornidia obesa</i>	04	3,57
<i>Salpingogaster minor</i>	03	2,68
<i>Palpada furcata</i>	02	1,79
<i>Setulina</i> sp.	02	1,79
<i>Copestylum</i> sp.3	01	0,89
<i>Copestylum tripunctatum</i>	01	0,89
<i>Copestylum belinda</i>	01	0,89
<i>Copestylum virtuosa</i>	01	0,89
<i>Ocyptamus arx</i>	01	0,89
<u>Total</u>	95	84,82
HYMENOPTERA		
<i>Augochloropsis brasiliana</i>	06	5,36
<i>Augochlora</i> sp.	04	3,57
<i>Apis mellifera</i>	03	2,68
<i>Tetragonisca angustula</i>	03	2,68
<i>Dialictus</i> sp.2	01	0,89
<u>Total</u>	17	15,18
<u>TOTAL</u>	112	100,00

3.8.2.9. PIPER MOLLICOMUM

Os dípteros foram responsáveis por 92,79% das visitas às inflorescências, sendo representados por 19 espécies, principalmente de sirfídeos (Tabela 21). Além disso, as inflorescências de *P. mollicomum* receberam visitas de quatro espécies de himenópteros.

Os dois sirfídeos mais freqüentes foram *Ocyptamus clarapex* (Figura 30D) e *Ocyptamus zenia*. Nestas espécies o pólen foi encontrado no esternito 5 e aparelho bucal.

Na Figura 35 é apresentada a freqüência de visitas ao longo do dia, sendo o pico entre 11:00 e 12:00 h.

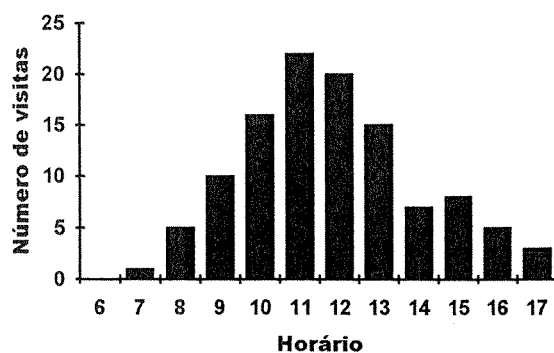


FIGURA 35. Número de visitas ao longo do dia em inflorescências de *Piper mollicomum* na Reserva de Santa Genebra.

3.8.2.10. PIPER REGNELLI

Esta espécie foi visitada por 27 espécies de dípteros, a maioria dos quais é Syrphidae. Estes insetos representaram 71,23% das 2106 visitas (Tabela 22). As dez espécies de himenópteros representaram 28,68% das visitas.

TABELA 21. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper mollicomum* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ocyptamus clarapex</i>	33	29,73
<i>Ocyptamus zenia</i>	17	15,32
<i>Ocyptamus</i> sp.8	14	12,61
<i>Salpingogaster nigra</i>	11	9,91
<i>Ocyptamus</i> sp.3	04	3,60
<i>Ocyptamus</i> sp.5	03	2,70
<i>Ocyptamus</i> sp.6	03	2,70
<i>Orthonevra neotropica</i>	03	2,70
<i>Toxomerus</i> sp.	02	1,80
<i>Salpingogaster</i> sp.1	02	1,80
<i>Copestylum</i> sp.1	02	1,80
<i>Ocyptamus arx</i>	02	1,80
<i>Salpingogaster</i> sp.2	01	0,90
<i>Copestylum tripunctatum</i>	01	0,90
<i>Ocyptamus</i> sp.2	01	0,90
<i>Ocyptamus</i> sp.1	01	0,90
<i>Salpingogaster minor</i>	01	0,90
<i>Palpada</i> sp.1	01	0,90
Diptera sp.1	01	0,90
<u>Total</u>	103	92,79
HYMENOPTERA		
<i>Dialictus</i> sp.2	04	3,60
<i>Augochlora</i> sp.	02	1,80
<i>Notophus</i> sp.	01	0,90
<i>Augochloropsis brasiliana</i>	01	0,90
<u>Total</u>	08	7,21
<u>TOTAL</u>	111	100,00

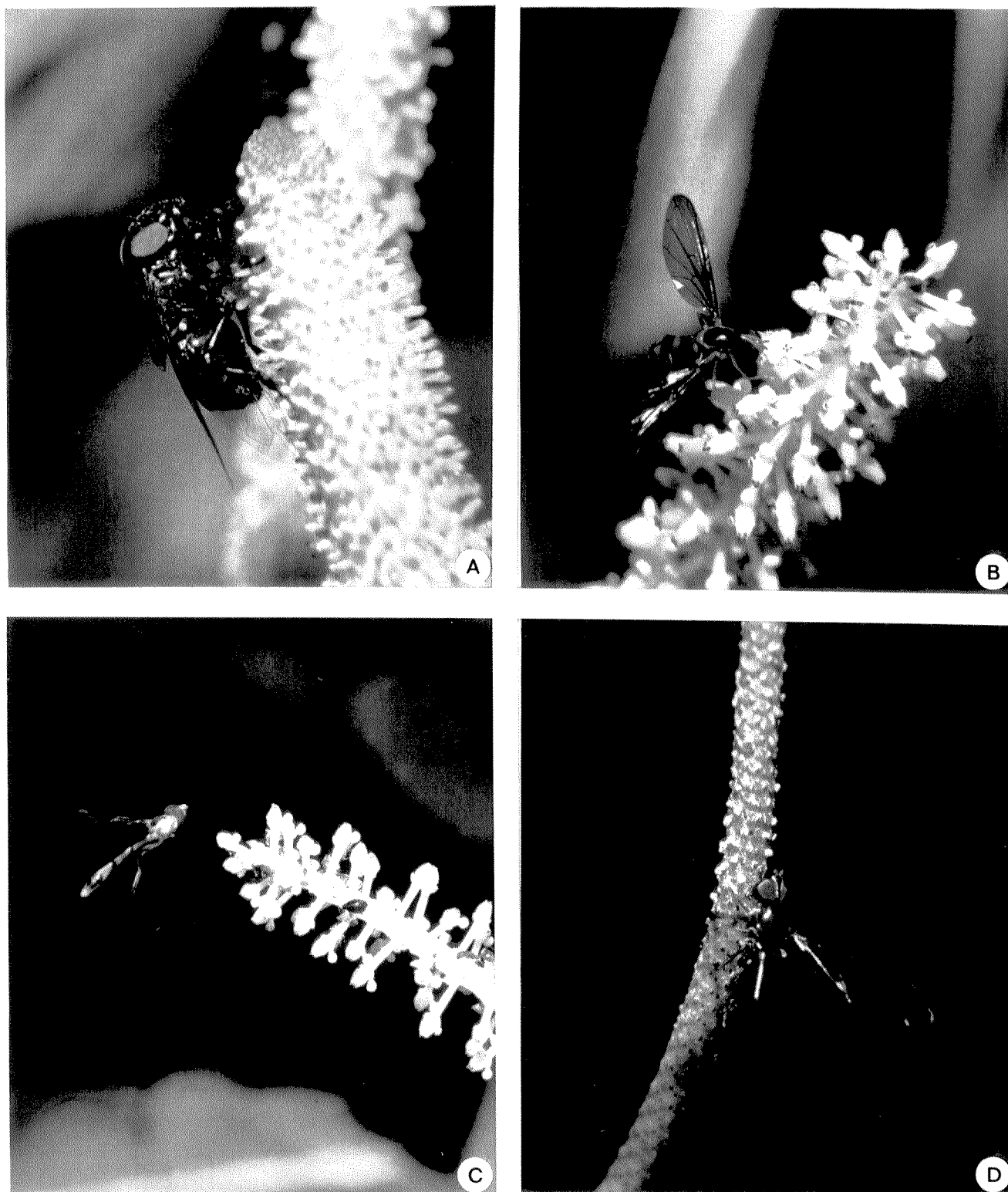


FIGURA 36. Syrphidae (Diptera) associados a espécies de Piperaceae em mata semidecídua do sudeste brasileiro. A: *Ornidia obesa* visitando inflorescência de *Piper regnelli*, B: *Ocyptamus* sp.7 em inflorescência de *Ottonia martiana*, C: *Ocyptamus clarapex* aproximando-se de *Ottonia propinqua* e D: *Leucopodella* sp. em inflorescência de *Peperomia urocarpa*.

Os sirfídeos mais freqüentes em *P. regnelli* foram *Ornidia obesa* (Figura 36A) e *Palpada furcata*. Os dois himenópteros mais freqüentes foram *Apis mellifera* e *Trigona spinipes*. Em *O. obesa* o pólen foi encontrado nas partes ventrais do tórax e do abdome, em *A. mellifera* e *T. spinipes* nas pernas e nas partes ventrais do tórax e do abdome.

A freqüência de visitas está apresentada na Figura 37, na qual se vê que a maior parte das visitas ocorreu entre 12:00 e 14:00 h.

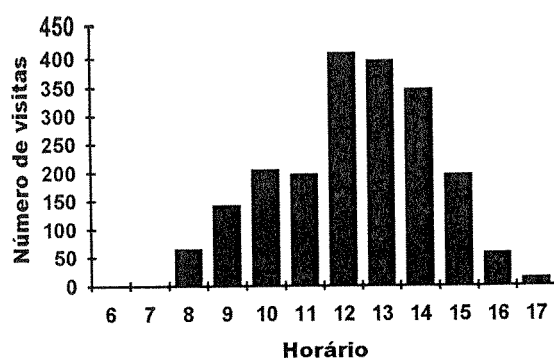


FIGURA 37. Número de visitas ao longo do dia em inflorescências de *Piper regnelli* na Reserva de Santa Genebra.

3.8.2.11. PIPER XYLOSTEOIDES

As inflorescências desta espécie foram visitadas por três espécies de Diptera, responsáveis por 87,04% das visitas, e quatro de Hymenoptera (Tabela 23).

Os sirfídeos foram os principais visitantes, sendo os mais freqüentes *Ocyptamus* sp.2 e *O. clarapex*. O himenóptero mais freqüente foi *Tetragonisca angustula*. Nestas espécies o pólen foi encontrado na parte ventral do abdome.

A maior quantidade de visitas ocorreu entre 11:00-13:00 h (Figura 38).

TABELA 22. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper regnelli* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ornidia obesa</i>	827	39,27
<i>Palpada furcata</i>	193	9,16
<i>Palpada</i> sp.1	172	8,17
<i>Palpada</i> sp.2	79	3,75
<i>Diptera</i> sp.2	32	1,52
<i>Toxomerus</i> sp.	32	1,52
<i>Copestylum pallens</i>	25	1,19
<i>Copestylum virtuosa</i>	24	1,14
<i>Limnophora</i> sp.2	21	1,00
<i>Palpada</i> sp.3	21	1,00
<i>Ocyptamus</i> sp.5	18	0,85
<i>Diptera</i> sp.3	17	0,81
<i>Syrphus phaeostigma</i>	06	0,28
<i>Copestylum lanei</i>	05	0,24
<i>Orthonevra neotropica</i>	05	0,24
<i>Ocyptamus clarapex</i>	04	0,19
<i>Diptera</i> sp.1	03	0,14
<i>Palpada obsoleta</i>	03	0,14
<i>Copestylum</i> sp.3	02	0,09
<i>Ocyptamus</i> sp.4	02	0,09
<i>Chrysomya putoria</i>	02	0,09
<i>Allograpta neotropica</i>	02	0,09
<i>Trichopsomyia</i> sp.2	01	0,05
<i>Trichopsomyia</i> sp.1	01	0,05
<i>Leucopodella</i> sp.	01	0,05
<i>Ocyptamus arx</i>	01	0,05
<i>Setulina</i> sp.	01	0,05
<u>Total</u>	1500	71,23
HYMENOPTERA		
<i>Apis mellifera</i>	278	13,20
<i>Trigona spinipes</i>	276	13,11
<i>Notophus</i> sp.	25	1,19
<i>Exomalopsis analis</i>	10	0,47
<i>Megachilidae</i> sp.2	08	0,38
<i>Dialictus</i> sp.2	02	0,09
<i>Oxaea flavescens</i>	02	0,09
<i>Augochloropsis hebecens</i>	01	0,05
<i>Stelopolybia</i> sp.	01	0,05
<i>Nannotrigona testaceicornis</i>	01	0,05
<u>Total</u>	604	28,68
LEPIDOPTERA		
<i>Josia adiante</i>	01	0,05
<i>Actinote</i> sp.	01	0,05
<u>Total</u>	02	0,09
<u>TOTAL</u>	2106	100,00

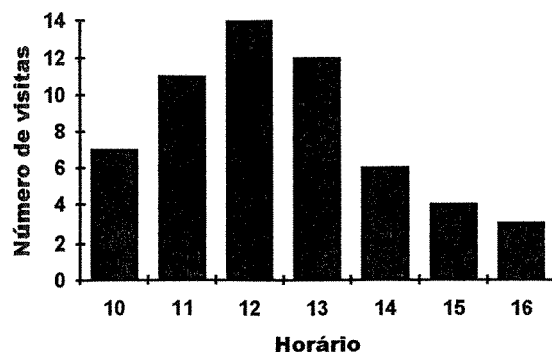


FIGURA 38. Número de visitas ao longo do dia nas inflorescências de *Piper xylosteoides* na Estação Experimental de Jundiaí.

TABELA 23. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Piper xylosteoides* na Estação Experimental de Jundiaí.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ocyptamus</i> sp.2	42	69,64
<i>Ocyptamus clarapex</i>	04	7,14
<i>Salpingogaster nigra</i>	02	3,57
<u>Total</u>	47	87,04
HYMENOPTERA		
<i>Tetragonisca angustula</i>	03	5,36
<i>Augochlora</i> sp.	03	5,36
Megachilidae sp.2	02	3,57
<i>Colletes petropolitanus</i>	01	1,79
<u>Total</u>	09	16,07
<u>TOTAL</u>	56	100,00

3.8.2.12. OTTONIA MARTIANA

Esta espécie foi visitada por cinco espécies de dípteros (94,74% das visitas), sendo a maioria sirfídeos (Tabela 24). As espécies mais frequentes foram *Ocyptamus* spp. (Figura 36B) (Syrphidae) e *Augochloropsis* sp. (Halictidae). Nesta abelha o pólen aderiu na parte ventral do abdome e na corbícula, enquanto que *Ocyptamus* spp. apresentaram pólen no esternito 5 e no aparelho bucal.

O pico de visitação ocorreu entre 11:00-12:00 h (Figura 39).

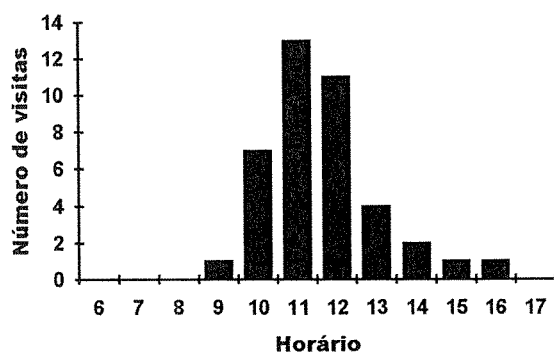


FIGURA 39. Número de visitas ao longo do dia em inflorescência de *Ottonia martiana* na Reserva de Santa Genebra.

TABELA 24. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Ottonia martiana* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ocyptamus</i> sp.7	11	28,95
<i>Ocyptamus</i> sp.1	10	26,32
<i>Ocyptamus</i> sp.3	09	23,68
<i>Salpingogaster</i> sp.2	04	10,53
<i>Ocyptamus</i> arx	02	5,26
<u>Total</u>	35	94,74
HYMENOPTERA		
<i>Augochloropsis</i> sp.	02	5,26
<u>Total</u>	02	5,26
<u>TOTAL</u>	38	100,00

3.8.2.13. OTTONIA PROPINQUA

Ottonia propinqua foi visitada por oito espécies de dípteros (43,09% das visitas), todos sirfídeos, sete himenópteros (56,38% das visitas) e uma espécie de lepdóptera (Tabela 25). As espécies mais freqüentes foram *Ocyptamus clarapex* (Figura 36C) e a abelha *Nannotrigona testaceicornis*. A espécie de Hymenoptera teve o pólen aderido na parte ventral do abdome, nas pernas e nas corbículas, enquanto que *Ocyptamus clarapex* apresentou pólen no esternito 5 e no aparelho bucal.

O pico de visitação ocorreu entre 11:00-12:00 h (Figura 40).

