

LEONARDO BARBOSA DA SILVA

**ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ESPÉCIES ABUSTIVAS EM UMA ÁREA DE
MATA ÚMIDA NO NORDESTE DO BRASIL**

RECIFE

2013

LEONARDO BARBOSA DA SILVA

**ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ESPÉCIES ABUSTIVAS EM UMA ÁREA DE
MATA ÚMIDA NO NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, para a obtenção do título de mestre em Ecologia.

Orientadora:

Profa. Dra. Cibele Cardoso de Castro
Unidade Acadêmica de Garanhuns/ UFRPE

Coorientadora:

Prof. Dra. Margareth Ferreira Sales
Departamento de Biologia, Área de Botânica/ UFRPE

RECIFE

2013

Ficha Catalográfica

S586a Silva, Leonardo Barbosa da
Atributos reprodutivos de espécies arbustivas em uma área
de mata úmida no nordeste do Brasil / Leonardo Barbosa da
Silva. – Recife, 2013.
65 f.: il.

Orientador (a): Cibele Cardoso de Castro.
Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Ecologia) –
Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de
Biologia, Recife, 2013.
Inclui referências e anexo(s).

1. Dispersão de sementes 2. Hermafroditismo 3. Melitofilia
4. Polinização 5. Sistema sexual I. Castro, Cibele
Cardoso de, Orientadora II. Título

CDD 574.5

**ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ESPÉCIES ABUSTIVAS EM UMA ÁREA DE
MATA ÚMIDA NO NORDESTE DO BRASIL**

Leonardo Barbosa da Silva

Dissertação apresentada em _____ / _____ / _____

ORIENTADORA: _____

Dra. Cibele Cardoso de Castro
Unidade acadêmica de Garanhuns, Universidade Federal Rural de Pernambuco

COORIENTADORA: _____

Dra. Margareth Ferreira Sales
Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco

BANCA AVALIADORA:

Dr. Marcelo Alves Ramos
Departamento de Ciências Biológicas, Universidade de Pernambuco
(Avaliador titular)

Dra. Jarcilene Silva de Almeida Cortez
Departamento de Biologia, Universidade Federal de Pernambuco
(Avaliador titular)

Dra. Carmem Zickel
Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco
(Avaliador titular)

Dra. Elcida de Lima Araújo
Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco
(Avaliador suplente)

Recife

DEDICATÓRIA

Aos meus familiares, em especial a Dulcineia Barbosa da Silva (*in memoriam*) por ter me ensinado valores importantes na vida, que me ajudaram nessa conquista e ao grande amigo, Edilson Ferreira (*in memoriam*) por sua verdadeira amizade e lealdade em todos os momentos que passamos juntos.

AGRADECIMENTOS

A toda minha família, em especial aos meus pais que mesmo diante de todas as dificuldades, sempre priorizaram a educação, me ajudando e incentivando em todos os momentos. Obrigado.

A uma pessoa muito especial, minha companheira Jacilene Bezerra, por seu incentivo e ajuda durante todas as etapas da realização deste trabalho, além do amor e paciência.

As minhas orientadoras Cibele Cardoso de Castro e Margareth Ferreira Sales pelas críticas, incentivos, ensinamentos transmitidos e pela oportunidade de amadurecer profissionalmente.

A CAPES pela bolsa concedida e a FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco) pelo suporte material e financeiro.

Aos amigos Dinho e Israel pela ajuda em campo, Thiago Jefferson pela ajuda em laboratório e aos colegas do mestrado em Ecologia, em especial, André Borba e Luciana do Nascimento por sempre estarem dispostos a ajudar quando solicitados.

Aos funcionários e amigos da FLONA Araripe, Baixinho, Capitão, Gilmário, José Wilson, Luís, Tiquinho, Thiago, Zé Procópio e todos os integrantes das brigadas de incêndio.

Aos integrantes do Laboratório de Ecologia Reprodutiva de Angiospermas (LERA).

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	VII
LISTA DE FIGURAS.....	VIII
RESUMO.....	X
ABSTRACT.....	XI
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	12
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	14
2.1 Sistemas sexuais.....	14
2.2 Sistemas de polinização.....	16
2.3 Sistemas de dispersão.....	18
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	19
CAPÍTULO 1. Atributos reprodutivos de espécies arbustivas em uma área de mata úmida no nordeste do Brasil	28
Resumo.....	30
1. Introdução.....	31
2. Materiais e métodos.....	32
2.1. Área de estudo.....	32
2.2. Coleta de material botânico.....	33
2.3. Sistemas sexuais.....	33
2.4. Sistemas de polinização.....	34
2.5 Sistemas de dispersão.....	35
2.6 Análise de dados.....	35
3. Resultados.....	36
4. Discussão.....	38
5. Referências.....	42
ANEXO 1: Normas para publicação na revista Annals of Botany.....	62

LISTA DE TABELAS

Atributos reprodutivos de espécies arbustivas em uma área de mata úmida no nordeste do Brasil

- Tabela 1 Sistema sexual, atributos florais, principal agente polinizador, viabilidade polínica e sistema de dispersão das espécies arbustivas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. AM = andromonóico; D = dióico; H = hermafrodita; M = monóico; G= grande; MG = muito grande; ME = médio; P = pequeno; ABR/PF = abrigo/partes florais; NE = néctar; OL = óleo; PO = pólen; PO/NE = pólen/néctar. 50
- Tabela 2 Interações alimentares entre aves e espécies arbustivas zoocóricas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. 53

LISTA DE FIGURAS

Atributos reprodutivos de espécies arbustivas em uma área de mata úmida no nordeste do Brasil

- Figura 1 Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. Fonte: Ministério do Meio Ambiente. 55
- Figura 2 Frequência dos atributos florais de espécies arbustivas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. 56
- Figura 3 Sistemas de polinização da comunidade arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. **A:** *Senna cearensis*, polinizada por abelhas vibradoras; **B:** *Tocoyena formosa*, polinizada por esfingídeos; **C:** *Byrsonima* sp. polinizada por abelhas coletoras de óleo; **D:** *Annona coriacea*, polinizada por besouros; **E:** *Lafoensia pacari*, polinizada por morcegos; **F:** *Matayba guianensis*, flores masculinas polinizadas por diversos pequenos insetos; **G:** *Stachytarpheta* sp. polinizadas por abelhas que possuem probóscide longa; **H:** *Miconia ciliata*, polinizada por pequenas abelhas vibradoras. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva 57
- Figura 4 Polinização por vibração em espécies arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe. **A:** *Senna rugosa*; **B:** *Solanum* sp.; **C:** *Miconia stenostachya*; **D:** *Clidemia capitellata*; **E:** *Augochlora* sp. polinizando flores *Senna cearensis*; **F:** *Xylocopa frontalis* em flores de *Senna cearensis*; **G:** *Melipona quinquefasciata* polinizando flores de *Ouratea parviflora*; **H:** *Augochlora* sp polinizando flores de *Solanum* sp. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva. 58
- Figura 5 Guilda de polinizadores observados em flores de espécies arbustivas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. **A:** *Apis mellifera* polinizando flores de *Erythroxylum* sp.; **B:** *Aellopos titan* polinizando flores de *Faramea nítida*; **C:** *Chrysolampis mosquitus*; **D:** Lepidoptera polinizando flores de *Hirtella gracilipes*; **E:** *Dacnis cayana* polinizando flores de *Bredemeyera brevifolia*; **F:** *Centris* sp. polinizando flores *Stachytarpheta* sp.; **G:** *Cyclocephala atricapilla*; **H:** *Trigona spinepis* polinizando flores femininas de *Simarouba amara*. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva. 59

Figura 6 Análise de componentes principais (PCA) entre atributos reprodutivos e sistemas de 60
polinização em espécies arbustivos de mata úmida, Floresta Nacional do Araripe,
Ceará, Brasil.

