



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Andréa da Costa Marques Tavares

**Atributos e visitantes florais e polinização em uma área de  
Floresta Ombrófila Densa Submontana do litoral norte  
de São Paulo**

Este exemplar representa a redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
*Andréa da Costa Marques Tavares*  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia para a obtenção do título de  
Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

Campinas, 2011

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

T197a Tavares, Andréa da Costa Marques, 1980-  
Atributos e visitantes florais e polinização em uma  
área de floresta ombrófila densa submontana do litoral  
norte de São Paulo / Andréa da Costa Marques Tavares.  
– Campinas, SP: [s.n.], 2011.

Orientador: Carlos Alfredo Joly.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de  
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Atributos florais. 2. Síndromes de polinização.  
3. Distribuição temporal. 4. Floresta ombrófila densa  
submontana. I. Joly, Carlos Alfredo, 1955-. II.  
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de  
Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em Inglês:** Floral traits, visitors and pollination in an area of submontane  
ombrophilous dense forest in the northern coast of São Paulo

**Palavras-chave em Inglês:**

Floral traits

Pollination syndromes

Temporal distribution

Submontane ombrophilous dense forest

**Área de concentração:** Biologia Vegetal

**Titulação:** Mestre em Biologia Vegetal

**Banca examinadora:**

Carlos Alfredo Joly [Orientador]

Marlies Sazima

Kayna Agostini

**Data da defesa:** 30-08-2011

**Programa de Pós Graduação:** Biologia Vegetal

Campinas, 30 de agosto de 2011.

**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly (orientador)



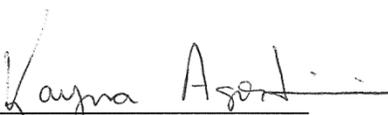
Assinatura

Profa. Dra. Marlies Sazima



Assinatura

Profa. Dra. Kayna Agostini



Assinatura

Prof. Dr. João Semir

Assinatura

Prof. Dr. Leandro Freitas

Assinatura

Dedico esse trabalho com todo amor ao  
meu noivo Rodrigo Mateus Grandi e  
aos nossos descendentes que virão.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço profundamente a Deus pelas providências e proteções e aos antepassados que, com certeza, me permitiram chegar até aqui, me guiando durante esse percurso.

Ao professor Carlos A. Joly, pela oportunidade do mestrado e de participar do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional /FAPESP, um projeto tão importante, interessante e de tamanha amplitude.

À querida professora Marlies Sazima e à grande amiga Julia C. Sfair que, mesmo extra-oficialmente, atuaram como minhas co-orientadoras, me fazendo preciosas e imprescindíveis orientações, correções, sugestões e me dando a mão nos momentos mais difíceis e cruciais. Sem vocês eu jamais teria conseguido concluir esse trabalho, serei eternamente grata! Sinceramente muito obrigada!!!

Especialmente ao meu noivo, Rodrigo M. Grandi, por todo amor, carinho, atenção, paciência, incentivo e muito mais, durante todo esse tempo. Por me segurar nos momentos difíceis, por não me deixar desistir, por me fazer acreditar que era possível e até pela ajuda nos trabalhos de campo! Muito obrigada meu amor!!!

À Maria Bernadete F. Canela (Bete) por todas as dicas, informações, disponibilização dos seus dados, conselhos e apoio desde o desenvolvimento do projeto! Muito obrigada Bete!

Aos demais examinadores do meu trabalho nas diferentes etapas, pelas sugestões e críticas, principalmente à Kayna Agostini (de “mãe veterana” à examinadora!), ao Leandro Freitas (que me inspirou!) e à Eliana R. Forni-Martins.

A todos que me auxiliaram na identificação das espécies e deram informações sobre elas: Jorge Tamashiro, Gustavo Shimizu, Simey Fisch, Graham Wyatt, Wellington Forster, Lorena Fonseca, Rubens Queiroz, Letícia Garcia, Arildo Dias, Volker Brittrich, Maria do Carmo Amaral, Luis Bernacci, José Ataliba Aboin Gomes, Eduardo Catharino, André Simões, entre outros... Muito obrigada!

Ao Sr. Salvador pelo trabalho como ajudante de campo e guia, além dos ensinamentos sobre a Mata e as histórias que ficaram para contar! Também ao Sr. Osvaldo e ao Dionísio em alguns trabalhos de campo, sem esquecer do Tigrão (cachorro)!

Aos colegas de viagem ao campo pelas companhias e caronas, Nívea Santos, Mauricio Fernández, Larissa Veiga, Rafael Costa, Valéria Martins, entre outros. Valeu galera! Aos colegas que deram sugestões ao trabalho, Felipe Amorim, André Rech, Carlos Eduardo Nunes (Coquinho), obrigada pelas considerações!

À minha família por me aguentar, principalmente na fase final, especialmente à minha querida mãe por suportar o meu humor, acreditar em mim e por todo carinho, ao meu irmão Rodrigo e minha cunhada Patrícia pelo apoio moral e material, ao meu pai pelos conselhos de trabalho, a minha irmã Vanessa por colaborar com o período de “clausura” e aos meus sobrinhos Melissa e Eduardo por me trazerem alegria! Também às minhas avós, tias, tios, primas e primos e todo mundo que torceu por mim. Obrigada!

Aos amigos que me acompanharam e me apoiaram nessa trajetória, Ewerton Manarin, Gabriela Fernandes, Maira Padgurschi, Audren Simão, Renata Barros, Bruno Araújo, Mayara Baptista, entre outros que não estão nessa lista, mas aos quais também sou grata. Valeu pessoal! Aos orientadores espiritualistas pela atenção e oração, Débora Xavier e Adryano Machado, muito obrigada!

Aos funcionários e colegas pelo apoio com os materiais e procedimentos, Diego Ribeiro, Iara Bressan, Lívia Cordi, Viviane Oliveira e Neusa Trevisan. Agradeço muito à Maria Roseli de Melo pela atenção e procedimentos na secretaria.

Ao Projeto Temático Biota Gradiente Funcional /FAPESP pela infraestrutura e custeio do trabalho de campo, como também ao pessoal da Pousada Betânia pelas acomodações.

A CAPES e CNPq pelas bolsas de estudo concedidas.

## RESUMO

Estudos de comunidades em biologia floral e polinização são muito importantes para o entendimento da estrutura e do funcionamento dos ecossistemas. A Floresta Atlântica da Serra do Mar possui diferentes fisionomias que refletem as diferentes comunidades ocorrentes ao longo do gradiente de altitude. Esse estudo foi realizado em Floresta Ombrófila Densa Submontana, em Ubatuba – SP e é parte integrante do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional – FAPESP. O objetivo geral desse trabalho foi investigar a Floresta Ombrófila Densa Submontana da Mata Atlântica quanto aos atributos florais e polinização. Foram estudadas as espécies angiospermas encontradas em floração durante um ano, registrando seus atributos e visitantes florais, a forma de vida e estrato, então as síndromes de polinização foram inferidas. Foram registradas 95 espécies ao todo, de 39 famílias. Fabaceae e Rubiaceae apresentaram maior número de espécies em flor (oito espécies cada), mas a maioria das famílias apresentou poucas espécies. Os atributos florais predominantes foram: tubo e inconspícuo como tipos morfológicos; tamanho pequeno; as cores mais frequentes foram branco e amarelo; como recurso, néctar seguido de pólen. Em 26 espécies observou-se visitação de animais de vários tipos, principalmente abelhas, beija-flores e borboletas e em alguns casos a polinização pode ser confirmada. A síndrome de polinização mais frequente na comunidade foi melitofilia, seguido de ornitofilia e sistemas mistos foram observados em 21,1% das espécies. A forma de vida mais frequente foi arbórea, seguido de liana e epífita; o estrato onde se observou maior número de espécies florindo foi o dossel. As distribuições dos recursos florais e das síndromes de polinização por formas de vida, estrato e temporal foram analisadas. A maior frequência de plantas florindo foi observada durante a estação mais quente e chuvosa, de out/2009 a jan/2010. As principais diferenças espaciais e temporais ocorreram entre as síndromes de melitofilia e ornitofilia. Essa fitofisionomia apresentou algumas peculiaridades em relação a outras fisionomias e a outros ecossistemas, sendo, portanto,

de grande importância a conservação das interações ecológicas dessa formação vegetal para a manutenção da grande biodiversidade da Floresta Atlântica.

**Palavras-chave:** atributos florais, distribuição temporal, estratos, formas de vida, Floresta Ombrófila Densa Submontana, Mata Atlântica, recursos florais, síndromes de polinização, visitantes florais.

## **ABSTRACT**

Studies on floral biology and pollination at community level are very important to understand the ecosystems structure and functioning. Atlantic Forest at Serra do Mar has different physiognomies that reflect different communities along altitudinal gradient. This study was done in Submontane Ombrophilous Dense Forest, at Ubatuba – SP and integrates the Thematic Project Biota Gradiente Funcional – FAPESP. The general purpose of this study was to investigate the Submontane Ombrophilous Dense Forest of Atlantic Forest about floral traits and pollination. The angiosperms species found flowering during one year was studied, registering its floral traits, floral visitors, life forms and strata, so the pollination syndromes were deduced. 95 species was registered of 39 families. Fabaceae e Rubiaceae had the highest number of species in bloom (eight species each), but most families had few species. Predominant floral traits were: tube and inconspicuous as morphological types; small size; most common colors were white and yellow; as resource, nectar followed by pollen. In 26 species, several types of animals were observed visiting flowers, mainly bees, hummingbirds and butterflies, and in some cases the pollination was confirmed. The most frequent pollination syndrome in the community was melittophily, followed by ornithophily and

mixed systems were observed in 21.1% of the species. The most frequent life form was tree, after liana and epiphyte; the strata where was observed major number of species was canopy. Distributions of floral resources and pollination syndromes in life forms, strata and temporal was analyzed. The higher frequency of plants flowering was observed during the hot and wet season, from oct/2009 to jan/2010. The main special and temporal differences occurred between melittophily and ornithophily syndromes. This fitophysiognomy showed some particularities in relation to other physiognomies and other ecosystems, and therefore are very important the conservation of ecological interactions of this vegetation type to maintain the great biodiversity of the Atlantic Forest.

**Keywords:** Atlantic Forest, floral resources, floral traits, floral visitors, life forms, pollination syndromes, Submontane Ombrophilous Dense Forest, stratification, temporal distribution.

**SUMÁRIO**

Resumo .....	viii
Abstract .....	ix
Introdução .....	1
Material e Métodos .....	5
Área de Estudo .....	5
Procedimentos .....	9
Resultados .....	12
Atributos e visitantes florais e síndromes de polinização .....	12
Distribuição por formas de vida e estratos .....	30
Distribuição temporal .....	33
Discussão .....	38
Atributos e visitantes florais e síndromes de polinização .....	38
Distribuição por formas de vida e estratos .....	47
Distribuição temporal .....	50
Floresta Atlântica, polinização e conservação .....	53
Conclusões .....	55
Referências Bibliográficas .....	55

## INTRODUÇÃO

Os ecossistemas têm suas estruturas e funcionamentos influenciados, entre outras coisas, por diversas interações planta-animal (Ricklefs, 1996) e a composição de suas comunidades biológicas é afetada pelas relações ecológicas (Primack, 1995), como os mecanismos de reprodução de plantas (Heithaus, 1974; Bawa, 1990; Oliveira & Gibbs, 2000). Assim, a polinização é um processo chave nas comunidades de plantas, sendo o primeiro passo na reprodução sexual e um pré-requisito importante, na maioria das vezes, para o desenvolvimento de frutos e sementes (Kevan et al., 1990).

Flores são sistemas estruturais altamente plásticos, apresentando uma imensa diversidade (Endress, 1994). Os diferentes tipos florais ocorrem distribuídos na biocenose, havendo uma oferta de nichos que são aproveitados pelos grupos de polinizadores correspondentes. Cada um dos tipos geralmente abrange um conjunto de várias espécies vegetais não necessariamente relacionadas filogeneticamente, formando grupos (guildas) de tipos florais, mudando sua composição de acordo com a região, a formação e a estrutura da vegetação (Gottsberger, 1986; Vogel, 1990; Sazima et al., 1995). Mas a carga filogenética pode dificultar a adaptação aos seus ambientes. Cada flor é uma mistura de características que são de diferentes idades evolutivas, foram incorporadas e funcionam juntas, o que influencia sua ecologia funcional (Endress, 1994). As flores apresentam diferentes estruturas que proporcionam a polinização (Faegri & van der Pijl, 1979) e nas relações evolutivas entre polinizadores e plantas, o agente polinizador parece atuar na evolução floral (Fenster et al., 2004). A resposta evolutiva aparece fortemente na planta em um conjunto de adaptações que proporciona ao visitante floral tornar-se polinizador (Endress, 1994). Desta forma, visitaç o de flores n o   sin nimo de poliniza o (Waser et al., 1996). Alguns visitantes s o apenas pilhadores, roubando o recurso da planta sem promover a poliniza o

(Faegri & van der Pijl, 1979). Quanto mais efetivo e mais frequente, mais importante esse agente polinizador será para a planta (Fenster et al., 2004).

O conjunto de atributos da flor que indica o seu provável vetor de polinização é denominado síndrome de polinização (Faegri & van der Pijl, 1979). As síndromes podem ser inferidas baseando-se nas características florais tais como formato e coloração da flor, disposição dos elementos reprodutivos, tipo de recurso oferecido e no caso de néctar, quantidade do néctar e concentração de açúcares, entre outros (Faegri & van der Pijl, 1979; Endress, 1994; Galetto & Bernadello, 2003). Entretanto, a utilização do conceito de síndromes de polinização vem sendo questionada (Herrera, 1996; Waser et al., 1996; Fenster et al., 2004; Ollerton et al., 2009). Estudos de campo detalhados têm revelado que algumas espécies apresentam mais de um tipo de agente polinizador (Buzato et al., 1994; Sazima et al., 1994; Wolff et al., 2003; Canela & Sazima, 2005). Alguns autores apontam diferentes estratégias das plantas, com variados graus entre generalistas e especialistas (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Waser et al., 1996; Fenster et al., 2004; Freitas & Sazima, 2006), que podem variar de acordo com condições ambientais e características intrínsecas da espécie vegetal e do polinizador (Waser et al., 1996), como também a diversidade de polinizadores e de plantas (Ramirez, 2004). Flores mais complexas e famílias de plantas evolutivamente mais derivadas são, geralmente, mais especializadas (Vogel, 1990). Contudo, alguns autores têm relatado que frequentemente a comunidade de polinizadores converge com as síndromes de polinização, de modo que a abordagem por síndromes é um importante meio para compreender os mecanismos de diversificação das características florais (Momose et al., 1998; Machado & Lopes, 2004; Fenster et al., 2004; Danieli-Silva et al., 2011). A utilização do conceito de síndrome constitui um guia importante para estudar a ecologia reprodutiva, embora algum grau de variação seja aceitável. As características florais não são indicadores precisos infalíveis na determinação do polinizador (Machado & Lopes, 2004). Assim, a

classificação dos modos de polinização de uma forma mais ampla, de acordo com grupos funcionais, permite que a diversificação de flores seja entendida através de evolução adaptativa, não só em termos de riqueza de espécies de polinizadores (Vogel, 1990; Fenster et al., 2004).

Os sistemas de polinização são afetados não só pelas características florais, mas também por outros fatores, como as espécies ou grupos envolvidos, fatores espaciais e temporais (Bawa, 1990; Kessler & Krömer, 2000; Fenster et al., 2004; Ramirez, 2004; Freitas & Sazima, 2006). O ambiente em que a planta ocorre, a forma da planta, competição entre as espécies, sazonalidade climática e ambiental são apontadas como as principais pressões seletivas sobre as estratégias de polinização (Frankie et al., 1974; Opler et al., 1980; Gottsberger, 1986; Waller, 1988; Zimmerman, 1988; Yammamoto et al., 2007; Morellato et al., 2000; Talora & Morellato, 2000). Analisar a distribuição espacial é importante para determinar o padrão de interações planta-polinizador na organização de comunidades de florestas tropicais (Janzen, 1967; Heithaus, 1974). Padrões de distribuição geográficos e ambientais, de diferentes sistemas de polinização e a dominância de alguns grupos de polinizadores podem caracterizar comunidades de plantas (Bawa, 1990). Como a estratificação vertical da vegetação pode resultar na estratificação de recursos e do microclima, isso pode ocasionar a estratificação dos vetores de polinização (Smith 1973). Em florestas maduras, os polinizadores que atuam na zona eufótica relativamente aberta são considerados diferentes dos encontrados em estratos mais baixos e sombreados, embora alguns deles frequentem ambas as zonas (Richards, 1996). A distribuição temporal de recursos e sistemas de polinização pode estar associada com o período de atividade dos polinizadores (Ramirez, 2004). No mais, estudos de fenologia contribuem para o entendimento da reprodução das plantas, da organização temporal dos recursos dentro das comunidades, das interações planta-animal e da evolução da história de vida dos animais que dependem de plantas, como os polinizadores (Morellato 1991; van Schaik et al. 1993; Morellato & Leitão-Filho 1996).

As comunidades clímax tropicais são as mais diversas em tipos florais (Vogel, 1990; Ramirez, 2004) e as florestas tropicais estão entre os ecossistemas mais ricos em espécies do planeta (Richards et al., 1996). Gradientes de elevação íngremes são tipicamente ocupados por uma série de diferentes comunidades de plantas, como ocorre na Floresta Atlântica na Serra do Mar (Velooso et al., 1991), e os animais que se utilizam de seus recursos podem suprir suas necessidades movendo-se ao longo das comunidades (Primack, 1995; Buzato et al., 2000). Porém, existem limitações da própria biologia, comportamento e adaptações do animal ao ambiente, que restringem a distância desses deslocamentos (Healy & Hurly, 2001; Winter & von Helversen, 2001). As florestas tropicais úmidas são caracterizadas pela considerável heterogeneidade interna na estrutura e composição das comunidades, como tem sido verificado na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (Aranha, 2008; Rochelle, 2008), o que é um fator importante na regulação da biodiversidade (Huston, 1999; Hutchings et al., 2000).

Os estudos na área de biologia da polinização vêm aumentando gradativamente, sendo uma área de pesquisa atual de grande interesse, principalmente na região Neotropical (Bawa et al., 1985; Gottsberger, 1986; Bawa & Hadley, 1990; Ramirez, 2004). Contudo, a maioria dos estudos ainda é referente a poucas espécies selecionadas ou com abordagens mais específicas (Sazima, et al., 1994; San Martin-Gajardo & Freitas, 1999; Sigrist & Sazima, 2002; Agostini, 2004; Canela & Sazima, 2005). Existem alguns estudos sobre biologia da polinização no nível de conjuntos de espécies e de comunidades, principalmente em formações abertas, como cerrado (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Oliveira & Gibbs, 2000), caatinga (Machado & Lopes, 2004), dunas (Alves-dos-Santos, 1999), campos de altitude (Freitas & Sazima, 2006), pantanal (Araújo & Sazima, 2003), devido à melhor acessibilidade nestas formações vegetais. Em formações florestais como a Mata Amazônica e a Mata Atlântica, onde a biodiversidade é maior, os estudos no nível de comunidade ou conjunto de espécies são mais recentes (Sazima et al.,

1999; Buzato et al., 2000; Fischer, 2000; Varassin, 2002). Além disso, nessas regiões florestais poucos são os estudos envolvendo os estratos superiores (Pinheiro & Sazima, 2007; Canela, 2008; Rocca & Sazima, 2008), uma vez que dificuldades de acesso às flores em copas altas limitam muito o trabalho em dossel.