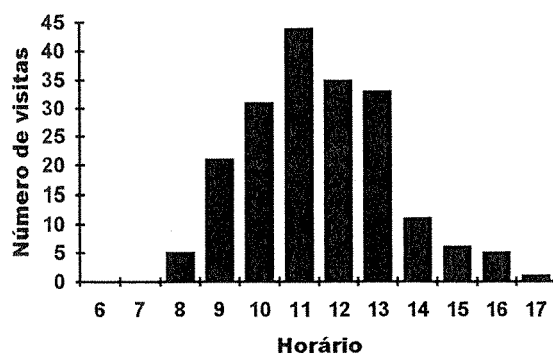


FIGURA 40. Número de visitas ao longo do dia em inflorescência de *Ottonia propinqua* na Reserva de Santa Genebra.

3.8.2.14. PEPEROMIA UROCARPA

Esta espécie recebeu visitas de apenas três espécies de sirfídeos (Tabela 26). O sirfídeo mais freqüente foi *Leucopodella* sp. (Figura 36D), na qual o pólen aderiu apenas no aparelho bucal (principalmente labelo) e no esternito 5.

As visitas foram regulares ao longo de boa parte do dia, com pico às 11:00 h (Figura 41).

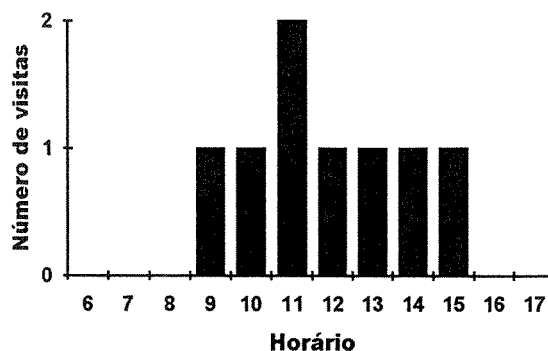


FIGURA 41. Número de visitas ao longo do dia em inflorescências de *Peperomia urocarpa* na Reserva de Santa Genebra.

TABELA 25. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Ottonia propinqua* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Ocyptamus clarapex</i>	63	33,51
<i>Ocyptamus</i> sp.1	09	4,79
<i>Ocyptamus arx</i>	02	1,06
<i>Copestylum lanei</i>	02	1,06
<i>Setulina</i> sp.	02	1,06
<i>Ocyptamus</i> sp.2	01	0,53
<i>Ocyptamus</i> sp.4	01	0,53
<i>Ocyptamus zenia</i>	01	0,53
<u>Total</u>	81	43,09
HYMENOPTERA		
<i>Nannotrigona testaceicornis</i>	37	19,68
<i>Augochloropsis cuprella</i>	24	12,77
<i>Apis mellifera</i>	23	12,23
<i>Tetragonisca angustula</i>	15	7,98
<i>Augochloropsis</i> sp.	04	2,13
<i>Augochloropsis brasiliiana</i>	02	1,06
<i>Stelopolybia</i> sp.	01	0,53
<u>Total</u>	106	56,38
LEPIDOPTERA		
Lepidoptera sp.	01	0,53
<u>Total</u>	01	0,53
<u>TOTAL</u>	188	100,00

TABELA 26. Visitantes florais e quantidade de visitas em *Peperomia urocarpa* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Número de visitas	Porcentagem
DIPTERA		
<i>Leucopodella</i> sp.	06	75,00
<i>Salpingogaster minor</i>	01	12,50
<i>Ocyptamus</i> sp.5	01	12,50
<u>TOTAL</u>	08	100,00

3.8.2.15. POTHOMORPHE UMBELLATA

Nesta piperácea foram registradas uma espécie de sirfídeo, *Ocyptamus arx*, que realizou quatro visitas ao longo do dia, e duas espécies de himenópteros, *Nannotrigona testaceicornis* e *Augochloropsis* sp., que fizeram uma visita cada

um. O pólen foi encontrado no aparelho bucal, principalmente labelo, de *Ocyptamus arx* e nas pernas de *Augochloropsis* sp. As visitas ocorreram das 08:00-11:00 h e das 13:00-14:00 h (Figura 42).

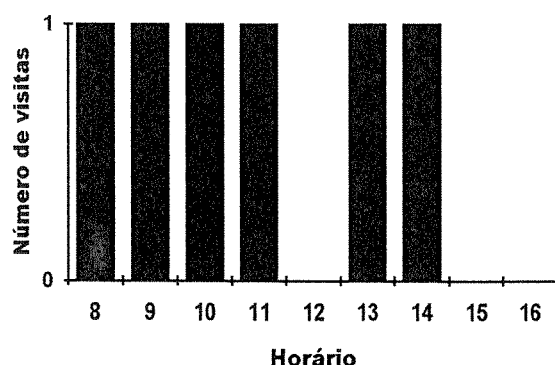


FIGURA 42. Número de visitas ao longo do dia nas inflorescências de *Pothomorphe umbellata* no Parque Ecológico de São Carlos.

3.8.2.16. PEPEROMIA ALATA, P. CIRCINNATA e P. ROTUNDIFOLIA

Nestas espécies não foram registrados visitantes florais. Na Figura 25B é apresentada a inflorescência de *Peperomia alata*, e na Figura 43A,B as de *P. circinnata* e *P. rotundifolia*.

3.8.2.17. AGRUPAMENTO DAS ESPÉCIES DE PIPERACEAE EM RELAÇÃO AOS VISITANTES FLORAIS E PARTILHA DE RECURSOS

As piperáceas compartilharam os mesmos grupos de visitantes florais, sendo que diferenças nas espécies e no número de indivíduos de cada visitante separaram as piperáceas em três grupos de maior similaridade (Figura 44A).

Piper crassinervium e *P. regnelli* formam um grupo, possivelmente por serem as espécies com maior número de visitantes, *Piper gaudichaudianum*, *Ottonia martiana* e *Peperomia urocarpa* formam outro, que ao contrário do grupo

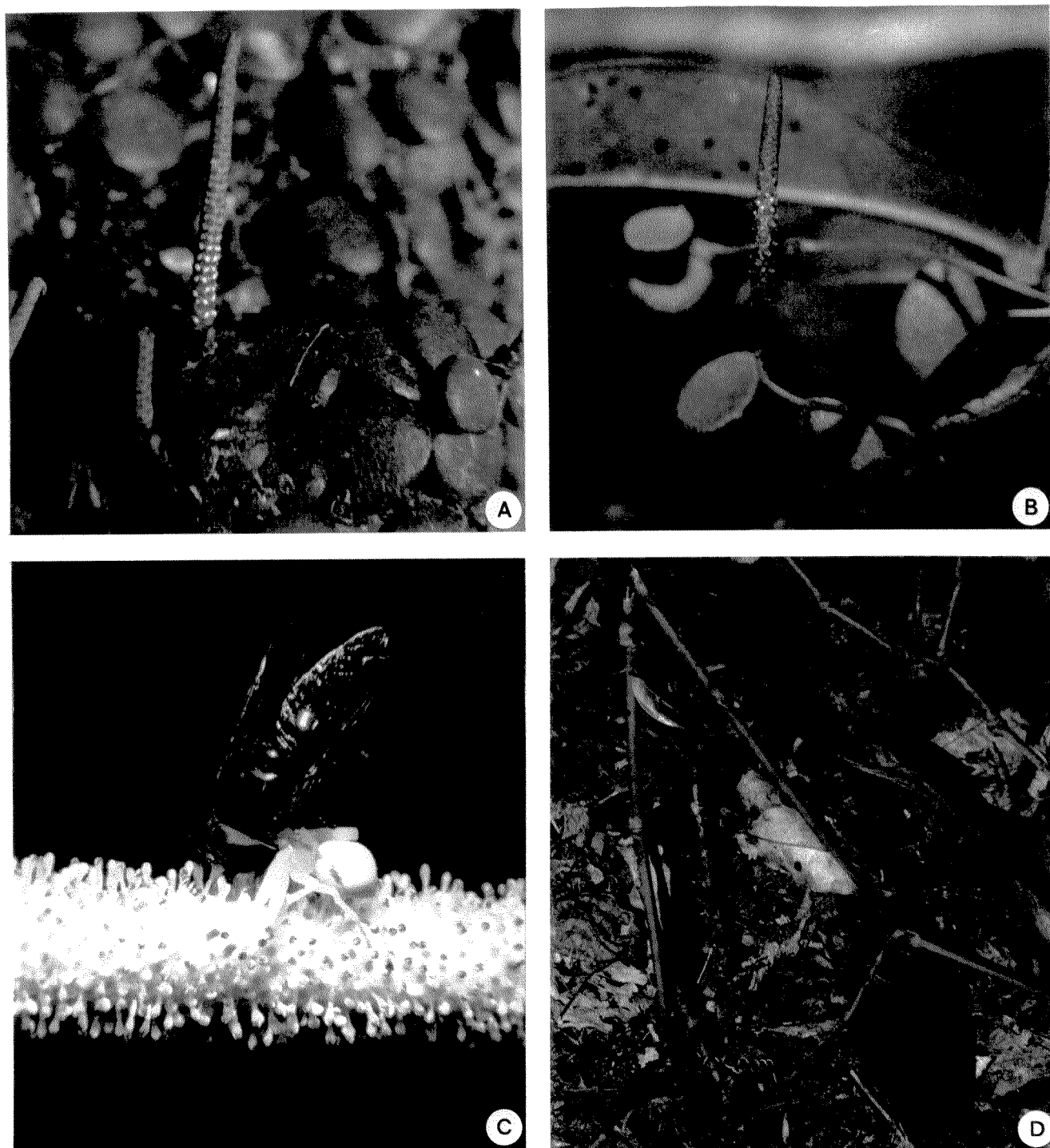


FIGURA 43. Inflorescência de *Peperomia circinnata*, B: inflorescência de *Peperomia rotundifolia*, C: aranha Thomisidae predando *Ornidia obesa* (Diptera, Syrphidae) em inflorescência de *Piper crassinervium* e D: reprodução vegetativa em *Ottonia propinqua*, com ramo fragmentado enraizando a partir do nó. Todas as figuras feitas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

anterior são as espécies que menos visitantes florais apresentaram, e o restante das espécies de Piperaceae formam o terceiro grupo. Este padrão de agrupamento se deve principalmente aos visitantes florais da ordem Diptera (Figura 44B), sendo que se apenas as visitas de himenópteros forem consideradas, *P. regnelli* se destaca das demais piperáceas (Figura 44C).

Ornidia obesa, um sirfídeo robusto, foi o principal visitante das inflorescências de *Piper amalago*, *P. crassinervium* e *P. regnelli*. As piperáceas *Piper gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *P. mollicomum*, *P. xylosteoides*, *Ottonia martiana*, *O. propinqua* e *Pothomorphe umbellata* tiveram suas inflorescências visitadas principalmente por espécies de *Ocyptamus*. Estes sirfídeos apresentam corpo afilado e pequeno. *Piper arboreum* e *P. mikanianum* foram visitadas principalmente por espécies de *Copestylum*, sirfídeos um pouco menores que *O. obesa*. *Piper aduncum* teve como principal visitante *Salpingogaster nigra* e *Peperomia urocarpa*, *Leucopodella* sp., sirfídeos de corpo afilado e um pouco maiores que *Ocyptamus*. Portanto, apesar das piperáceas receberem visitas dos mesmos grupos de sirfídeos, ocorre discreta partilha de recursos em nível de polinizadores principais.

A Tabela 27 sumariza as medidas de diversidade de insetos visitantes às inflorescências das piperáceas.

As regressões múltiplas entre quantidade (Σ) e riqueza (S) de visitantes com o comprimento e número de flores das inflorescências das piperáceas não foram significativas ($r^2 = 0,24$; $P = 0,21$ e $r^2 = 0,03$; $P = 0,83$; respectivamente).

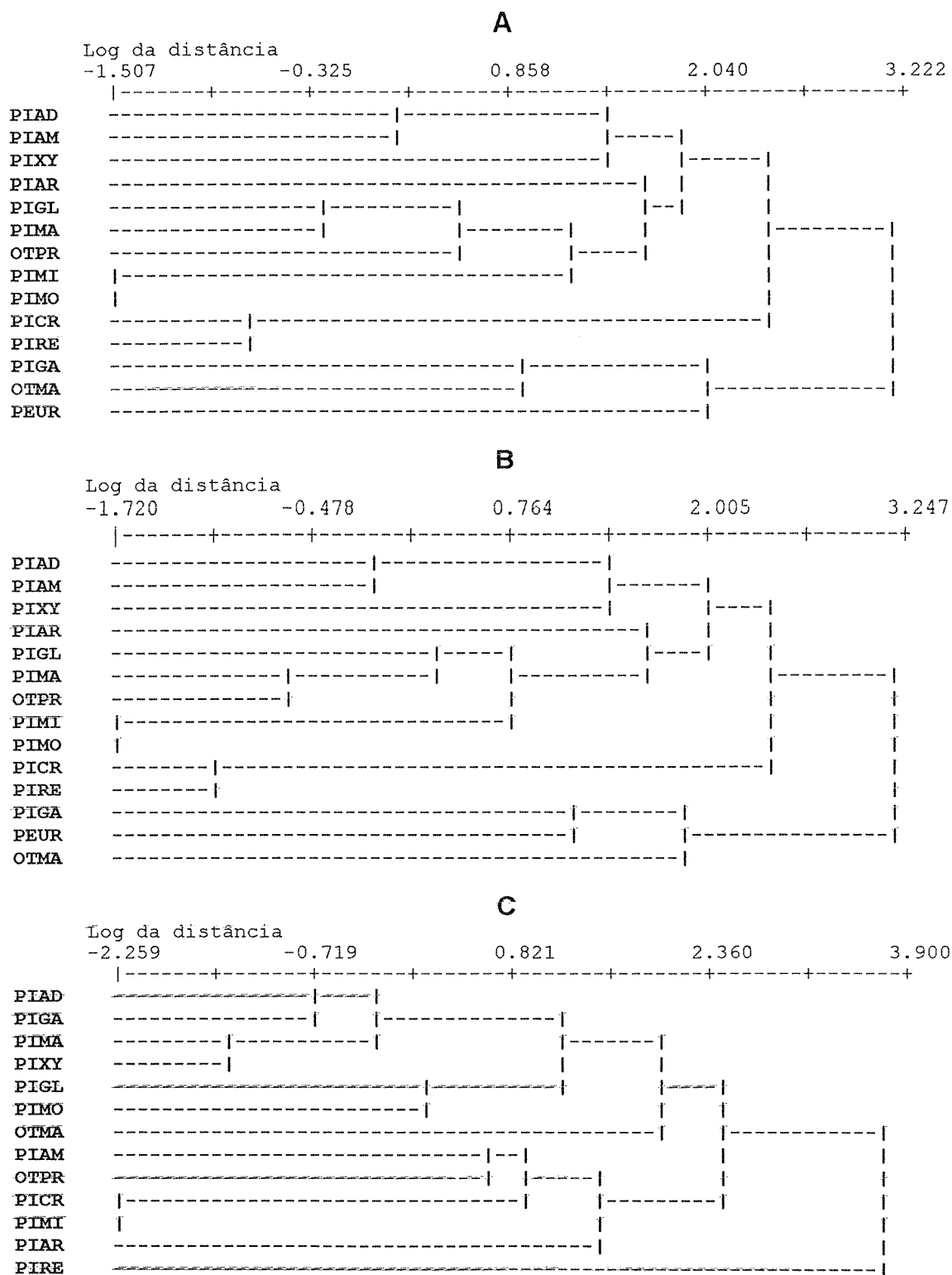


FIGURA 44. Agrupamento das espécies de Piperaceae de mata semidecídua em relação aos insetos visitantes. **A:** todas as espécies de insetos; **B:** apenas Diptera; **C:** apenas Hymenoptera. Legenda: PIAD: *Piper aduncum*, PIAM: *P. amalago*, PIAR: *P. arboreum*, PICR: *P. crassinervium*, PIGA: *P. gaudichaudianum*, PIGL: *P. glabratum*, PIMA: *P. macedoi*, PIMI: *P. mikanianum*, PIMO: *P. mollicomum*, PIRE: *P. regnellii*, PIXY: *P. xylostoeoides*, OTMA: *Ottonia martiana*, OTPR: *O. propinqua* e PEUR: *Peperomia urocarpa*.

TABELA 27. Somatória (Σ), riqueza (S), eqüitatividade (E) e diversidade (H') do número de insetos visitantes nas espécies de Piperaceae de mata semidecídua.

Espécie	Σ	S	E	H'
<i>Piper aduncum</i>	264	13	0,36	0,92
<i>P. amalago</i>	297	14	0,65	1,71
<i>P. arboreum</i>	201	13	0,69	1,77
<i>P. crassinervium</i>	709	25	0,45	1,49
<i>P. gaudichaudianum</i>	21	09	0,94	2,07
<i>P. glabratum</i>	147	18	0,70	2,02
<i>P. macedoi</i>	85	11	0,60	1,43
<i>P. mikanianum</i>	112	21	0,76	2,30
<i>P. mollicomum</i>	111	23	0,81	2,61
<i>P. regnelli</i>	2106	37	0,55	2,01
<i>P. xylosteoides</i>	56	8	0,80	2,05
<i>Ottonia martiana</i>	38	06	0,86	1,54
<i>O. propinqua</i>	188	15	0,71	1,92
<i>Peperomia urocarpa</i>	08	03	0,67	0,74
MÉDIAS	317,77	15,4	0,63	1,60

3.9. ATIVIDADE DOS VISITANTES NAS FLORES

Os sirfídeos utilizaram as inflorescências das piperáceas para coletar principalmente pólen, mas também lambeiram substâncias produzidas nas brácteas. Os himenópteros somente visitaram as piperáceas para coleta de pólen.