Figura 7 Sistema de dispersão na comunidade arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional 61
do Araripe, Ceará, Brasil. **A:** *Alibertia sessilis*, zoocoria; **B:** *Ouratea castaneifolia*,
zoocoria; **C:** *Tocoyena formosa*, zoocoria; **D:** *Senna cearenses*, aoutocoria; **E:**
Gochnatia polymorpha, anemocoria; **F:** *Miconia albicans*, zoocoria; **G:** *Matayba*
guianensis, zoocoria e **H:** *Zanthoxylum acuminatum*, zoocoria. Fotos: Leonardo
Barbosa da Silva

RESUMO

Uma grande riqueza de angiospermas é encontrada nas florestas tropicais e o estudo dos diferentes processos envolvidos na reprodução destas espécies é determinante para compreensão da composição e estruturação das comunidades, além de fornecer informações que ajudem a entender a história evolutiva da reprodução vegetal. Em ecossistemas tropicais a participação de animais nos processos reprodutivos das plantas é de grande importância, ocorrendo com alta frequência. A quebra dessas interações pode levar a perda de grupos ecológicos, afetando o sucesso reprodutivo das plantas e consequentemente à manutenção de suas populações. O presente trabalho tem como objetivo caracterizar os atributos reprodutivos da comunidade vegetal arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, através de análises dos sistemas sexuais, sistemas de polinização e dos sistemas de dispersão de diásporos. A nossa hipótese é de que as proporções de tais atributos reprodutivos são semelhantes às registradas para as comunidades lenhosas de outras formações florestais tropicais, ou seja, há predominância do sistema sexual hermafrodita, do sistema de polinização entomófilo (especialmente a melitofilia) e dispersão zoocórica. Foram realizadas coletas mensais de espécies em estágio reprodutivo, além de observações focais dos agentes polinizadores e dispersores. Encontramos na assembléia de plantas estudada uma alta frequência de espécies hermafroditas (88,23%) com sistema de polinização entomófilo (98,53%), realizado principalmente por abelhas (64,70%) e com diásporos zoocóricos (77,61%). Este resultado reforça a importância das interações ecológicas para manutenção da biodiversidade e corrobora com diversos estudos realizados em diferentes ecossistemas tropicais, confirmando uma tendência nestes ambientes.

Palavras chave: hermafroditismo, melitofilia, zoocoria

ABSTRACT

A great wealth of flowering plants are found in tropical forests and the study of the different processes involved in the reproduction of the species is crucial for understanding the composition and structure of communities, and provide information to help understand the evolutionary history of plant breeding. In tropical ecosystems, involving animals in the reproductive processes of plants is of great importance, occurring with high frequency. The breaking of these interactions can lead to loss of ecological groups, affecting the reproductive success of plants and consequently the maintenance of their populations. The present work aims to characterize the reproductive attributes of plant community of shrubs in wet forest Araripe National Forest, through analysis of sexual systems, pollination systems and systems of diaspora dispersal. Our hypothesis is that the proportions of such reproductive attributes are similar to those recorded for other communities woody tropical forest formations, there is a predominance of the sexual system hermaphrodite, the pollination system entomófilo (especially melittophily) and dispersion zoochoric. Monthly collections were made of species in the reproductive stage, and focal observations of pollinators and seed dispersers. Found in assembly plants studied a high frequency of hermaphroditic species (88,23%) with pollination system entomófilo (98,53%), held mainly by bees (64,70%) and diasporas zoochorous (77,61%). This result reinforces the importance of ecological interactions for maintaining biodiversity and corroborates several studies conducted in different tropical ecosystems, confirming a trend in these environments

Key words: hermaphroditism, melittophily, zoochory

1. INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais apresentam o maior número de espécies vegetais quando comparadas com qualquer outra formação vegetacional do planeta (GENTRY 1988) e os processos envolvidos na reprodução destas espécies são determinantes para composição e estruturação dessas comunidades (BAWA 1990). A abordagem das características dos diferentes sistemas sexuais pode ajudar na compreensão da história evolutiva da reprodução vegetal (MATHER 1973; BAWA 1980; BAWA & BEACH 1981; WILSON 1983; RICHARDS 1986), sendo o hermafroditismo o sistema sexual mais comum, ocorrendo em cerca de 80% das angiospermas (RICHARDS 1986).

A polinização é um dos processos envolvidos na reprodução das angiospermas e é responsável pelo fluxo gênico via transferência de pólen (BAWA 1990), podendo ser realizada por agentes abióticos, como a água e o vento e bióticos, como diversos insetos e vertebrados (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Esse processo ecológico tem sido utilizado como indicador de critérios para conservação de plantas e animais em diversos ecossistemas tropicais (BAWA 1990; AIZEN & FEISINGER 1994; MACHADO & LOPES, 2004).

Outro processo fundamental para manutenção e dinâmica das populações de plantas em diferentes ambientes é a dispersão de seus diásporos, que quando levados para locais propícios à germinação e distantes da planta de origem, aumenta a possibilidade de estabelecimento das plântulas (JAZEN 1970). A dispersão representa a ligação entre a última fase reprodutiva das plantas com a primeira etapa do recrutamento da população (GALETTI *et al.* 2003), sendo realizada por vetores abióticos e diferentes animais (VAN DER PIJL 1982; HOWE & SMALLWOOD 1982; JORDANO 2000).

Nas florestas tropicais a participação de animais nos processos reprodutivos das plantas é de grande importância, ocorrendo com alta frequência (BAWA 1990; HOWE & SMALLWOOD 1982; JORDANO 2000), sendo o sub-bosque considerado o estrato vegetal composto por grande diversidade de interações biológicas (BAWA 1990). A quebra dessas interações pode levar a perda de grupos ecológicos, afetando o sucesso reprodutivo das plantas e conseqüentemente à manutenção de suas populações (BAWA 1990; LAURANCE *et al.* 2002; GIRÃO *et al.* 2007).

Apesar de existirem tendências para os padrões supracitados, comunidades vegetais podem diferir entre si quanto à prevalência de estratégias reprodutivas. Estas diferenças parecem estar relacionadas às características ecológicas das comunidades que, por sua vez, estão associadas direta ou indiretamente a fatores abióticos (RAMÍREZ & SERES 1994; JAIMES & RAMÍREZ 1999). Ecossistemas com clima, solo e topografia distintos são

ocupados por diferentes grupos de espécies e de interações entre espécies, que constituem uma pressão seletiva importante no estabelecimento das estratégias reprodutivas nas plantas (ARROYO & USLAR 1993).

A Floresta Nacional do Araripe (FLONA Araripe), situada na Chapada do Araripe, ao sul do estado do Ceará, Brasil, é composta por diferentes fitofisionomias como, cerrado, cerradão, carrasco, caatinga e mata úmida (AUSTREGÉSILO-FILHO *et al.* 2001), esta última ocupando cerca de 11% da cobertura vegetal total (ACCIOLY *et al.* 2001). São poucos os trabalhos que abordam os aspectos vegetais na FLONA Araripe e a maioria tratam principalmente da composição florística da área (*e.g.*, RIBEIRO-SILVA *et al.* 2012; COSTA *et al.* 2004), sendo escassos estudos sobre os processos reprodutivos responsáveis pela manutenção das comunidades vegetais.

Diante do exposto o presente estudo tem como objetivo caracterizar os atributos reprodutivos da comunidade vegetal arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, através de análises dos sistemas sexuais, sistemas de polinização e dos sistemas de dispersão de diásporos.

Os dados aqui apresentados estão divididos em duas partes, sendo elas:

- (1) Revisão de Literatura – Neste ponto foram abordados temas como, sistemas sexuais, sistemas de polinização e sistemas de dispersão, onde estão as principais referências utilizadas na dissertação.
- (2) Manuscrito I – Atributos reprodutivos de espécies arbustivas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Nordeste do Brasil.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. *Sistemas sexuais*

As plantas com flores apresentam características reprodutivas variáveis e flexíveis (PROCTOR *et al.* 1996), que estão envolvidas na composição e na estrutura de diversas comunidades (BAWA 1990). De acordo com os elementos sexuais presentes e funcionais (óvulo, pólen viável e frutos) as espécies vegetais podem ser classificadas, segundo Richards (1986), em hermafroditas (indivíduos com flores hermafroditas, estames e pistilos funcionais), monóicas (indivíduos com flores masculinas e femininas) e dióicas (indivíduos com flores unissexuais) e ainda em andromonóicas (indivíduos com flores hermafroditas e masculinas), ginomonoícas (indivíduos com flores hermafroditas e femininas), androdióicas (indivíduos com flores hermafroditas e indivíduos com flores masculinas) e ginodióicas (indivíduos com flores hermafroditas e indivíduos com flores femininas).

A diversificação de sistemas sexuais nas angiospermas pode ser explicada como resultado de uma pressão seletiva favorecendo a fertilização cruzada e a recombinação genética (MATHER 1973). Entretanto outros fatores parecem influenciar a evolução desses sistemas, tais como o aperfeiçoamento dos verticilos reprodutivos masculinos e femininos provenientes da alocação de recursos (BAWA 1980; WILSON 1983), bem como uma relação evolutiva com os sistemas de polinização e o comportamento dos polinizadores (BAWA 1980; BAWA & BEACH 1981).