O objetivo geral desse trabalho foi pesquisar a Floresta Ombrófila Densa Submontana da Mata Atlântica quanto aos atributos florais e polinização. Os objetivos específicos consistiram em investigar: 1) quais são os atributos florais e suas freqüências relativas; 2) quais são os visitantes florais e seus comportamentos nas flores (se polinizadores ou pilhadores); 3) quais são as síndromes de polinização e em que frequência ocorrem na área estudada; 4) qual é a distribuição dos recursos florais e das síndromes de polinização por formas de vida e estratos da floresta; 5) como é a fenologia de floração e qual a distribuição temporal dos recursos florais e das síndromes de polinização; 6) quais as diferenças e semelhanças em relação à Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Canela, 2008) e a outros ecossistemas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

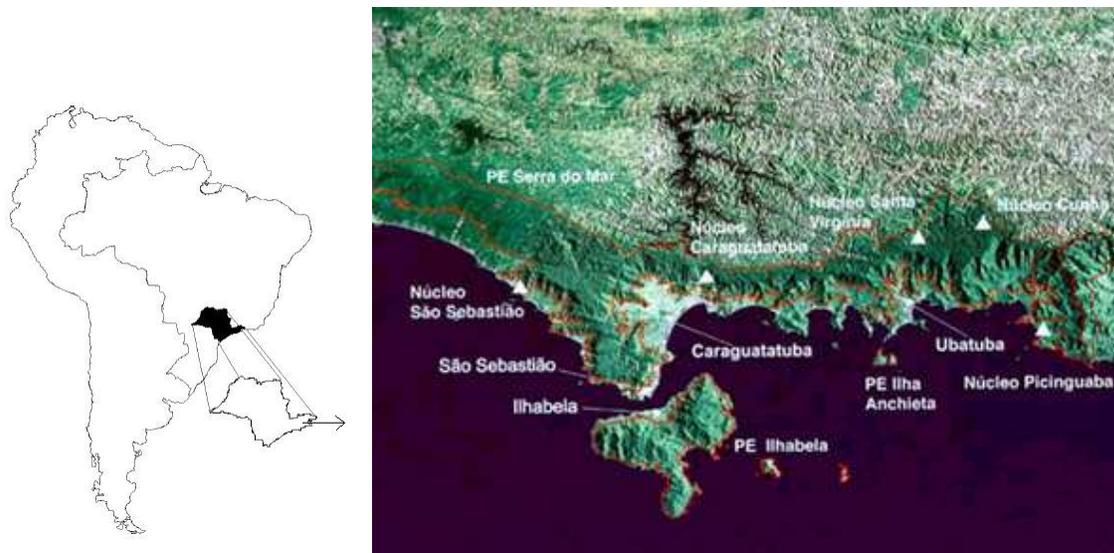
O trabalho foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), no Núcleo Picinguaba, situado no município de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo (Fig. 1). O clima regional é classificado, segundo Koeppen (1948), do tipo tropical úmido (Af), apresenta temperatura média anual de cerca de 22°C e índice pluviométrico médio anual acima de 2.200

mm, não havendo estação com déficit hídrico (Oliveira et al., 1998). Em Ubatuba são identificados dois períodos no ano, um superúmido de outubro a abril, com chuvas frequentes (15 ou mais dias no mês) e total geralmente superior a 180 mm mensais, e outro menos úmido, de maio a setembro, com chuvas menos constantes (em geral 10 dias no mês), sendo a precipitação entre 80 e 160 mm mensais (Talora & Morellato, 2000). Florestas com médias de pluviosidade acima de 60 mm no mês mais seco podem ser consideradas fracamente sazonais (Wright & van Shaik, 1994).

A Floresta Ombrófila Densa que recobre a Serra do Mar é considerada a formação florestal mais antiga do Brasil, tendo sua origem no período Cretáceo (Rizzini, 1997). Na Serra do Mar há uma variação abrupta de altitude em uma distância relativamente curta, o que determina diferenças climáticas importantes. Por exemplo, em maiores altitudes há decréscimo na temperatura do ar, aumenta na nebulosidade e, conseqüentemente, existem diferenças na radiação solar incidente. Essas mudanças têm efeitos importantes na distribuição das espécies (Tabarelli & Mantovani, 1999; Oliveira-Filho & Fontes, 2000). De acordo com a classificação adotada pelo IBGE, com algumas alterações de estudos recentes (Assis, 1999; Lacerda, 2001), na faixa de latitude de 16° a 24° S a Floresta Atlântica é classificada em: Floresta de Restinga (0 a 50 m), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (50 a 100 m), Floresta Ombrófila Densa Submontana (100 a 500 m), Floresta Ombrófila Densa Montana (500 a 1200 m) e Floresta Altimontana (acima de 1200 m) (Joly & Martinelli, 2006).

A Mata Atlântica originalmente recobria uma extensa área, ocorrendo em toda a costa leste do Brasil, adentrando pelo interior em algumas faixas (Joly et al., 1999), desde o Rio Grande do Sul até o Rio Grande do Norte. Dados atuais apontam que restam apenas entre 11,4% e 16% da cobertura original da Mata Atlântica (Ribeiro et al., 2009). Este é um dos biomas mais diversos do mundo, com alto grau de endemismos e crescente perda de habitat, sendo considerado, portanto,

um “hot spot” para a conservação (Myers et al., 2000). Assim, os estudos ecológicos são de grande importância para o entendimento do funcionamento desse bioma e o empreendimento de medidas para a conservação.



**Figura 1.** Localização e delimitações do Parque Estadual da Serra do Mar e seus núcleos.

No estado de São Paulo, restam aproximadamente 12% de cobertura florestal, genericamente enquadrada como Mata Atlântica “sensu lato” (Joly et al., 1999), sendo que somente 5% são efetivamente de florestas nativas pouco antropizadas (Kronka et al., 2005). Com quase 315 mil ha, numa extensão que vai desde a divisa de São Paulo com o Rio de Janeiro até Itariri, no sul do estado, o Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), criado em 1977 através do Decreto Estadual nº 10.251, de 30 de agosto de 1977 (posteriormente alterado pelo Decreto Estadual nº 13.313 de 06 de março de 1979), representa a maior porção contínua preservada de Mata Atlântica do Brasil.

Esse estudo é parte integrante do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional – “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” – FAPESP 2003/12595-7 (Joly & Martinelli, 2004). No Projeto Temático foram delimitadas parcelas ao longo do gradiente de altitude na Serra do Mar, a fim de se estudar a vegetação e a atmosfera nessas diferentes áreas da Floresta Atlântica (Fig. 2).



**Figura 2.** Localização das áreas amostrais do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional em cada fitofisionomia. Parcela A: Floresta de Restinga. Parcelas B – E: Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. Parcela F: Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas Explorada. Parcelas G – J: Floresta Ombrófila Densa Submontana. Parcelas K – N: Floresta Ombrófila Densa Montana.



**Figura 3.** Imagem aérea e localização da Parcela ‘G’ e demais parcelas da área de Floresta Ombrófila Densa Submontana (G – J) e da parcela de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas Explorada (F).

A área desse estudo corresponde a uma parcela de 1 hectare (100 m x 100 m), dividida em 100 sub-parcelas de 10 m x 10 m cada. Foi estudada a parcela 'G', que possui altitude variando de 175 a 200 m, aproximadamente, classificada como fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa Submontana (Joly & Martinelli, 2006), e tem como base a fazenda Capricórnio no bairro Taquaral (Fig. 3). Essa parcela foi estudada do ponto de vista florístico e fitossociológico pela equipe do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional, onde foram analisadas as árvores com perímetro a altura do peito (PAP; 1,30 m do solo)  $\geq$  15 cm (4,8 cm de diâmetro a altura do peito – DAP). Nessas árvores foram colocadas placas numeradas e foram feitas as identificações das espécies (Aboin-Gomes & Bernacci, 2008), que serviram de base para o desenvolvimento do presente trabalho.

### **Procedimentos**

Foram feitas incursões mensais para a área de estudo por um período de 12 meses, de março/2009 a fevereiro/2010, cada uma com a duração de quatro dias, aproximadamente. Em cada trabalho de campo, toda a área da parcela foi percorrida, sendo de 1 ha (100 m X 100 m), seguindo da sub-parcela 1 até a 100. Todos os indivíduos que estavam com flores foram marcados, bem como os locais das sub-parcelas onde flores foram encontradas. A respectiva forma de vida foi registrada, segundo Richards et al. (1996), sendo: árvore, arbusto, erva, liana (lenhosa ou herbácea), epífita (herbácea ou arbustiva) e hemi-epífita. O estrato em que as flores das plantas ocupavam foi classificado, baseando-se nos estudos de estrutura da floresta (Alves et al., 2007), de acordo com três categorias: dossel ( $\geq$  8 m, incluindo emergentes e sub-dossel), sub-bosque (entre 8 m e 1 m de altura) e herbáceo ( $\leq$  1 m).

As plantas floridas foram identificadas, na maioria em suas espécies, de acordo com a classificação APG II (2003). As árvores que tinham placas numeradas, do Projeto Temático Biota –

Gradiente Funcional, tiveram sua numeração registrada e então foi consultada a lista das espécies feita pela equipe responsável (Aboin-Gomes & Bernacci, 2008). Também foram feitas coletas de ramos de algumas dessas e das outras plantas floridas, com auxílio de podão e facão. Depois foram preparados materiais herborizados, no Departamento de Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da UNICAMP. As espécies foram identificadas consultando bibliografia, com a ajuda de especialistas da área/grupos taxonômicos. As exsicatas foram depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC).

As flores foram analisadas no local de estudo e em laboratório através de material fresco e preservado em solução aquosa de etanol 70%, com auxílio de microscópios (Kearns & Inouye, 1993). As características florais foram registradas e classificadas baseado-se em Faegri & van der Pijl (1979) e Endress (1994): tipo floral, posição da flor, presença de esporão ou de nectário extrafloral, dimensões, cor, presença e qualidade de odor, tipo de recurso primário oferecido e período de antese. As dimensões das flores foram medidas com paquímetro (precisão de 0,05 mm), sendo: diâmetro, diâmetro efetivo do tubo, comprimento do tubo, distância do néctar à área sexual. As flores foram classificadas por tamanho em três categorias, considerando as medidas predominantes, de acordo com o tipo floral: pequeno (até 10,00 mm), médio (de 10,05 a 30,00 mm) e grande (30,05 mm e maiores). Foram registradas as cores dos elementos de atração de polinizadores, tanto das partes florais (cálice, corola, androceu, gineceu), como de apêndices florais, como brácteas e folhas circundantes das flores. São os seguintes caracteres:

- Tipos florais: inconspícuo, aberto, tubo, campânula/funil, estandarte, goela, quilha, pincel.
- Esporão ou nectário extrafloral (utilizado por visitante floral): presente ou ausente.
- Posição da flor: ereto, horizontal, pendente.
- Tamanho: pequeno, médio, grande.

- Cores: branco, amarelo, vermelho, magenta, rosa, lilás, roxo, azul, bege, marrom, verde e as tonalidades pálido e claro.
- Odor: se perceptível e qualidade – perfumado, adocicado, frutal e desagradável.
- Recursos principais: pólen, néctar, óleo, resina, odor.
- Antese: diurna, crepuscular, noturna.

Para as análises em nível de comunidade, as cores foram agrupadas em sete conjuntos: 1) azul/roxo/lilás vistosos; 2) rosa/magenta vistosos; 3) vermelho/vinho vistosos; 4) amarelo vistoso; 5) branco, aparentemente puro; 6) cores claras e pálidas, como amarelo-pálido e verde-claro; 7) marrom/bege/verde.

Os visitantes florais foram observados e seus comportamentos nas flores analisados, se seriam polinizadores ou pilhadores. Para tanto, foram feitas, quando possível, de duas a 10 horas de observações para cada espécie de planta em floração, no período mais esperado de visitas de acordo com a antese e demais caracteres florais (Faegri & van der Pijl, 1979; Endress, 1994). As abelhas e vespas foram classificadas em pequenas (< 12 mm) ou médias/grandes ( $\geq$  12 mm). O comportamento dos visitantes florais foi analisado a partir das observações em campo e através das fotografias registradas (Lehner, 1979). As observações foram feitas com binóculos, máquina fotográfica, lupa e a olho desarmado (Percival, 1965; Faegri & van der Pijl, 1979).

As síndromes de polinização foram inferidas de acordo com os caracteres mencionados e de consultas bibliográficas. Foram classificados nas categorias: cantarofilia (polinização por besouros), miiofilia (moscas), melitofilia (abelhas, vespas, formigas), ornitofilia (aves, principalmente beija-flores), psicofilia (borboletas), falenofilia (mariposas, incluindo esfingídeos), quiropterofilia (morcegos), anemofilia (vento). As espécies caracterizadas com mais de uma síndrome de polinização foram consideradas de sistemas mistos.

## RESULTADOS

### Atributos e visitantes florais e síndromes de polinização

Foram registradas 95 espécies em flor, distribuídas em 39 famílias (Tabela 1). Dessas, 42 são espécies arbóreas incluídas nos estudos do Projeto Temático Biota – Gradiente Funcional ( $DAP \geq 4,8$  cm), sendo 28,6% das 140 espécies amostradas por Aboin-Gomes & Bernacci (2008) e 44,2% do total aqui estudadas.

Fabaceae (= Leguminosae, segundo APG II) e Rubiaceae apresentaram maior número de espécies em flor, com oito (8,4%) cada. Em seguida temos Arecaceae, Bromeliaceae e Myrtaceae com seis espécies (6,4%) cada; Gesneriaceae e Orchidaceae com cinco espécies (5,3%) cada; Begoniaceae e Chrysobalanaceae com quatro espécies (4,2%) cada; Bignoniaceae, Melastomataceae e Sapindaceae com três espécies (3,2%) cada. As demais famílias apresentaram uma ou duas espécies cada, somando 34 espécies (35,8%) do total (Fig. 4).

Os atributos florais apresentaram-se distribuídos entre as espécies. Dos tipos florais, o predominante foi o tipo tubo (40,0%), seguido do tipo inconspícuo (26,3%) e tipo aberto (20,0%). Apareceram em menor proporção tipo pincel (7,4%), goela (4,2%) e estandarte (2,1%) (Fig. 5A). Em relação ao tamanho das flores (Fig. 5B), a maioria das espécies (48,4%) apresentou flores pequenas, enquanto 35,8% são de tamanho médio e apenas 15,8% das espécies com flores grandes.

Foi observada grande diversidade de cores nas flores e seus apêndices (Fig. 5C), as quais foram analisadas de duas formas. Primeiro, considerando apenas uma cor principal registrou-se: metade das espécies – 47 spp. – de cor branca (49,5%); 18 spp. amarelas (18,9%); dez spp. de cores pálidas/claras – como amarelo-claro, verde-claro; oito spp. vermelhas (8,4%). Nas outras três

classes de cores (azul/roxo/lilás; rosa/magenta; bege/marrom/verde) foram observadas quatro espécies (4,3%) em cada. Entretanto, muitas espécies apresentam mais de uma cor nas flores e seus apêndices, inclusive cores contrastantes que fazem destaque ou que a tornam ainda mais chamativa. Por exemplo, em espécies de Bromeliaceae, como *Nidularium innocentii* (Fig. 7H) que tem flores brancas e folhas avermelhadas ao redor e *Vriesea simplex* (Fig. 7I), que contrasta amarelo e vermelho em proporções aproximadas, ou como em *Meriania calyptrata* – Melastomataceae (Fig. 7A), que tem pétalas brancas grandes, mas os estames amarelos bem chamativos ao centro se destacam. Há também aquelas que apresentam marcas de sinalização, como por exemplo, guias de néctar, em *Codonanthe gracilis* – Gesneriaceae e guias de óleo em *Neomarica* sp. – Iridaceae (Fig. 7D). Então, considerando a frequência das cores nas flores da comunidade, incluindo as diferentes cores que ocorrem na mesma espécie, observou-se: branco em 60 espécies (63,2%); amarelo em 31 espécies (32,6%); vermelho/vinho em 16 espécies (16,8%); cores claras/pálidas em 13 espécies (13,7%); bege/marrom/verde em 12 espécies (12,6%); rosa/magenta em nove espécies (9,5%); azul/roxo/lilás em seis espécies (6,3%).

Apesar de ter sido avaliado apenas pelo olfato e de não poder ter sido analisado em algumas espécies, devido ao estágio das flores amostradas, em 27 espécies (28,4%) odores foram perceptíveis, tanto agradáveis – perfumados (15 spp.), adocicados (7 spp.), frutais (2 spp.) – como desagradáveis (3 spp.) (Tabela 1).

Quanto aos recursos disponíveis aos polinizadores (Fig. 5D), temos néctar como recurso principal na maioria das espécies (61,1%) seguido de pólen (21,1%). Em 12 espécies (12,6%) esses dois recursos aparentam serem utilizados com a mesma disponibilidade. Então no total néctar é recurso em 70 espécies e pólen em 32 espécies. Óleo foi reconhecido como recurso em duas espécies (2,1%), como em *Neomarica* sp. (Iridaceae) (Fig. 7D), e resina em outras duas espécies

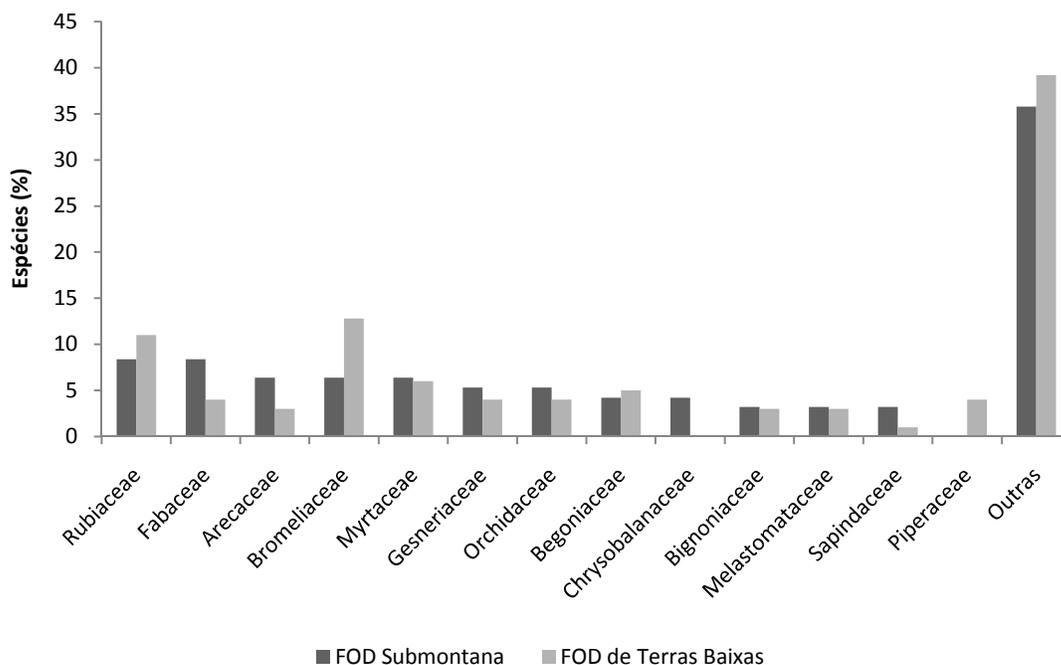
(2,1%), como em *Clusia lanceolata* (Clusiaceae) (Fig. 7F). Odor parece ser o recurso principal em uma espécie (1,1%). Foi observado também modo de polinização por engano, principalmente nas flores de Begoniaceae (Wyatt, 2009), que tem flores unissexuadas. Nelas as flores femininas, que não oferecem recurso, mimetizam as flores masculinas, de onde as abelhas coletam pólen, por exemplo em *Begonia integerrima* (Fig. 7C).