A Figura 45 mostra as relações de dominância entre as espécies que apresentaram interações agonísticas. *Ornidia obesa* foi a espécie dominante, pois promoveu deslocamentos bruscos em *Copestylum tripunctatum*, *Salpingogaster nigra*, *Trigona spinipes*, *Apis mellifera*, *Palpada* sp. e em *Actinote* sp.

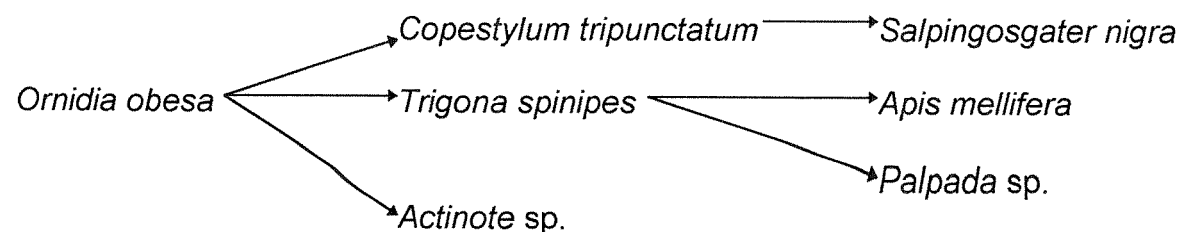


FIGURA 45. Relações de dominância entre os visitantes florais de Piperaceae de mata semidecídua.

3.9.1. ORNIDIA OBESA

Ornidia obesa se deslocou vagarosamente sobre a inflorescência das piperáceas, em um único sentido, da parte proximal para a distal, tocando constantemente o labelo nas anteras, estigmas e brácteas das flores. Movimentou o abdome para cima e para baixo constantemente, e a sua parte distal contatou as flores. A mosca coletou pólen com as pernas dianteiras, contatando o labelo nos pulvilos que contém o pólen. Em *Piper amalago*, no entanto, a mosca não coletou pólen com as pernas, mas somente tocou o labelo nas anteras deiscentes.

Ornidia obesa, em sua única visita a *Piper aduncum*, permaneceu apenas três minutos sobre a mesma inflorescência. As visitas deste sirfídeo às inflorescências das demais espécies de piperáceas duraram de 30 seg a 20 min e uma a três inflorescências por planta foram visitadas.

Durante certo período, as moscas permaneceram na face abaxial das folhas de *Piper aduncum*, *P. amalago*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum* e *P. mikanianum*, onde podiam permanecer imóveis, contatar o labelo na superfície foliar, ou realizar a limpeza do corpo. A limpeza do corpo de *O. obesa* era iniciada pelas pernas dianteiras, que eram esfregadas uma na outra e nas pernas medianas. Após isto, os pulvilos das pernas dianteiras eram esfregados na probóscide e no labelo.

Ornidia obesa apresentou encontros agonísticos intraespecíficos, que ocorriam quando dois indivíduos se encontravam numa inflorescência. O indivíduo que se aproxima da inflorescência afugenta o que está em atividade de visita. Esta espécie também apresentou encontros agressivos interespecíficos com uma espécie de borboleta e com *Copestylum tripunctatum* (Syrphidae). Situação

semelhante ocorreu com *Apis mellifera* e *Trigona spinipes*, que foram afugentadas da inflorescência por *O. obesa*. Nas inflorescências de *Piper regnelli*, onde foi registrada a maioria dos encontros agonísticos de *O. obesa*, foram coletados 48 indivíduos desta mosca, sendo que 36 eram machos. Os machos de *O. obesa* eram os que mais afugentaram outras espécies das inflorescências.

3.9.2. SALPINGOGASTER SPP.

Salpingogaster nigra visitou várias inflorescências de uma planta, permanecendo de 1-5 min em cada inflorescência. Inflorescências que apresentavam poucas flores maduras foram visitadas em alguns segundos. A mosca deslocou-se pela inflorescência contatando as anteras, estigmas e brácteas com o labelo. As espécies de *Salpingogaster* coletaram pólen das inflorescências de piperáceas com as pernas dianteiras, comportamento este não observado nas visitas feitas em *Piper crassinervium*. Os pulvilos das pernas dianteiras foram também freqüentemente contatados pelo labelo. Em *Piper arboreum*, *S. nigra* visitou principalmente as inflorescências estaminadas, visitas estas que duraram de 1-3 min, sendo as visitas nas inflorescências hermafroditas de menor duração (menos de 1 min). Após algumas visitas, a mosca realizou a limpeza do corpo na face adaxial das folhas.

3.9.3. OCYPTAMUS SPP.

Espécies de *Ocyptamus* visitaram de 1-8 inflorescências por visita à planta, permanecendo de 2-20 min em cada uma. As visitas foram mais rápidas (entre 1-2

min) em inflorescências de *Piper macedoi* e *P. xylosteoides*. Estas moscas deslocaram-se muito lentamente sobre a inflorescência, contatando as anteras, estigmas e brácteas com o labelo. Em inflorescências de *Piper arboreum*, espécies de *Ocyptamus* visitaram em igual proporção inflorescências masculinas e hermafroditas. Algumas espécies contataram as flores com o abdome, mas outras permaneceram com o abdome em posição perpendicular em relação à inflorescência, não as contatando.

Em *Ottonia*, dois a três racemos foram visitados em cada visita à uma planta. As moscas deslocaram-se apoiando as pernas nas flores e contatando as anteras, estigmas, ovário, eixo da inflorescência e brácteas com o labelo. As anteras mais maduras foram destacadas e seguras pelas pernas dianteiras das moscas antes de contatá-las com o labelo. O abdome contatou as flores eventualmente. Uma das espécies de *Ocyptamus* não se deslocou sobre o racemo, pousou em várias regiões da inflorescência sem tocar o abdome nas flores e permaneceu de 30 seg a 1 min, visitando o racemo durante ca. 25 min.

O visitante de *Pothomorphe umbellata* visitou 6-8 inflorescências por visita à planta, permanecendo de 15-20 min na planta. Também deslocou-se pela inflorescência contatando as flores com o labelo e sem tocá-las com o abdome.

Um encontro agressivo intraespecífico foi registrado para *Ocyptamus*, não havendo encontros agonísticos interespecíficos.

3.9.4. COPESTYLUM SPP.

As visitas às inflorescências duraram de 5-12 min por visita à planta. A mosca pousava numa folha próxima à inflorescência, ou no seu pedúnculo, a

seguir passava a visitar a inflorescência da parte proximal para a distal. O deslocamento da mosca foi muito lento, e contatou as anteras, estigmas e brácteas com o labelo. Não coletou pólen com as pernas, mas contatou os pulvilos das pernas dianteiras freqüentemente com o labelo. Quando deslocavam-se pela inflorescência, as moscas permaneciam com o abdome levantado, mas ao lamberem néctar e pólen o abdome era abaixado. *Copestylum* spp. realizou a limpeza do corpo pousada no pedúnculo da inflorescência. Na atividade de limpeza, as pernas dianteiras limpavam a probóscide e as pernas medianas e o labelo contatavam os pulvilos. As pernas posteriores e o abdome não eram limpos.

Em *Piper arboreum*, *Copestylum tripunctatum* realizou mais visitas às inflorescências estaminadas do que às hermafroditas (ca. de 60% e 40% das visitas, respectivamente).

Não foram registrados encontros agressivos intraespecíficos, mas *Copestylum tripunctatum* deslocou *Salpingogaster nigra* de uma inflorescência.

3.9.5. HIMENÓPTEROS

Tetragonisca angustula visitou 1-3 inflorescências nas espécies de *Piper*, permanecendo 2-4 min em cada inflorescência. Deslocou-se vagarosamente pela inflorescência, coletando pólen com as pernas dianteiras. A abelha pousava na base da inflorescência e a visitava deslocando-se em direção à parte distal. Pernas, tórax e abdome contatavam as flores. Esta abelha contatou 6-10 racemos de *Ottonia propinqua* por visita.

Trigona spinipes deslocou-se rapidamente pela inflorescência coletando pólen com as pernas dianteiras. Não foram observadas interações agressivas intraespecíficas, mas *T. spinipes* afugentou *Apis mellifera* (Apidae) e *Palpada* sp. (Syrphidae) de inflorescências de *Piper regnelli*.

Apis mellifera deslocou-se rapidamente na inflorescência de *Piper* spp. e de *Ottonia propinqua*, coletando pólen com as pernas dianteiras e medianas. Estas abelhas permaneceram de 2-15 seg em cada inflorescência e visitaram 2-5 inflorescências de cada planta.

Nannotrigona testaceicornis permaneceu de 30 a 120 seg em um racemo de *Ottonia propinqua*, visitando de 4-12 racemos por visita à planta. O número de inflorescências visitadas e a duração das visitas foi bem menor nas inflorescências de *Piper* spp. Esta abelha coletou pólen com as pernas.

Oxaea flavescens visitou três inflorescências por visita à planta de *Piper regnelli* e permaneceu ca. 15 seg em cada. Deslocou-se rapidamente coletando pólen com as pernas dianteiras. As abelhas Anthophoridae visitaram apenas uma inflorescência por visita à planta, permanecendo de 1-3 seg na planta.

As espécies de Megachilidae pousavam na parte proximal da inflorescência das espécies de *Piper* e deslocavam-se rapidamente até a parte distal, voltando novamente para a parte proximal. Esta atividade podia ser repetida duas ou três vezes, sendo que cada inflorescência foi visitada em 10-20 seg. Estas abelhas visitaram 2-4 inflorescências por visita à planta. As flores foram contatadas pelas pernas, tórax e pelos segmentos abdominais mais próximos ao tórax. Após a visita, esta abelha limpava o corpo pousada na face adaxial das folhas da piperácea.

As espécies de Halictidae visitaram de 1-4 inflorescências por visita à planta, permanecendo de 5-10 seg em cada. Deslocaram-se rapidamente na inflorescência de *Piper* spp., da parte proximal para a distal, coletando pólen com as pernas dianteiras. *Augochloropsis cuprella* coletou pólen das flores de *Ottonia propinqua* por vibração, mas em *Piper glabratum* não visitou inflorescências e sim foi observado lambendo a superfície adaxial das folhas.

3.9.6. OUTROS GRUPOS

Trichopsomyia sp. (Syrphidae) deslocou-se rapidamente pela inflorescência, contatando as anteras, estigmas e brácteas com o labelo. Estas moscas coletaram pólen com as pernas dianteiras, contatando várias vezes os pulvilos com o labelo. Forragearam em 2-8 inflorescências por visita à planta, e em cada uma permaneceram de 1-6 min. Foram registradas interações agressivas intraespecíficas, mas não foram observadas interações interespecíficas.

Os sirfídeos *Palpada* spp. deslocaram-se vagarosamente sobre a inflorescência, contatando constantemente as anteras e estigmas, e às vezes as brácteas com o labelo. Os pulvilos das pernas dianteiras eram contatados pelo labelo, levantados ao mesmo tempo em direção ao aparelho bucal. As pernas dianteiras limpavam a probóscide, sendo a seguir os pulvilos contatados pelo labelo. Estas moscas levantavam o abdome e o abaixavam constantemente, tocando as flores.

Leucopodella sp. (Syrphidae), o principal visitante *Peperomia urocarpa* pousava e utilizava somente as flores que estão nas suas proximidades. Esta

espécie não contatou as brácteas com o labelo, somente as anteras, e não visitou as partes da inflorescência que apresentaram apenas estigmas receptivos.

Os indivíduos de *Limnophora* spp. (Muscidae) visitaram 1-2 inflorescências e permaneceram 3-4 seg contatando as brácteas com o labelo. *Setulina* sp. (Lauxaniidae) visitou as inflorescências somente nas primeiras horas da manhã e no final da tarde. Permaneciam imóveis vários minutos, contatando as anteras e estigmas da mesma flor com o labelo, e deslocavam-se muito pouco pela inflorescência.

Os lepidópteros visitaram 1-2 inflorescências por planta, permanecendo de 5-15 seg em cada uma.

Aranhas Thomisidae foram registradas nas inflorescências de *Piper crassinervium*, *P. regnelli* e *Ottonia propinqua*. Estas aranhas foram encontradas à partir do segundo dia de floração. As presas capturadas pelas aranhas foram *Ornidia obesa* (Figura 45C), *Apis mellifera*, *Palpada* sp. e *Copestylum* sp. Estas aranhas permaneciam na mesma inflorescência durante todo o dia, mas mudavam de inflorescência no dia seguinte.

As espécies de Coleoptera e de Hemiptera encontradas nas inflorescências de Piperaceae apresentaram comportamento de predação floral. As espécies de Chrysomelidae consumiram vagorosamente flores individuais das piperáceas e deslocaram-se pouco na inflorescência. A espécie de Scarabaeidae geralmente predava somente uma inflorescência a cada visita, que podia durar ca. 2 h, e consumia todas as flores. As espécies de Hemiptera permaneciam várias horas sobre a mesma inflorescência perfurando os ovários das flores e os frutos com o aparelho bucal. Além dos hemípteros adultos, haviam várias ninfas e ovos sobre as inflorescências.

3.10. REPRODUÇÃO VEGETATIVA

Quatro modos de propagação vegetativa foram encontrados no conjunto de espécies de Piperaceae: ramos de reposição, prostração de ramos ao solo, fragmentação e rizomas.

Ramos de reposição: surgem da base da planta após dano dos ramos principais do indivíduo. Estes ramos eram estruturalmente distintos do tronco original, sendo mais finos, mais pubescentes, com maior comprimento nos internós e sem ramificação secundária. Cresceram rapidamente e atingiram maiores dimensões que o ramo original. Este tipo de propagação vegetativa foi verificada em *Piper aduncum*, *P. arboreum*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *P. mikanianum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides*, *Ottonia martiana*, *O. propinqua*, *Peperomia circinnata*, *P. rotundifolia* e *P. urocarpa*.

Prostração de ramos ao solo: ramos prostrados ao solo produzem raízes adventícias e ramos secundários nos nós. O ramo original pode apodrecer, permanecendo os indivíduos independentes. Este tipo de reprodução vegetativa foi encontrada em *Piper arboreum*, *P. mikanianum*, *Ottonia martiana* e *O. propinqua*.

Fragmentação (Figura 45D): fragmentos de ramos desenvolvem raízes adventícias nos nós e ramos secundários e se estabelecem como indivíduos independentes. Esta reprodução vegetativa foi verificada em *Piper glabratum*, *P. mikanianum*, *Ottonia martiana*, *O. propinqua*, *Peperomia circinnata*, *P. rotundifolia* e *P. urocarpa*.

Rizomas: rizomas subterrâneos dão origem a novos indivíduos independentes após a sua fragmentação. Este tipo de propagação vegetativa foi encontrada em *Piper mikanianum*, *P. regnelli*, *Ottonia martiana* e *O. propinqua*.

A reprodução vegetativa não foi verificada em *Piper amalago*, *P. crassinervium*, *P. mollicomum*, *Peperomia alata* e *Pothomorphe umbellata*.

Observações realizadas em uma clareira formada no interior de mata semidecídua após queda de árvore, evidenciaram que após um ano a clareira foi tomada por indivíduos de *P. aduncum*. Estes indivíduos atingiram ca. 2 m de altura e produziram inflorescências após oito meses.

4. DISCUSSÃO

4.1. HÁBITOS E HÁBITATS

A comunidade de Piperaceae de mata semidecídua é bastante diversa quanto aos hábitos e habitats, à semelhança do que foi observado em piperáceas meso-americanas (Gomez-Pompa, 1971; Chazdon & Field, 1987; Chazdon *et al.*, 1988; Tebbs, 1989a; b; Williams *et al.*, 1989; Sanchez-Coronado *et al.*, 1990). Na mata semidecídua, assim como na América Central, foram encontradas espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas, e Piperaceae exclusivas, seletivas e indiferentes ao habitat.