A análise dos sistemas sexuais em comunidades ganhou destaque a partir de trabalhos realizados em diferentes florestas neotropicais, cronologicamente citados a seguir: floresta semidecidual na Costa Rica (BAWA 1974; BAWA & OPLER 1975), florestas decíduas secundárias na Venezuela (RUIZ-ZAPATA & ARROYO 1978), floresta tropical no Panamá (CROAT 1979), florestas de altitudes na Venezuela (SOBREVILA & ARROYO 1982), florestas de altitude na Jamaica (TANNER 1982), floresta semidecidual no México (BULLOCK 1985), floresta de terras baixas na Costa Rica (BAWA *et al.* 1985), em florestas alagadas na Venezuela (RAMÍREZ & BRITO 1990) e em florestas temperadas (GROSS 2005).

No Brasil, podemos citar alguns estudos na Mata Atlântica (SILVA *et al.* 1997; MORELLATO 2004; CARA 2006; ARAÚJO *et al.* 2009), na Restinga (ORMOND *et al.* 1991; ORMOND *et al.* 1999; MATA LLANA *et al.* 2005; NÓBREGA 2009), no Cerrado (OLIVEIRA 1996; OLIVEIRA & GIBBS 2000) e na Caatinga (MACHADO & LOPES 2002, 2003, 2004; MACHADO *et al.* 2006).

Apesar dos diferentes sistemas sexuais existentes, de acordo com Richards (1986) o hermafroditismo é o sistema sexual mais comum entre as angiospermas, ocorrendo em cerca

de 80% das espécies estando associado a grande variedade de mecanismos que evitam ou impedem a auto fecundação e/ou autopolinização e promovem a polinização cruzada. Os mais comumente observados e mais descritos são a separação espacial dos estames e pistilos (hercogamia), separação temporal no amadurecimento dos mesmos (dicogamia) e a presença de mecanismos genéticos de autoincompatibilidade, que atuam como uma barreira fisiológica impossibilitando que a flor seja autofertilizada, sendo este o mecanismo mais comum (RICHARDS 1986).

Sistemas sexuais distintos do hermafroditismo podem evitar o conflito de gênero e os custos fisiológicos dos mecanismos de autoincompatibilidade (LLOYD & WEBB 1986; HARDER *et al.* 2000). As espécies monóicas geralmente são pouco frequentes e sua proporção em comunidades vegetais fica em torno de 8 a 11%, como mostram estudos de Silva *et al.* (1997) 8,5%, Machado *et al.* (2006) 9,5% na caatinga, Tanner (1982) 11% e Bawa *et al.* (1985) 11,4% em floresta tropical úmida e Mattalana *et al.* (2005) 11% em restinga. A maior frequência de espécies monóicas 19,5% foi registrada por Ramirez e Brito (1990) em uma assembléia de palmeiras em uma área alagada na Venezuela. Esse valor é provavelmente influenciado pela grande ocorrência de monoícia em palmeiras, que ocorrem em grande quantidade na área estudada. De acordo com Bullock (1985), a monoícia é comum em espécies da família Euphorbiaceae, principalmente no gênero *Croton*. Machado *et al.* (2006) observaram que 85,71% das espécies monóicas registradas pertenciam à família Euphorbiaceae, com predominância nos gêneros *Croton* e *Jatropha*. Portanto, a composição florística de um ecossistema irá influenciar as proporções de sistemas sexuais encontrados.

A dioícia ocorre em aproximadamente 6% das angiospermas (RENNER & RICKLEFS 1995) e encontra-se distribuída em grupos filogeneticamente distintos (BULLOCK 1985). A origem desse sistema sexual tem sido interpretada como uma das consequências da seleção sexual, conduzindo a uma otimização da alocação de recursos para reprodução (BAWA 1980; RICHARDS 1986; CRUDEN 1988; WILLSON 1994; FREEMAN *et al.* 1997; WEIBLEN *et al.* 2000). Assim, os indivíduos masculinos atuam na produção e dispersão de pólen e os femininos na produção de frutos e na qualidade das sementes (JANZEN 1977; BAWA 1980). Uma maior ocorrência de espécies dióicas é relatada em assembléias de espécies dominantes em diferentes ecossistemas, tais como em floresta tropical decídua (RUIZ-ZAPATA & ARROYO 1978), ambientes insulares (FLORES & SCHEMSKE 1984), Cerrado (OLIVEIRA 1996; OLIVEIRA & GIBBS 2000), Restinga (ORMOND *et al.* 1999; NÓBREGA 2009), chegando a 35% em áreas de Restinga do estado do Rio de Janeiro (MATALLANA *et al.* 2005).

2.2. Sistemas de polinização

A polinização é uma interação ecológica de grande importância para a manutenção da diversidade de comunidades vegetais e animais em diferentes ecossistemas (LEITÃO-FILHO & MORELLATO 1995; TURNER 1997; HOWE & MARITI 2000), tornando-se a primeira etapa na reprodução sexuada das plantas e na maioria das vezes um importante fator para o desenvolvimento de frutos e sementes (KEVAN *et al.* 1990). Tal evento é definido como o transporte e deposição de grãos de pólen das anteras para um estigma, podendo ocorrer na mesma flor, entre flores distintas de um mesmo indivíduo ou de indivíduos de mesma espécie, que em condições adequadas, possibilitará a formação e o desenvolvimento do tubo polínico e a fecundação (ENDRESS 1994).

O conjunto de atributos encontrados na flor que indicam o provável agente polinizador é denominado síndrome de polinização (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). As síndromes são inferidas baseando-se em características morfológicas e fisiológicas florais, tais como tamanho, formato e coloração predominante, disposição dos verticilos reprodutivos, período de antese e tipo de recurso oferecido, podendo ser pólen, óleo, néctar, partes florais, abrigo, perfume e resina, dentre outros (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979; ENDRESS 1994).

A polinização pode ser realizada por vetores abióticos, como vento e água, ou bióticos (animais), como diversos grupos de insetos, aves, mamíferos e lagartos (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Segundo Proctor (1996), a polinização realizada pelo vento (anemofilia) é mais comum em áreas abertas como campos e bordas florestais, sendo mais frequente em regiões temperadas, devido a menor diversidade de espécie e pela agregação dos indivíduos; a polinização realizada pela água (hidrofilia) é rara, podendo ser encontrada em dicotiledôneas das famílias Callitricaceae e Ceratophyllaceae e em algumas espécies de monocotiledôneas distribuídas em cerca de oito famílias.

A polinização realizada por animais ocorre com grande frequência em ecossistemas tropicais (BAWA 1990), apresentando uma maior diversidade de síndromes, sendo estas: cantarofilia (polinização realizada por besouros), miofilia (moscas); psicofilia (borboletas), esfingofilia (esfingídeos), melitofilia (abelhas), ornitofilia (aves), quiropterofilia (morcegos) e saurofilia (lagartos) (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). O estudo das interações entre plantas e polinizadores ainda possibilita descobrir novas associações, como a descrita por Sazima *et al.* (2005), onde uma espécie de lagarto é considerada um importante polinizador de *Erythrina velutina* (Fabaceae); Micheneau *et al.* (2010), na qual insetos da ordem Orthoptera são os únicos polinizadores de *Angraecum cadetti* (Orchidaceae); Ishida *et al.* (2009) e Daniele-Silva & Varassin (2012) que descrevem relações específicas de polinização entre pequenos insetos

da ordem Thysanoptera (conhecidos como tripses) e espécies das famílias Euphorbiaceae e Lauraceae.

Apesar de muito difundido, o conceito de síndromes de polinização vem sendo questionado por alguns autores (HERRERA 1996; WASER *et al.* 1996; JOHNSON & STEINER 2000; MAYFIELD *et al.* 2001; WASER & OLLERTON 2006; OLLERTON *et al.* 2009), que defendem que as mudanças temporais e espaciais das comunidades levariam à predominância de sistemas de polinização generalistas e dinâmicos. Porém muitos trabalhos evidenciam que determinados grupos de espécies apresentam flores que possuem atributos florais específicos, ressaltando a importância da abordagem do conceito das síndromes de polinização para compreensão dos mecanismos de diversificação floral e evolução das interações entre as plantas e seus visitantes florais (FENSTER *et al.* 2004; MACHADO & LOPES 2004; MARTINS 2005; CANE & SIPES 2006; DANIELI-SILVA *et al.* 2011).