Foram observados diversos tipos de animais visitando as flores de 26 espécies (27,4%): abelhas pequenas, médias e grandes; moscas pequenas; vespas pequenas e médias; besouros pequenos; borboletas pequenas, médias e grandes; pequenos insetos em geral; beija-flores (Tabela 1). Diferentes espécies de Hymenoptera foram observadas em visitação tanto solitárias como em conjunto. Em *Aspidogyne fimbrillaris* (Orchidaceae) (Fig. 7E), que tem flor muito pequena e acesso restrito ao néctar pela presença de esporão, foi observada uma espécie de vespa também pequena em visitação à flor, conseguindo acessar o néctar, sendo uma das plantas mais especializadas. Por outro lado, diferentes espécies e tipos de abelhas e em grande número foram observadas visitando as flores de *Tachigali* sp. (Fabaceae), *Syagrus pseudococos* (Arecaceae) (Fig. 7G) e *Astrocaryum aculeatissimum* (Arecaceae) (Fig. 8I).

Em alguns casos, a visitação pode ser bem observada e o animal confirmado como polinizador efetivo. Por exemplo, nas visitas dos beija-flores às flores das Bromeliaceae, de borboletas e beija-flores em *Psychotria nuda* (Rubiaceae) (Fig. 8C/D), de borboletas em *Rudgea jasmínioides* (Rubiaceae) (Fig. 8E/F), onde o animal contactava as anteras, transportando o pólen de forma a transferí-lo ao estigma de flores da mesma espécie visitadas em sequencia, consolidando a polinização. Da mesma forma também se observou alguns eventos de pilhagem, como em *Psychotria birotula* (Fig. 8G), onde uma espécie de vespa pequena roubou o néctar furando a base externa da pétala, sem contatar anteras ou estigma no ápice do tubo. Porém, na maioria dos casos

a observação foi feita a longa distância, o que não permite assegurar se o visitante promoveu a polinização ou não.

Foram registradas diversas síndromes de polinização na comunidade (Figs. 7 e 8). Melitofilia foi registrada na grande maioria das espécies, em 67 delas. Em seguida ornitofilia ocorre em 14 espécies, psicofilia em 12 espécies, falenofilia e cantarofilia em sete espécies cada, miofilia e anemofilia em cinco espécies cada e quiropterofilia em duas espécies (Fig. 6). Em 20 espécies (21,1%) foram caracterizadas mais de uma síndrome de polinização, apresentando sistemas mistos (Tabela 1).



**Figura 4.** Porcentagem de espécies em floração por família na Floresta Ombrófila Densa Submontana (este estudo) e na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Canela, 2008).

**Tabela 1.** Espécies em floração na parcela 'G', em FOD Submontana, Ubatuba – SP, de mar/2009 a fev/2010, seus principais atributos florais, visitantes florais observados e síndromes de polinização. Espécies grafadas em negrito foram incluídas no Projeto Temático Biota Gradiente Funcional (DAP  $\geq$  4,8 cm). Espécies co-ocorrentes confirmadas (\*) e à confirmar (\*\*) na FOD Submontana e na FOD de Terras Baixas (Canela, com. pess.).

Família	Espécie	Tipo floral	Tam.	Cor	Odor perc.	Rec. Prov.	Visitantes florais observados	Síndrome de polinização
Acanthaceae	Espécie indeterminada 1	tub	m	amar	-	ne	-	MELI
Apocynaceae	<i>Mandevilla</i> sp.	tub	g	amar/verm	-	ne	-	MELI
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	inc	p	bran/marr	-	ne / po	moscas	MIIO
	<i>Monstera adansonii</i>	inc	p	bran	-	od	-	CANT
Arecaceae	<b><i>Astrocaryum aculeatissimum</i></b>	inc	p	amar-pldo	desagr.	ne	abelhas p	MELI / MIIO / CANT
	<b><i>Euterpe edulis</i></b> *	inc	p	bran/marr	-	po / ne	abelhas p/m/g, moscas	MELI / ANEM
	<i>Geonoma elegans</i> *	inc	p	rosa/marr	-	ne / po	-	MELI / CANT
	<i>Geonoma gamiova</i>	inc	p	bran/marr	desagr.	ne / po	moscas, abelhas p, borboletas	MIIO / MELI / CANT
	<i>Geonoma pohliana</i>	inc	p	bran/marr	-	ne / po	-	MELI / MIIO / CANT
	<b><i>Syagrus pseudococos</i></b> *	abe	m	bege/amar-pldo	-	po / ne	abelhas m/g, insetos diversos	MELI
Asteraceae	<i>Piptocarpha</i> sp.	tub	p	bran	-	ne	-	MELI
	Espécie indeterminada 2	tub	p	bran	-	ne	-	PSIC
Begoniaceae	<i>Begonia hookerana</i> **	abe	p	amar/bran	-	po	-	MELI
	<i>Begonia integerrima</i> *	abe	m	bran/amar/mage	adocic.	po	abelhas p/m/g	MELI

Família	Espécie	Tipo floral	Tam.	Cor	Odor perc.	Rec. Prov.	Visitantes florais observados	Síndrome de polinização
	<i>Begonia lanceolata**</i>	abe	p	amar/bran/ rosa	-	po	mosca	MELI
	<i>Begonia</i> sp.	abe	m	bran/amar/ rosa	-	po	-	MELI
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma bracteatum*</i>	goe	g	amar	-	ne	-	MELI
	Espécie indeterminada. 3	tub	p	bran/verm	perfum.	ne	-	MELI
	Espécie indeterminada. 4	goe	g	rosa	perfum.	ne	-	MELI
Bombacaceae	<i>Quararibea turbinata*</i>	tub	m	bran	perfum.	ne / po	besouros, borboletas	FALE / CANT
Boraginaceae	<i>Cordia taguayensis*</i>	tub	g	bran	-	ne	-	MELI
	<i>Cordia</i> sp.	tub	m	bran	adocic.	ne	abelha m	MELI
Bromeliaceae	<i>Aechmea</i> sp.	tub	m	verm	-	ne	-	ORNI
	<i>Canistropsis seidelii*</i>	tub	g	amar/bran	-	ne	beija-flores	ORNI
	<i>Nidularium innocentii*</i>	tub	m	verm/bran	-	ne	beija-flores	ORNI
	<i>Vriesea simplex**</i>	tub	g	amar/verm	-	ne	-	ORNI
	Espécie indeterminada. 5	tub	m	verm	-	ne	-	ORNI
	Espécie indeterminada. 6	tub	m	verm	-	ne	-	ORNI
Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	tub/esp	m	amar-clar	-	ne	-	MELI / PSIC
	<i>Hirtella hebeclada</i>	pin	m	bran/roxo	-	ne	-	PSIC

Família	Espécie	Tipo floral	Tam.	Cor	Odor perc.	Rec. Prov.	Visitantes florais observados	Síndrome de polinização
	<i>Licania hoehnei</i>	inc	p	amar-pldo	-	ne	insetos diversos	MELI
	<i>Licania</i> sp.	inc	p	bran	-	po	-	MELI
Clusiaceae	<i>Clusia criuva parviflora</i>	abe	m	bran	adocic.	re	-	MELI
	<i>Clusia lanceolata</i>	abe	g	bran/verm	-	re	abelhas	MELI
Commelinaceae	<i>Dichorisandra thyrsiflora*</i>	abe	m	azul/amar/ bran	-	po	-	MELI
Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata*</i>	tub	g	mage	-	ne	-	ORNI
	<i>Piptadenia paniculata</i>	inc	p	amar	-	po / ne	-	MELI
	<i>Tachigali</i> sp.	abe	m	amar	adocic.	ne / po	abelhas m/g, insetos diversos	MELI
	<i>Vigna caracalla**</i>	est	g	amar	-	ne	-	MELI
	Espécie indeterminada. 7	inc	p	amar-clar	-	ne	-	MELI
	Espécie indeterminada. 8	inc	p	bran	-	ne	-	MELI
	Espécie indeterminada. 9	est	p	bran/verm/ amar	perfum.	ne	-	MELI
	Espécie indeterminada. 10	abe	p	amar-clar	desagr.	ne	-	MELI
Gesneriaceae	<i>Besleria longimucronata*</i>	tub	m	amar/bran	-	ne	beija-flor, abelha p	ORNI / MELI
	<i>Codonanthe gracilis</i>	goe	p	bran/vinh (guia)	-	ne	-	MELI
	<i>Nematanthus brasiliensis</i>	tub	g	amar/verm	-	ne	-	ORNI

Família	Espécie	Tipo floral	Tam.	Cor	Odor perc.	Rec. Prov.	Visitantes florais observados	Síndrome de polinização
	<i>Nematanthus fissus*</i>	tub	g	verm	-	ne	-	ORNI
	Espécie indeterminada. 11*	tub	m	lila/bran	-	ne	-	MELI
Heliconiaceae	<i>Heliconia angusta*</i>	tub	g	verm/bran	-	ne	-	ORNI
Icacinaceae	Espécie indeterminada. 12	inc	p	bran/amar	-	ne	-	MELI
Iridaceae	<i>Neomarica</i> sp.	goe <sup>#</sup>	g	roxo/amar/ bran	perfum.	ol	abelhas p, borboleta	MELI
Lacistemataceae	<b><i>Lacistema lucidum</i></b>	inc	p	amar-clar	-	po	-	ANEM
Lamiaceae	<b><i>Aegiphila integrifolia</i></b>	inc	p	bran	-	ne	borboleta	MELI
Lauraceae	<b><i>Cryptocarya saligna</i></b>	inc	p	bran/ amar-clar	perfum.	ne / po	-	MELI
Malpighiaceae	<i>Heteropteris</i> sp.	abe	m	amar	-	ol	-	MELI
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia myriostigma</i>	pin/nef	m	bran/verd	-	ne	beija-flor	QUIR
	<i>Schwartzia brasiliensis</i>	abe/nef	m	verm	-	ne	-	ORNI
Melastomataceae	<i>Bertonia mosenii**</i>	abe	p	bran	-	po	-	MELI
	<b><i>Meriania calyptrata</i></b>	abe	m	bran/amar	-	po	-	MELI
	<i>Pleiochiton crassifolium</i>	abe	m	verm/bran/ amar	-	po	-	MELI
Meliaceae	<b><i>Cabralea canjerana</i></b>	tub	p	bran	-	ne	-	MELI
	<b><i>Trichilia silvatica</i></b>	abe	p	bran	-	ne	-	MELI

Família	Espécie	Tipo floral	Tam.	Cor	Odor perc.	Rec. Prov.	Visitantes florais observados	Síndrome de polinização
Monnimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i>	abe	p	amar/verd	-	po	-	CANT
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	inc	p	amar	-	ne / po	-	MELI
Myrsinaceae	<i>Ardisia martiana</i>	tub	p	bran/amar	frutal	ne	-	MELI
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i>	inc	p	bran	-	po	-	MELI
	<i>Calyptranthes rufa</i>	pin	p	bran	frutal	po	-	MELI
	<i>Eugenia prasina</i>	pin	p	bran	perfum.	po	-	MELI
	<i>Gomidesia blanchetiana</i>	pin	m	bran	perfum.	po	-	MELI
	<i>Marlierea tomentosa</i>	pin	p	bran	-	po	borboleta	MELI
	<i>Myrciaria floribunda</i>	pin	p	amar-clar	-	po	-	MELI
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita*</i>	inc	p	bran/verd	-	po / ne	-	MELI/ANEM
Orchidaceae	<i>Aspidogyne fimbrillaris</i>	tub/esp	p	bran/amar	-	ne	vespa p	MELI
	<i>Elleanthus brasiliensis*</i>	tub	m	rosa/bran	-	ne	-	ORNI / MELI
	<i>Epidendrum geniculatum</i>	tub	m	bran/vinh	-	ne	-	MELI
	<i>Epidendrum vesicatum</i>	tub/esp	m	verd-clar	-	ne	-	FALE
	<i>Microchilus arietnus</i>	tub/esp	p	bran	adocic.	ne	-	MELI
Poaceae	Espécie indeterminada 13	inc	p	bran/rosa	-	po	-	ANEM

Família	Espécie	Tipo floral	Tam.	Cor	Odor perc.	Rec. Prov.	Visitantes florais observados	Síndrome de polinização
Rubiaceae	<i>Bathysa australis</i>	tub	p	amar-pldo	-	ne	borboletas	MELI / PSIC
	<i>Coussarea accedens</i>	tub	m	bran	perfum.	ne	-	FALE / PSIC
	<i>Coussarea meridionalis</i>	tub	m	bran	perfum.	ne	-	FALE / PSIC
	<i>Faramea pachyantha</i>	tub	g	bran	perfum.	ne	borboletas	FALE / PSIC
	<i>Psychotria birotula**</i>	tub	m	bran/amar	-	ne	vespa p	MELI / PSIC
	<i>Psychotria nuda*</i>	tub	m	amar/mage	-	ne	borboletas, beija-flores	ORNI / PSIC
	<i>Rudgea jasminoides</i>	tub	m	bran/azul	perfum.	ne	abelhas, borboletas	FALE / PSIC
	<i>Rudgea vellerea</i>	tub	m	bran	perfum.	ne	-	FALE / PSIC
Sapindaceae	<i>Cupania furfuracea</i>	inc	p	amar	-	ne	-	MELI
	<i>Cupania sp.</i>	inc	p	bege/bran	adocic.	ne	borboletas, abelhas, insetos diversos	MELI/ PSIC
	<i>Paullinia sp.</i>	abe	p	bran/amar	adocic.	ne	-	MELI
Sapotaceae	<i>Pradosia sp.</i>	inc	p	verd-clar	-	ne / po	-	MELI
Solanaceae	<i>Dyssochroma viridiflorum</i>	tub	g	verd	perfum.	ne	-	QUIR
	Espécie indeterminada 14	abe	m	amar/bran	-	po	-	MELI
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis shwakeana</i>	inc	p	bran/amar	-	ne	-	MELI
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i>	inc	p	marr/bran	-	po	-	ANEM / MIIO / MELI

Família	Espécie	Tipo floral	Tam.	Cor	Odor perc.	Rec. Prov.	Visitantes florais observados	Síndrome de polinização
Verbenaceae	<i>Vitex cymosa</i>	tub	m	roxo/bran/ amar	perfum.	ne	-	MELI

LEGENDA. Tipo floral: abe=aberto, est=estandarte, goe=goela, inc=inconspícuo, pin=píncel, qui=quilha, tub=tubo, esp=esporão presente, nef=nectário extrafloral presente e utilizado por polinizador. Tamanho: p=pequeno, m=médio, g=grande. Cor: amar=amarelo, azul, bege, bran=branco, verd=verde, lila=lilás, verm=vermelho, mage=magenta, marr=marrom, rosa, roxo, clar=claro, pldo=pálido. Odor perceptível: adocic=adocicado, desagr=desagradável, frutal, perf=perfumado. Recursos prováveis: ne=néctar, od=odor, ol=óleo, po=pólen, re=resina. Sistemas de polinização inferidos: ANEM=anemofilia, CANT=cantarofilia, FALE=falenofilia, MELI=melitofilia, MIIO=miiofilia, ORNI=ornitofilia, PSIC=psicofilia, QUIR=quiropterofilia. # Tipo goela refere-se à sub-unidade de polinização da flor, visto que o tipo floral como um todo é aberto.

Bibliografia consultada: Andrich, 2008; Bacelar-Lima et al., 2006; Bawa et al., 1985; Buzato et al., 2000; Carmo & Franceschinelli, 2002; Cestari, 2009; Choteau et al., 2007; Freitas & Sazima, 2006; Gressler et al., 2006; Kaehler et al., 2005; Kersten & Silva, 2001; Kimmel et al., 2010; Kinoshita et al., 2006; Kuchmeister, 1997; Listabarth, 2001; Lorenzi, 2000; Machado & Lopes, 2004; Pinheiro & Sazima, 2007; Pinheiro et al., 2008; Rocca & Sazima, 2007; San Martín-Gajardo & Freitas, 1999; Silva & Pinheiro, 2007; Sazima et al., 1999; Sazima et al., 2003; Sigrist & Sazima, 2002; Singer, 2003; Sleumer, 1980; Stancik et al., 2009; Torres & Galetto, 2002; van Dulmen, 2001; Yamamoto et al., 2007.

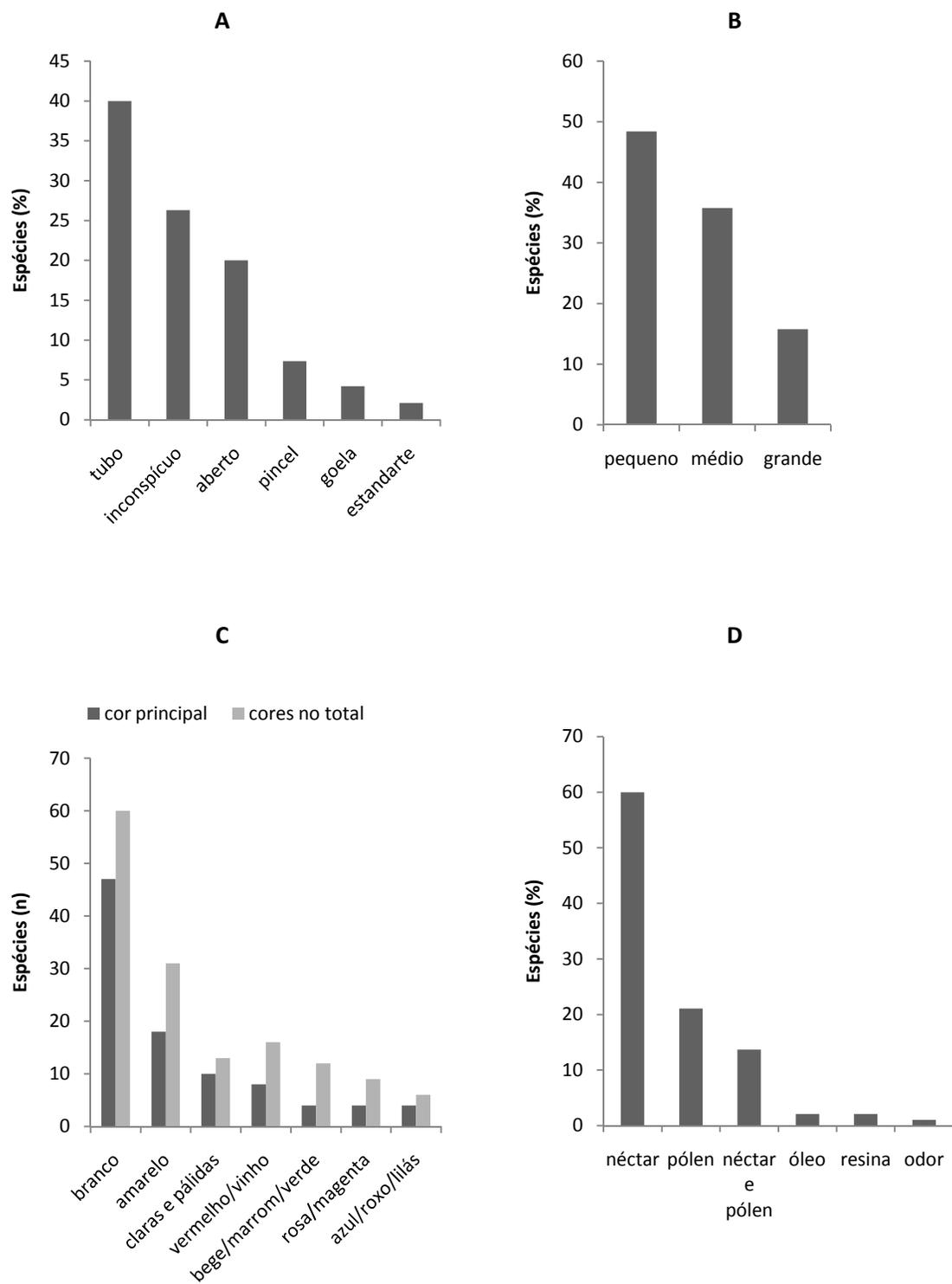
**Tabela 2.** Forma de vida, estrato ocupado e meses de floração das espécies observadas na FOD Submontana, de mar/2009 a fev/2010.