As espécies do gênero *Peperomia* são exclusivas de habitat, seja de mata semidecídua, como *P. circinnata* ou de mata higrófila, como as demais. As espécies de *Peperomia* da América Central também são exclusivas de habitat (Tebbs, 1993a; Bessière *et al.*, 1994). Tebbs (1989b) afirma que as piperáceas epífitas são muito vulneráveis à perturbações que ocorrem no ambiente, sendo que *Peperomia* freqüentemente se encontra em listagens de espécies raras ou extintas de áreas pequenas (Colón & Woodbury, 1996). No presente estudo verificou-se que as espécies de *Peperomia* estão ausentes da Estação Experimental de Jundiáí, cuja área de mata é menor e mais perturbada que a da Reserva de Santa Genebra. Áreas menores geralmente têm menor número de espécies exclusivas e seletivas de habitat (Inoue *et al.*, 1995).

O grande número de indivíduos de *Piper aduncum* na Estação Experimental de Jundiáí pode ser explicado pelo fato desta área apresentar mais locais com sucessão secundária inicial do que a Reserva de Santa Genebra. Esta

piperácea, portanto, tem potencial para ser utilizada no manejo de áreas florestais alteradas devido suas características ecológicas (ver Guevara & Gómez-Pompa, 1972; Piñ-Rodrigues *et al.*, 1990; Hernandes & Figueiredo, 1996).

4.2. FENOLOGIA

O presente estudo descreveu os eventos fenológicos que ocorreram em vários gêneros de Piperaceae presentes em uma comunidade. Poucos estudos fenológicos haviam sido feitos na América Central e no Brasil, e abordam apenas algumas espécies de *Piper* (Fleming, 1985; Marinho-Filho, 1985; 1991; Marquis, 1988; Faria, 1996).

A ocorrência de maior número de indivíduos da comunidade de Piperaceae florescendo ao final da estação seca provavelmente se deve a um aumento na velocidade do vento, entre outros fatores. No presente estudo, não foi verificada relação entre floração e pluviosidade, mas alguns estudos consideram como fator desencadeante de floração as primeiras chuvas após a estação seca (Opler *et al.*, 1976a; Fleming, 1985). Na região de Campinas e Jundiaí, outras comunidades vegetais estudadas também apresentaram pico de floração entre agosto e outubro (Matthes, 1980; Morellato, 1991; 1992; 1995; Morellato & Leitão-Filho, 1992; 1996). Em alguns estudos com espécies de *Piper* meso-americanas foi encontrada correlação entre floração e variáveis meteorológicas (Opler *et al.*, 1980; Marquis, 1988; Wright, 1991).

A floração contínua das espécies de Piperaceae, no nível da comunidade, mantém a oferta de recursos para visitantes florais ao longo de todo o ano. O deslocamento da época de floração que algumas espécies apresentam,

possivelmente reduz a competição por insetos polinizadores. Segundo Arruda & Sazima (1996), o conjunto das espécies vegetais utilizadas por sirfídeos na Reserva de Santa Genebra apresentou períodos de floração que cobriram todos os meses do ano. Porém, o padrão fenológico das Piperaceae estudadas não se assemelha ao observado para as plantas polinizadas por moscas, abelhas ou diversos pequenos insetos na comunidade de árvores, arbustos e lianas da Reserva de Santa Genebra (Morellato, 1991).

A floração das espécies de *Peperomia*, com exceção de *P. urocarpa*, se correlacionou significativamente com o aumento na velocidade do vento, parecendo ser este um fator abiótico importante em condições naturais. Estudos anteriores, feitos em laboratório, indicavam a elevação da temperatura como o principal estímulo para a floração de *Peperomia* (Brondum & Friis, 1990).

Vários estudos relatam que as chuvas representam importante papel nas épocas de floração das plantas neotropicais (Daubenmire, 1972; Opler *et al.*, 1976b; Reich & Borchert, 1984). Mais recentemente, foi formulada a hipótese de que as épocas de floração estão relacionadas à quantidade de água disponível no solo que a planta tem acesso (Johnson, 1992). Assim, plantas que estão em habitats brejosos, onde têm suprimento de água disponível inclusive durante a estação seca, apresentariam floração contínua, enquanto que plantas que têm água disponível apenas em ocasião de chuvas floresceriam somente na estação chuvosa (Mulkey *et al.*, 1991; Wright, 1991; Johnson, 1992). Esta hipótese é denominada "hipótese do estresse hídrico" (Johnson, 1992). No presente estudo, espécies de habitat brejoso, tais como *Piper gaudichaudianum*, *P. glabratum*, *P. macedoi*, *Peperomia rotundifolia*, *P. urocarpa* e *Pothomorphe umbellata*, apresentaram floração contínua, fortalecendo a hipótese do estresse hídrico.

Peperomia alata, apesar de ocorrer em mata higrófila é epífita e, portanto, não tem contato direto e constante com a água do solo. Assim como *P. alata*, as espécies de mata semidecídua *Piper mikanianum*, *P. mollicomum*, *Ottonia propinqua* e *Peperomia circinnata* floresceram apenas na estação chuvosa. Este padrão fenológico, portanto, fortalece ainda mais a sugestão de que a hipótese do estresse hídrico estaria explicando a floração da maioria das espécies de Piperaceae nas áreas de estudo.

As florações de *Piper regnelli* e de *Ottonia martiana*, espécies de mata higrófila, ocorreram somente na estação chuvosa, e este comportamento fenológico pode estar relacionado a uma variada gama de fatores que interferem na floração e não somente à disponibilidade de água no solo (ver Rathcke & Lacey, 1985; Van Schaik *et al.*, 1993).

A comunidade de piperáceas apresenta infrutescências ao longo de todo o ano, ocorrendo aumento no número de indivíduos frutificando na estação chuvosa. As épocas de frutificação se relacionaram a todas as variáveis meteorológicas. Na Reserva de Santa Genebra, a frutificação das lianas é maior na estação chuvosa, possivelmente devido a existência de melhores condições de desenvolvimento e maturação dos frutos (Morellato & Leitão-Filho, 1996).

As épocas de frutificação de *Piper amalago*, *P. arboreum*, *P. crassinervium* e *P. regnelli* diferiram um pouco dos registros de Faria (1996) para Reserva de Santa Genebra. Diferem muito do encontrado no presente estudo as épocas de floração de *Piper gaudichaudianum*, *P. glabratum* e *P. aduncum* na Serra do Japi (Marinho-Filho, 1991), *P. arboreum* em mata ciliar de Brasília (Bizerril & Raw, 1995) e *P. amalago* na Costa Rica (Fleming, 1981). Estas diferenças podem

indicar que as espécies de *Piper* apresentam capacidade de modificar sua resposta fenológica.

A disponibilidade contínua de frutos no nível de comunidade e a modificação da resposta fenológica possivelmente são importantes para as piperáceas colonizadoras de clareiras, áreas que se formam de maneira aleatória ao longo do tempo e do espaço (ver Greig, 1993b).

A duração das inflorescências das piperáceas de mata semidecídua foi de 3-17 dias, enquanto que em espécies de *Piper* da América Central varia de cinco a sete dias (Marquis, 1988).

4.3. MORFOLOGIA FLORAL

As flores dos diversos gêneros de Piperaceae que ocorrem em mata semidecídua apresentaram um padrão floral muito semelhante entre si e ao de várias espécies meso-americanas (Burger, 1971; Tucker, 1980; 1982a; b; Tebbs, 1993b; Forster, 1993). As características encontradas nas flores das piperáceas estudadas, tais como o número, tipo e coloração dos estigmas, tipo de grão de pólen e características de ovário e frutos, se assemelham ao já descrito na literatura para estas espécies (ver Yuncker, 1972; 1973; 1974). *Piper arboreum*, no entanto, diferiu por apresentar indivíduos que possuem quatro estames por flor na mata semidecídua da Reserva de Santa Genebra, contra seis estames por flor em indivíduos de matas da América Central (Tebbs, 1989a).

Em todas as piperáceas deste estudo foi verificada deiscência longitudinal das anteras e sua abscisão após alguns dias, fato conhecido para as espécies de *Piper*, *Ottonia* e *Pothomorphe* (Marquis, 1988; Bornstein, 1989; Endress, 1994b), e

que neste estudo foi também registrado para *Peperomia*. As espécies de *Peperomia* apresentaram pequenas diferenças na morfologia floral, principalmente quanto ao tipo de estigma e de número de estames, distinguindo-a dos outros gêneros de Piperaceae. Estudos ontogenéticos evidenciam diferenças entre *Peperomia* e os outros gêneros de Piperaceae (Tucker, 1980; 1982a; b), apoiando a tendência atual de considerar as peperômias como família distinta (Peperomiaceae *sensu* Heywood, 1993).

As inflorescências de *Piper gaudichaudianum* e de *P. mollicomum* são arqueadas, mas apresentaram uma torção na parte central do eixo após o período de polinização, de forma que permanecem eretas no período de frutificação. Esta torção foi observada em outras espécies neotropicais de *Piper* por Orozco-Segovia *et al.* (1993).

4.4. ATRATIVOS E RECOMPENSAS

A coloração das inflorescências das piperáceas estudadas variou em tons de vermelho, creme e verde, dependendo da espécie e ao longo de seu desenvolvimento ontogenético. Tebbs (1989b) cita que a coloração das inflorescências de piperáceas da América Central varia em tons de amarelo, branco, rosa e violeta. As mudanças de coloração das flores e inflorescências, de forma geral, são fatores de atração para polinizadores (Weberling, 1992; Gottsberger, 1996). No presente estudo, apesar de não ter sido observada clara relação entre a coloração das inflorescências de diferentes piperáceas e seus visitantes florais, ocorreu uma mudança de coloração das inflorescências após a antese das flores.

Em quase todas as piperáceas, com exceção de *Peperomia* spp., as inflorescências apresentaram odor cítrico e/ou adocicado, sendo que Tebbs (1989b) cita apenas a fragrância de lima ou limão para algumas espécies de *Piper* meso-americanas. Provavelmente a intensidade do odor esteja relacionada à atratividade de visitantes florais, pois *Piper crassinervium* e *P. regnelli* possuíam inflorescências muito fragrantas e elevada visitação.

A coloração e o odor são tidos como fatores de atração a longa distância e orientação a curta distância, respectivamente, para os dípteros e himenópteros (Percival, 1965; Knudsen & Tollsten, 1991; Lock & Hall, 1982; Pombal, 1994; Passos 1995b). As respostas visuais e olfativas dos insetos são muito variadas e ainda não plenamente conhecidas (Kevan & Baker, 1984). Odor adocicado e cores claras são conhecidos atrativos de sirfídeos (Haslett, 1989a; Proctor *et al.*, 1996).

Além da coloração e odor, as inflorescências das espécies de *Piper* e *Ottonia* estudadas apresentaram regiões nectaríferas, provavelmente oferecendo néctar como recompensa aos visitantes florais. A quantidade da substância produzida pelas piperáceas é muito pequena, e somente as moscas parecem aproveitar este recurso. Os sirfídeos apresentam grande habilidade em coletar néctar, mesmo sendo sólido ou estando no interior de tecidos vegetais (Hansen Bay, 1978; Gilbert, 1981). As espécies vegetais cujas flores são visitadas por moscas e pequenas abelhas produzem quantidades muito pequenas de néctar (Baker *et al.*, 1983). Fleming (1985) e Marquis (1988) encontraram apenas pólen como recompensa aos polinizadores nas inflorescências de *Piper* spp. meso-americanas, mas Kerkvliet & Beerlink (1991) registraram espécies de *Piper* como fontes de néctar para abelhas melíferas no Suriname.

As dimensões das inflorescências das piperáceas estudadas não se relacionaram com a taxa de visitação, embora Semple (1974) tenha sugerido espécies de *Piper* com inflorescências mais longas atraem mais visitantes. Estudos com outras espécies vegetais sugerem que o aumento do tamanho e do número de flores causa aumento na visitação de sirfídeos, efeito este não observado para himenópteros (Conner & Rush, 1996).

4.5. SISTEMA REPRODUTIVO

O hermafroditismo observado nas piperáceas estudadas é uma característica básica nesta família (Tebbs, 1993a). Porém, variações neste padrão podem ocorrer, como foi observado em *Piper arboreum*, que apresentou pelo menos um indivíduo andromonóico na mata semidecídua. A hipótese mais discutida para a evolução da andromonoiccia em uma família vegetal é a de que a planta otimiza sua alocação de recursos para a reprodução (cf. O'Brien, 1994). O presente estudo não verificou os possíveis fatores atuantes no surgimento ou manutenção da andromonoiccia de *P. arboreum* na Reserva de Santa Genebra, mas talvez um aumento de atratividade aos visitantes florais possa ser um elemento que contribuiu para o desenvolvimento deste sistema reprodutivo.

A formação de infrutescências por autopolinização espontânea verificada nas espécies *Piper aduncum*, *P. mollicomum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides*, *Peperomia alata*, *P. rotundifolia*, *P. urocarpa* e *Pothomorphe umbellata* assemelhou-se ao verificado em *Piper nigrum* por Martin & Gregory (1962). Nas demais espécies do presente estudo não ocorreu autofertilização, pois não foi observada formação de frutos apesar dos sacos que envolviam as inflorescências

estarem repletos do pólen liberado das anteras. Dentre estas piperáceas estudadas não foi possível estabelecer relação entre a autocompatibilidade e o hábitat ou a atratividade a visitantes florais. Fleming (1985) sugeriu que espécies de *Piper* meso-americanas restritas ao interior de floresta muito úmida tornam-se autocompatíveis para compensar um menor número de visitantes. Alguns estudos sugerem que certas espécies vegetais podem desenvolver mecanismos de autofertilização devido a pressões seletivas relacionadas ao baixo número de insetos polinizadores (Levin, 1972; Solbrig & Rollins, 1977; Inoue *et al.*, 1995).

De forma geral, existem poucos estudos que tratam dos sistemas de compatibilidade em Piperaceae, que somente são conhecidos para três espécies de *Piper*. Uma espécie paleotropical, *P. methysticum*, é autoincompatível (Prakash *et al.*, 1994) e tanto a espécie paleotropical *P. nigrum* como a neotropical *P. arieianum* são autocompatíveis (Martin & Gregory, 1962; Pouvreau, 1984; Marquis, 1988).

A protoginia incompleta observada na maioria das piperáceas estudadas e a duração da receptividade estigmática de alguns dias se assemelha ao verificado em *Piper nigrum* (Menon, 1949; Martin & Gregory, 1962). A separação temporal da receptividade estigmática e da apresentação do pólen em diversas espécies vegetais é um fator que reduz a taxa de autopolinização (Baker *et al.*, 1983; Lloyd & Schoen, 1992). A protoginia incompleta provavelmente possibilita que as piperáceas autocompatíveis estudadas recebam pólen exógeno antes de ocorrer autopolinização, assim como foi sugerido para *P. nigrum* por Martin & Gregory (1962).

Nas inflorescências da maioria das piperáceas estudadas as flores proximais amadureceram antes das distais, característica que possivelmente

reduz a autopolinização. Nas espécies de *Ottonia*, e também em *Piper mikanianum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides* e *Pothomorphe umbellata*, os estames tornaram-se deiscentes ao longo de toda a inflorescência ao mesmo tempo e a possibilidade de autopolinização é maior.

4.6. ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO

A ecologia da polinização foi estudada em *Piper nigrum* no Panamá e em algumas espécies de *Piper* da Costa Rica (Martin & Gregory, 1962; Semple, 1974; Fleming, 1985), mas somente em *P. nigrum* foi testada a possibilidade de anemofilia.

4.6.1. ANEMOFILIA

As piperáceas estudadas apresentaram características florais compatíveis com a síndrome da anemofilia descritas por Faegri & van der Pijl (1979), tais como flores muito pequenas, com perianto ausente, expostas, organizadas em inflorescências, próximas entre si, com apenas um óvulo e coloração branca ou creme.

O pólen muito pequeno e pulverulento são duas características apresentadas pelas piperáceas da mata semidecídua e consideradas típicas de flores polinizadas pelo vento (Martin & Gregory, 1962; Zandonella, 1984). A floração da comunidade de Piperaceae foi correlacionada significativamente com a velocidade do vento, o que ocorreu em outras espécies de plantas anemófilas da Reserva de Santa Genebra, que florescem principalmente nos meses com

maior velocidade de vento (Arruda & Sazima, 1988; Passos, 1995a). Além disso, a protoginia é encontrada na maioria das espécies anemófilas (Lloyd & Webb, 1986; Bertin & Newman, 1993).

As piperáceas estudadas têm o pólen liberado das anteras quando as inflorescências chocam-se umas às outras quando balançam ao vento. O mesmo fenômeno é discutido para *Piper nigrum* por Martin & Gregory (1962) e Sasikumar *et al.* (1992). A única exceção deste estudo é *Peperomia circinnata*, que não apresenta ramos flexíveis.

Peperomia alata, *P. circinnata* e *P. rotundifolia*, apesar de serem autocompatíveis, possivelmente apresentam polinização cruzada pelo vento, uma vez que suas florações se correlacionaram significativamente a um aumento na velocidade do vento. Estas piperáceas foram consideradas como as únicas anemófilas exclusivas no presente estudo.