Entre os sistemas de polinização, os realizados por insetos (entomofilia) são encontrados em grandes proporções em diferentes florestas tropicais, sendo considerado um padrão nesses ambientes (SILBERBAUER-GOTTSBERGER & GOTTSBERGER 1988; BAWA 1990). Em ecossistemas brasileiros diversos estudos apontam a entomofilia como principal sistema de polinização, com grande predominância de espécies polinizadas por abelhas em diferentes estratos florestais na Caatinga (MACHADO & LOPES 2004), no Cerrado (MARTINS 2005; MARTINS & BATALHA 2007; SILVA *et al.* 2012) e na Mata Atlântica (CARA 2006; YAMAMOTO *et al.* 2007; ALBERTON 2008; ARAÚJO *et al.* 2009; COLONETTI *et al.* 2009; CASCAES 2012).

A cantarofilia já foi registrada em diferentes estudos apresentando frequências variadas entre 0,7% e 2% chegando à 15% (SILBERBAUER-GOTTSBERGER & GOTTSBERGER 1988; KRESS & BEACH 1994; OLIVEIRA & GIBBS 2000; MACHADO & LOPES 2004). De acordo com Gottsberger (1994) e Cara (2006), este sistema de polinização ocorre principalmente na família Annonaceae. Outros sistemas de polinização como os realizados por moscas e diversos pequenos insetos ganharam destaques em estudos realizados em áreas de Restinga e Cerrado (ORMOND *et al.* 1993; OLIVEIRA & GIBBS 2000).

Dentre os vertebrados os beija-flores, aves exclusivas das Américas (SICK 1997), são apontados como os principais agentes polinizadores (BAWA 1990), sendo importantes na polinização de cerca de 15% das angiospermas (FEINSINGER 1983). Entre os trabalhos abordando comunidades de plantas ornitófilas podemos destacar os realizados por Feinsinger & Colwell (1978), Brown & Bowers (1985), Arizmendi & Ornelas (1990), Lopes (2002), Diedzioch *et al.* (2003), Lasprilla & Sazima (2004), Santos (2005), Leal *et al.* (2006) e

Fonseca (2012). Os morcegos também apresentam importante papel como polinizadores, ganhando destaque a partir de estudos realizados por Endress (1994) e Proctor (1996). As plantas visitadas por esses animais geralmente são árvores, mas também podem ser arbustos, epífitas e herbáceas (PROCTOR 1996; MACHADO *et al.* 1998; MACHADO & LOPES 2004; SILVA *et al.* 2012).

2.3. Sistemas de dispersão

A dispersão de diásporos, processo pelo qual as sementes são removidas das proximidades da planta-mãe é um processo crucial para a reprodução das plantas. Ela possibilita que as sementes cheguem a locais propícios à germinação e estabelecimento a fim de diminuir suas taxas de predação e a predação das plântulas, bem como a competição com a planta-mãe (JAZEN 1970; HOWE 1993). É considerado um dos processos mais importantes para a manutenção dos ecossistemas naturais influenciando diretamente a estrutura e a dinâmica das comunidades vegetais em todo o mundo (HOWE & SMALLWOOD 1982; WUNDERLEE 1997; MORELLATO 2006).

De acordo com Van der Pijl (1982), diferentes mecanismos foram selecionados e garantem que os diásporos sejam dispersos com eficiência, sendo reunidos em três grupos básicos: 1) espécies anemocóricas - apresentam estruturas que facilitam a dispersão pelo vento, como alas, plumas ou pelos; 2) autocóricas - apresentam mecanismos próprios para o lançamento dos diásporos, como liberação por gravidade e deiscência explosiva; e 3) zoocóricas- possuem características relacionadas à dispersão por animais; geralmente seus diásporos são carnosos, como bagas e drupas, ou suas sementes apresentam apêndices carnosos, sendo utilizados na alimentação e suas sementes regurgitadas ou liberadas nas fezes.

Em florestas tropicais estima-se que a dispersão de diásporos promovida por animais ocorra em até cerca de 90% das espécies vegetais lenhosas (HOWE & SMALLWOOD 1982; JORDANO 2000). A ocorrência e a importância desses sistemas de dispersão podem variar de acordo como o tipo de vegetação e seu estágio de sucessão (VIEIRA & SCARIOT 2006). Segundo Gentry (1988) a proporção de espécies zoocóricas decresce gradativamente das regiões úmidas para as secas, nestas últimas a anemocoria e a autocoria são favorecidas pela falta de um dossel contínuo (HOWE & SMALLWOOD 1982). As florestas preservadas em estágios mais avançados de sucessão costumam apresentar, principalmente no estrato intermediário, uma maior ocorrência de espécies zoocóricas tardias com relações mais específicas entre plantas e vertebrados dispersores, quando comparadas com florestas perturbadas em estágios iniciais de sucessão (VAN DER PJIL 1982; MARTÍNEZ-RAMOS & SOUTO-CASTRO 1993; CHAZDON *et al.* 2007).

Diversos trabalhos recentes abordando a regeneração natural de áreas degradadas mostram que a maioria das espécies envolvidas na colonização inicia apresentam mecanismos de dispersão autocóricos e anemocóricos, sendo encontrados principalmente nos representantes das famílias Fabaceae e Asteraceae, enquanto que nas espécies de sucessão secundária e tardia predominam os frutos zoocóricos, que muitas vezes apresentam grandes sementes (FRREIRA *et al.* 2010; ONOFRE *et al.* 2010; SOUZA *et al.* 2007; ALVES & METZGER 2006; NERI *et al.* 2005).

As características genéticas e demográficas das populações de plantas zoocóricas estão na maioria das vezes intimamente relacionadas à dispersão de seus diásporos (HAMRICK & GODT 1997). Relações estreitas de dependência entre plantas e dispersores pode tornar crítico o equilíbrio dos sistemas de dispersão, quando a remoção local de um dos organismos envolvidos pode afetar de modo irreversível esse processo, levando a perda de espécies a longo e médio prazo (GILBERT 1980; TERBORGH 1986; CORLLET & TURNER 1997; MACHADO & LOPES 2004).

No Brasil a alta ocorrência de espécies zoocóricas em diferentes ecossistemas vem sendo demonstrada em diversos estudos, como em fragmentos de Mata Atlântica na região sudeste (PIVELLO *et al.* 2006), em espécies lenhosas de mata ciliar na Amazônia (STEFANELLO *et al.* 2010) e no nordeste (SILVA *et al.* 2012). Entretanto, em florestas secas como a Caatinga a ocorrência de espécies anemocóricas e autocóricas pode chegar a cerca de 70% (SILVA & RODAL 2009). A proporção de diferentes síndromes de dispersão também pode estar relacionada ao status de conservação: em áreas de florestas ombrófilas submontanas na região Sudeste foi registrada grande ocorrência de zoocoria em áreas mais preservadas, atingindo cerca de 90% e diminuindo em áreas de floresta secundárias (CARVALHO 2010).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACCIOLY, L. J. O.; PACHÊCO, A.; COSTA, T. C. C. OLIVEIRA, M. A. J. LOPES, O. F. Utilização da análise do erro proveniente da Análise de Mistura Espectrais (AME) Na separação de classes de vegetação da Floresta Nacional do Araripe. In: Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto – SBSR, 2001, Foz do Iguaçu. Anais. Foz do Iguaçu, p. 1491-1497, 2001.
- AIZEN, M. A.; FEISINGER, P. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in argentine “chaco serrano”. **Ecol. Appl., Washington, DC**, v. 4, p.378-392, 1994.

- ALBERTON, B. Fenologia da floração e os sistemas de polinização em fragmentos da Mata Atlântica no município de Içara, Santa Catarina. Monografia (Curso de Ciências Biológicas) – Universidade do Extremo Sul Catarinense, Criciúma – Sc, 2008.
- ALVES, L.F.; METZGER, J.P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica**, v. 6, 2006.
- ARAÚJO, J. L. O.; QUIRINO, Z. G. M.; NETO, P. C. G.; ARAÚJO, A. C. Síndromes de polinização ocorrentes em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. **Biotemas**, v. 22, p. 83-94, 2009.
- ARIZMENDI, M.C.; ORNELAS, J.F. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. **Biotropica** v, 22. p,172-180, 1990.
- ARROYO, M.T.K.; USLAR, A.P. Breeding systems in a temperate Mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 111, p. 83-102, 1993.
- AUSTREGÉSILO FILHO, P. T.; SILVA, J. A. A.; MEUNIER, I. M. J.; FERREIRA, R.L. C. Fisionomias da cobertura vegetal da Floresta Nacional do Araripe, estado do Ceará. **Brasil Florestal**, v. 71, p. 13-21, 2001.
- BARRETT, S.C.H. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 358, p. 991–1004, 2003.
- BAWA, K. S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v. 28, p. 85-92, 1974.
- BAWA, K. S.; P. A. OPLER. Dioecism in tropical forest trees. **Evolution**, v. 29, p. 167-179, 1975.
- BAWA, K.S. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* v,11,p. 15-39, 1980.
- BAWA, K.S.; BEACH, J.H. Evolution of sexual systems in flowering plants. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v,68, p.254-274, 1981.
- BAWA, K. S.; D. R; PERRY.; J. H. BEACH. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany** v. 72, p. 331-345, 1985.
- BAWA, K.S. Plant–pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, p. 399–422, 1990.
- BAWA, K. S.; M. HADLEY. Reproductive ecology of tropical forest plants. Parthenon, Carnforth. 1990.
- BROWN, J.H.; BOWERS, M.A. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. **The Auk**, v. 102, p. 251-269, 1985.