Família	Espécie	Forma de vida	Estrato	Indivíduos em floração
Acanthaceae	Espécie indeterminada. 1	erva	her	jan
Apocynaceae	<i>Mandevilla</i> sp.	lian	dos	jan
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	erva <sup>1</sup>	her	set-out
	<i>Monstera adansonii</i>	hemi-epif	sub	ago
Areaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	arvo	sub	dez
	<i>Euterpe edulis</i>	arvo	dos	nov
	<i>Geonoma elegans</i>	arvo	sub	jan
	<i>Geonoma gamiova</i>	arvo	sub	jan
	<i>Geonoma pohliana</i>	arvo	sub	fev
	<i>Syagrus pseudococos</i>	arvo	dos	abr-mai
Asteraceae	<i>Piptocarpha</i> sp.	lian	sub	set
	Espécie indeterminada. 2	lian	dos	mai-jul
Begoniaceae	<i>Begonia hookerana</i>	arbu	sub	dez
	<i>Begonia integerrima</i>	lian	dos	jul-ago
	<i>Begonia lanceolata</i>	epif	sub	abr-jun, out
	<i>Begonia</i> sp.	lian	sub	nov
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma bracteatum</i>	lian	dos	mai, jan
	Espécie indeterminada. 3	arvo	sub	mai
	Espécie indeterminada. 4	lian	dos	dez
Bombacaceae	<i>Quararibea turbinata</i>	arvo	sub	mar
Boraginaceae	<i>Cordia taguahyensis</i>	arvo	sub	abr
	<i>Cordia</i> sp.	arvo	dos	abr
Bromeliaceae	<i>Aechmea</i> sp.	epif	sub / dos	mar

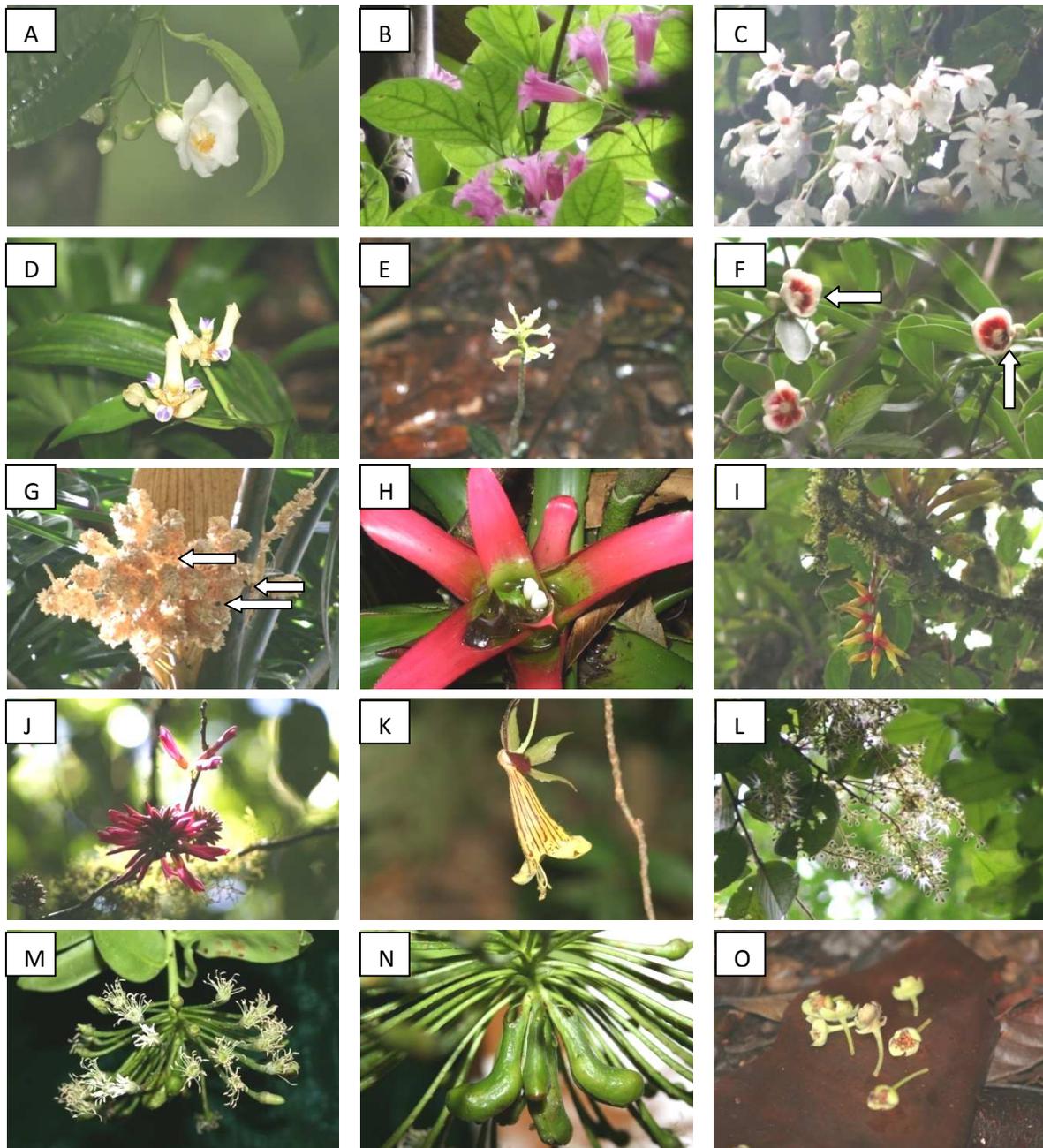
Família	Espécie	Forma de vida	Estrato	Indivíduos em floração
	<i>Canistropsis seidelii</i>	epif	sub	abr-ago, out
	<i>Nidularium innocentii</i>	erva / epif	her / sub	mar-mai, ago, fev
	<i>Vriesea simplex</i>	epif	sub	jan
	Espécie indeterminada. 5	epif	dos	jul
	Espécie indeterminada. 6	epif	sub / dos	out
Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	arvo	dos	dez
	<i>Hirtella hebeclada</i>	arvo	dos	dez
	<i>Licania hoehnei</i>	arvo	dos	mai
	<i>Licania</i> sp.	lian	dos	nov
Clusiaceae	<i>Clusia criuva parviflora</i>	hemi-epif <sup>2</sup>	dos	nov
	<i>Clusia lanceolata</i>	hemi-epif <sup>2</sup>	dos	jun-jul
Commelinaceae	<i>Dichorisandra thyrsoflora</i>	erva	sub	dez
Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	arvo	sub	nov-dez
	<i>Piptadenia paniculata</i>	arvo	dos	fev
	<i>Tachigali</i> sp.	arvo	dos	mar-abr
	<i>Vigna caracalla</i>	lian	dos	abr-mai
	Espécie indeterminada. 7	lian	dos	dez
	Espécie indeterminada. 8	lian	dos	dez
	Espécie indeterminada. 9	lian	dos	jan-fev
	Espécie indeterminada. 10	lian	dos	fev
Gesneriaceae	<i>Besleria longimucronata</i>	arbu	sub	jul-ago
	<i>Codonanthe gracilis</i>	epif	dos	out, fev
	<i>Nematanthus brasiliensis</i>	epif	dos	mai-ago
	<i>Nematanthus fissus</i>	epif	sub	ago-out
	Espécie indeterminada. 11	erva	her	dez

Família	Espécie	Forma de vida	Estrato	Indivíduos em floração
Heliconiaceae	<i>Heliconia angusta</i>	erva	sub	ago-set
Icacinaceae	Espécie indeterminada. 12	lian	sub	fev
Iridaceae	<i>Neomarica</i> sp.	erva	her	jan-fev
Lacistemataceae	<i>Lacistema lucidum</i>	arvo	sub	ago
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i>	arvo	dos	set-out
Lauraceae	<i>Cryptocarya saligna</i>	arvo	dos	dez
Malpighiaceae	<i>Heteropteris</i> sp.	lian	sub	dez
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia myriostigma</i>	hemi-epif	dos	jul-ago
	<i>Schwartzia brasiliensis</i>	hemi-epif	dos	dez
Melastomataceae	<i>Bertolonia mosenii</i>	erva	her	abr-mai
	<i>Meriania calyptrata</i>	arvo	sub	dez
	<i>Pleiochiton crassifolium</i>	epif <sup>3</sup>	sub	nov
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	arvo	dos	out
	<i>Trichilia silvatica</i>	arvo	dos	mai
Monnimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i>	arvo	sub	dez
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	arvo	dos	nov-jan
Myrsinaceae	<i>Ardisia martiana</i>	arvo	sub	set
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i>	arvo	dos	out
	<i>Calyptrantes rufa</i>	arvo	sub	nov
	<i>Eugenia prasina</i>	arvo	sub	dez
	<i>Gomidesia blanchetiana</i>	arvo	sub	jan
	<i>Marlierea tomentosa</i>	arvo	dos	jun
	<i>Myrciaria floribunda</i>	arvo	dos	nov
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	arvo	sub	ago
Orchidaceae	<i>Aspidogyne fimbriaris</i>	erva	her	out

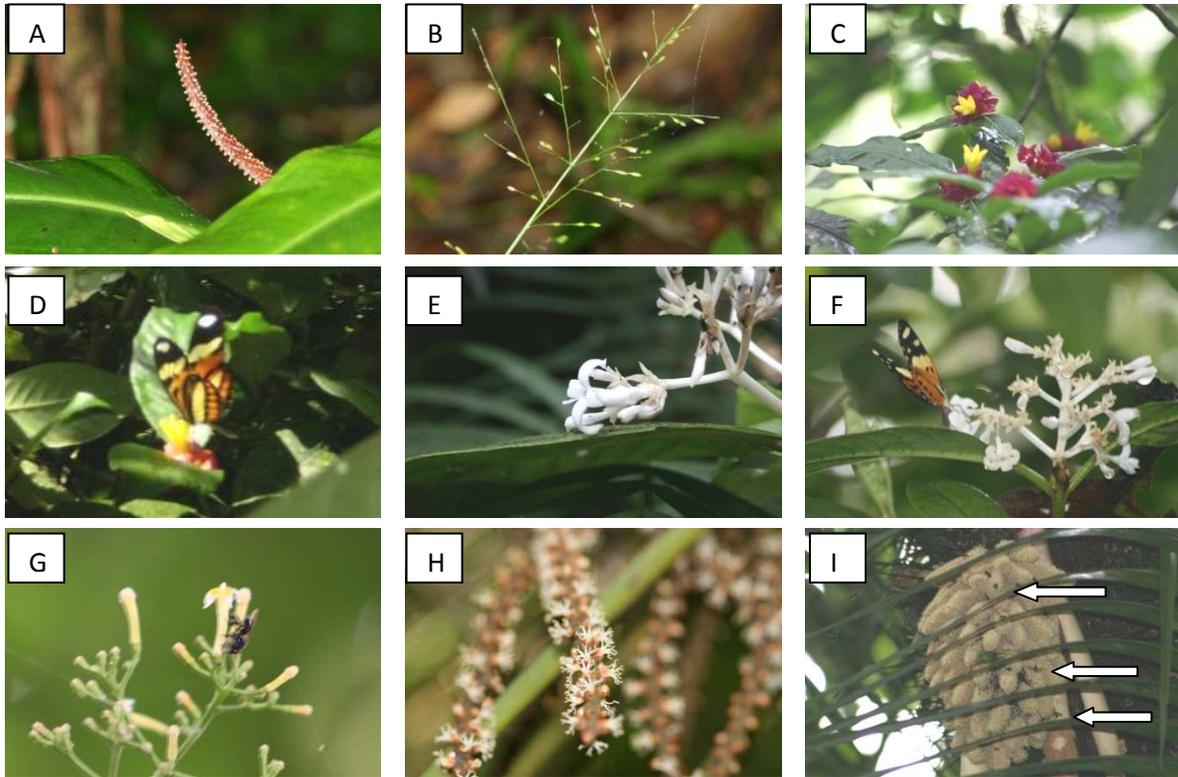
Família	Espécie	Forma de vida	Estrato	Indivíduos em floração
	<i>Elleanthus brasiliensis</i>	epif	sub / dos	nov-jan
	<i>Epidendrum geniculatum</i>	epif	dos	mai, jul
	<i>Epidendrum vesicatum</i>	epif	dos	jan
	<i>Microchilus arietnus</i>	erva	her	nov
Poaceae	Espécie indeterminada. 13	erva	her	jan
Rubiaceae	<i>Bathysa australis</i>	arvo	dos	mar-abr, dez
	<i>Coussarea accedens</i>	arvo	sub	jan
	<i>Coussarea meridionalis</i>	arvo	sub	dez-jan
	<i>Faramea pachyantha</i>	arvo	dos	abr, jan
	<i>Psychotria birotula</i>	arvo	sub	dez
	<i>Psychotria nuda</i>	arvo	sub	mar-jul
	<i>Rudgea jasminioides</i>	arvo	sub	set-dez
	<i>Rudgea vellerea</i>	arvo	sub	set-out
Sapindaceae	<i>Cupania furfuracea</i>	arvo	dos	mai
	<i>Cupania</i> sp.	arvo	dos	jun
	<i>Paullinia</i> sp.	lian	sub	jun-jul
Sapotaceae	<i>Pradosia</i> sp.	arvo	sub <sup>4</sup>	fev-mar
Solanaceae	<i>Dysochroma viridiflorum</i>	epif	dos	nov
	Espécie indeterminada. 14	epif?	dos	abr-mai, set, dez
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis shwakeana</i>	arvo	dos	ago
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i>	arvo	dos	out
Verbenaceae	<i>Vitex cymosa</i>	arvo	dos	out-nov



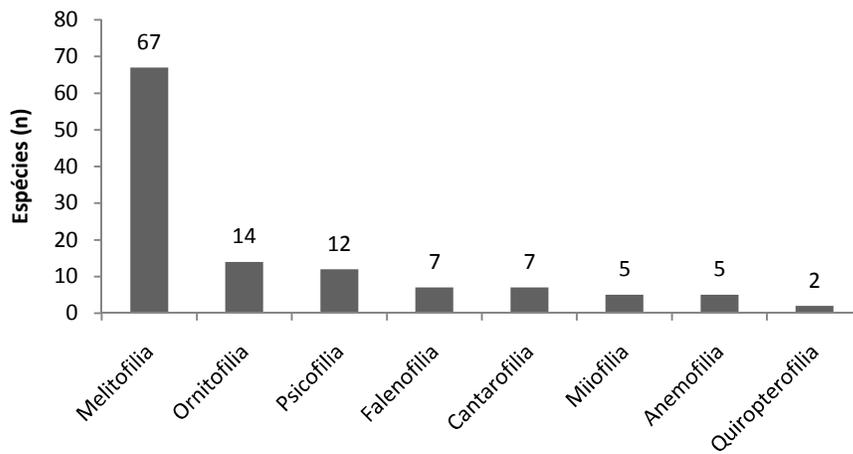
**Figura 5.** Frequência dos atributos florais por espécie na Floresta Ombrófila Densa Submontana. A – tipos florais; B – tamanho das flores; C – cores das flores e seus apêndices; D – recursos florais.



**Figura 7.** Flores observadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana e suas síndromes de polinização. Melitofilia: A – G; A – *Meriania calyptrata* (Melastomataceae), B – esp. indet. 4 (Bignoniaceae), C – *Begonia integerrima* (Begoniaceae), D – *Neomarica* sp. (Iridaceae), E – *Aspigogynefimbrillaris* (Orchidaceae), F – *Clusia lanceolata* (Clusiaceae), G – *Syagrus pseudococos* (Arecaceae). Ornitofilia: H – K; H – *Nidularium inocentii* (Bromeliaceae), I – *Vriesea simplex* (Bromeliaceae), J – *Dahlstedtia pinnata* (Fabaceae), K – *Nematanthus brasiliensis* (Gesneriaceae). Psicofilia: L – *Hirtella hebeclada* (Chrysobalanaceae). Quiropterofilia: M/N – *Marcgravia myriostigma* (Marcgraviaceae), em N detalhe dos nectários extraflorais. Cantarofilia: O – *Mollinedia boracensis* (Monnimiaceae). [Setas indicam visitantes florais].



**Figura 8.** Flores observadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana e suas síndromes de polinização. Miiofilia: A – *Anthurium* sp. (Araceae). Anemofilia: B – esp. indet. 13 (Poaceae). Sistemas mistos: C – I; C/D – ornitofilia/ psicofilia, *Psychotria nuda* (Rubiaceae); E/F – falenofilia/ psicofilia, *Rudgea jasminioides* (Rubiaceae); G – melitofilia/psicofilia, *Psychotria birotula* (Rubiaceae); H – miiofilia/ melitofilia/ cantarofilia, *Geonoma gamiova* (Arecaceae); I – melitofilia / miiofilia/ cantarofilia, *Astrocaryum aculeatissimum* (Arecaceae). [Setas indicam visitantes florais].



**Figura 6.** Frequência das síndromes de polinização nas espécies em floração de mar/2009 a fev/2010 na Floresta Ombrófila Densa Submontana.

### Distribuição por formas de vida e estratos

Aproximadamente metade das espécies registradas em floração na área de estudo são árvores (46 spp.), 11 são ervas, 16 lianas, 16 epífitas, cinco hemi-epífitas e duas espécies são arbustos. Uma espécie foi observada como epífita facultativa (*Nidularium innocentii*), portanto foi considerada tanto epífita como erva (Fig. 9). A maioria das espécies foi registrada em dossel (50 spp.), havendo também grande número em sub-bosque (40 spp.) e nove espécies ocorreram no estrato herbáceo (Fig.10).

Néctar foi o recurso que ocorreu em maior frequência em todas as formas de vida, sendo em maior número em árvores, seguido de epífitas, lianas, ervas, hemi-epífitas e arbustos. Pólen também ocorreu em maior número em árvores, mas seguido de ervas, lianas e epífitas. Óleo foi observado em erva e liana, resina e odor em hemi-epífitas (Fig. 11). Na distribuição dos recursos nos estratos (Fig. 12), néctar ocorreu com maior frequência em dossel, depois em sub-bosque e por último em estrato herbáceo. Pólen foi mais frequente em sub-bosque, seguido de dossel e estrato herbáceo. Óleo ocorreu em estrato herbáceo e sub-bosque, resina em dossel e odor em sub-bosque.