Semple (1974) sugeriu que a polinização pelo vento é improvável nas espécies de Piperaceae estudadas na Costa Rica, mas não realizou testes específicos para fortalecer sua sugestão. A anemofilia é tradicionalmente considerada ineficiente em florestas tropicais úmidas (Percival, 1965; Cruden, 1977; Faegri & van der Pijl, 1979; Baker *et al.*, 1983), mas recentes estudos vêm alterando esta idéia (Sutherland, 1986; Honig *et al.*, 1982; McKone, 1985; Ramírez, 1995). A eficiência da polinização anemófila pode estar relacionada ao pequeno número de óvulos e grande quantidade de pólen produzidos pelas plantas (Goldman & Willson, 1986; Schoen & Stewart, 1986).

As piperáceas anemófilas da mata semidecídua crescem principalmente no interior da mata, o que difere de outras espécies anemófilas encontradas na Reserva de Santa Genebra, que se encontram principalmente na borda da mata,

local diretamente afetado pelo vento (Arruda & Sazima, 1988; Morellato, 1991; Passos, 1995a; b; Torres, 1996). Geralmente, as condições para transporte de pólen são menos propícias no interior da mata, pois a velocidade do vento é menor e as barreiras ao movimento do pólen são maiores (Whitehead, 1969; Soderstrom & Calderon 1971; Karr, 1976). Existem poucos exemplos, como algumas espécies de Moraceae, que são eficientemente polinizadas pelo vento no subosque (Bawa & Crisp, 1980; Bawa *et al.*, 1985). Na área de estudo, o transporte de pólen pelo vento no interior da mata pode ser beneficiado pela presença de várias clareiras ou de um componente herbáceo-arbustivo não muito conspícuo, possibilitando correntes de ar próximas ao solo (obs. pess.; Leitão-Filho, 1995a).

A floração da maioria das espécies anemófilas é sincrônica, possibilitando que grande quantidade de pólen seja dispersada ao mesmo tempo e em vários locais da mata. Marquis (1988) encontrou maior produção de frutos em populações cujos indivíduos floresciam em sincronia, do que indivíduos que floresciam isoladamente. A distribuição das três espécies anemófilas de *Peperomia* é restrita na Reserva de Santa Genebra. Esta característica talvez esteja relacionada com o sistema de polinização, embora em outras plantas as distâncias entre os indivíduos não são fatores que interferem na dispersão de pólen pelo vento (Bullock, 1994).

4.6.2. ENTOMOFILIA

As flores das piperáceas apresentaram várias características típicas da síndrome da miofilia como cores claras, odor e exposição dos órgãos sexuais

(Percival, 1965; Faegri & van der Pijl, 1979). Os Diptera foram os principais visitantes de Piperaceae na mata semidecídua, e as características florais semelhantes às encontradas nas piperáceas ocorrem em flores de diversas plantas polinizadas por moscas da família Syrphidae (Robertson, 1928; Waldbauer, 1984; Arruda & Sazima, 1996). Moscas Syrphidae foram eficientes polinizadoras de algumas espécies de plantas da Reserva de Santa Genebra (Passos, 1995b; Pombal, 1994; 1995).

Além dos dípteros, os himenópteros também foram vetores de pólen em piperáceas, embora apresentaram baixa frequência de visitas. A única exceção é em *Ottonia propinqua*, na qual as abelhas foram os visitantes florais mais frequentes. Algumas características das flores das piperáceas estudadas, tais como coloração e odor adocicado são atrativas tanto para dípteros quanto para himenópteros (ver Howe & Westley, 1986). As plantas que produzem grande número de flores com órgãos que oferecem recompensa bem exposta e atraem grande diversidade de visitantes florais recebem a denominação de promíscuas (ver Grant, 1949; Klinkhamer *et al.*, 1989; Klinkhamer & Jong, 1990; Passos, 1995a; b; Pombal & Morellato, 1995), sendo este o caso das piperáceas.

A ampla distribuição geográfica e a variedade de hábitats e hábitos das piperáceas talvez possa explicar a promiscuidade nesta família vegetal, pois variações regionais no número de espécies e de indivíduos de insetos polinizadores pode reduzir as possibilidades de seleção de características florais que privilegiem polinizadores mais especializados e efetivos (Pettersson, 1991; Herrera, 1995). De fato, todos os insetos visitantes das piperáceas estudadas apresentaram comportamento pouco especializado de visita às inflorescências. Devido a alta frequência e a atividade nas flores que possibilita polinização, os

sirfídeos podem ser considerados os polinizadores principais das piperáceas estudadas. As outras famílias de moscas, as abelhas e as borboletas são polinizadores eventuais devido à baixa frequência de visitas. Plantas promíscuas, que têm amplo espectro de visitantes florais, geralmente apresentam espécies polinizadoras principais devido a diferenças nas frequências de visitas (Grant & Grant, 1965; Renner & Feil, 1993; Bawa, 1994; Passos, 1995b; Pombal & Morellato, 1995). Em algumas plantas verificou-se que os sirfídeos e as abelhas pequenas (principalmente Halictidae) têm ação complementar na polinização (Ornduff, 1971; 1975; Schlessman, 1985).

Nas piperáceas estudadas foram registradas 49 espécies de Diptera (sendo 41 de Syrphidae), 23 de Hymenoptera e cinco de Lepidoptera. Na Costa Rica, Semple (1974) registrou sete espécies de Hymenoptera e Fleming (1985), 12 espécies de Syrphidae e 17 de Hymenoptera. Diferentemente do encontrado para as piperáceas de mata semidecídua, as espécies de *Piper* meso-americanas são visitadas principalmente por abelhas *Trigona*, sendo estas consideradas os polinizadores principais (Semple, 1974; Fleming, 1985).

A única piperácea estudada no presente trabalho e que também foi observada na Costa Rica, *Piper amalago*, teve como principal polinizador o sirfídeo *Salpingogaster nigra* na mata semidecídua e *Trigona* spp. na Costa Rica. Espécies de *Ocyrtamus* (Syrphidae) foram registrados tanto no presente estudo como no de Fleming (1985).

As espécies *Piper amalago*, *P. crassinervium* e *P. glabratum* foram entomófilas exclusivas. De forma geral, os dípteros são considerados visitantes florais inconstantes e relativamente ineficientes (Faegri & van der Pijl, 1979), apesar de muito abundantes (Penny & Arias, 1982). Plantas polinizadas por

dípteros apresentam maior número de óvulos abortados quando comparadas com espécies polinizadas por outros agentes (Ackerman & Mesler, 1979; Faegri & van der Pijl, 1979; Ramírez, 1995). Arruda *et al.* (1996), observaram que as espécies de sirfídeos são generalistas, no sentido que coletam pólen e néctar de grande número de espécies vegetais (ver também Schneider, 1969; Primack, 1983). Nas piperáceas estudadas, os sirfídeos consumiram principalmente pólen, visitando menos freqüentemente as inflorescências que apresentavam apenas estigmas receptivos. Estudos feitos em outras famílias vegetais verificaram que os sirfídeos realizam a maior parte das visitas à procura de pólen e que visitam principalmente as flores masculinas (Robertson, 1924; Percival, 1965; Gilbert, 1981; Bierzychudek, 1987; Arruda, 1990). Estas características comportamentais dos sirfídeos podem torná-los menos efetivos na polinização cruzada. No entanto, os sirfídeos podem voar longas distâncias (Banks, 1951; Lorence, 1985) e apresentam boa mobilidade no ambiente, deslocando-se constantemente pela mata, pois suas preferências por micro-hábitats mudam com o decorrer do dia (Maier & Waldbauer, 1979a; Gilbert, 1991), características que aumentam a possibilidade de polinização cruzada.

As piperáceas que apresentaram floração sincrônica, com inflorescências na mesma fase no indivíduo, têm maior possibilidade de receber pólen exógeno por intermédio dos sirfídeos. A floração sincrônica, por atrair grande número de visitantes, também pode levar a um aumento na taxa de geitonogamia, uma vez que o polinizador pode visitar várias inflorescências da mesma planta (Baker *et al.*, 1983; De Jong *et al.*, 1993). Apesar disso, de forma geral é sugerido que as plantas que florescem sincronicamente atraem grande espectro de polinizadores e podem se beneficiar da polinização cruzada (Gentry, 1974; Augspurger, 1981;

Taylor & Inouye, 1985; Marquis, 1988). *Piper amalago* e *P. crassinervium*, espécies exclusivamente entomófilas, apresentaram floração sincrônica dos indivíduos na população, e isto pode ser um fator de maior atratividade aos insetos. Porém, *P. glabratum*, também entomófila exclusiva mas cujas inflorescências apresentam odor pouco intenso e recebem menor número de visitantes florais, apresentou floração contínua, produzindo poucas inflorescências por vez. Este padrão fenológico de *P. glabratum* pode representar um escape à competição por polinizadores com piperáceas de inflorescências mais atrativas. Floração contínua para reduzir competição também foi verificada em outras famílias vegetais (Melampy & Hayworth, 1980).

A baixa visitação de sirfídeos nas primeiras horas da manhã às inflorescências das piperáceas estudadas possivelmente está relacionada à reduzida disponibilidade de pólen e à ausência de odor nas flores. As piperáceas que apresentaram picos de visitação após 12:00 h são características de interior de mata, com exceção de *Piper xylosteoides* que é indiferente ao hábitat. No interior da mata, neste horário (12:00 h), possivelmente o microclima é mais apropriado para as visitas dos sirfídeos, uma vez que a temperatura e a umidade relativa estão altas. A disponibilidade de pólen tem sido considerada um importante fator para que os sirfídeos iniciem suas atividades nas flores (Gilbert, 1980; 1985a, Arruda, 1990; Arruda *et al.*, 1996). A temperatura em elevação durante a manhã e a diminuição da umidade relativa do ar, podem ser fatores relacionados à visitação dos sirfídeos (Stelleman & Meeuse, 1976; Maier & Waldbauer, 1979a; Willmer, 1983; Arruda *et al.*, 1996). Outras famílias de Diptera apresentaram diferentes padrões de visitação ao longo do dia na Reserva de Santa Genebra (Pombal, 1994; Pombal & Morellato, 1995). Assim como

observado no presente estudo, a quantidade de visitas diminui após às 15:00-16:00 h em comunidades de sirfídeos de outras regiões (Waldbauer, 1963; Fleming, 1985; Gilbert, 1985a).

As espécies *Piper aduncum*, *P. arboreum*, *P. gaudichaudianum*, *P. macedoi*, *P. mikanianum*, *P. mollicomum*, *P. regnelli*, *P. xylosteoides*, *Ottonia martiana*, *O. propinqua*, *Peperomia urocarpa* e *Pothomorphe umbellata* apresentaram polinização mista, tanto por insetos como pelo vento. Os insetos, visitando as inflorescências das piperáceas anemófilas e/ou autocompatíveis, provavelmente contribuiriam para aumentar a taxa de polinização cruzada. A visitação e polinização de plantas anemófilas por insetos é conhecida para outras espécies vegetais (Percival, 1965; Passos, 1995a; b). O balanço entre anemofilia e entomofilia como sistema principal de polinização das espécies de Piperaceae possivelmente varia em função da época do ano em que ocorre floração, das características do microhabitat e da atração diferencial que cada espécie exerce sobre os insetos visitantes. A polinização por dois agentes, um biótico e outro abiótico, tem sido considerada importante para as plantas neotropicais, pois permite à espécie maximizar a polinização cruzada e a reprodução em diferentes condições de habitat (Anderson, 1976; Hesse, 1979; Melampy & Hayworth, 1980; Brantjes, 1981; Regal, 1982; Stelleman, 1984; Dafni & Dukas, 1986; Juncosa & Tomlinson, 1987; Bullock, 1994).

A possibilidade de polinização das espécies de piperáceas por um agente abiótico, mesmo nas que apresentam elevada visitação de insetos, pode ser importante para minimizar uma eventual deficiência da polinização biótica nas épocas de menor abundância de polinizadores. As populações de sirfídeos são mais estáveis que às de outros insetos, mas mesmo assim sofrem flutuações

sazonais (Bankowska, 1989; 1995a; Owen & Gilbert, 1989). As espécies menores de sirfídeos, como as do gênero *Ocyptamus* registradas neste estudo, provavelmente são as menos estáveis ao longo do ano (Owen & Gilbert, 1989). Piperáceas que tiveram como principais polinizadores espécies de *Ocyptamus*, tais como *Piper xylosteoides*, *P. gaudichaudianum*, *P. macedoi*, *P. mikanianum*, *Ottonia martiana* e *O. propinqua* apresentaram também polinização pelo vento, fortalecendo a sugestão de que a anemofilia possa suprir uma deficiência sazonal dos polinizadores. Segundo Cox (1991), espécies que utilizam tanto insetos como o vento na dispersão do pólen têm ampla distribuição, grande habilidade de colonização, sobrevivência em locais com baixa diversidade de insetos e flexibilidade fenológica. Todas estas características são encontradas nas Piperaceae, indicando que as espécies desta família estão adaptadas a polinização tanto pelo vento como por insetos.

Na Reserva de Santa Genebra, espécies vegetais polinizadas por moscas receberam poucas visitas de sirfídeos (Pombal, 1994; Pombal & Morellato, 1995), enquanto que plantas que tiveram elevada visitaç o de sirfídeos apresentaram baixa visitaç o por dípteros de outras famílias (presente estudo; Passos, 1995a; b). Na Europa, foi observado que os sirfídeos tiveram papel muito pequeno na polinizaç o de plantas que apresentavam características bastante atrativas para outros dípteros (Leereveld *et al.*, 1976), enquanto que plantas polinizadas também pelo vento foram bastante procuradas por várias espécies de Syrphidae (van der Goot & Grabrandt, 1970; Stelleman & Meeuse, 1976). Estas considerações levam a sugerir que as flores visitadas por Syrphidae apresentam características da síndrome da anemofilia mais pronunciadas do que a da miiofilia e que espécies vegetais com flores do tipo aberto, dispostas em inflorescências, com colora o

clara, odor adocicado/cítrico e pólen abundante e pulverulento, apresentam polinização mista pelo vento e por sirfídeos. Kugler (1970, apud Weberling, 1992) já havia considerado que as plantas visitadas por sirfídeos formavam um grupo ecológico a parte.

As piperáceas estudadas compartilharam os polinizadores, podendo estas plantas serem consideradas mutualistas efetivos com os sirfídeos (cf. Waser & Real, 1979). Houve discreta partilha de polinizadores pelas piperáceas, embora ocorram sobreposições de vários visitantes florais, à semelhança do observado em outros estudos (Gilbert, 1980; Fleming, 1985; Haslett, 1989b). As diferenças de espécies principais de visitantes florais entre as piperáceas pode estar sendo influenciada pelas preferências que os sirfídeos têm por determinadas espécies vegetais, preferências estas explicadas por fatores como eficácia diferencial do pólen sobre a maturação de ovos e oviposição (Maier, 1978; Schemske *et al.*, 1978; Gilbert, 1985b) e grau de herbivoria foliar apresentada pela planta (Strauss *et al.*, 1996).

4.7. ATIVIDADE DOS VISITANTES FLORAIS

Os sirfídeos coletaram pólen nas inflorescências das piperáceas estudadas em todos os horários do dia. A morfologia do labelo destas espécies de Syrphidae correspondem à categoria de moscas consumidoras de pólen (Gilbert, 1981; 1985b; Gilbert *et al.*, 1985). Gilbert (1985a) também observou que pólen foi consumido por sirfídeos paleotropicals durante todo o seu período de atividade. Arruda & Sazima (1996) observaram sirfídeos visitando as inflorescências de

quatro espécies de *Piper* na Reserva de Santa Genebra para coleta de pólen e, possivelmente, néctar.

O comportamento de coleta de pólen verificado nos sirfídeos que visitaram Piperaceae foi, de forma geral, semelhante ao das espécies de Syrphidae paleotropicals (Gilbert, 1981). Algumas espécies do presente estudo, no entanto, seguraram as anteras ou os filetes com as pernas dianteiras e lambem o pólen da antera, comportamento este não mencionado por Gilbert (1981), mas também observado nos sirfídeos que visitam flores de *Croton* na Reserva de Santa Genebra (Passos, 1995b).

Em Piperaceae, sirfídeos de diferentes subfamílias apresentaram comportamento alimentar semelhante, lambendo pólen e substâncias produzidas nas brácteas (possivelmente néctar). Diferenças na utilização de recursos por categorias taxonômicas diversas também não foram observadas em outros estudos (Haslett, 1989a; Arruda, 1990), embora Gilbert (1985a) tenha verificado que a subfamília Syrphinae se alimenta predominantemente de pólen, enquanto a subfamília Eristalinae se alimenta de pólen e néctar em proporções variáveis.

O comportamento de coleta de néctar descrito para os sirfídeos (Gilbert, 1981; Passos, 1995b) não foi observado nas espécies que visitaram as piperáceas. Portanto, nestas plantas é possível que o recurso procurado pelos sirfídeos, em áreas que não as anteras, seja pólen espalhado.