- BULLOCK, S. H. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica**, v. 17, p. 287-301, 1985.
- CARA, P.A.A. Efeito de borda sobre a fenologia, as síndromes de polinização e a dispersão de sementes de uma comunidade arborea na Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil, 2006.
- CARVALHO, F.A. Síndromes de dispersão de espécies arbóreas de Florestas Ombrófilas submontanas do estado do Rio de Janeiro. **Revista Ávore**, v. 34, p. 1017-1023, 2010.
- CASCAES, M. F. Fenologia reprodutiva e sistemas de polinização e dispersão em formação florestal ribeirinha no Parque Estadual da Serra Furada, Orleans, SC. Dissertação (Mestrado). Universidade do Extremo Sul Catarinense, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Criciúma-SC, 2012.
- CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v.362, p.273-289, 2007.
- COLONETTI, S.; CITADINI-ZANETTE, V.; MARTINS, R.; SANTO, R.; ROCHA, E.; JARENKOW, J. A. Florística e estrutura fitossociológica em floresta ombrófila densa submontana na barragem do rio São Bento, Siderópolis, Estado de Santa Catarina. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 31, n. 4, p. 397-405, 2009.
- CORLETT, R.T.; TURNER, I.M. Long-term survival in tropical forest remnants in Singapore and Hong Kong. In: Laurence, W.F. and Bierregaard, R.O. (eds.) *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL, p. 333-345, 1997.
- COSTA, I.R.; ARAÚJO, F.S.; LIMA-VERDE, L.W. Flora e aspectos autoecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** v.18, p.759-770, 2004.
- CROAT, T. B. The sexuality of the Barro Colorado Island flora (Panama). **Phytologia**, v. 42, p. 319-348, 1979.
- CRUDEN, R. W. 1988. Temporal dioecism, systematic breadth, associated traits and temporal patterns, **Botanical Gazette** v, 149, p.1-15, 1988.
- DANIELI-SILVA, A.; VARASSIN, I. G. Breeding system and thrips (Thysanoptera) pollination in the endangered tree *Ocotea porosa* (Lauraceae): implications for conservation. **Plant Species Biology** v. 28, p.31-40, 2012.
- DZIEDZIOCH, C.; STEVENS, A.D.; GOTTSBERGER, G. The hummingbird plant community of a tropical montane rain forest in southern Ecuador. **Plant Biology**, v. 5, p. 331-337, 2003.
- ENDRESS, P. K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge, 1994.

- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL L. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, 1979.
- FEINSINGER, P.; COLWELL, R.K. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. **American Zoologist**, v.18, p. 779-795, 1978.
- FEISINGER, P. Variable nectar secretion in a Heliconia species pollinated by Hermit hummingbirds. **Biotropica**, v. 15, p. 48-52, 1983.
- FENSTER, C.B.; ARMBRUSTER, W.S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R.; THOMSON, J.D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v.35, p. 375-403, 2004.
- FERREIRA, W.C.; BOTELHO, S.A.; DAVIDE, A.C.; FARIA, J.M.R.; FERREIRA, D.F. Regeneração natural como indicador de recuperação de área degradada a jusante da usina hidrelétrica de Camargos, MG, **Revista Árvore**, v.34, p.651-660, 2010.
- FLORES, S.; SCHEMSKE, D.W. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates. **Biotropica**, v.16, p.132-139, 1984.
- FONSECA, C.N.F. Transporte de pólen de espécies ornitófilas e energia disponível para beija-flores em área de Mata Atlântica, Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, SP. Tese (Biologia vegetal) Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia. 2012.
- FREEMAN, D.C.; DOUST, J.L.; EL-KEBLAWI, A.; MIGLIA, K.J.; MCARTHUR, E.D. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. **Botanical Review**, v. 63, p. 65-92, 1997.
- GALETTI, M.; COSTA, C.; CAZETTA, E. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit color on the consumption of ornithochoric fruits. **Biological Conservation**, 111, p. 269-293, 2003.
- GENTRY, A. H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.75, p. 1-34, 1988.
- GILBERT, L.E. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In SOULÉ, M.E.; WILCOX, B.A, editors. In: Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sunderland: Sinauer, p. 11-33. 1980.
- GIRÃO, L. C.; LOPES, A.V.; TABARELLI, M.; BRUNA, E.M. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape, **Plos One** 2: 980, 2007.
- GROSS, C.E.A. Comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes – more monoecy but why? **American journal of Botany**, n.6, v. 92, n. 6, p. 907-919, 2005.
- GULLAN, P.J.; CRANSTON, P.S. The insects: an Outline of Entomology. Chapman e Hall, London. 1994.

- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J.W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. 1997. In Silvertown, J., M. Franco & J. L. Harper (eds.). *Plant life histories. Ecology, phylogeny and evolution*. Pp. 102-118. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- HARDER, L.D.; BARRETT, S.C.H.; COLE, W.W. The mating consequences of sexual segregation within inflorescences of flowering plants. **Proceedings Royal Society of London, Series B. Biological Sciences**, 267, p. 315-320, 2000.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.13, p.201-228, 1982.
- HOWE, H.F. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. **Vegetation**, v. 108, p. 149-162.
- HOWE, H.F.; MARITI, M.N. No question: Seed dispersal matters. **Trends in Ecology and Evolution**, v,15, p. 434-436. 2000.
- ISHIDA, C.; KONO, M.; SAKAI, S. A new pollination system: brood-site pollination by flower bugs in *Macaranga* (Euphorbiaceae). **Annals of Botany**, v. 103: p. 39–44, 2009.
- JAIMES, I.; RAMÍREZ, N. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity. **Plant Systematics and Evolution**, v. 215, p. 23-36, 1999.
- JANSEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist**. 104: 501-528. 1970.
- JANZEN, D.H. A note on optimal mate selection by plants. **The American Naturalist**. 111: 365–371. 1977.
- JORDANO, P. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (Ed). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford, UK: Commonwealth Agriculture Bureau International, p. 125-166, 2000.
- KEVAN, P.G.; CLARK, E.A.; THOMAS, V.G. Insect pollinators and sustainable agricultura. **Am. F. Altern. Agr**, v. 5, p. 12-22, 1990.
- KRESS, W.J.; BEACH, J.H. Flowering plant reproductive systems, p. 161-182. In: L.A. HARTSHORN (eds.), *La Selva. Ecology and natural history of neotropical rain forest*, University Chicago, Chicago.
- LASPRILLA, L.R.; SAZIMA, M. Interacciones plantacolibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colômbia. **Ornitologia Neotropical**, v, 15, p. 183-190, 2004.
- LAURANCE, W. F.; LOVEJOY T. E.; VASCONCELOS, H. L.; BRUNA, E. M.; DIRHAM, R. K.; STOUFFER, P. C.; GASCON, C.; BIERREGAARD JR, R. O.; LAURANCE, S. G.; SAMPAIO, E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology** 16, p. 605-618. 2002.

- LEAL, F.C.; LOPES, A.V.; ISABEL CRISTINA MACHADO, I.C. Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.29, n.3, p.379-389, 2006.
- LEITÃO-FILHO, H.F.; MORELLATO, L.P.C. As perspectivas da mata de Santa Genebra. In: Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra (H.F. Leitão-Filho e L.P.C. Morellato, orgs.) Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, p. 130-134. 1995.
- LLOYD, D.G.; WEBB, C.J. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. **New Zealand Journal of Botany**, v, 24, p. 135-162, 1986.
- LOPES, A.V.F. Polinização por beija-flores em remanescente de Mata Atlântica Pernambucana, Nordeste do Brasil. **Tese de doutorado**, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2002.
- MACHADO, I.C.; SAZIMA, I.; SAZIMA, M. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. **Plant systematic & Evolution**, 209, p. 231-237, 1998.
- MACHADO, I. C; A. V. LOPES. A polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão do estado atual do conhecimento. Pp. In: Tabarelli, M.; SILVA, J. M. C. Silva (Orgs.) Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco. Recife: Massangana, 2002, p. 583-596.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Recursos Florais e Sistemas de Polinização e Sexuais em Caatinga In: LEAL, I.R., TABARELLI, M., SILVA, J.M.C. (Org). Ecologia e conservação da Caatinga. Recife: Universitária – UFPE, p. 515-563, 2003.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, p. 365–376, 2004.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V.; SAZIMA, M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 97, p. 277–287, 2006.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M.; SOUTO-CASTRO, A. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318, 1993.
- MATALLANA, G.; WENDT, T.; ARAUJO, D.S.D.; SCARANO, F.R. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. **American Journal of Botany** v. 92, p. 1513–1519, 2005.
- MARTINS, R. Florística, estrutura fitossociológica e interações interespecíficas de um remanescente de Floresta Ombrófila Densa como subsídio para recuperação de áreas degradadas pela mineração de carvão, Siderópolis, SC. Dissertação (Pós-Graduação em Biologia Vegetal). Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis-SC, 2005.