A distribuição das síndromes de polinização por formas de vida (Fig. 13) mostrou que grande número das espécies melitófilas são arbóreas. A melitofilia também ocorreu muito em lianas, seguido de ervas, epífitas, hemi-epífitas e arbustos. Ornitofilia ocorreu na maioria em epífitas e foi registrada em todas as formas de vida. A psicofilia ocorreu quase sempre em árvores, havendo só um registro em liana, assim como falenofilia teve maioria em árvores ocorrendo também em uma epífita. Cantarofilia foi registrada na maioria em árvores e ocorreu em uma hemi-epífita. Miiofilia ocorreu também na maioria em árvores, sendo registrada em uma erva. Quiropterofilia foi registrada apenas em uma epífita e uma hemi-epífita. Anemofilia aparece em

quatro árvores e uma erva. Dentre as espécies consideradas apresentando sistemas de polinização mistos, 18 são árvores, uma é arbusto e uma é epífita (Fig. 15).

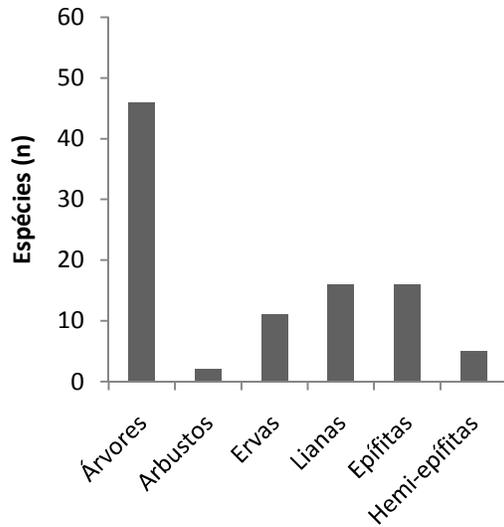


Figura 9. Número de espécies em flor por forma de vida.

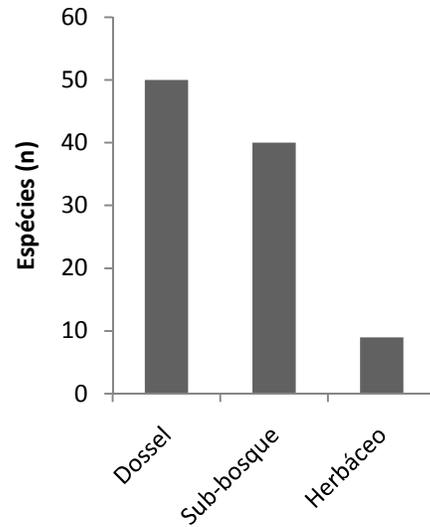


Figura 10. Número de espécies em flor por estrato.

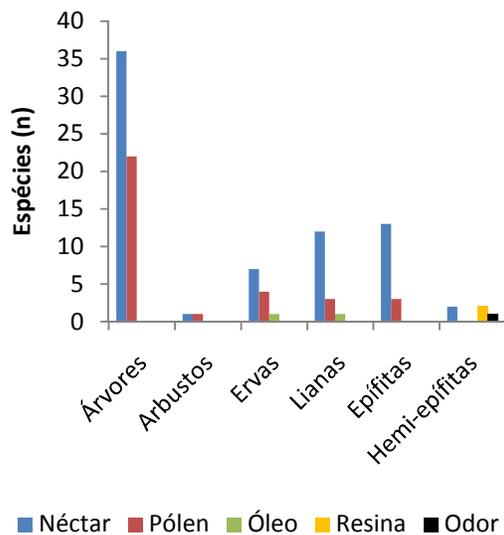


Figura 11. Frequencia dos recursos por forma de vida.

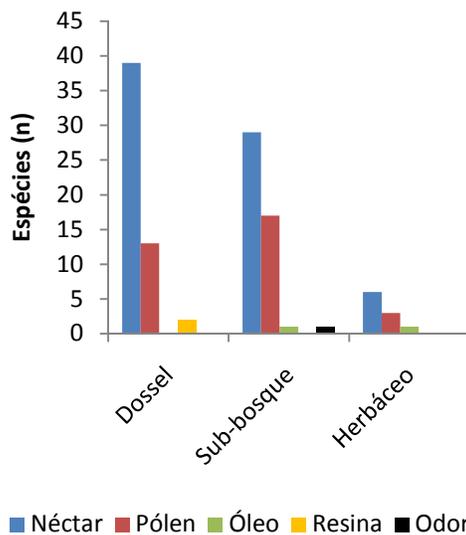
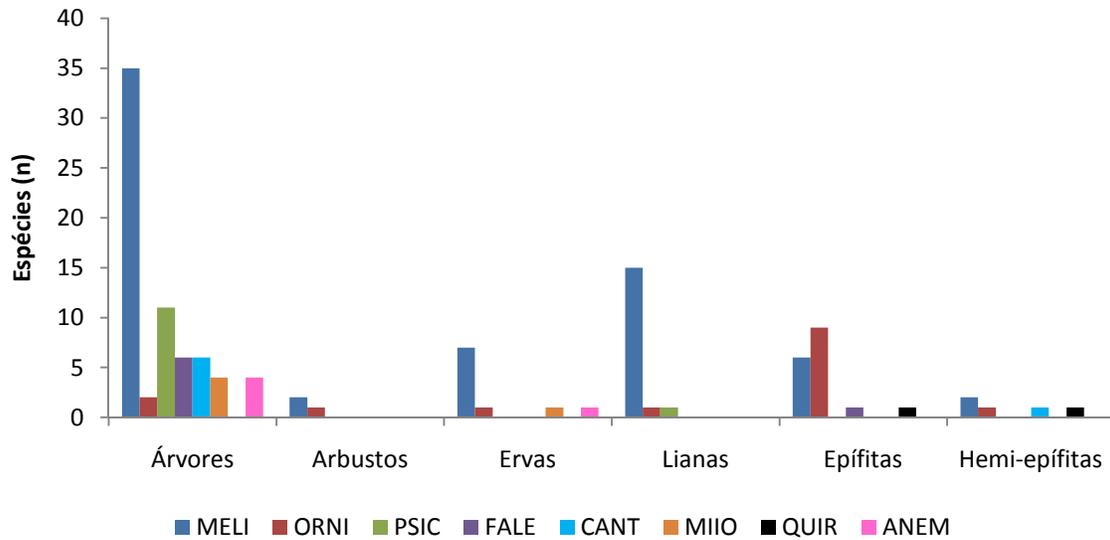
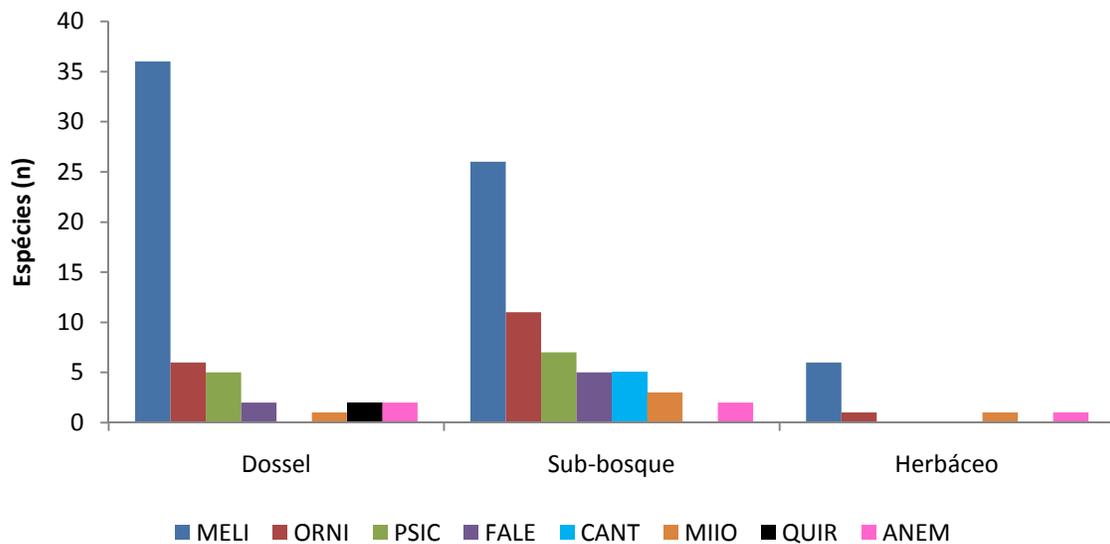


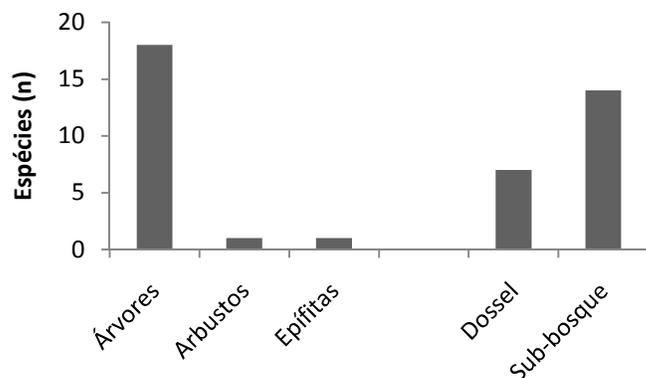
Figura 12. Frequencia dos recursos por estrato.



**Figura 13.** Frequência das síndromes de polinização nas espécies angiospermas por forma de vida. MELI = melitofilia; ORNI = ornitofilia; PSIC = psicofilia; FALE = falenofilia; CANT = cantarofilia; MIIO = miofilia; QUIR = quiropterofilia; ANEM = anemofilia.



**Figura 14.** Frequência das síndromes de polinização nas espécies angiospermas por estrato. MELI = melitofilia; ORNI = ornitofilia; PSIC = psicofilia; FALE = falenofilia; CANT = cantarofilia; MIIO = miofilia; QUIR = quiropterofilia; ANEM = anemofilia.



**Figura 15.** Número de espécies com sistemas mistos por forma de vida e estrato.

A distribuição vertical apontou que melitofilia ocorreu na maioria em dossel, seguido do sub-bosque e do estrato herbáceo. Ornitofilia foi mais frequente em sub-bosque, seguido de dossel e uma ocorrência em estrato herbáceo. Psicofilia foi um pouco mais frequente em sub-bosque que em dossel. Falenofilia teve predominância em sub-bosque, ocorrendo também em dossel. Cantarofilia foi registrada apenas em sub-bosque. Miiofilia foi registrada com maior frequência em sub-bosque, tendo também um registro em dossel e um em estrato herbáceo. Quiropterofilia ocorreu apenas em dossel e anemofilia ocorreu nos três estratos (Fig. 14). Os sistemas de polinização mistos foram registrados em 14 espécies no sub-bosque e em sete espécies em dossel (Fig. 15).

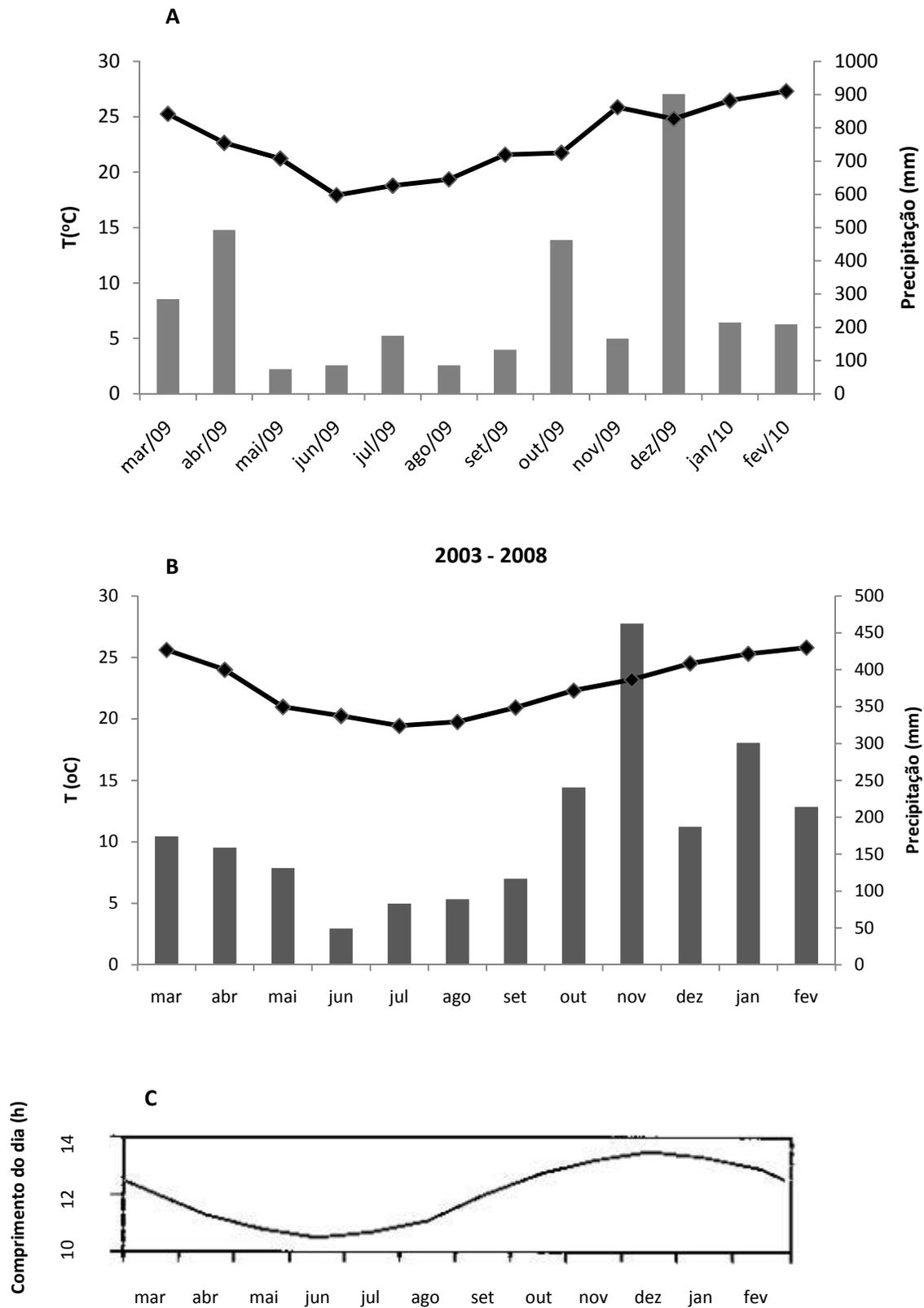
### **Distribuição temporal**

Foram observadas espécies em flor ao longo de todo o ano, contudo observou-se maior número de espécies em floração entre outubro/2009 e janeiro/2010, com pico em dezembro/2009, e também entre abril/2009 e maio/2009 (Fig. 17). Esses meses correspondem à

época de maiores precipitações e temperaturas ocorridas no período de coleta de dados na região (Fig. 16A). A precipitação naquele período parece ter acontecido com algumas variações da média de anos anteriores (Fig. 16B), tendo alta concentração no mês de dezembro (tendo, inclusive, ocasionado catástrofes naturais na região naquele ano). A maioria das espécies apresentou-se em flor durante poucos meses, sendo 59 espécies em um mês e 23 espécies em dois meses (Fig. 18). Uma espécie, *Canistropsis seidelii* (Bromeliaceae), foi observada com flor durante seis meses.

A oferta de néctar e pólen como recursos ocorreu ao longo de todo o ano (Fig. 19). Observou-se maior frequência de néctar, pólen e também a ocorrência de óleo nos meses de maior precipitação e temperatura. Resina e odor foram recursos registrados nos meses em que ocorreu menor precipitação.

A distribuição das síndromes de polinização mostra melitofilia e ornitofilia ocorrendo em todos os meses de observação. Melitofilia foi observada com maior frequência nos meses mais quentes e úmidos, enquanto que ornitofilia teve maior frequência nos meses mais frios e menos úmidos. Psicofilia ocorreu de forma distribuída ao longo do ano, apenas não ocorrendo em agosto/2009. Falenofilia ocorreu em geral nos meses mais quentes e úmidos, não ocorrendo nos meses mais frios e de menor pluviosidade, assim como miiofilia. Quiropterofilia, por outro lado, foi registrada em julho/2009 e agosto/2009. Cantarofilia ocorreu nos meses quentes e úmidos, como também em agosto/2009. Anemofilia ocorreu de julho/2009 a janeiro/2010, exceto em setembro/2009. Os sistemas mistos foram observados em todos os meses, com maior frequência em dezembro/2009 e janeiro/2010 (Fig. 20).



**Figura 16.** Dados climáticos da região de Ubatuba próxima à área de estudo. A – temperaturas médias mensais (linhas) e precipitação total mensal (barras) no período do estudo, de mar/2009 a fev/2010; B – médias mensais de temperatura e precipitação de 2003 a 2008 (Joly & Martinelli, dados não publicados); C – comprimento do dia ao longo do ano (Morellato et al., 2000).

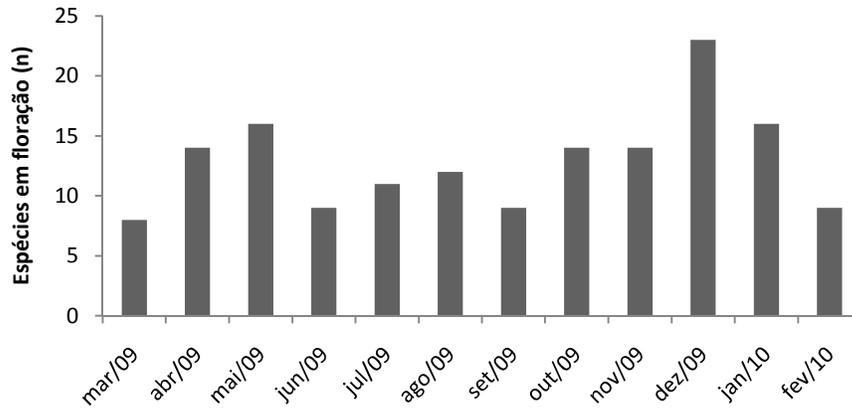


Figura 17. Número de espécies em floração por mês, de mar/2009 a fev/2010.

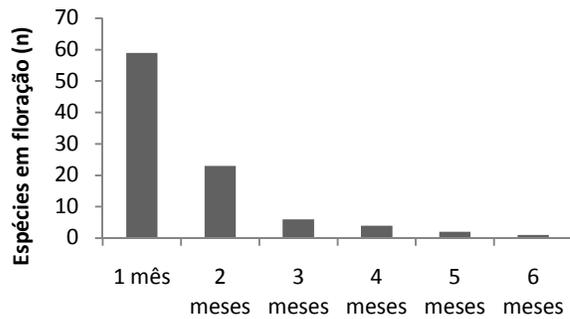


Figura 18. Número de espécies por tempo em floração.