A limpeza do corpo apresentado por *Ornidia obesa* e *Copestylum* spp., após visitar uma inflorescência, provavelmente reduz a carga de pólen disponível para a polinização das próximas flores. A limpeza, no entanto, não atinge a carga de pólen depositada nos pêlos do esternito 5. A frequência de limpeza durante as

visitas foi muito menor do que a encontrada em estudos com sirfídeos paleotropicals (Holloway, 1976; Gilbert, 1981).

O domínio de *Ornidia obesa* sobre os demais visitantes das inflorescências de *Piper amalago*, *P. crassinervium* e *P. regnelli* pode indicar que estes recursos eram importantes para este sirfídeo. Estas piperáceas provavelmente eram locais de cópula de *O. obesa*, pois os sirfídeos são conhecidos por defenderem áreas de cópula, que normalmente são as espécies vegetais com flores visitadas pelas fêmeas (Maier & Waldbauer, 1979b). Este fato parece ter ocorrido nas inflorescências destas piperáceas, pois a maioria dos indivíduos de *O. obesa* coletados foram machos, possivelmente aguardando fêmeas que iriam às inflorescências para se alimentarem.

Algumas espécies de Syrphidae, principalmente *O. obesa*, permaneceram sob as folhas de espécies de *Piper* descansando, limpando-se e lambendo a superfície da folha. Nas folhas de outras plantas somente foram observados sirfídeos em atividades de limpeza e descanso, mas não utilizando substâncias presentes na superfície foliar (Maier & Waldbauer, 1979b; Passos, 1995b).

As visitas das outras famílias de Diptera e de Hymenoptera às inflorescências das piperáceas foram, geralmente, rápidas e apresentaram apenas atividade de coleta de pólen. *Piper amalago*, *P. crassinervium*, *P. regnelli* e *Ottonia propinqua* podem ser consideradas importantes fontes de pólen para himenópteros, como foi verificado em outros estudos (Alvarado & Delgado-Rueda, 1985; Villanueva, 1994). Em Piperaceae, *Apis mellifera* foi um visitante floral subordinado, como observado por Huryn (1995) e Kevan & Baker (1984) em outras áreas e espécies vegetais, mas esta abelha foi a espécie dominante em

flores de algumas famílias vegetais da Reserva de Santa Genebra (Arruda, 1990; Passos, 1995b).

As aranhas que capturaram polinizadores foram encontradas apenas em *Piper crassinervium*, *P. regnelli* e *Ottonia propinqua*, piperáceas que atraíram grande número de visitantes florais. Aranhas Thomisidae são conhecidas por predarem polinizadores de plantas com flores generalistas e que atraem grande quantidade de visitantes (Pesson, 1984). O impacto da predação sobre a guilda de visitantes de Piperaceae deve ter sido muito pequeno, uma vez que poucas aranhas foram registradas nas inflorescências.

Os Coleoptera encontrados nas inflorescências, assim como os Hemiptera, eram predadores florais, mas o impacto destes insetos possivelmente não foi importante para a redução da taxa de formação de frutos, uma vez que a sua frequência às flores foi muito baixa.

4.8. REPRODUÇÃO VEGETATIVA

O presente estudo verificou que a propagação vegetativa é uma forma importante de reprodução para as espécies de Piperaceae da mata semidecídua de planalto paulista. A propagação vegetativa é um importante modo de reprodução de ervas e arbustos de florestas temperadas (Bierzychudek, 1982) e tropicais (Gartner, 1989; Kinsman, 1990).

Este modo de reprodução foi verificado tanto em piperáceas de borda de mata como de interior, sendo que as de interior apresentaram mais tipos de propagação do que as de borda. Ramos de reposição e enraizamento após prostração de ramos foram os principais modos de reprodução vegetativa

encontrados nas piperáceas de mata semidecídua, semelhante ao verificado por Greig (1993a) para piperáceas meso-americanas de interior de mata. Em piperáceas de borda de mata, Greig (1993a) e Marquis (1988) não registraram modos de propagação vegetativa, o que difere do encontrado no presente estudo e no de Gartner (1989). A frequência da reprodução vegetativa geralmente é maior onde a queda de ramos e árvores de maior porte é um fator importante de mortalidade para as espécies vegetais (Keating *et al.*, 1982; Aide, 1987; Clark & Clark, 1987; Putz & Brokaw, 1989).

Em clareiras formadas na Reserva de Santa Genebra foi observado rápido crescimento vegetativo de *Piper aduncum*, o que também ocorre com espécies de *Piper* consideradas importantes colonizadoras de ambientes perturbados na América Central (Denslow *et al.*, 1990).

Os indivíduos de *Pothomorphe umbellata* não apresentaram reprodução vegetativa, o que também é conhecido para *P. peltata* (Greig, 1993a). Portanto, aparentemente este gênero, que possui apenas duas espécies e que são características de habitats de borda, não apresenta propagação vegetativa.

4.9. CONSIDERAÇÕES FINAIS: ASPECTOS EVOLUTIVOS E CONSERVACIONISTAS

4.9.1. EVOLUÇÃO

Piperaceae é atualmente considerada uma das mais primitivas famílias de angiospermas, derivadas de protoangiospermas herbáceas, perenes e com flores simples e diminutas (Heywood & Fleming, 1986; Taylor & Hickey, 1990; 1992).

O sistema básico de polinização nas Piperaceae pode ser considerado a anemofilia. Fortalecem esta sugestão a correlação entre a floração a nível de comunidade de piperáceas com a velocidade de vento, o pólen diminuto e pulverulento e a frutificação de inflorescências isoladas de visitantes. *Piper amalago*, *P. crassinervium* e *P. regnelli* podem ser considerados derivações deste sistema básico, pois as inflorescências possuem várias adaptações à entomofilia (particularmente miofilia), tais como inflorescências maiores, produzidas em maior quantidade e que liberam odor mais intenso. As espécies autocompatíveis possivelmente também são mais derivadas do que as autoincompatíveis.

As pressões evolutivas para a divergência nos sistemas de polinização de Piperaceae possivelmente estão relacionadas a ampla distribuição desta família, a variedade de hábitos e habitats de suas espécies, e a utilização das inflorescências por insetos com baixo potencial de transferência cruzada de pólen. As piperáceas primitivas surgiram em borda de mata (Burger, 1971), local onde o vento é um agente eficaz no transporte de pólen. A adaptação ao ambiente de interior de mata possivelmente tornou mais vantajoso o transporte de pólen por insetos. Porém, nas espécies exclusivas de interior de mata, como as espécies de *Peperomia*, o vento e a atividade dos insetos são reduzidas, derivando estas espécies para a autocompatibilidade.

A sugestão de linhas evolutivas baseadas em interpretações ecológicas é deficiente, uma vez que a construção floral não é necessariamente moldada pela ecologia (Wilson & Thomson, 1995; Vogel, 1995). Porém, Grant (1949) sugeriu que pequenas variações morfológicas nas flores e comportamentais dos polinizadores podem levar à especiação. Em cultivares de *Piper nigrum* sob

polinização em condições naturais surgiram variedades vegetativas (Ravindran & Sasikumar, 1993) e cromossômicas (Nair *et al.*, 1993).

O desenvolvimento de flores muito próximas nas inflorescências das piperáceas pode estar associado com a atividade de sirfídeos e de pequenas abelhas que coletam pólen na superfície da inflorescência (Burger, 1972; Eyde & Morgan, 1973; Maier & Waldbauer, 1979a). Porém, provavelmente estes insetos estão explorando um sistema originalmente adaptado à anemofilia. Sistemas coevolucionários atuais, como é o caso das piperáceas e dos sirfídeos, podem se manter estáveis mesmo que as espécies não tenham participado de sua evolução original (Charles-Dominique, 1993; Herrera, 1995).

Piperaceae apresentou características compartilhadas por duas outras famílias primitivas de angiospermas, Chloranthaceae e Winteraceae. As Chloranthaceae têm morfologia floral semelhante à das Piperaceae e polinização anemófila ou miiófila (moscas de probóscide curta) e ainda por vespas e besouros não especializados (Walker & Walker, 1984; Endress, 1987; Crane *et al.*, 1986; 1989; 1995; Proctor *et al.*, 1996). As Winteraceae também apresentam várias características florais semelhantes às das Piperaceae, pois ocorre autopolinização espontânea, reprodução vegetativa e polinização cruzada por dípteros (incluindo Syrphidae) e himenópteros que coletam pólen (Ehrendorfer *et al.*, 1979; Gottsberger *et al.*, 1980; Sampson, 1980; Thien, 1980; Godley & Smith, 1981; Gottsberger, 1988; Vink, 1993). Possivelmente estas três famílias são muito próximas e os sistemas mais antigos de polinização estão aí representados, fortalecendo a sugestão de que as angiospermas primitivas utilizavam tanto insetos como o vento como vetores de pólen (Crepet, 1979; Dilcher, 1979).

Peperomia difere dos demais gêneros de Piperaceae em várias características florais. Estudos citogenéticos mostraram duas tendências evolutivas em Piperaceae: *Peperomia* ($x = 11$) e *Piper*, *Ottonia* e *Pothomorphe* ($x = 13$) (Bai & Subramanian, 1985; Okada, 1986; Samuel, 1987). *Peperomia*, portanto, pode ser considerado o ramo mais especializado das Piperaceae (Tucker, 1980; 1982b; Tucker *et al.*, 1993) ou pertencer a uma família distinta (Chant, 1978; Willis, 1985; Heywood, 1993).

4.9.2. CONSERVAÇÃO

A Reserva de Santa Genebra está se tornando uma das áreas mais conhecidas do país em termos de estudos biológicos (Leitão-Filho, 1995a) e, portanto, constitui-se em valioso instrumento para atividades conservacionistas e de manejo florestal. Este estudo forneceu subsídios para o manejo de um grupo de espécies distribuídas por todos os habitats da reserva. As piperáceas são importantes elementos de áreas florestais, pois são pioneiras muito abundantes (Ingram & Nadkarni, 1993; Kotchetkoff-Henriques & Joly, 1994), mutualistas chaves com morcegos frugívoros (Gilbert, 1980; Herbst, 1986; Findley, 1993), recursos alimentares para aves (Palmeirim *et al.*, 1989; Loiselle, 1990) e utilizadas para fins medicinais (Moraes *et al.*, 1986; Leitão-Filho, 1995b; Milliken & Albert, 1996).

As piperáceas possivelmente auxiliam na manutenção da diversidade de insetos, particularmente dos sirfídeos. Os insetos são muito susceptíveis aos efeitos adversos da fragmentação florestal (Didham *et al.*, 1996; Turner, 1996) e áreas que sofreram impacto ambiental apresentaram riqueza e abundância menor

de sirfídeos (Bankowska, 1980; 1989; 1994; 1995b). As piperáceas, portanto, oferecem recurso alimentar para este grupo de insetos considerados importantes vetores de pólen de diversas outras plantas (Proctor *et al.*, 1996). Algumas piperáceas foram fonte de recursos para himenópteros, que também têm espécies ameaçadas em consequência da fragmentação florestal (Kerr *et al.*, 1996).

As piperáceas são importantes plantas cicatrizadoras de ambientes perturbados. Sua presença na borda e em clareiras provavelmente ajuda na manutenção de um equilíbrio mínimo nas áreas que sofreram perturbação (Hernandes & Figueiredo, 1996). Várias espécies de Piperaceae ocorrem no subosque de plantações monoespecíficas de *Pinus elliottii* e *Eucalyptus* spp. (R. A. de Figueiredo, dados não publicados), possivelmente aumentando a complexidade das comunidades de plantas e animais que sobrevivem nestes ambientes.

A pimenta-do-reino (*Piper nigrum*) é uma importante fonte de recursos para pequenos agricultores em sistemas agroflorestais no Brasil (M. A. Garcia, com. pess.; ver também Ewel, 1986; Phillips, 1991). Como as piperáceas estudadas têm importante relação com os sirfídeos, fato não observado para as espécies que ocorrem na América Central, onde foram feitas as observações sobre a polinização da pimenta-do-reino (Martin & Gregory, 1962), sugere-se que no Brasil *P. nigrum* também poderá se beneficiar deste grupo de insetos polinizadores para aumentar a produção de frutos.

O conjunto de piperáceas nativas frutifica ao longo de todo o ano, e a presença constante de infrutescências possivelmente é de grande importância para a manutenção dos vertebrados frugívoros dos fragmentos florestais estudados.

4.10. CONCLUSÕES

1. Dezoito espécies de Piperaceae foram encontradas nas áreas de estudo.
2. As espécies que compõem a comunidade de piperáceas das áreas de estudo ocupam grande variedade de habitats, existindo espécies exclusivas, seletivas e indiferentes. As espécies de *Peperomia* são as mais especialistas de habitat, enquanto *Piper aduncum* e *P. xylosteoides* são as mais generalistas.
3. A comunidade de Piperaceae produz inflorescências e infrutescências ao longo de todo o ano, com maior número de indivíduos florescendo e frutificando no final da estação seca e início da chuvosa, respectivamente.
4. As flores proximais amadurecem antes das distais nas inflorescências, sendo que a maioria das piperáceas têm flores protogínicas. A morfologia floral é uniforme na família, mas *Peperomia* apresentou várias características peculiares.
5. As características florais das espécies de Piperaceae são intermediárias entre as síndromes da anemofilia e entomofilia (miiofilia).
6. As piperáceas apresentaram autopolinização espontânea, polinização cruzada e reprodução vegetativa.
7. Em termos gerais, as flores das piperáceas apresentam mecanismos que possibilitam a polinização cruzada ocorrer antes da autopolinização.
8. Quanto ao sistema de polinização, as espécies *Piper amalago*, *P. crassinervium* e *P. glabratum* são entomófilas exclusivas, as espécies *Peperomia alata*, *P. circinnata* e *P. rotundifolia* são anemófilas exclusivas e as demais espécies de Piperaceae são intermediárias entre anemofilia e entomofilia.

9. Os polinizadores principais foram espécies de Syrphidae (Diptera), sendo espécies de Diptera de outras famílias, de Hymenoptera e de Lepidoptera polinizadores secundários.
10. Todos os visitantes florais apresentaram pólen aderido ao corpo, visitaçaõ principalmente entre 9:00-15:00 h, atividade em poucas inflorescências de cada indivíduo e poucos encontros agonísticos.
11. Espécies de Coleoptera e Hemiptera atuam como predadores florais, e aranhas Thomisidae são predadoras dos insetos visitantes.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERMAN, J. D. & M. R. MESLER. 1979. Pollination biology of *Listera cordata* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 66: 820-824.
- AIDE, T. M. 1987. Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. *Biotropica* 19: 284-285.
- ALVARADO, J. L. & M. DELGADO-RUEDA. 1985. Bee flora in Uxpanapa, Veracruz, Mexico. *Biotica* 10: 257-276.
- ANDERSON, G. J. 1976. The pollination biology of *Tilia*. *Am. J. Bot.* 63: 1203-1212.
- ARRUDA, V. L. V. de. 1990. *Utilização de recursos florais de beira de mata por sirfídeos (Diptera: Syrphidae)*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- ARRUDA, V. L. V. de & M. SAZIMA. 1988. Polinização e reprodução de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae), uma espécie anemófila. *Revta. brasil. Bot.* 11: 113-122.
- ARRUDA, V. L. V. de & M. SAZIMA. 1996. Flores visitadas por sirfídeos (Diptera: Syrphidae) em mata semidecídua de Campinas, SP. *Revta. brasil. Bot.* 19: 109-117.
- ARRUDA, V. L. V. de; M. SAZIMA & A. E. PIEDRABUENA. 1996. Padrões diários de atividade de sirfídeos (Diptera: Syrphidae) em flores. *Revta. brasil. Ent.* (submetido).
- 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.
- AYRES, M. & M. AYRES-JR. 1987. *Aplicações estatísticas em Basic*. São Paulo: McGraw Hill.
- BAI, B. V. S. & D. SUBRAMANIAN. 1985. Cytotaxonomic studies of south Indian Piperaceae. *Cytologia* 50: 583-592.
- BAKER, H. G.; K. S. BAWA; G. W. FRANKIE & P. A. OPLER. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forests. In: F. B. Golley (ed.) *Tropical rain forest ecosystems: structure and function*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company.
- BANKOWSKA, R. 1980. Fly communities of the family Syrphidae in natural and anthropogenic habitats of Poland. *Memorabilia Zoologica* 33: 3-93.