- MARTINS, F.Q.; BATALHA, M.A. Vertical and horizontal distribution of pollination systems in Cerrado fragments of Central Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 50, p. 503-514, 2007.
- MICHENEAU, C.; FOURNEL, J.; WARREN, B.H. Orthoptera, a new order of pollinator. *Annals of Botany*. 2010. (www.aob.oxfordjournals.org).
- MORELLATO, L.P.C. Phenology, sex ratio, and spatial distribution among dioecious species of *Trichilia* (Meliaceae). **Plant Biology**, v, 6, p. 491-497, 2004.
- NERI, A.V.; CAMPOS, E.P.; DUARTE, T.G.; NETO, J.A.A.M.; SILVA, A.F.; VALENTE, G.E. Regeneração de espécies nativas lenhosas sob plantio de *Eucalyptus* em área de Cerrado na Floresta Nacional de Paraopeba, MG, **Brasil. Acta botânica brasílica**, v,19, p.369-376. 2005.
- NÓBREGA, M.G.S. Sistemas sexuais de espécies lenhosas de Restinga da RPPN Nossa Senhora do Outeiro de Maracaípe, em Ipojuca-PE. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais, Recife-PE, 2009.
- OLIVEIRA, P.E. Dioecy in the cerrado vegetation of central Brazil. **Flora**, v, 191, p.235-243. 1996.
- OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in Cerrado community of Central Brazil. **Flora**, v. 195, p. 311-329, 2000.
- OLLERTON, J.; ALARCON, R.; WASER, N.M.; PRICE, M.V.; WATTS, S.; CRANMER, L.; HINGSTON, A.; PETER, C.I.; ROTENBERRY, J. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, v. 103, p. 1471-1480, 2009.
- ONOFRE, F.F.; ENGEL, V.L.; CASSOLA, H. Regeneração natural de espécies de Mata Atlântica em sub-bosque de *Eucalyptus saligna* Smith. Em uma antiga unidade de produção florestal no Parque das Neblinas, Bertioga, SP. **Revista Scientia Forestalis**, v. 38, p. 39-52, 2010.
- ORMOND, W. T.; PINHEIRO, M. C. B.; H. A. DE LIMA. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, Série Botânica, v. 87, p. 1-24, 1991.
- ORMOND, W.T.; PINHEIRO, M.C.B.; LIMA, H.A.; CORREIA, M.C.R.; PIMENTA, M.L. Estudo das recompensas florais das plantas da restinga de Maricá, RJ. *Bradea*, v. 6, p. 179-195. 1993.
- PIJL, L. V. D. Principles of dispersal in higher plants. New York, *Springer-Verlag*, 1982.
- PIVELLO, V.R.; PETENON, D.; JESUS, F.M.; MEIRELLES, S.T.; VIDAL, M.M.; ALONSO, R.A.S.; FRANCO, G.A.D.C.; METZGER, J.P. Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade de borda. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, p. 845-859, 2006.

- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. The natural history of pollination. Harper Collins Publishers, London, 1996.
- RAMÍREZ, N.; BRITO, Y. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. *American Journal of Botany*, v. 77, p. 1260-1271, 1990.
- RAMÍREZ, N.; SERES, A. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in Venezuelan tropical cloud forest. ***Plant Systematics and Evolution***, v. 190, p. 129-142, 1994.
- RENNER, S.S.; RICKLEFS, R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants. ***American Journal of Botany***, v 82, p.596-606, 1995.
- RIBEIRO-SILVA, S.; MEDEIROS, M. B.; GOMES, B. M.; SEIXAS, E. N. C.; SILVA, M. A. P. 2012. Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. ***Check List*** 4: 744–751.
- RICHARDS, A.J. Plant breeding systems, 2a ed. Chapman & Hall, London, 1986.
- RUIZ ZAPATA, T.; M. T. K. ARROYO. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. ***Biotropica***, v.10, p. 221-230, 1978.
- SANTOS, M.J.L. Polinização por beija-flores no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2005.
- SAZIMA, I.; SAZIMA, C.; SAZIMA, M. Little dragons prefer flowers to maidens: A lizard that laps nectar and pollinates trees. ***Biota Neotropica***, v,5, p. 185-192, 2005.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER I, GOTTSBERGER G. 1988. A polinização de plantas do Cerrado. ***Revista Brasileira de Botânica*** 48: 651-663.
- SICK, H. 1997. Ornitologia Brasileira. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- SILVA, A.G.; GUEDES-BRUNI, R.R.; LIMA, M.P.M. Sistemas sexuais e recursos florais do componente arbustivo-arbóreo em mata preservada na reserva ecológica de Macaé de Cima. In: LIMA, H.C; GUEDES-BRUNI, R.R, (Orgs.). ***Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Rio de Janeiro: Jardim Botânico***, p.187–211, 1997.
- SILVA, M.C.N.A.; RODAL, M.J.N. Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. ***Acta Botanica Brasilica***, v. 23, p. 1040-1047, 2009.
- SILVA, C.I.; ARAÚJO, G.; OLIVEIRA, P.E.A.M. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. ***Acta Botanica Brasilica***, n. 26, v. 4, p. 748-760, 2012.
- SOUZA, P.B.; MARTINS, S.V.; COSTALONGA, S.R.; COSTA, G.O. Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea no sub-bosque de um povoamento de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, em Viçosa, MG, Brasil. ***Revista Árvore***, Viçosa, v.31, p.533-543, 2007.

STEFANELLO, D.; IVANAUSKAS, N.M.; MARTINS, S.V.; SILVA, E.; KUNZ, S.H. Síndromes de dispersão de diásporos das espécies de trechos de vegetação ciliar do rio das Pacas, Querência – MT. **Acta Amazonica**, v. 40, p. 141-150, 2010.

TANNER, E. V. Species diversity and reproductive mechanisms in Jamaican trees. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 18, p. 263-278, 1982.

TERBORGH, J. Community aspects of frugivory in tropical Forest, p. 371-384,. *In*: Estrada, A.; Fleming, T.H. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk, Dordrech.

VARASSIN, I.G.; XIMENES, B.M.S.; MOREIRA, P.A.; ZANON, M.M.F.; ELBL, P.; LOWENBERG-NETO, P.; MELO, G.A.R. Produção de néctar e visitas por abelhas em duas espécies cultivadas de *Passiflora* L. (Passifloraceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 251-255, 2012.

VIEIRA, D. L. M.; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. **Restoration Ecology**, v.14, n.1, p.11-20, 2006

YAMAMOTO, L.F.; KINOSHITA, L.S. & MARTINS, F.R. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecidua Montana, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, p. 553-573, 2007.

WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V.; WILLIAMS, N.M.; OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, v. 77, p. 1043-1060, 1996.

ZAPATA, R. T.; ARROYO, M. T. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica**, v.10, p. 221-230, 1978.

WASER, N. M.; OLLERTON, J. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago: University of Chicago Press. 2006.

WILLSON, M.F. *Plant reproductive ecology*. John Wiley e Sons, New York. 1983.

WILLSON, M.F. Sexual selection in plants: perspectives and overview. The **American Naturalist** 144,p. 13-39, 1994.

WEIBLEN, G.D.; OYAMA, R.K.; DONOGHUE, M.J. Phylogenetic analysis of dioecy in monocotyledons. **American Naturalist**, 155, p. 46–58, 2000.

WUNDERLE, J.R.J.M. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* **99**:223-235. 1997.