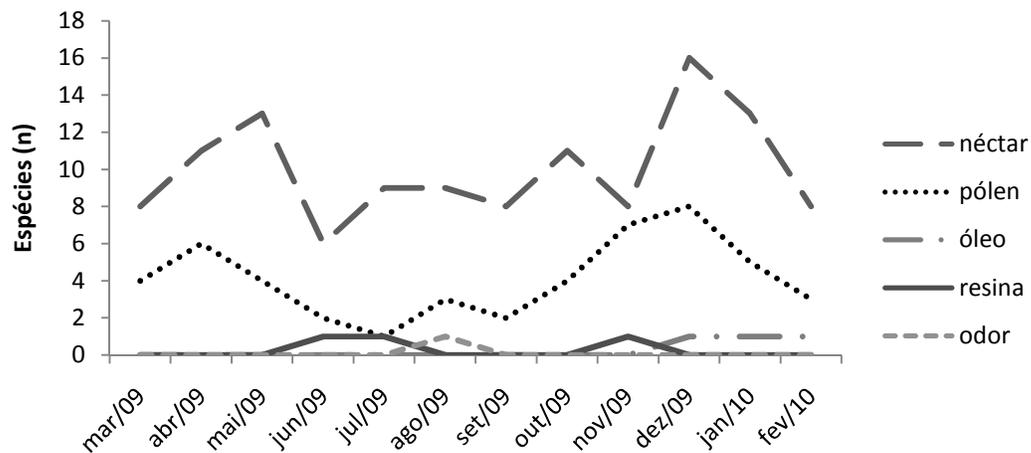
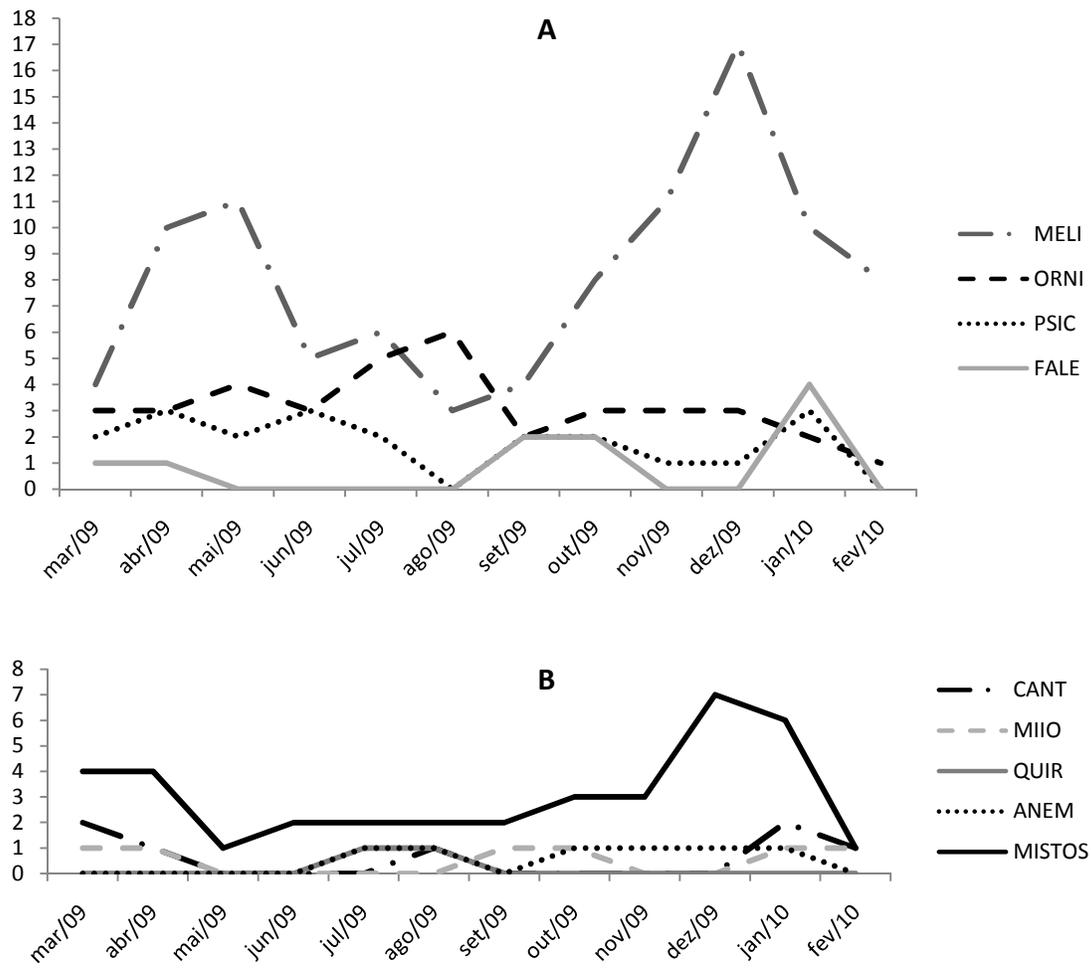


Figura 19. Frequência mensal dos recursos florais nas espécies.



**Figura 20.** Frequência mensal das síndromes de polinização e dos sistemas mistos nas espécies angiospermas de março/2009 a fevereiro/2010. A: melitofilia, ornitofilia, psicofilia, falenofilia. B: cantarofilia, miofilia, quiropterofilia, anemofilia e os sistemas mistos.

## DISCUSSÃO

### Atributos e visitantes florais e síndromes de polinização

Apesar de algumas espécies registradas com flores co-ocorrerem em diferentes fitofisionomias da Floresta Atlântica, a maioria das espécies observadas em floração na Floresta Ombrófila Densa Submontana difere das registradas em FOD de Terras Baixas (Canela, 2008), o que implica em diferenças nas síndromes de polinização. Alguns *taxa* de plantas demonstraram estar associados com determinados sistemas de polinização, inclusive em estudos de florestas tropicais (Bawa et al., 1985). Em FOD Submontana Fabaceae, Arecaceae e Myrtaceae apresentaram maior número de espécies do que em Terras Baixas, o que contribuiu para maior ocorrência de melitofilia. Em contrapartida, em Terras Baixas houve proporção maior de espécies de Rubiaceae e Bromeliaceae, que possuem flores tubulares, o que contribuiu para maior proporção de ornitofilia e falenofilia naquela área.

Algumas espécies encontradas com flores na FOD Submontana foram registradas florescendo também em FOD de Terras Baixas, sendo 18 espécies confirmadas e mais seis espécies muito provavelmente, totalizando 24 espécies, com destaque para as famílias Arecaceae, Gesneriaceae, Begoniaceae e Bromeliaceae (Canela, com pess.). Famílias como Bromeliaceae, Rubiaceae e Myrtaceae estão entre as mais frequentes tanto em FOD Submontana como em FOD de Terras Baixas (Canela, com pess.). Fabaceae, Arecaceae, Gesneriaceae, Orchidaceae, Begoniaceae, Bignoniaceae, Melastomataceae também apresentaram várias espécies por família e em algumas delas com proporções semelhantes de espécies.

Em outras formações a riqueza de espécies por famílias também são diferentes. Kinoshita et al. (2006) encontraram em Mata Estacional Semi-decídua maior riqueza de espécies em Bignoniaceae, Fabaceae e Poaceae. Freitas & Sazima (2006) encontraram em Campos de Altitude a

maioria das espécies nas famílias Asteraceae, Poaceae e Melastomataceae. Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) observaram em Cerrado a prevalência de Fabaceae, Asteraceae e Poaceae. Machado & Lopes (2004) estudando em área de Caatinga registraram maioria das espécies nas famílias Fabaceae, Euphorbiaceae e Cactaceae. Desta forma, podemos perceber variações entre esses diferentes ecossistemas, o que imprime diferenças de fisionomia e paisagem, influenciando a comunidade de polinizadores locais e os sistemas de polinização (Bawa, 1990; Fenster et al., 2004). Mas as comparações devem ser consideradas com cautela, pois as metodologias de estudo adotadas diferem, por exemplo, em alguns casos são levantamentos florísticos.

O tipo floral tubular é predominante em vários ecossistemas, o que também está relacionado à maior frequência de néctar entre os recursos, pois se encontra em locais mais protegidos das flores (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988). Apesar de flores tubulares em geral serem consideradas de acesso mais restrito, o tamanho também influencia, pois as flores pequenas tendem a ter sistemas mais generalistas, devido ao fácil alcance do néctar pelos animais (Endress, 1994). Apesar de haver predomínio de flores pequenas em FOD Submontana, a maioria das espécies foi caracterizada à apenas uma síndrome de polinização. Em Campos de Altitude (Freitas & Sazima, 2006), que é um ecossistema associado à Floresta Ombrófila Densa (Joly et al., 1999) há também grande número de espécies com flores pequenas e influenciou o alto grau de generalização das plantas quanto aos grupos polinizadores naquele ambiente. Entretanto, não se pode inferir que o sistema é generalista apenas pelo tamanho pequeno das flores, pois há estudos que observaram espécies com flores pequenas, porém densas inflorescências, sendo visitadas por grupos específicos de polinizadores, como morcegos, beija-flores, abelhas médias e grandes, como observado por Machado & Lopes (2004) na Caatinga. Dessa forma, as estratégias para polinização acontecem de diferentes formas, pois as espécies que têm flores pequenas tendem a apresentar

maior quantidade de flores por planta e tem as inflorescências como unidade de atração, enquanto que flores maiores investem em menor quantidade de flores e apresentam atributos mais desenvolvidos do ponto de vista construtivo, sendo a unidade de atração do polinizador (Endress, 1994; Ramirez, 2004).

A cor branca foi predominante nas flores e seus apêndices, entretanto, as cores foram observadas apenas através da observação direta. Nessas flores brancas muitas vezes são refletidas faixas de comprimento da luz não perceptíveis ao olho humano, como o ultravioleta que as abelhas conseguem visualizar (Chittka et al., 2001). Então há de se esperar que nessas flores também deve haver esse tipo de elemento de atração. A alta frequência de branco e cores claras/pálidas indica que esse pode ser um fator bastante importante de localização espacial para os polinizadores, pois a Floresta Atlântica Submontana, que tem formação fechada, tem menor luminosidade em seu interior que outros ecossistemas mais abertos, além de espécies com folhas mais escuras, sendo um ambiente mais escuro comparativamente (Rizzini, 1997). Assim, essas tonalidades se destacam na vegetação, favorecendo a visualização pelos polinizadores. As cores vívidas, incluindo as classes amarelo, vermelho, magenta/rosa, azul/roxo/lilás ocorrem como cor principal em 35,9% das espécies, sendo também caracteres importantes na Floresta Ombrófila Densa Submontana. Algumas espécies, inclusive, apresentam essas colorações em guias de néctar/óleo ou em contrastes que podem orientar os animais polinizadores até os locais exatos para a visita à flor e a efetiva polinização (Endress, 1994). Dentre as flores zoófilas em Campos de Altitude, assim como na Caatinga, as cores vívidas são predominantes, sendo importantes elementos de atração para os polinizadores, pois são áreas de vegetação mais claras, acinzentadas (Rizzini, 1997; Machado & Lopes, 2004; Freitas & Sazima, 2006). Em Cerrado observa-se predomínio de cores claras, incluindo branco, então as cores vívidas podem ser um

diferencial em atrair determinados polinizadores mais especificamente, como flores vermelhas que atraem os beija-flores (Endress, 1994; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988).

Os odores também devem ser importantes elementos de atração para essa comunidade, muitas vezes em intensidade forte, o que nos indica como importante elemento de orientação espacial ao polinizador (Raguso, 2001). Em alguns casos, como em *Astrocaryum aculeatissimum* e em *Geonoma gamiova*, o forte odor desagradável atraiu grande número de visitantes florais, sendo diversos pequenos insetos, como também relatado por Knudsen (1999) e Listabarth (2010).

Néctar foi o recurso mais frequente na comunidade, como era esperado, e a maioria dos grupos polinizadores são consumidores de néctar (Endress, 1994). De um modo geral, o néctar é o recurso mais frequente nos ecossistemas brasileiros, seguido de pólen (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Oliveira & Gibbs, 2000; Machado & Lopes, 2004; Freitas & Sazima, 2006; Pinheiro et al., 2008). A oferta tanto de néctar como de pólen na mesma espécie possibilita maior número de espécies polinizadoras, como também maior frequência de visitação à flor (Heithaus, 1974). Verifica-se que essa característica ocorre com maior frequência em ambientes com menor temperatura e alta umidade relativa, como em Campos de Altitude (Freitas & Sazima, 2006) e Campos Sulinos (Pinheiro et al., 2008). A baixa temperatura pode ser condição restritiva aos animais polinizadores, principalmente insetos, então a possibilidade de aumentar a visitação às flores são estratégias que podem contribuir para a garantia da polinização (Ramirez, 2004). Essa dupla oferta pode também estar relacionada à quantidade de espécies com flores unissexuadas, cuja ocorrência é grande em Campos de Altitude (Freitas & Sazima, 2006). Nessas espécies a flor masculina oferece pólen e a flor feminina néctar, como é o caso de *Euterpe edulis*, *Syagrus pseudococos* e *Guapira opposita* no presente trabalho. Apenas quatro espécies apresentaram recursos mais raros, como o óleo e a resina, que são coletados de maneira mais especializada por

abelhas (Vogel, 1990; Sazima et al. 1985; Endress, 1994). Óleo parece ser mais frequente em formações abertas, como Campos Sulinos, Campos de altitude e Caatinga, e é utilizado pelas abelhas para nutrir suas larvas (Faegri and van der Pijl, 1979). A resina é utilizada para a construção de seus ninhos e é restrita a bem poucas espécies de plantas, principalmente em Clusiaceae (Armbruster, 1984; Bittrich & Amaral, 1997; Carmo & Franceschinelli, 2002).

A maioria dos animais observados visitando flores foi abelhas, beija-flores e borboletas. As abelhas realizaram tanto visitação solitária como em conjunto. De fato, o tipo de atividade de polinização dentre os subgrupos de Hymenoptera varia consideravelmente, sendo das mais diversas e complexas. Algumas espécies de vespas, por exemplo, correspondem a espécies de moscas, pela morfologia e tipo de alimentação (Faegri & van der Pijl, 1979). Polinização por formigas é raro, mas em alguns casos elas atuam como guardas das flores, utilizando-se de nectários extraflorais e ao mesmo tempo evitando que abelhas apenas pilhem o néctar, forçando a visita legítima à flor e a polinização. Abelhas são mais bem adaptadas à visitação de flores do que qualquer outro grupo e possuem uma gama de padrões de comportamento, desde simples abelhas solitárias até complicadas abelhas sociais (Faegri & van der Pijl, 1979), e coletam diferentes recursos como néctar, pólen, óleo, resina, perfume. (Endress, 1994). Os beija-flores foram observados realizando visitação especificamente às flores ornitófilas, sendo assim uma das guildas de polinizadores mais especializados nessa área, o que garante alta eficiência da polinização, como também observado em outros estudos (Bawa, 1990; Vogel, 1990; Fenster et al., 2004). Esse resultado difere do encontrado por Araújo (1996) na planície costeira de Picinguaba, onde metade das espécies visitadas por beija-flores eram não ornitófilas, o que foi atribuído pelo grau de perturbação da vegetação e de grande número de espécies invasoras ou introduzidas; e em capões no Pantanal (Araújo & Sazima, 2003), onde a alta frequência de visitação por beija-flores em flores não ornitófilas foi atribuída a escassez de plantas ornitófilas e pela grande

quantidade de flores não ornitófilas. Esse pode ser um indício de que a Floresta Ombrófila Densa Submontana deve estar em grau de conservação melhor que em Terras Baixas e Restinga, sendo fator importante para o sucesso da polinização.

As borboletas realizaram muitas visitas às flores, mas na maioria das vezes, devem desempenhar papel de polinizador secundário, como também observado em outros ecossistemas (Bawa et al., 1985; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Freitas & Sazima, 2006; Canela, 2008). Isso porque muitas vezes não contataram as anteras e/ou estigmas das flores ou de serem menos eficientes e frequentes que outros polinizadores. Muitas flores que são principalmente falenófitas, com antese crepuscular e noturna, mas que permanecem abertas durante o dia, foram visitadas por borboletas diurnas. Então, os polinizadores diurnos podem completar a polinização se polinizadores noturnos não realizaram durante a noite. Desse modo, polinizadores diurnos tem comportamentos oportunistas e podem atuar como polinizadores secundários em espécies de plantas com atributos semelhantes (Ramirez, 2004).

Melitofilia é a síndrome mais frequente na comunidade, como acontece de forma geral nos ecossistemas. As abelhas são as principais mantenedoras da reprodução vegetal na Floresta Ombrófila Densa Submontana, pois conseguem utilizar grande variedade de recursos das flores e visitar legitimamente grande diversidade de tipos florais. Os beija-flores também desempenham papel importante na manutenção da diversidade vegetal, uma vez que ornitofilia foi o segundo sistema mais frequente entre as espécies. Apesar de ornitofilia aparentar ser mais frequente em floresta tropicais úmidas, os estudos de biologia da polinização de comunidades nem sempre consideram todas as formas de vida de plantas, geralmente apenas espécies arbóreas e arbustivas, não analisando epífitas e trepadeiras, as quais apresentam grande número de espécies ornitófilas,

como também observado em FOD de Terras Baixas (Canela, 2008) e na Caatinga (Machado & Lopes 2004).

Psicofilia também foi dos mais frequentes sistemas e apesar de, na maioria das vezes ocorrer como polinização secundária, as borboletas podem ser importantes agentes polinizadores carregando pólen a grandes distâncias (Endress, 1994). Miiofilia e cantarofilia são mais frequentes em sistemas mistos, em espécies mais generalistas, como várias *Arecaceae*, o que também foi relatado em FOD de Terras Baixas (Canela, 2008) e em outros ecossistemas (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Oliveira & Gibbs, 2000; Machado & Lopes, 2004; Freitas & Sazima, 2006).

Quiropterofilia, apesar de só ter sido constatada em duas espécies, apresentou-se dos casos mais específicos na comunidade, como esperado para essas espécies, que apresentam antese noturna e no caso de *Marcgravia myriostigma* os nectários extraflorais se encontram em posição e formato bastante restritivo para outros animais (Sazima & Sazima, 1980; Sazima et al., 1999; Sazima et al., 2003). Falenofilia também é uma síndrome importante em FOD Submontana, visto que foi observada grande abundância dessas flores e grande número de indivíduos, por exemplo, de *Rudgea jasminioides*, de forma semelhante ao que tem sido observado em outras florestas tropicais úmidas e secas (Bawa et al., 1985; Oliveira & Gibbs, 2000; Machado & Lopes, 2004; Canela, 2008; Kimmel et al., 2010). Anemofilia foi pouco frequente, sendo considerado menos importante em florestas tropicais úmidas (Endress, 1994), porém alguns autores apontam que polinização pelo vento tem sido subestimada e é importante para espécies dióicas (Bullock, 1994). Em FOD de Terras Baixas anemofilia foi constatada com maior frequência, sendo importante naquele ambiente (Canela, 2008). Em alguns casos anemofilia ocorreu também em

sistemas mistos, assim o aumento do sucesso da polinização pode ser alcançado combinando polinização por animais e pelo vento (Ramirez, 2004).

Em um estudo dos sistemas de polinização num gradiente de altitude, Arroyo et al. (1982) também encontraram diferenças nas frequências relativas entre as diferentes altitudes. O número de espécies polinizadas por borboletas aumentou em maiores altitudes, como também foi registrado na Floresta Ombrófila Densa, indicando a importância desses animais para a polinização em gradientes de altitude. Entretanto, polinização por moscas também foi encontrado em mais espécies com o aumento da altitude nos Andes Chilenos, mas não foi registrada essa diferença neste estudo. Isso pode ser devido à diferença de altitude, pois Arroyo et al. (1982) estudaram em uma altitude muito maior, sendo área altimontana. Outro fator importante é que dípteros podem ter maior frequência como polinizadores do que antes era suposto, realizando visitas em espécies de plantas com sistemas mistos (Waser et al., 1996; Freitas & Sazima, 2006).