- BANKOWSKA, R. 1989. Hover flies (Diptera, Syrphidae) of moist meadows on the Mazovian lowland. *Memorabilia Zoologica* 43: 329-347.
- BANKOWSKA, R. 1994. Diversification of Syrphidae (Diptera) fauna in the canopy of Polish pine forests in relation to forest stand age and forest health zones. *Fragmenta Faunistica* 36: 469-484.
- BANKOWSKA, R. 1995a. Fauna Syrphidae (Diptera) Puszczy Białowieskiej. *Fragmenta Faunistica* 37: 451-483.
- BANKOWSKA, R. 1995b. Dipterans (Diptera) of pine canopies of the Berezinsky Biosphere Reserve in Byelorussia. *Fragmenta Faunistica* 38: 181-185.
- BANKS, C. J. 1951. Syrphidae as pests of cucumbers. *Ent. Mon. Mag.* 86: 239-240.
- BAWA, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. *Am. J. Bot.* 81: 456-460.
- BAWA, K. S. & J. E. CRISP. 1980. Wind-pollination in the under-storey of a rain forest in Costa Rica. *Ecology* 68: 871-876.
- BAWA, K. S.; S. H. BULLOCK; D. R. PERRY; R. E. COVILLE & M. H. GRAYUM. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Am. J. Bot.* 72: 346-356.
- BEIGUELMAN, B. 1991. *Curso prático de bioestatística*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética.
- BEGON, M.; J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. Cambridge: Blackwell Scientific Publications.
- BELL, A. D. 1993. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. New York: Oxford University Press.
- BENZING, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- BERTIN, R. I. & C. M. NEWMAN. 1993. Dichogamy in angiosperms. *Bot. Rev.* 59: 112-152.
- BESSIÈRE, J. M.; C. MENUT; G. LAMATY & H. JOSEPH. 1994. Variations in the volatile constituents of *Peperomia rotundifolia* Schlecht. & Cham. grown on different host-trees in Guadeloupe. *Flavour and Fragrance Journal* 9: 131-133.
- BIERZYCHUDEK, P. 1982. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytol.* 90: 757-776.
- BIERZYCHUDEK, P. 1987. Pollinators increase the cost of sex by avoiding female flowers. *Ecology* 68: 444-447.

BIZERRIL, M. X. A. & A. RAW. 1995. Atividade animal e destino dos frutos de *Piper arboreum* no Brasil central. II Congresso Latino-Americano de Ecologia. Merida, Venezuela: 21-4.

BORNSTEIN, A. J. 1989. Taxonomic studies in the Piperaceae - I. The pedicellate pipers of Mexico and Central America (*Piper* subg. *Arcototonia*). *J. Arn. Arbor.* 70: 1-55.

BORNSTEIN, A. J. 1991. The Piperaceae in the southeastern United States. *J. Arn. Arbor., Supplementary Series* 1: 349-366.

BRANTJES, N. B. M. 1981. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Acta. Bot. Neerl.* 30: 59-68.

BRAUN-BLANQUET, J. 1936. *Plant sociology*. London: MacGraw Hill Book Company.

BRONDUM, J. J. & K. FRIIS. 1990. The influence of temperature and photoperiod on the flowering of *Peperomia caperata* Yuncker. *Scientia Horticulturae* 41: 259-264.

BULLOCK, S. H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotropica* 26: 172-179.

BURGER, W. C. 1971. Piperaceae. *Fieldiana Bot.* 35: 5-227.

BURGER, W. C. 1972. Evolutionary trends in the Central American species of *Piper* (Piperaceae). *Brittonia* 24: 356-362.

BURGER, W. C. 1991. *Piper auritum*. In: D. H. Janzen (ed.) *História Natural de Costa Rica*. Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica.

CHANT, S. R. 1978. Peperomiaceae. In: V. H. Heywood (ed.) *Flowering plants of the world*. New York.

CHARLES-DOMINIQUE, P. 1993. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetation* 107/108: 75-84.

CHAZDON, R. L. & C. B. FIELD. 1987. Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest *Piper* species. *Oecologia* 73: 222-230.

CHAZDON, R. L.; K. WILLIAMS & C. B. FIELD. 1988. Interactions between crown structure and light environment in five rain forest *Piper* species. *Am. J. Bot.* 75: 1459-1471.

CLARK, D. B. & D. A. CLARK. 1987. An experimental method for community-level assessment of components of seedling mortality, with data from a tropical rain forest. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 68: 280.

- COLÓN, J. C. F. & R. O. WOODBURY. 1996. Rare and endangered plant species of Puerto Rico and the Virgin Islands: an annotated checklist. In: J. C. F. Colón (ed.) *The scientific survey of Puerto Rico and the Virgin Islands: an eighty-year reassessment of the islands' natural history*. New York: The New York Academy of Sciences.
- CONNER, J. K. & S. RUSH. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105: 509-516.
- COX, P. A. 1991. Abiotic pollination: an evolutionary escape from animal-pollinated angiosperms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 333: 217-224.
- CRANE, P. R.; E. M. FRIIS & K. R. PEDERSEN. 1986. Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons. *Science* 232: 852-854.
- CRANE, P. R.; E. M. FRIIS & K. R. PEDERSEN. 1989. Reproductive structure and function in Cretaceous Chloranthaceae. *Pl. Syst. Evol.* 165: 211-226.
- CRANE, P. R.; E. M. FRIIS & K. R. PEDERSEN. 1995. The origin and early diversification of Angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- CREPET, W. L. 1979. Some aspects of the pollination biology of Middle Eocene angiosperms. *Review of Palaeobotany and Palynology* 27: 213-238.
- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios. A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 32: 32-46.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. New York: Oxford University Press.
- DAFNI, A. & R. DUKAS. 1986. Insect and wind pollination in *Urginea maritima* (Liliaceae). *Pl. Syst. Evol.* 154: 1-10.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by natural selection*. London: John Murray.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Fenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- DE JONG, T. J.; N. M. WASER & P. G. L. KLINKHAMER. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 321-325.
- DENSLOW, J. S.; J. C. SCHULTZ; P. VITOUSEK & B. R. STRAIN. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71: 165-179.
- DIDHAM, R. K.; J. GHAZOUL; N. E. STORK & A. J. DAVIS. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.

DILCHER, D. L. 1979. Early angiosperm reproduction: an introductory report. *Review of Palaeobotany and Palynology* 27: 291-328.

DO VAL, F. C. 1972. On the biometry and evolution of the genus *Ornidia* (Diptera, Syrphidae). *Pap. Av. Zool.* 26: 1-28.

EHRENDORFER, F.; I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER & G. GOTTSBERGER. 1979. Variation on the population, racial and species level in the primitive relic angiosperm genus *Drimys* (Winteraceae) in South America. *Pl. Syst. Evol.* 132: 53-83.

ENDRESS, P. K. 1987. The early evolution of the angiosperm flower. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 300-304.

ENDRESS, P. K. 1994a. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.

ENDRESS, P. K. 1994b. Shapes, sizes and evolutionary trends in stamens of Magnoliidae. *Bot. Jahrb. Syst.* 115: 429-460.

EYDE, R. H. & J. T. MORGAN. 1973. Floral structure and evolution in *Lopezieae* (Onagraceae). *Am. J. Bot.* 60: 771-787.

EWEL, J. J. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 245-271.

FAEGRI, K. & L. van der PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3^aed. Oxford: Pergamon Press.

FARIA, D. M. de. 1996. *Uso de recursos alimentares por morcegos filostomídeos fitófagos na Reserva de Santa Genebra, Campinas, São Paulo*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

FERRI, M. G.; N. L. de MENEZES & W. R. MONTEIRO. 1981. *Glossário ilustrado de botânica*. São Paulo: Livraria Nobel S.A..

FINDLEY, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge: Cambridge University Press.

FLEMING, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal of *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51: 42-46.

FLEMING, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66: 688-700.

FORNAZIERI-FILHO, A. 1989. *Pimenta-do-reino: uma das mais importantes especiarias do mundo*. São Paulo: Ícone Editora Ltda.

FORSTER, P. I. 1993. A taxonomic revision of the genus *Peperomia* Ruiz & Pav. (Piperaceae) in mainland Australia. *Austrobaileya* 4: 93-104.

- GARTNER, B. L. 1989. Breakage and regrowth of *Piper* species in rain forest understorey. *Biotropica* 21: 303-307.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- GILBERT, F. S. 1980. Flower visiting by hoverflies (Syrphidae). *J. Biol. Educ.* 14: 70-74.
- GILBERT, F. S. 1981. Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecol. Ent.* 6: 245-262.
- GILBERT, F. S. 1985a. Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecol. Ent.* 10: 385-392.
- GILBERT, F. S. 1985b. Ecomorphological relationships in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Proc. R. Soc. Lond. B* 224: 91-105.
- GILBERT, F. S.; E. F. HARDING; J. M. LINE & I. PERRY. 1985. Morphological approaches to community structure in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Proc. R. Soc. Lond. B* 224: 115-130.
- GILBERT, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.) *Conservative biology, an evolutionary-ecological perspective*. Massachusetts: Sinauer.
- GILBERT, O. L. 1991. *The ecology of urban habitats*. London: Chapman & Hall.
- GODLEY, E. J. & D. H. SMITH. 1981. Breeding systems in New Zealand plants. 5. *Pseudowintera colorata* (Winteraceae). *N. Z. J. Bot.* 19: 151-156.
- GOLDMAN, D. A. & M. F. WILLSON. 1986. Sex allocation in functionally hermaphroditic plant: a review and critique. *Bot. Rev.* 52: 157-194.
- GOLDSMITH, F. B. & C. M. HARRISON. 1976. Description and analysis of vegetation. In: S. B. Chapman (ed.) *Methods in plant ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- GOMEZ-POMPA, A. 1971. Possible papel de la vegetacion secundaria en la evolucion de la flora tropical. *Biotropica* 3: 125-135.
- van der GOOT, V. S. & R. A. J. GRABANDT. 1970. Some species of the genera *Melastoma*, *Platycheirus* and *Pyrophaena* (Diptera, Syrphidae) and their relation to flowers. *Entomologische Berichten* 30: 135-143.
- GOTTSBERGER, G. 1988. The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37: 630-643.

- GOTTSBERGER, G. 1996. Floral ecology. Report on the year 1992 (1991) to 1994 (1995). *Progress in Botany* 57: 368-415.
- GOTTSBERGER, G.; I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER & F. EHRENDORFER. 1980. Reproductive biology in the primitive relic angiosperm *Dimys brasiliensis* (Winteraceae). *Pl. Syst. Evol.* 135: 11-39.
- GRANT, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution* 3: 82-97.
- GRANT, V. & K. A. GRANT. 1965. *Flower pollination in the phlox family*. New York: Columbia University Press.
- GREIG, N. 1993a. Regeneration mode in neotropical *Piper*: habitat and species comparisons. *Ecology* 74: 2125-2135.
- GREIG, N. 1993b. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. *Oecologia* 93: 412-420.
- GUEVARA, S. & A. GÓMEZ-POMPA. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *J. Arnold. Arbor.* 53: 312-335.
- HANSEN BAY, C. M. 1978. Control of salivation in the blowfly *Calliphora*. *J. Exper. Biol.* 75: 189-201.
- HASLETT, J. R. 1989a. Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). *Oecologia* 81: 361-363.
- HASLETT, J. R. 1989b. Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia* 78: 433-442.
- HERBST, L. H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica* 18: 39-44.
- HERNANDES, J. L. 1996. Caracterização da vegetação arbórea nativa da Estação Experimental de Jundiá. *Resumos do XI Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*: 85.
- HERNANDES, J. L. & R. A. de FIGUEIREDO. 1996. Potencial de utilização de espécies de Piperaceae na recuperação de áreas degradadas. *Resumos do XI Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*: 103.
- HERRERA, C. M. 1995. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: D. G. Lloyd & S. C. H. Barret (eds.) *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York: Chapman & Hall.
- HESSE, M. 1979. Ultrastructure and distribution of pollenkit in the insect and wind pollinated genus *Acer* (Aceraceae). *Pl. Syst. Evol.* 131: 277-290.

- HEYWOOD, V. H. 1993. *Flowering plants of the world*. Oxford: Andromeda Oxford Ltd.
- HEYWOOD, J. S. & T. H. FLEMING. 1986. Patterns of allozyme variation in three Costa Rican species of *Piper*. *Biotropica* 18: 208-213.
- HOLLOWAY, B. A. 1976. Pollen-feeding in hoverflies (Diptera: Syrphidae). *N. Z. J. Zool.* 3: 339-350.
- HONIG, M. A.; H. P. LINDER & W. J. BOND. 1992. Efficacy of wind pollination: pollen load size and natural microgametophyte population in wind-pollinated *Staberoha banksii* (Restionaceae). *Am. J. Bot.* 79: 443-448.
- HOWE, H. F. & L. C. WESTLEY. 1986. Ecology of pollination and seed dispersal. In: M. J. Crawley (ed.) *Plant ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- HURYN, V. M. B. 1995. Use of native New Zealand plants by honey bees (*Apis mellifera* L.): a review. *New Zeal. J. Bot.* 33: 497-512.
- INGRAM, S. W. & N. M. NADKARNI. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25: 370-383.
- INOUE, K.; M. MAKI & M. MASUDA. 1995. Evolution of *Campanula* flowers in relation to insect pollinators on Islands. In: D. G. Lloyd & S. C. H. Barret (eds.) *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York: Chapman & Hall.
- JANZEN, D. H. 1991. *História natural de Costa Rica*. Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- JOHNSON, S. D. 1992. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape flora. *J. Ecol.* 81: 567-572.
- JUNCOSA, A. M. & P. B. TOMLINSON. 1987. Floral development in mangrove Rhizophoraceae. *Am. J. Bot.* 74: 1263-1279.
- KARR, J. R. 1976. An association between a grass (*Paspalum virgatum*) and moths. *Biotropica* 8: 284-285.
- KEATING, R. C.; P. C. HOCK & P. H. RAVEN. 1982. Perennation in *Epilobium* (Onagraceae) and its relation to classification and ecology. *Syst. Bot.* 7: 379-404.
- KERNS, C. A. & D. W. INOUE. 1993. *Techniques for pollination biologists*. USA: University Press of Colorado.
- KERKVLIT, J. D. & J. G. BEERLINK. 1991. Pollen analysis of honeys from the coastal plain of Surinam. *J. Apic. Res.* 30: 25-31.

- KERR, W. E.; G. A. CARVALHO & V. A. NASCIMENTO. 1996. *Abelha uruçú: biologia, manejo e conservação*. Belo Horizonte: Fundação Acangau.
- KEVAN, P. G. & H. G. BAKER. 1984. Insects on flowers. In: C. B. Huffaker & R. L. Rabb (eds.) *Ecological entomology*. New York: John Wiley & Sons.
- KINSMAN, S. 1990. Regeneration by fragmentation in tropical montane forest shrubs. *Am. J. Bot.* 77: 1626-1633.
- KLINKHAMER, P. G. L. & JONG, T. J. DE. 1990. Effects of plant size, plant density, and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405.
- KLINKHAMER, P. G. L. & JONG, T. J. DE & G. BRUYN. 1989. Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54: 201-204.
- KNUDSEN, J. T. & L. TOLLSTEN. 1991. Floral scent and intrafloral scent differentiation in *Moneses* and *Pyrola* (Pyrolaceae). *Pl. Syst. Evol.* 177: 81-91.
- KOTCHETKOFF-HENRIQUES, O. & C. A. JOLY. 1994. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta semidecídua na Serra do Itaqueri, Itirapina, estado de São Paulo, Brasil. *Revta. brasil. Biol.* 54: 477-487.
- KRICHER, J. C. 1990. *A neotropical companion: an introduction to the animals, plants, and ecosystems of the New World tropics*. New Jersey: Princeton University Press.
- LEEREVELD, H.; A. D. J. MEEUSE & P. STELLEMAN. 1976. Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. II. *Plantago media* L. *Acta. Bot. Neerl.* 25: 205-211.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1995a. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. In: L. P. C. Morellato & H. F. Leitão-Filho (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Pg. 19-29. Campinas: Editora da Unicamp.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1995b. Plantas úteis da mata de Santa Genebra. In: L. P. C. Morellato & H. F. Leitão-Filho (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Pg. 121-129. Campinas: Editora da Unicamp.
- LEVIN, D. A. 1972. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26: 668-669.
- LLOYD, D. G. & D. J. SCHOEN. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.* 153: 358-369.
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms, I. Dichogamy. *N. Z. J. Bot.* 24: 135-162.