CAPITULO 1

Atributos reprodutivos de espécies arbustivas em uma área de mata úmida no nordeste do Brasil

Manuscrito a ser submetido ao periódico: *Annals of Botany*

Atributos reprodutivos de espécies arbustivas de mata úmida no nordeste do Brasil

Leonardo Barbosa da Silva,^{1,2} Jacilene Bezerra da Silva,^{1,2} Margareth Ferreira Sales² & Cibele Cardoso de Castro^{1,2,3}

1. Laboratório de Ecologia Reprodutiva de Angiospermas, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. E-mail: lb_silva@yahoo.com.br

2. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

3. Autor para correspondência - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Garanhuns - Av. Bom Pastor, s/n, Boa Vista, Garanhuns, PE, CEP: 55292-270. E-mail: cibelecastro@hotmail.com

RESUMO

- Estudos relacionados às estratégias reprodutivas de comunidades vegetais podem nos revelar informações que auxiliam na compreensão da dinâmica das interações entre as espécies, processos estes necessários para a manutenção da diversidade em diferentes ecossistemas. Nas florestas tropicais há uma grande diversidade de mecanismos envolvidos na reprodução das plantas, como mostrado em estudos desenvolvidos em diversos ecossistemas. No entanto, pouco se conhece a respeito dos padrões reprodutivos de espécies de Mata Úmida. Este trabalho tem como objetivo caracterizar os sistemas sexuais, de polinização e de dispersão de espécies arbustivas de Mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil.
- Foram realizadas visitas mensais entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013, quando dados de biologia reprodutiva (sistema sexual, sistemas de polinização e de dispersão) foram coletados.
- Foram identificadas 68 espécies distribuídas em 43 gêneros e 26 famílias. A maior parte das espécies é hermafrodita (88,23%), seguidas por espécies monóicas (7,35%), dióicas (2,94%) e andromonóicas (1,47%). A predominância de flores claras, em forma de disco e tubo, tamanho médio a pequeno e apresentando pólen e néctar como principal recurso resultou em uma convergência dos sistemas de polinização para a entomofilia (98,53%), e a melitofilia foi a síndrome mais frequente (64,70%), seguida de espécies polinizadas por diversos pequenos insetos (20,58%), esfingofilia, cantarofilia, miofilia e psicofilia que juntas representam 14,72%. A dispersão realizada por animais apresentou maior ocorrência (77,61%) seguida de autocoria (13,43%) e anemocoria (7,46%).
- A alta frequência de espécies hermafroditas com sistema de polinização realizado por insetos e dispersas por animais corrobora com diversos estudos realizados em diferentes ecossistemas tropicais, confirmando uma tendência nestes ambientes.

PALAVRAS-CHAVE: dispersão de sementes, hermafroditismo, melitofilia, polinização, sistema sexual, zoocoria

INTRODUÇÃO

Estudos abordando características reprodutivas de comunidades vegetais são importantes por que ajudam a esclarecer interações entre os visitantes florais, dispersores e plantas, bem como os padrões de fluxo gênico das populações e as relações filogenéticas entre as espécies (Richards, 1997; Barrett, 2003). A polinização e a dispersão de diásporos são processos ecológicos determinantes para o sucesso reprodutivo das plantas, tornando-se muitas vezes interações tão específicas, que sua quebra pode levar à perda de espécies vegetais e animais no mesmo ou em diferentes habitats (Terborgh, 1986; Corlett e Turner, 1997; Machado e Lopes, 2004).

O conjunto de características florais tais como recurso disponibilizado, odor, cor, formato e tamanho podem facilitar ou impedir o acesso dos visitantes, caracterizando os sistemas de polinização (Faegri e Van der Pijl, 1979). Entretanto, esta associação vem sendo questionada com base em evidências de que muitas flores são visitadas por um grande número de polinizadores generalistas (Mayfield et al., 2001; Waser e Ollerton, 2006; Ollerton et al., 2009). Porém, autores como Fenster et al. (2004), Machado e Lopes (2004), Martins (2005) e Danieli-Silva et al. (2011) têm relatado que frequentemente a comunidade de polinizadores converge com os sistemas de polinização, tornando sua abordagem um importante meio para compreender a diversidade dos atributos florais e polinizadores.

A dispersão de diásporos é um processo subsequente à polinização que possibilita que as plantas tenham suas sementes levadas para locais propícios à germinação, suficientemente longe das altas densidades populacionais e das altas taxas de predação e competição próximo às plantas de origem (Jazen, 1970; Howe e Miriti, 2004), influenciando a distribuição espacial dos indivíduos (Howe, 1990). Estudos sobre sistemas de dispersão são importantes para o entendimento de processos de sucessão vegetal envolvidos na dinâmica das comunidades vegetais e animais, bem como na regeneração de florestas degradadas (Howe e Smallwood, 1982; Wunderlee, 1997; Morellato, 2006).

Em florestas tropicais estima-se que até cerca de 90% das espécies vegetais lenhosas sejam polinizadas e tenham seus diásporos dispersos por animais (Howe e Smallwood, 1982; Jordano, 2000). Vários fatores como a forma de vida das plantas, abundância, estrato vegetacional, sistema sexual, entre outros também podem determinar o grau de especificidade das relações entre as flores e seus visitantes e os diásporos e seus dispersores (Pijl, 1982; Johnson e Steiner, 2000; Jordano, 2000), tornando essas interações bióticas processos-chave para manutenção de comunidades vegetais e animais em diferentes ecossistemas (Bawa, 1990; Howe e Mariti, 2000).

A Floresta Nacional do Araripe é a primeira Unidade de Conservação da Natureza criada no Brasil em 1946 (Brasil, 2005), estando entre as 27 áreas com alta relevância biológica no país (Silva et al., 2004). É considerada de grande importância para a manutenção do equilíbrio ecológico da região, bem como social, pois dela diversas comunidades humanas locais retiram produtos alimentícios, medicinais e para combustível (Ibama, 2011). Nesse contexto se torna importante a produção de estudos que ajudem a compreender os processos biológicos, no intuito de garantir a conservação da biodiversidade.

Assim este trabalho tem como objetivo caracterizar os atributos reprodutivos da comunidade vegetal arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. Nossa hipótese é de que as proporções dos atributos reprodutivos apresentem uma predominância do sistema sexual hermafrodita, do sistema de polinização entomófilo e dispersão zoocórica, não diferindo das registradas para as comunidades lenhosas de outras formações florestais tropicais úmidas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A Floresta Nacional do Araripe (FLONA) ocupa 38.626,32 ha da Chapada do Araripe, ao sul do estado do Ceará, Nordeste do Brasil. Abrange os municípios de Barbalha, Crato, Jardim e Santana do Cariri, se estende entre as latitudes “07°11’42” a 07°28’38” S e

longitudes 39°13'28" a 39°36'33" W (Figura 1) (Ribeiro-Silva et al., 2012). Sob influência do clima tropical quente e úmido, a FLONA apresenta uma estação chuvosa de janeiro a maio com uma média pluviométrica anual de 1090.9 mm e média de temperatura anual de 24° a 26°C (IPECE, 2012).

O estudo foi desenvolvido em áreas de mata úmida localizadas na vertente nordeste da FLONA Araripe. Esta formação florestal ocupa cerca de 11% da área da reserva (Ibama, 2004) e destoa da paisagem semi-árida circundante devido à presença de uma grande quantidade de nascentes de água, bem como pela umidade nebulosa captada em altitudes entre 600 e 800 metros (Figueiredo, 1997).

Coleta de material botânico

A coleta do material botânico foi realizada mensalmente, no período de fevereiro de 2012 a janeiro de 2013 em caminhadas realizadas ao longo de áreas de mata úmida (cerca de 100 ha). Foram consideradas espécies arbustivas aquelas que apresentavam altura entre um e três metros, caule principal lenhoso com ramificações secundárias e $DAP \leq 15$ cm (Bernacci e Leitão Filho, 1996). Foram coletadas amostras de todas as espécies arbustivas (em estágio reprodutivo), as quais foram processadas de acordo com as técnicas usuais de coleta e processamento de vegetais segundo Santos et al. (2010). As plantas foram identificadas com o auxílio de especialistas, o sistema de classificação utilizado foi o APG III (Chase e Reveal, 2009) e o material testemunho foi depositado no acervo do herbário Dárdano de Andrade Lima- IPA e no herbário Caririense Dárdano de Andrade Lima (HCDAI/URCA).