Mesmo constatando vários casos de sistemas mistos, a maioria das espécies foi classificada em uma única síndrome de polinização. A especialização de nicho proporciona complementaridade entre as espécies da comunidade (Bluthgen & Klein, 2011). Algumas espécies com sistemas mistos seriam consideradas como categoria de diversos pequenos insetos polinizadores, porém quando se caracteriza genericamente dessa forma, uma considerável quantidade de informação das espécies de polinizador e do sistema de polinização é perdida. A identidade de cada tipo de agente polinizador em sistemas mistos representa uma parte essencial do sistema como um todo (Ramirez, 2004). Há espécies que apresentam diferentes polinizadores com hábitos diurnos e noturnos (Sazima et al., 1994; Wolff et al., 2003; Ramirez, 2004), o que proporciona complementaridade de nicho temporal (Bluthgen & Klein, 2011). Também encontramos sistemas mistos de ornitofilia e melitofilia, de melitofilia e psicofilia, de ornitofilia e

psicofilia, entre outros. Desta forma, a variedade de sistemas mistos mostra que a Floresta Ombrófila Densa Submontana apresenta uma grande diversidade de interações, não apenas um grau entre generalistas e especialistas em polinização. Análises de redes de interações complexas podem ajudar a compreender melhor essas relações em comunidades (Bascompte & Jordano, 2007). Porém, essas análises não foram realizadas aqui, pois há espécies em que os polinizadores não foram confirmados devido a problemas de observação das flores por diversos motivos, desde a altura em que as flores se encontravam e posição acima do dossel até condições climáticas desfavoráveis. Assim, aqui foi apresentado um panorama geral com as síndromes de polinização inferidas, dando uma base inicial para o entendimento do funcionamento e estrutura da Floresta Atlântica Submontana quanto à polinização.

Muitas espécies nas regiões neotropicais e temperadas podem apresentar mais de uma síndrome de polinização e a interação planta-polinizador é uma relação flexível (Proctor et al., 1996). Em uma Floresta Tropical Úmida na América Central houve baixa frequência de sistemas mistos nas espécies arbóreas (Bawa et al., 1985). Em Floresta Atlântica em estágio de regeneração secundária verificou-se predominância de sistemas generalistas nas árvores, indicando que quanto maior o grau de perturbação da floresta, mais generalistas são os sistemas (Kimmel et al., 2010). De um modo geral, especialistas são mais sujeitos à extinção, mas a competição interespecífica é reduzida e a co-existência é facilitada (Bluthgen & Klein, 2011), enquanto que generalistas são menos eficientes, porém menos especificamente dependentes (Waser et al., 1996). Compreender a dinâmica da polinização em termos de balanço entre competição e facilitação tem relevância para a conservação de ambas as comunidades de plantas e polinizadores, particularmente entre espécies raras em comunidades degradadas (Ghazoul, 2006).

### **Distribuição por formas de vida e estratos**

A manutenção dos agentes polinizadores na Floresta Ombrófila Densa Submontana mostrou ser bastante importante por parte das outras formas de vida diferente de árvores, pois somam 52,1% das espécies encontradas em floração na área de estudo. Em FOD de Terras Baixas, 74,3% das espécies registradas em flor também são de formas de vida diferentes de árvores (Canela, 2008). A maior proporção de espécies arbóreas encontradas em FOD Submontana do que em Terras Baixas deve-se pela própria estrutura da floresta, pois a densidade de indivíduos arbóreos e a área basal são maiores na fitofisionomia Submontana do que em Terras Baixas (Alves et al., 2007, 2008). Particularmente na Floresta Atlântica na encosta da Serra do Mar de Ubatuba, verifica-se maior riqueza de espécies arbóreas na meia-encosta (Submontana) e menor riqueza abaixo e acima desse nível (Lacerda, 2001; Alves et al., 2008).

As formas de vida mecanicamente dependentes – que se desenvolvem sobre forófito (lianas, epífitas e hemi-epífitas) – em floração na FOD Submontana obtiveram alta frequência, somando 38,5% das espécies. Ao ocuparem espaços sobrepostos às árvores, esses hábitos proporcionam aumento das fontes de recursos para os polinizadores (Richards et al., 1996). Alta frequência de lianas e epífitas foi observada também em dossel da Floresta Amazônica (van Dulmen, 2001), sendo de grande importância para a estruturação dessas florestas, diversificação de fontes de recursos e manutenção dos polinizadores, como tem sido sugerido para as florestas tropicais (Bawa et al., 1985; Morellato & Leitão-Filho, 1996).

Em estudos de biologia da polinização de diferentes ecossistemas, encontramos variadas distribuições de formas de vida. Em Campos de Altitude, foi encontrada maioria das espécies sendo ervas ou arbustos (Freitas & Sazima, 2006). Em área de Cerrado, foi observada predominância de espécies arbóreas e arbustivas, mas também grande número de herbáceas

(Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988). Em Caatinga, a predominância foi de arbustos, seguido de ervas (Machado & Lopes, 2004). Assim, as formas de vida que mais contribuem para a manutenção dos polinizadores diferem entre os ecossistemas, devido à própria estrutura dessas formações vegetais. Isso pode influenciar o modo de forrageamento dos polinizadores e a diversidade de plantas visitadas, como acontece em polinização “traplining”, quando os animais percorrem grandes distâncias entre as flores visitadas. Esse tipo de forrageamento é realizado em geral por animais de vida relativamente longa, como pássaros, morcegos, esfingídeos e abelhas grandes (Endress, 1994).

A distribuição vertical dos polinizadores é tão importante quanto a distância que eles podem percorrer (Richards, 1996). O número de espécies encontradas em flor parece ser equilibrado entre os estratos superior (dossel) e inferior (sub-bosque e herbáceo) na FOD Submontana. Porém, devido às dificuldades de observação e amostragem, o estrato superior da floresta pode ter sido subestimado. Em diferentes ecossistemas da Floresta Atlântica foram observadas outras distribuições nos estratos. Houve maior número de espécies no sub-bosque em FOD de Terras Baixas (Canela, 2008) e em Mata Estacional Semidecídua (Kinoshita et al., 2006). Assim, a Floresta Atlântica é heterogênea entre os diferentes ecossistemas que ela compreende também na distribuição vertical da riqueza de espécies.

Do ponto de vista do animal, o que importa é a distribuição e abundância dos recursos que ele encontra (Possingham 1989). As árvores apresentam com maior frequência o néctar, mas pólen também foi bastante registrado como recurso na FOD Submontana, o que possibilita diferentes modos de polinização por diversos tipos de agentes polinizadores, que possuem estratégias específicas de coleta desses recursos (Endress, 1994). Néctar mostrou ser um recurso bastante importante em espécies epifíticas e lianas, ocorrendo bem mais que pólen e outros

recursos, o que é influenciado pelos grupos taxonômicos mais presentes nessas formas de vida, como Bromeliaceae, Bignoniaceae e Fabaceae.

Na distribuição por estratos, néctar é bem mais frequente que pólen em dossel, enquanto que no sub-bosque essa proporção é bem menor. A maior frequência de pólen no sub-bosque pode estar relacionada com o sombreamento na parte interna da floresta, sendo a coleta geralmente de forma mais demorada que néctar (Endress, 1994). Em ervas, a proporção entre néctar e pólen foi mais aproximada, apontando a importância do pólen também como recurso para essas plantas. Odor como recurso foi observado em sub-bosque, pois a sua ocorrência em dossel poderia ser disperso pelo vento (Appanah, 1990) e os polinizadores não conseguiriam coletá-lo. Assim, variação espacial de pequena escala em densidade e diversidade de recursos florais pode ter um impacto na atividade do polinizador (Hegland & Boeke, 2006).

A predominância de melitofilia entre as árvores também foi relatada no dossel da Floresta Amazônica (van Dulmen 2001). Kinoshita et al. (2006) relataram, em Mata Estacional Semidecídua, melitofilia em maior número de espécies de lianas, apesar de grande número entre as árvores e outras formas de vida. Na FOD Submontana verifica-se forte relação de psicofilia com árvores e ornitofilia com epífitas, de maneira semelhante ao observado por van Dulmen (2001) na Amazônia.

A alta frequência de melitofilia em todos os estratos também foi relatada em outras florestas tropicais, sendo em maior frequência no dossel da FOD Submontana. Diferente do que foi registrado em área de FOD de Terras Baixas (Canela 2008) e de Mata Estacional Semidecídua em Campinas (Kinoshita et al. 2006), onde houve predomínio de melitofilia no sub-bosque. Essa diferença pode ser influenciada pela altura do dossel nesses locais, que é mais baixa (Alves et al., 2007). Ornitofilia tem maior ocorrência no sub-bosque, assim como em FOD de Terras Baixas

(Canela 2008), o que é característico das florestas neotropicais úmidas (Richards et al, 1996). Cantarofilia e falenofilia são mais frequentes em sub-bosque também em outras áreas de floresta tropical (Kinoshita et al., 2006; Canela, 2008). Bawa et al. (1985) e Yamamoto et al. (2007) também encontraram diferenças entre os estratos, porém em seus estudos consideraram apenas espécies arbóreas e arbustivas, e apontam que a inclusão de outras formas de vida pode alterar as frequências observadas. Os sistemas mistos ocorreram mais em sub-bosque que em dossel, como em FOD de Terras Baixas. A diferença entre os estratos ocorre devido ao fato de que as flores podem ser muito mais facilmente avistadas no dossel do que em camadas menos abertas abaixo dela. Em clareiras e bordas de rios essas diferenças verticais são menos marcadas devido a insetos como borboletas e abelhas, os quais vivem principalmente no dossel nas florestas densas, frequentemente forrageiam em níveis abaixo nesses locais (Richads, 1996), como observado por Kinoshita et al. (2006). Nos estratos inferiores até mesmo flores bastante conspícuas não são visíveis a certa distância e, devido a atmosfera mais calma, mesmo odores poderosos não podem ser carregados muito longe. Abaixo do dossel, porém, voar é frequentemente impedido por folhas e galhos densos. A estratificação, então, influencia o tipo de atração e apresentação da flor para atrair polinizadores (Richards, 1996).

### **Distribuição temporal**

A floração na Floresta Ombrófila Densa Submontana, mesmo ocorrendo ao longo de todo ano, mostrou ter padrão fenológico sazonal, como em outras áreas de florestas tropicais. Da mesma forma, ela parece ser bastante dinâmica com relação à fenologia de floração, pois a maioria das espécies apresentou-se em flor por pouco tempo na área de estudo. Podem-se observar dois picos de floração, um maior em dezembro, no mês onde ocorreu maior precipitação,

e outro um pouco menor em maio, quando a precipitação mensal diminuiu. Padrão semelhante foi observado na Floresta de Restinga de Picinguaba, Ubatuba (Talora & Morellato, 2000). O pico maior de floração ocorreu na estação mais chuvosa, assim como observado em outras áreas de Floresta Atlântica (Morellato et al., 2000). Entretanto, essa região é considerada tendo pouca variação climática ao longo do ano e sem estação seca definida (Oliveira et al., 1998). Assim, estudos recentes têm encontrado relação entre a sazonalidade de floração na Floresta Atlântica e diferenças no comprimento do dia, como também variação de temperatura (Morellato et al., 2000; Talora & Morellato, 2000).

A influência do comprimento do dia na fenologia de árvores tem sido sugerida por vários autores (Wright & van Schaik, 1994; Richards, 1996). Alguns estudos têm sugerido que plantas tropicais são sensíveis a pequenas mudanças no comprimento do dia e que respostas do fotoperíodo ao comprimento do dia são importantes fatores que afetam a periodicidade de plantas tanto em climas sazonais como não sazonais (Richards, 1996). Também a grande variação de temperatura no dia, na latitude de 23 a 24 °S, e a ocorrência de temperaturas mínimas ou até geadas restringem a floração para alguns períodos do ano (Morellato et al., 2000). Na Floresta de Restinga não foi encontrada correlação da sazonalidade de floração com os fatores climáticos, que se devem aos constantes alagamentos que influenciam a fenologia de floração, ao contrário de outras áreas de Floresta Atlântica (Morellato et al., 2000).

Em regiões onde há estações secas anualmente bem demarcadas os picos de floração são muito mais pronunciados e o funcionamento de indivíduos arbóreos é mais sincronizado do que em climas sempre úmidos (Richards et al., 1996). Muitas formações apresentam pico de floração na transição da estação seca para a estação chuvosa, como em Floresta Estacional Semidecídua Montana em São Paulo (Yamamoto et al., 2007), em Cerrado (Oliveira & Gibbs, 2000) e da estação

chuvosa para a seca em espécies de dossel na Amazônia (van Dulmen, 2001). Outras regiões apresentaram o pico de floração durante a estação chuvosa, como em Campos de Altitude (Freitas e Sazima, 2006), em mosaico de savana na Venezuela (Ramirez, 2002), em Campos Sulinos (Pinheiro et al., 2008), onde o déficit hídrico parece ser mais influente. Em outra área de Cerrado, no sudeste do Brasil, o padrão de floração teve o pico na estação chuvosa, diferente de outras áreas de Cerrado que florescem na estação seca, segundo os autores, podendo ser devido à posição geográfica, pela diferença de temperatura e comprimento do dia no inverno (Batalha e Mantovani, 2000). Em Cerrado no Brasil Central também se observou pico na estação chuvosa, mas foram observadas diferenças entre as espécies arbóreas e herbáceas (Batalha & Martins, 2004), assim como em Cerrado no sudeste brasileiro (Sfair, 2006). Morellato & Leitão-Filho (1996) observaram pico de floração na Floresta Estacional Semidecídua, em Campinas, na estação chuvosa, mas há uma diferença temporal entre lianas e árvores. Assim, alguns ecossistemas têm maior influência de um ou outro fator climático ou ambiental sobre a fenologia de floração.

A oferta de néctar e pólen ao longo do ano seguiu padrão semelhante de distribuição, exceto em novembro, quando houve diminuição de espécies que produzem néctar e aumento no número de espécies que oferecem pólen como recurso, que correspondeu ao aumento de melitofilia, e em julho, quando ocorreu o inverso, correspondendo ao aumento de ornitofilia. Muitas espécies de abelhas são consumidoras de pólen e beija-fores são consumidores de néctar (Endress, 1994). Resina e odor foram recursos observados nos meses de menor precipitação, sendo possivelmente mais bem coletados nesses períodos.

Melitofilia e ornitofilia foram as síndromes de polinização que ocorreram durante o ano todo, assim hymenópteros (principalmente abelhas) e pássaros (principalmente beija-flores) conseguem sobreviver nessa comunidade, podendo permanecer o ano inteiro. Nos meses em que

houve diminuição de melitofilia e de psicofilia, principalmente entre junho e agosto, houve aumento de ornitofilia. Miiofilia não ocorreu nos meses mais frios. Os insetos são mais suscetíveis às variações de temperatura e pluviosidade, podendo ser menos ativos nas épocas de menos chuvas e menores temperaturas (Ramirez, 2004). Nas síndromes de polinização noturnas, quiropterofilia ocorreu em meses que não houve falenofilia, podendo ser uma separação temporal que diminui a competição por vetores de polinização, uma vez que em alguns casos plantas quiropterófilas podem também ser polinizadas por mariposas noturnas, principalmente esfingídeos (Amorim, 2008). Outros estudos também apontam uma separação temporal entre alguns grupos de polinização. Em Campos de Altitude, Freitas & Sazima (2006) encontraram diferença no pico de floração entre espécies polinizadas por abelhas e por moscas e/ou vespas, como também as poucas plantas polinizadas por beija-flores. O aumento dos sistemas mistos ocorreu no pico de floração geral da comunidade, na estação mais chuvosa e quente. As plantas podem ajustar a época de floração quando os recursos são abundantes, sendo uma estratégia aumentar as chances de polinização na época de maior atividade dos polinizadores (Rathcke & Lacey, 1985). Ao contrário do que foi encontrado por Ramirez (2004), em uma área de savana, onde o aumento das espécies polinizadas por vários tipos de animais aumentou na estação seca, o que foi atribuído justamente pela falta de polinizadores naquela época. A ocorrência de anemofilia durante a estação mais chuvosa pode aumentar a diversificação dos sistemas de polinização durante o pico de floração (Ramirez 2004).

### **Floresta Atlântica, polinização e conservação**

A Floresta Atlântica é a mais antiga formação vegetal encontrada no Brasil (Colombo & Joly, 2010), ocupa uma extensa área de diversos tipos de ambiente e condições edáficas e

climáticas, que apresentam diferentes comunidades (Joly et al., 1999; Oliveira-Filho & Fontes, 2000). As mudanças climáticas, tais quais vem acontecendo pela alteração da composição atmosférica por ação antrópica, podem alterar significativamente a distribuição das espécies vegetais da Mata Atlântica e as interações ecológicas, como a polinização, além da ameaça de extinção de várias delas (Colombo & Joly, 2010). Hillyer & Silman (2010) verificaram alterações nas interações ecológicas em gradientes de altitude decorrentes das mudanças climáticas, o que ocasiona alteração na distribuição das espécies. Alterações do regime de precipitação anual e da temperatura podem afetar diretamente a fenologia de floração e, portanto, os sistemas de polinização, bem como o seu sucesso (Hegland et al., 2009).

O destino de muitas plantas nativas depende da preservação de suas relações com os polinizadores. Assim, a manutenção das interações ecológicas é fundamental para a garantia da diversidade, pois, apesar de em alguns casos ocorrer compensações (Bond, 1994), a extinção de um organismo pode acarretar em perdas muito maiores (Kearns & Inouye, 1997) e a extinção de interações ecológicas refletem em perda de biodiversidade (Janzen, 1974). A informação científica em relação aos serviços de polinização ou seu declínio pode ajudar a compreender esses processos e a evitar a crise global na polinização (Ghazoul, 2005). Então a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica pode ter melhor sucesso se a implementação de redes de paisagens sustentáveis for monitorada utilizando-se os melhores indicadores de performance disponíveis, como os referentes a aspectos biológicos, para garantir a melhor utilização dos seus recursos (Tabarelli et al., 2005).

## CONCLUSÕES

A Floresta Ombrófila Densa Submontana apresenta grande variedade de sistemas de polinização. Verificaram-se diferenças nas proporções das síndromes de polinização em relação à Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, a outras fisionomias da Mata Atlântica e a outros ecossistemas. A distribuição dos recursos florais e das síndromes de polinização é diferenciada para algumas formas de vida e estratos da floresta. A fenologia de floração é sazonal, mesmo não havendo estação seca marcante, assim como os recursos florais e algumas síndromes também apontam distribuição temporal diferente entre si. Porém, para melhor entendimento da estrutura e da influência desses elementos, análises estatísticas são importantes, o que será feito em trabalho posterior. Assim, a conservação da Floresta Atlântica em relação à polinização deve considerar a diversidade de síndromes e sistemas de polinização, a heterogeneidade na estrutura interna da floresta e a distribuição temporal de atributos e recursos florais, nas diferentes fitofisionomias.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABOIN-GOMES, J.A.M. & BERNACCI, L.C. 2008. Composição florística e estrutura fitossociológica da Parcela G, Floresta Ombrófila Densa Submontana, Fazenda Capricórnio, Ubatuba/SP. *In*: JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. (coords.). **III Relatório anual do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional**. FAPESP, São Paulo.