- LOCK, J. M. & J. B. HALL. 1982. Floral biology of *Mallotus oppositifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 14: 153-155.
- LORENCE, D. H. 1985. A monograph of the Monimiaceae (Laurales) in the Malagasy region (southwest Indian Ocean). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 1-165.
- LOISELLE, B. S. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. New York: John Wiley & Sons.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. London: Croom Helm Ltda.
- MAIER, C. T. 1978. The immature stages and biology of *Mallota posticata* (Fabr.) (Diptera, Syrphidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 80: 424-440.
- MAIER, C. T. & G. P. WALDBAUER. 1979a. Diurnal activity patterns of flower flies (Diptera: Syrphidae) in an Illinois sand area. *Ann. Ent. Soc. Am.* 72: 237-245.
- MAIER, C. T. & G. P. WALDBAUER. 1979b. Dual mate-seeking strategies in male syrphid flies (Diptera: Syrphidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 72: 54-61.
- MARINHO FILHO, J. S. 1985. *Padrões de atividade e utilização de recursos alimentares por seis espécies de morcegos filostomídeos na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MARINHO FILHO, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 7: 59-67.
- MARQUIS, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.
- MARTIN, F. W. & L. E. GREGORY. 1962. Mode of pollination and factors affecting fruit set in *Piper nigrum* L. in Puerto Rico. *Crop Science* 2: 295-299.
- 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, SP.
- MATTHES, L. A. F. 1992. *Dinâmica da sucessão secundária em mata, após ocorrência de fogo, Santa Genebra, Campinas, SP*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- McALPINE, J. F. 1981. Morphology and terminology - adults. In: J. F. McAlpine, B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth & D. M. Wood (eds.) *Manual of Nearctic Diptera*, vol. 1, pg. 9-63. Ottawa: Research Branch Agriculture Canada.

McDADE, L. A.; K. S. BAWA, H. A. HESPENHEIDE & G. S. HARTSHORN. 1994. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press.

McKONE, M. J. 1985. Reproductive biology of several bromegrasses (*Bromus*): breeding systems, pattern of fruit maturation, and seed set. *Am. J. Bot.* 72: 1334-1339.

MEGURO, M. 1994. *Métodos em ecologia vegetal*. São Paulo: mimeografado.

MELAMPY, M. N. & A. M. HAYWORTH. 1980. Seed production and pollen vectors in several nectarless plants. *Evolution* 34: 1144-1154.

MELLO, M. H. de A.; M. J. PEDRO JUNIOR; A. A. ORTOLANI & R. R. ALFONSI. 1994. Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas. *Boletim Técnico do Instituto Agrônomo* 154: 1-48.

MENON, K. K. 1949. The survey of pollu and root diseases of pepper. *Indian Journal of Agriculture Science* 19: 89-136.

MILLIKEN, W. & B. ALBERT. 1996. The use of medicinal plants by the Yanomani indians of Brazil. *Economic Botany* 50: 10-25.

MORAES, M. D. S.; F. D. OLIVEIRA; B. MANCINI; M. K. AKISUE & G. AKISUE. 1986. Morfodiagnóstico de folhas e botões florais da pariparoba, *Pothomorphe umbellata* (L) Miq. *Revista de Ciências Farmacêuticas* 8/9: 77-90.

MORELLATO, L. P. C. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

MORELLATO, L. P. C. 1992. Sazonalidade e dinâmica dos ecossistemas florestais da Serra do Japi. In: L. P. C. Morellato (org.) *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal do sudeste do Brasil*. Campinas: Editora da Unicamp.

MORELLATO, L. P. C. 1995. As estações do ano na floresta. In: L. P. C. Morellato & H. F. Leitão-Filho (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Pg. 37-41. Campinas: Editora da Unicamp.

MORELLATO, L. P. C. & H. F. LEITÃO-FILHO. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: L. P. C. Morellato (org.) *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal do sudeste do Brasil*. Campinas: Editora da Unicamp.

MORELLATO, L. P. C. & H. F. LEITÃO-FILHO. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.

MULKEY, S. S.; A. P. SMITH & S. J. WRIGHT. 1991. Comparative life history and physiology of two understory neotropical herbs. *Oecologia* 88: 263-273.

- NAIR, R. R. ; B. SASIKUMAR & P. N. RADINDRAN. 1993. Polyploidy in a cultivar of black pepper (*Piper nigrum* L.) and its open pollinated progenies. *Cytologia* 58: 27-31.
- NEWSTROM, L. E.; G. W. FRANKIE & H. G. BAKER. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- O'BRIEN, S. P. 1994. Andromonoecy and fruit set in *Leptospermum myrsinoides* and *L. continentale* (Myrtaceae). *Aust. J. Bot.* 42: 751-762.
- OKADA, H. 1986. Karyomorphology and relationships in some genera of Saururaceae and Piperaceae. *Bot. Mag. Tokyo* 99: 289-299.
- OPLER, P. A.; G. W. FRANKIE & H. G. BAKER. 1976a. 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.; H. G. BAKER & G. W. FRANKIE. 1976b. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7: 234-247.
- OPLER, P. A.; G. W. FRANKIE & H. G. BAKER. 1980. Comparative phenological studies of shrubs and treelets in wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-186.
- ORNDUFF, R. 1971. The reproductive system of *Jepsonia heterandra*. *Evolution* 25: 300-311.
- ORNDUFF, R. 1975. Complementary roles of halictids and syrphids in the pollination of *Jepsonia heterandra* (Saxifragaceae). *Evolution* 29: 371-373.
- OROZCO-SEGOVIA, A.; M. E. SANCHEZ-CORONADO & C. VAZQUEZ-YANES. 1993. Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* 7: 395-402.
- OWEN, J. & F. S. GILBERT. 1989. On the abundance of hoverflies (Syrphidae). *Oikos* 55: 183-193.
- PALMEIRIM, J. M.; D. S. GORCHOV & S. STOLESON. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? *Oecologia* 79: 403-411.
- PASSOS, L. C. 1995a. A polinização pelo vento. In: L. P. C. Morellato & H. F. Leitão-Filho (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Pg. 54-56. Campinas: Editora da Unicamp.
- PASSOS, L. C. 1995b. *Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de Croton (Euphorbiaceae) em mata semidecídua*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

PENNY, N. D. & J. R. ARIAS. 1982. *Insects of an Amazon forest*. New York: Columbia University Press.

PERCIVAL, M. 1965. *Floral biology*. Oxford: Pergamon Press.

PESSON, P. 1984. Transport du pollen par les animaux: zoogamie. In: P. Pesson & J. Louveaux (eds.) *Pollinisation et productions végétales*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique.

PESSON, P. & J. LOUVEAUX. 1984. *Pollinisation et productions végétales*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique.

PETTERSSON, M. W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *J. Ecol.* 79: 591-604.

PHILLIPS, O. 1991. The ethnobotany and economic botany of tropical vines. In: F. E. Putz & H. A. Mooney (eds.) *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press.

PIÑ-RODRIGUES, F. C. M.; L. G. S. COSTA & A. REIS. 1990. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. VI Congresso Florestal Brasileiro: 676-684.

POMBAL, E. C. P. 1994. *Biologia floral de duas espécies dicogâmicas, Metrodorea nigra e M. stipularis (Rutaceae), em mata semidecídua no sudeste do Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

POMBAL, E. C. P. 1995. A polinização por moscas. In: L. P. C. Morellato & H. F. Leitão-Filho (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Pg. 51-53. Campinas: Editora da Unicamp.

POMBAL, E. C. P. & L. P. C. MORELLATO. 1995. Polinização por moscas em *Dendropanax cuneatum* Decne. & Planch. (Araliaceae) em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Revta. brasil. Bot.* 18: 157-162.

POUVREAU, A. 1984. Les plantes à épices. In: P. Pesson & J. Louveaux (eds.) *Pollinisation et productions végétales*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique.

PRAKASH, N.; J. F. BROWN & W. YUE-HUA. 1994. An embryological study of Kava, *Piper methysticum*. *Aust. J. Bot.* 42: 231-237.

PRIMACK, R. B. 1983. Insect pollination in the New Zealand montain flora. *New Zealand J. Bot.* 21: 317-323.

PROCTOR, M.; P. YEO & A. LACK. 1996. *The natural history of pollination*. London: Harper Collins Publishers.

PUNT, W.; S. BLACKMORE; S. NILSSON & A. LE THOMAS. 1994. *Glossary of pollen and spore terminology*. Utrecht: LPP Foundation.

- PUTZ, F. E. & V. L. BROKAW. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 70: 508-512.
- RADFORD, A. E., W. C. DICKISON, J. R. MASSEY & C. R. BELL. 1974. *Vascular plant systematics*. New York: Harper & Row, Publishers.
- RAMÍREZ, N. 1995. Producción y costo de frutos y semillas entre modos de polinización en 232 especies de plantas tropicales. *Rev. Biol. Trop.* 43: 151-159.
- RAVINDRAN, P. N. & B. SASIKUMAR. 1993. Variability in open pollinated seedlings of black pepper (*Piper nigrum* L.). *Journal of Spices & Aromatic Crops* 2: 60-65.
- RATHCKE, B. & E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- REGAL, P. J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 497-524.
- REICH, P. B. & R. BORCHERT. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 61-74.
- RENNER, S. & J. P. FEIL. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *Am. J. Bot.* 80: 1100-1107.
- ROBERTSON, C. 1924. Flowers visits of insects. II. *Psyche* 31: 93-111.
- ROBERTSON, C. 1928. Flowers and insects. XXV. *Ecology* 9: 505-526.
- SAMPSON, F. B. 1980. Natural hybridism in *Pseudowintera* (Winteraceae). *N. Z. J. Bot.* 18: 43-51.
- SAMUEL, R. 1987. Chromosome numbers in *Piper*. *Kew Bull.* 42: 465-470.
- SANCHEZ-CORONADO, M. E.; E. RINCON & C. VAZQUEZ-YANES. 1990. Growth responses of three contrasting *Piper* spp. growing under different light conditions. *Can. J. Bot.* 68: 1182-1186.
- SASIKUMAR, B.; J. K. GEORGE & P. N. RAVINDRAN. 1992. Breeding behaviour of black pepper. *Indian J. Genet.* 52: 17-21.
- SCHEMSKE, D. W.; M. F. WILLSON; M. N. MELAMPY; L. J. MILLER; L. VERNER; K. M. SCHEMSKE & L. B. BEST. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59: 351-366.
- SCHLESSMAN, M. A. 1985. Floral biology of American ginseng (*Panax quinquefolium*). *Bull. Torrey Bot. Club* 112: 129-133.
- SCHNEIDER, F. 1969. Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Ann. Rev. Ent.* 14: 103-124.

SCHOEN, D. J. & S. C. STEWART. 1986. Variation in male reproductive investment and male reproductive success in white spruce. *Evolution* 40: 1109-1120.

SEMPLE, K. S. 1974. Pollination in Piperaceae. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61: 868-871.

SILVERTOWN, J. W. & J. LOVETT DOUST. 1993. *Introduction to plant population biology*. U.K.: Blackwell Scientific Publications.

SMITHE, F. B. 1975. *Naturalist's color guide*. New York: The American Museum of Natural History.

SODERSTROM, T. R. & C. E. CALDERON. 1971. Insect pollination in tropical forest grasses. *Biotropica* 3: 1-16.

SOLBRIG, O. T. & R. C. ROLLINS. 1977. The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia*. *Evolution* 31: 265-281.

SPJUT, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs N. Y. Bot. Grd.* 70: 1-182.

STELLEMAN, P. 1984. Reflections of the transition from wind pollination to ambophily. *Acta Bot. Neerl.* 33: 497-508.

STELLEMAN, P. & A. D. J. MEEUSE. 1976. Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies I. The possible role of syrphid flies as pollinators of *Plantago*. *Tijdschr. Ent.* 119: 15-31.

STRAUSS, S. Y.; J. K. CONNER & S. L. RUSH. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *Am. Nat.* 147: 1098-1107.

SUTHERLAND, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.

TAYLOR, D. W. & L. J. HICKEY. 1990. An Aptian plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm origin. *Science* 247: 702-704.

TAYLOR, D. W. & L. J. HICKEY. 1992. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Pl. Syst. Evol.* 180: 137-156.

TAYLOR, O. R. & D. W. INOUE. 1985. Synchrony and periodicity of flowering in *Frasera speciosa* (Gentianaceae). *Ecology* 66: 521-527.

TEBBS, M. C. 1989a. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World. 1. Review of characters and taxonomy of *Piper* section *Macrostachys*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)* 19: 117-158.

- TEBBS, M. C. 1989b. The climbing species of New World *Piper* (Piperaceae). *Willdenowia* 19: 175-189.
- TEBBS, M. C. 1993a. Piperaceae. In: K. Kubitzki, J. G. Rohwer & V. Bittrich (eds.) *The families and genera of vascular plants*, pg. 516-520. Berlin: Springer-Verlag.
- TEBBS, M. C. 1993b. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World. 3. The taxonomy of *Piper* sections *Lepianthes* and *Radula*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)* 23: 1-50.
- THIEN, L. B. 1980. Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica* 12: 1-13.
- THOMPSON, F. C. 1972. A contribution to a generic revision of the neotropical Milesinae (Diptera: Syrphidae). *Arg. Zool.* 23: 73-215.
- TORRES, R. B. 1996. *Biologia da reprodução de Trema micrantha (L.) Blume (Ulmaceae)*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- TRELEASE, W. 1929. The Piperaceae of Costa Rica. *Contribution of the United States National Herbarium* 26.
- TUCKER, S. C. 1980. Inflorescence and flower development in the Piperaceae. I. *Peperomia*. *Am. J. Bot.* 67: 686-702.
- TUCKER, S. C. 1982a. Inflorescence and flower development in the Piperaceae II. Inflorescence development of *Piper*. *Am. J. Bot.* 69: 743-752.
- TUCKER, S. C. 1982b. Inflorescence and flower development in the Piperaceae III. Floral ontogeny of *Piper*. *Amer. J. Bot.* 69: 1389-1401.
- TUCKER, S. C.; A. W. DOUGLAS & L. HAN-XING. 1993. Utility of ontogenetic and conventional characters in determining phylogenetic relationships of Saururaceae and Piperaceae (Piperales). *Syst. Bot.* 18: 614-641.
- TURNER, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33: 200-209.
- VAN SCHAIK, C. P.; J. TERBORGH & S. J. WRIGHT. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- VILLANUEVA, G. R. 1994. Nectar sources of european and africanized honey bee (*Apis mellifera* L.) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Apic. Res.* 33: 44-58.
- VINK, W. 1993. Winteraceae. In: K. Kubitzki, J. G. Rohwer & V. Bittrich (eds.) *The families and genera of vascular plants*. Vol. II. Berlin: Springer-Verlag.

- VOCKEROTH, J. R. & F. C. THOMPSON. 1987. Syrphidae. In: J. F. McAlpine, B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth & D. M. Wood (eds.) *Manual of Nearctic Diptera*, vol.2, pg. 713-743. Ottawa: Research Branch Agriculture Canada.
- VOGEL, S. 1995. Christian Konrad Sprengel's theory of the flower: the cradle of floral ecology. In: D. G. Lloyd & S. C. H. Barret (eds.) *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York: Chapman & Hall.
- WALDBAUER, G. P. 1963. Crepuscular flower visits of adult *Volucella vesicularia* Curran (Diptera, Syrphidae). *Ent. News* 24: 135-137.
- WALDBAUER, G. P. 1984. Mating behavior at blossoms and the flower association of mimetic *Temnostoma* spp. (Diptera, Syrphidae) in northern Michigan. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 86: 295-304.
- WALKER, J. W. & A. G. WALKER. 1984. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 464-521.
- WASER, N. M. & L. A. REAL. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281: 670-672.
- WEBERLING, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- WHITEHEAD, D. R. 1969. Wind-pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- WILLIAMS, K.; C. B. FIELD & H. A. MOONEY. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *Am. Nat.* 133: 198-211.
- WILLIS, J. C. 1985. *A dictionary of the flowering plants and ferns*. 8a ed., pg. 871 e 905.
- WILLMER, P. G. 1983. Thermal constraints on activity patterns in nectar-feeding insects. *Ecol. Ent.* 8: 455-469.
- WILSON, P. & J. D. THOMSON. 1995. How do flowers diverge? In: D. G. Lloyd & S. C. H. Barret (eds.) *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York: Chapman & Hall.
- WRIGHT, S. J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology* 72: 1643-1657.
- YUNCKER, T. G. 1972. The Piperaceae of Brazil I: *Piper* - Group I, II, III, IV. *Hoehnea* 2: 19-366.

YUNCKER, T. G. 1973. The Piperaceae of Brazil II: *Piper* - Group V; *Ottonia*; *Pothomorphe*; *Sarcorrhachis*. *Hoehnea* 3: 29-284.

YUNCKER, T. G. 1974. The Piperaceae of Brazil III: *Peperomia*; taxa of uncertain status. *Hoehnea* 4: 71-413.

YUNCKER, T. G. 1975. The Piperaceae of Brazil IV: Index. *Hoehnea* 5: 123-145.

ZANDONELLA, P. 1984. Transport du pollen par les agents physiques: anémogamie et hydrogamie. In: P. Pesson & J. Louveaux (eds.) *Pollinisation et productions végétales*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique.

ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd ed. New Jersey: Prentice Hall., Inc.

ZEISLER, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beih. bot. zbl.* 58: 308-318.