- AGOSTINI, K. 2004. **Ecologia da polinização de *Mucuna* sp. nov. (Fabaceae) no litoral norte de São Paulo, Brasil.** Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; JOLY, C.A.; TAMASHIRO, J.Y.; MARTINELLI, L.A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.M.; ROCHELLE, A.; ARANHA, B.A.; VIRILLO, C.; CORREA, C.E.; RAMOS, E.; van MELIS, J.; CAMPOS, M.C.R.; ABOIM-GOMES, J.A.M.; PEREIRA, L.S.; BAKKER, Y.V. 2007. A estrutura da Floresta Ombrófila Densa Atlântica. *In*: JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. (coords.). **II Relatório anual do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional.** FAPESP, São Paulo.
- ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; JOLY, C.A.; TAMASHIRO, J.Y.; MARTINELLI, L.A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.M.; ROCHELLE, A.; ARANHA, B.A.; VIRILLO, C.; CORREA, C.E.; RAMOS, E.; van MELIS, J.; CAMPOS, M.C.R.; ABOIM-GOMES, J.A.M.; PEREIRA, L.S.; BAKKER, Y.V. 2008. A estrutura da Floresta Ombrófila Densa Atlântica. *In*: JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. (coords.). **III Relatório anual do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional.** FAPESP, São Paulo.
- ALVES-DOS-SANTOS, I. 1999. Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restingas e dunas do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, **43**: 191-223.
- AMORIM, F.W. 2008. **A comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) e plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste do Brasil: biogeografia e associações mutualísticas.** Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia
- ANDRICH, M. 2008. **Sistema Reprodutivo e polinização em duas espécies arbóreas e simpátricas de *Bathysa* (Rubiaceae).** Dissertação de Mestrado, JBRJ.

- APPANAH, S. 1990. Plant-pollinator interactions in Malaysian Rain Forests. *In*: BAWA, K.S. & HADLEY, M. (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series, vol. 7, Unesco, Paris, France.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogenetic Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **141**: 399-436.
- ARANHA, B.A. 2008. **Determinismo ambiental e estocacidade em uma comunidade do sobosque da Floresta Altântica**. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- ARAÚJO, A.C. 1996. **Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo**. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- ARAÚJO, A.C. & SAZIMA, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbrds in the “capões” of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Flora**, **198(6)**: 427-435.
- ARMBRUSTER, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany**, **71**: 1149-1160.
- ASSIS, M.A. 1999. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba/SP**. Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- BACELAR-LIMA, C.G., MENDONÇA, M.S.; BARBOSA, T.C.T.S. 2006. Morfologia floral de uma população de Tucumã, *Astrocaryum aculeatum* G. Mey. (Arecaceae) na Amazônia Central. **Acta Amazonica**, **36 (4)**: 407-412.

- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, **38**: 567-593.
- BATALHA, M.A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): A comparison between the herbaceous and woody floras. **Rev. Brasil. Biol.**, **60 (1)**: 129-145.
- BATALHA, M.A. & MARTINS, F.R. 2004. Reproductive phenology of the Cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany**, **52**: 149-161.
- BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, P.R.; COVILLE, R.E. & GRAYUM, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, **72(3)**: 346-356.
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **21**: 399-422.
- BAWA, K.S. & HADLEY, M. (eds.). 1990. **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Man and the biosphere series, vol. 7, Unesco, Paris, France.
- BITTRICH, V. & AMARAL, M.C. 1997. Floral biology of some *Clusia* species from Central America. **Kew Bulletin**, **52**: 617-635.
- BLUTHGEN, N. & A.M. KLEIN. 2011. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. **Basic and Applied Ecology**, **12**: 282-291.
- BOND, W.J. 1994. Do Mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, **344**: 83-90.
- BULLOCK, S.H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. **Biotropica**, **26(2)**: 172-179.

- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. **Flora**, **189**: 327-334.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. **Biotropica**, **32 (4b)**: 824-841.
- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2005. The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. **Plant Biology**, **7 (4)**: 411-416.
- CARMO, R.M. & FRANCESCHINELLI, E.V. 2002. Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, **25 (3)**: 351-360.
- CESTARI, C. 2009. Epiphyte plants use by birds in Brazil. **Oecologia Brasiliensis**, **13 (4)**: 689-712.
- CHITTKA, L.; SPAETHE, J.; SCHIMIDT, A.; HICKELSBERGER, A. 2001. Adaptations, constraints and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. In CHITTKA, L. & THOMSON, J.D. (eds.). **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 106-126.
- CHOUTEAU, M.; McCLURE, M.; GIBERNAU, M. 2007. Pollination ecology of *Monstera obliqua* (Araceae) in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, **23**: 607-610.
- COLOMBO, A.F. & JOLY, C.A. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: the most ancient Brazilian forest and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. **Braz. J. Biol.**, **70 (3)**: 697-708.

- CREPET, W.L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. *In* Real, L. (editor). **Pollination biology**. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- DANIELLI-SILVA, A.; SOUZA, J.M.T.; DONATTI, A.J.; CAMPOS, R.P.; VICENTE-SILVA, J.; FREITAS, L. & VARASSIN, I.G. 2011. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos*, *in press*.
- ENDRESS, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge University Press.
- ERICKSSON, O. & BREMER, B. 1992. Pollination Systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperms families. *Evolution*, **46**: 258-266.
- FAEGRI, K. & van der PIJL, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 3<sup>rd</sup> ed. Germany, Pergamon Press.
- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R.; THOMSON, J. D. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **35**: 375-403.
- FISCHER, E.A. 2000. **Polinização por morcegos Glossophaginae versus Phyllosotominae em floresta de terra firme na Amazônia central**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **62**: 881-913.
- FREITAS, L. & SAZIMA, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Annals of Missouri Botanical Garden*, **93**: 465-516.

- GALETTO, L. & BERNARDELLO, G. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? **Plant Syst. Evol.**, **238**: 69-86.
- GHAZOUL, J. 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. **Trends in Ecology and Evolution**, **20 (7)**: 367-373.
- GHAZOUL, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. **Journal of Ecology**, **94**: 295-304.
- GOTTSBERGER, G. 1986. Some pollination strategies in Neotropical Savannas and Forests. **Plant Systematics and Evolution**, **152**: 29-45.
- GRESSLER, E.; PIZO, M.A. & MORELLAT, L.P.C. 2006. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. **Rev. Brasil. Bot.**, **29 (4)**: 509-530.
- HEALY, S.D. & HURLY, T.A. 2001. Foraging and spatial learning in hummingbirds. *In* CHITTKA, L. & THOMSON, J.D. (eds.). **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 127-147.
- HEGLAND, S.J. & BOEKE, L. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resource and flower visitor activity in a temperate grassland community. **Ecological Entomology**, **31**: 532-538.
- HEGLAND, S.J.; NIELSEN, A.; LÁZARO, A.; BJERKNES, A.L. & TOTLAND, O. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? **Ecology Letters**, **12**: 184-195.
- HEITHAUS, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. **Annals of Missouri Botanical Garden**, **61**: 675-691.

- HERRERA, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devils's advocate approach. *In* LLOYD, D.G. & BARRET, S.C.H. (eds.). **Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. Chapman & Hall, New York, pp. 65-87.
- HILLYER, R. & SILMAN, M. 2010. Changes in species interactions across a 2.5 km elevation gradient: effects on plant migration in response to climate change. **Global Change Biology**, **16**: 3205-3214.
- HUSTON, M. A. 1999 Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. **Oikos**, **86**: 393-401.
- HUTCHINGS, M.J.; JOHN, E. & STEWART, A.J.A. 2000. **The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity**. Cambridge University Press.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**, **21**: 620-637.
- JANZEN, D.H. 1974. The deflowering of Central America. **Nat. Hist.**, **83 (4)**: 49-53.
- JOLY, C.A.; AIDAR, M.P.M.; KLINK, C.A.; MCGRATH, D.G.; MOREIRA, A.G.; MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D.C.; OLIVEIRA, A.A.; POTT, A.; RODAL, M.J.N. & SAMPAIO, E.V.S.B. 1999. Evolution of Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura**, **51(5/6)**: 331-348.
- JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. (coords.). 2004. **Projeto Temático: Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar** (Biota – Gradiente Funcional, FAPESP 2003/12595-7). FAPESP, São Paulo.

JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. (coords.). 2006. **I Relatório anual do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional**. FAPESP, São Paulo.

KAEHLER, M.; VARASSIN, I.G. & GOLDENBERG, R. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no estado do Paraná, Brasil. **Rev. Brasil. Bot.**, **28 (2)**: 219-228.

KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. 1993. **Techniques for Pollination Biologists**. University Press of Colorado. Niwot.

KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. 1997. Pollinators, flowering plants and conservation biology. **BioScience**, **47 (5)**: 297-306.

KERSTEN, R.A. & SILVA, S.M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. **Revista. Brasil. Bot.**, **24 (2)** : 213-226.

KESSLER, M. & KRÖMER, T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean Forests in Bolivia. **Plant Biology**, **2**: 659-669.

KEVAN, P.G, CLARK, E.A. & THOMAS, V.G. 1990. Insect pollinators and sustainable agriculture. **Am. J. of Alt. Agr.**, **5 (1)**.

KIMMEL, T.M.; NASCIMENTO, L.M.; PIECHOWSKI, D.; SAMPAIO, E.V.S.B.; RODAL, M.J.N. & GOTTSBERGER, G. 2010. Pollination and seed dispersal modes of woody species of 12-year-old secondary forest in the Atlantic Forest region of Pernambuco, NE Brazil. **Flora**, **205**: 540-547.

- KINOSHITA, L.S.; TORRES, R.B.; FORNI-MARTINS, E.R.; SPINELLI, T.; AHN, Y.J.; CONSTÂNCIO, S.S. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. **Acta Bot. Bras.**, **20(2)**: 313-327.
- KNUDSEN, J.T. 1999. Floral scent differentiation among coflowering, sympatric species of *Geonoma* (Arecaceae). **Plant Species Biology**, **14**: 137-142.
- KÖPPEN, W. 1948. Climatologia: con un studio de los climas de la tierra. México, F. C. E.
- KRONKA, F.J.N.; NALON, M.A.; MATSUKUMA, C.K.; PAVÃO, M.; YWANE, M.S.S.; KANASHIRO, M.M.; LIMA, L.M.P.; PIRES, A.S.; SHIDA, C.N.; FUKUDA, J.C.; GUILLAUMON, J.R.; BARBOSA, O.; BARRADAS, A.M.F.; BORGIO, S.C.; MONTEIRO, C.H.B.; PONTINHAS, A.A.S.; ANDRADE, G.G.; JOLY, C.A.; COUTO, H.T.Z.; BAITELLO, J.B. 2005. **Inventário florestal da vegetação nativa do Estado de São Paulo**. Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Florestal.
- KÜCHMEISTER, Heike. 1997. Reproduktionsbiologie neotropischer Palmen eines Terra firme-Waldes im brasilianischen Amazonasgebiet. Krodorf-Gleiberg.
- LACERDA, M.S. 2001. **Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal na Mata Atlântica**. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- LEHNER, P.N. 1979. **Handbook of ethological methods**. Garland STPM Press.
- LISTABARTH, C. 2001. Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Arecaceae, Euterpeinae).
- LORENZI, H. 2000. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 3ª ed., vol. 1 e 2. Editora Plantarum, Nova Odessa, SP.

- MACHADO, I.C. & LOPES, A.V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. **Annals of Botany**, **94**: 365-376.
- MOMOSE, K.; YUMOTO, T.; NAGAMITSU, T.; KATO, M.; NAGAMASU, H.; SAKAI, S.; HARRISON, R.D.; ITIOKA, T.; HAMID, A.A. & INOUE, T. 1998. Pollination biology in a lowland Dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristic of the plant-pollinator community in a lowland Dipterocarp forest. **American Journal of Botany**, **85**: 1477-1501.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Tese de doutorado, IB, UNICAMP.
- MORELLATO, P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. **Biotropica**, **28(2)**: 180-191.
- MORELLATO, L.P.C.; TALORA, D.C.; TAKAHASHI, A.; BENCKE, C.C.; ROMERA, E.C. & ZIPPARRO, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. **Biotropica**, **32(4b)**: 811-823.
- MYEARS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, **403**: 852-858.
- OLERTON, J.; ALARCÓN, R.; WASER, N.M.; PRICE, M.V.; WATTS, S.; CRANMER, L.; HINGSTON, A.; PETER, C.I.; ROTENBERRY, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, **103 (9)**: 1471-1480.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forest in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica*, **32 (4b)**: 793-810.

- OLIVEIRA, L.R., BARROS, M.R. & RAIMUNDO, S. (orgs.). 1998. Planos de Conservação, Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba. **Plano de Gestão Ambiental – fase 1 – São Paulo**. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.
- OLIVEIRA, P.E. & GIBBS, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. **Flora**, **195**: 311-329.
- OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1980. Comparative phenology studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in lowland of Costa Rica. **Journal of Ecology**, **68**: 189-209.
- PERCIVAL, M. 1965. **Floral biology**. Pergamon Press Ltd. Oxford, London.
- PINHEIRO, M.; ABRÃO, B.E.; HARTE-MARQUES, B.; MIOTTO, S.T.S. 2008. Floral resource used by insects in a grassland community in southern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, **31 (3)**: 469-489.
- PINHEIRO, M. & SAZIMA, M. 2007. Visitantes florais e polinizadores de seis espécies arbóreas de Leguminosae melitófilas na Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, **5(1)**: 447-449.
- POSSINGHAM, H.P. 1989. The distribution and abundance of resource encountered by a forager. **The American Naturalist**, **133 (1)**: 42-60.
- PRIMACK, R.B. 1995. **A Primer of Conservation Biology**. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA.
- PROCTOR, M.; YEO, P.F. & LACK, A. 1996. **The Natural History of Pollination**. Timber Press, Portland.

- RAMIREZ, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of Venezuelan Central Plain. **American Journal of Botany**, **89 (5)**: 836-842.
- RAMIREZ, N. 2004. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **145**: 1-16.
- RAGUSO, R.A. 2001. Floral scent, olfaction, and scent-driven foraging behavior. *In* CHITTKA, L. & THOMSON, J.D. (eds.). **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 83-105.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review Ecology and Systematic**, **16**: 179-214.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J. & HIROTA, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, **142**: 1141-1153.
- RICHARDS, P.W.; WALSH, R.P.D.; BAILLIE, I.C. & GREIG-SMITH, P. 1996. **The tropical rain Forest: an ecological study**. 2<sup>nd</sup> edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- RICKLEFS, R.E. 1996. **A Economia da Natureza**. 3<sup>a</sup> ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- RIZZINI, C. T. 1997. **Tratado de Fitogeografia do Brasil**. Âmbito Cultural Edições Ltda.
- ROCCA, M.A. & SAZIMA, M. 2007. Ornitofilia em Mata Atlântica de encosta: sub-bosque versus dossel. **Revista Brasileira de Biociências**, **5(1)**: 849-851.
- ROCCA, M.A. & SAZIMA, M. 2008. Ornithophilous canopy species in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. **Journal of Field Ornithology**, **79(2)**: 130-137.

- ROCHELLE, A.L.C. 2008. **Heterogeneidade ambiental, diversidade e estrutura da comunidade arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica**. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. & FREITAS, L. 1999. Hummingbird pollination in *Besleria longimucronata* Hoehne (Gesneriaceae) in southeastern Brazil. **Biociências, 7 (2)**: 13-24.
- SAZIMA, I.; BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1995. An assemblage of Hummingbird-pollinated flowers in a Montane Forest in Southeastern Brazil. **Botanica Acta, 109**: 149-160.
- SAZIMA, I.; BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. **Annals of Botany, 83(6)**: 705-712.
- SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. 2003. *Dysochroma viridiflorum* (Solanaceae): a reproductively bat-dependent epiphyte from the Atlantic Rainforest in Brazil. **Annals of Botany, 92**: 725-730.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1980. Bat visits to *Marcgravia myriostigma* Tr. et Planch. (Marcgraviaceae) in southeastern Brazil. **Flora, 169**: 84-88.
- SAZIMA, M.; SAZIMA, I. & BUZATO, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. **Plant Systematics and Evolution, 191**: 237-246.
- SAZIMA, M.; SAZIMA, I. & CARVALHO-OKANO, R.M. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulaceae* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). **Rev. Bras. Biol., 45 (1/2)**: 85-93.
- SFAIR, J.C. 2006. **Fenodinâmica de lianas e forófitos em um fragmento de Cerrado em Itirapina (SP)**. Dissertação de mestrado, IB, UNICAMP.

- SIGRIST, M. R. & SAZIMA, M. 2002. *Ruellia brevifolia* (Pohl) Ezcurrea (Acanthaceae): fenologia da floração, biologia da polinização e reprodução. **Revista Brasileira de Botânica**, **25 (1)**: 35-42.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I & GOTTSBERGER, G. 1988. A polinização de plantas do Cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, **48 (4)**: 651-663.
- SILVA, A.L.G. & PINHEIRO, M.C.B. 2007. Biologia floral e da polinização de quatro espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). **Acta bot. bras.**, **21 (1)**: 235-247.
- SLEUMER, H. O. 1980. Flacourtiaceae. *In*: **Flora Neotropica**. Vol. 22. The New York Botanic Garden Press.
- SMITH, A.P. 1973. Stratification of temperate and tropical Forest. **American Naturalist**, **107**: 671-683.
- STANCIK, J.F.; GOLDENBERG, R. & BARROS, F. 2009. O gênero *Epidendrum* L. (Orchidaceae) no Estado do Paraná, Brasil. **Acta bot. bras.**, **23 (3)**: 864-880.
- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **1**: 307-326.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no Estado de São Paulo (Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, **22 (2)**: 217-223.
- TABARELLI, M.; PINTO, L.P.; SILVA, J.M.C.; HIROTA, M.M.; BEDÊ, L.C. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**, vol. 1.
- TALORA, D.C. & MORELLATO, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, **23 (1)**: 13-26.

- TORRES, C. & GALETTO, L. 2002. Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? **Plant biol.**, **4**: 360-366.
- Van DULMEN, A. 2001. Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain Forest types in Amazonia, Colombia. **Plant Ecology**, **153**: 73-85.
- Van SCHAIK, C.P. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, **24**: 353-377.
- VARASSIN, I.G. 2002. **Estrutura espacial e temporal de uma comunidade de Bromeliaceae e seus polinizadores em floresta atlântica no sudeste do Brasil.** Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal.** IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- VOGEL, S. 1990a. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem. New York Bot. Gard.*, 55: 130-142.
- VOGEL, S. 1990b. Radiacion adaptativa del síndrome floral em las famílias neotropicales. **Boletim de la Academia Nacional de Ciências, Córdoba, Argentina**, **59**: 05-30.
- WALER, D.M. 1988. Plant morphology and reproduction. Pp. 203-227. *In*: Doust, J.L. & Doust, L.L. (eds.) **Plant reproductive ecology patterns and strategies.** New York, Oxford University Press.
- WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in Pollination Systems, and why it matters. **Ecology**, **77 (4)**: 1043-1060.

- WINTER, Y. & von HELVERSEN, O. 2001. Bats as pollinators: foraging energetic and floral adaptations. *In* CHITTKA, L. & THOMSON, J.D. (eds.). **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 148-170.
- WOLFF, D.; BRAUN, M. & LIEDE, S. 2003. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertiia laevis* (Rubiaceae): a sphingophilous plant visited by hummingbirds. **Plant Biology**, **5**: 71-78.
- WRIGHT, S.J. & van SCHAIK, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. **Am. Nat.**, **143** (1): 193-199.
- WYATT, G.E. 2009. **Biologia da polinização e reprodução em espécies de *Begonia* L. (Begoniaceae) no Parque Estadual da Serra do Mar – São Paulo**. Dissertação de Mestrado, IB, UNICAMP.
- YAMAMOTO, L.F.; KINOSHITA, L.S.; MARTINS, F.R. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. **Acta Bot.Bras.**, **21**(3): 553-573.
- ZIMMERMAN, M. 1988. Nectar production, flowering phenology and strategies for pollination. Pp. 157-178. *In*: Doust, J.L. & Doust, L.L. (eds.) **Plant reproductive ecology patterns and strategies**. New York, Oxford University Press.