Sistemas sexuais

Os sistemas sexuais foram determinados a partir de observações das flores em campo, em laboratório e por revisão bibliográfica. Para as análises, botões em pré-antese foram fixados em etanol 70% (30 botões de cinco indivíduos por espécie; seis botões por

indivíduo). Para testar a funcionalidade dos verticilos reprodutivos, a viabilidade dos primeiros 200 grãos de pólen foi avaliada em uma antera por botão, através do teste colorimétrico com carmim acético (Dafni, 1992), foi registrada a presença de óvulos e acompanhado o desenvolvimento de frutos em 50 botões marcados em cinco indivíduos (10 botões por indivíduo) por espécie. As espécies foram classificadas de acordo com Richards (1986) em hermafroditas (indivíduos cujas flores têm anteras deiscentes, pólen viável e ovário capaz de produzir fruto), monóicas (flores masculinas e femininas em um mesmo indivíduo), dioicas (indivíduos com flores masculinas ou femininas) e andromonóicas (indivíduos com flores hermafroditas e indivíduos com flores unissexuais masculinas).

Sistemas de polinização

Os sistemas de polinização (*sensu* Faegri e Van der Pijl, 1979) de cada espécie foram determinados através da análise das características florais, observadas em campo e em laboratório, baseando-se em Machado e Lopes (2004). Para cada espécie foram registrados os seguintes atributos florais: tamanho, cor, principal recurso disponível e tipo floral. Para o tamanho floral foram medidas 30 flores coletadas de cinco indivíduos diferentes (seis flores por indivíduo) por espécie e classificadas como (1) pequenas: ≤ 10 mm; (2) médias: $> 10 \leq 20$ mm; (3) grandes: $> 20 \leq 30$ mm e (4) muito grande: medindo mais de 30 mm. As flores foram enquadradas em sete categorias de cores, considerando a cor predominante mais conspícua: (1) branca; (2) vermelha; (3) verde; (4) amarela; (5) laranja; (6) lilás/violeta e (7) marrom. Cinco classes de recursos florais foram consideradas: (1) pólen; (2) néctar; (3) óleo; (4) pólen/néctar e (5) abrigo e/ou partes florais para alimentação. Seis tipos florais foram considerados: (1) tubo; (2) disco; (3) pincel; (4) estandarte, (5) inconspícuo (atribuído a flores muito pequenas, até 4 mm) e (6) campânula.

Para estimar as frequências dos sistemas de polinização, as espécies foram classificadas em grupos de acordo com o principal vetor de polinização: (1) vento; (2) insetos

(abelhas, vespas, borboletas, mariposas, esfingídeos, moscas, besouros e diversos pequenos insetos); (3) beija-flores e (4) morcegos. Para determinação dos visitantes florais e polinizadores foram realizadas observações focais durante o período de floração das espécies, em cerca de 10 indivíduos de cada espécie. As observações foram realizadas em sessões de 20 minutos distribuídos entre as 05h00 e 17h00 para as espécies de antese diurna e entre 17h30 e 23h00 para as espécies de antese noturna, totalizando 136 horas de observações. Os principais agentes polinizadores foram fotografados e /ou capturados para posterior identificação.

Sistemas de dispersão

Os sistemas de dispersão foram determinados de acordo com as categorias e critérios propostos por Pijl (1982), sendo estas: 1) espécies anemocóricas – apresentam mecanismos que facilitam a dispersão pelo vento como alas e plumas; 2) autocóricas – espécies que dispersam seus diásporos por mecanismos de auto-dispersão como, a deiscência explosiva ou gravidade e 3) zoocóricas – espécies que apresentam atrativos e/ou formas alimentares em seus diásporos e aquelas com estruturas adesivas, como ganchos, cerdas e espinhos. Para as espécies zoocóricas foram realizadas observações focais para determinação dos animais dispersores durante o período de frutificação. As observações foram realizadas em sessões de 30 minutos distribuídas entre as 05h00 e 16h00 totalizando 112 horas de observação. Os animais dispersores quando possível foram fotografados e posteriormente identificados. Também foram coletadas quando encontradas aleatoriamente, fezes de animais contendo sementes.

Análise de dados

A comparação entre frequências dos sistemas sexuais foi realizada utilizando o teste G (Zar, 1996) considerando α de 5% de probabilidade, usando o programa Bio Estat versão 5.0 (Ayres et al., 2000). Para obter uma análise exploratória sobre os atributos florais e os

sistemas de polinização das espécies arbustivas, foi utilizada a análise de componentes principais (PCA) utilizando o programa Canoco 4.5. (Ter Braak e Smilauer, 2002).

RESULTADOS

Foram identificadas 68 espécies de plantas distribuídas em 43 gêneros e 26 famílias. A família com maior riqueza foi Melastomataceae, com (10 espécies), representando 14,92% do total amostrado, seguida por Rubiaceae (7 espécies- 14,44%), Myrtaceae, Euphorbiaceae e Fabaceae com (5 espécies cada- 7,46%), Solanaceae (4 espécies- 5,97%) e Ochinaceae (3 espécies- 4,47%). Juntas essas famílias corresponderam a 26,92% do total, concentrando 61,19% das espécies encontradas (Tabela 1).

Sistema sexual

A frequência de espécies hermafroditas foi de 88,23%, monóicas de 7,35%, dióicas de 2,94% e andromonóicas de 1,47% (uma espécie) (Tabela 1). A frequência de espécies hermafroditas foi maior do que os demais sistemas sexuais encontrados (monoícia: $G = 40,2200$; $P < 0,0001$; dioícia: $G = 48,6142$; $P < 0,0001$; andromonoícia $G = 54,1342$; $P < 0,0001$), entretanto não houve diferença significativa entre as frequências dos demais sistemas sexuais: monóico comparado com dióico ($G = 0,6796$; $P = 0,4097$); monóico com andromonóico ($G = 1,9274$; $P = 0,1650$) e dióico com andromonóico ($G = 0,3398$; $P = 0,5599$).

Entre as espécies que tiveram a viabilidade polínica analisada, cerca de 60% apresentaram alta viabilidade (entre 95% e 100%); a família Melastomataceae apresentou os menores índices de viabilidade (entre 14,70% e 37%) (Tabela 1). A formação de frutos e sementes foi registrada em todas as espécies estudadas.

Sistemas de polinização

A maioria das espécies apresentaram flores de tamanho médio (47,05%) e pequeno (35,29%), seguidas de flores muito grandes (11,76%) e grandes (5,88%). Branca foi a cor predominante, seguida de amarela e lilás/violeta. Flores do tipo disco (abertas) foram as mais frequentes (59,61%), seguidas de tubulares (19,23%), inconspícuas (9,61%) e estandarte

(9,61%) (Tabela 1). Foi registrada uma grande variedade de recursos florais, tais como néctar, pólen, óleo, néctar/pólen e abrigo e/ou partes florais. O recurso mais frequente foi o pólen (46,15%) seguido de néctar (30,76%), pólen/néctar (17,30%), abrigo/partes florais (3,84%) e óleo (1,92%) (Tabela 1 e Figura 2).

Os atributos florais observados convergiram principalmente para a polinização realizada por insetos (98,53%). Dentre as espécies, 64,70% foram consideradas melitófilas, seguidas de espécies polinizadas por diversos pequenos insetos (20,58%). As espécies polinizadas por esfingídeos, besouros, morcegos e borboletas corresponderam a 14,72% da comunidade; não foi registrada a presença de espécies ornitófilas (Tabela 1 e Figura 3). Entre as espécies melitófilas, 45,45% apresentaram flores com anteras de abertura poricida (Figura 4).

Durante as observações focais para registro dos polinizadores foi possível identificar 23 espécies de abelhas distribuídas em cinco tribos (Bombini, Centridini, Euglossini, Meliponini e Xylocopini) pertencentes à família Apidae, bem como seis espécies da família Halictidae. Foram registradas três espécies de esfingídeos (*Aellopos titan*, *Agrius cingulatus* e *Cocytius antaeus*, Sphingidae), uma espécie de besouro (*Cyclocephala atricapilla*, Dynastidae), uma espécie de morcego (*Glossophaga* sp., Phyllostomidae) e seis espécies de aves, sendo quatro de beija-flores (*Amazilia fimbriata*, *Chlorostilbon lucidus*, *Chrysolampis mosquitus* e *Eupetomena macroura*, Trochilidae) e duas espécies de aves passeriformes (*Dacnis cayana*, Thraupidae e *Coereba flaveola*, Coerebidae) (Figura 5).

Na análise de componentes principais (PCA) os sistemas de polinização sofreram influência dos atributos florais ordenados no eixo PCA 1 (62%) e PCA 2 (26%). Os sistemas de polinização com vetores mais longos foram os realizados por abelhas vibradoras, abelhas não vibradoras e pequenos insetos (Figura 6).

Sistemas de dispersão

A maioria das espécies produziu diásporos zoocóricos (77,61%), seguidas de espécies autocóricas (13,43%) e anemocóricas (7,46%) (Tabela 1, Figura 7). Durante as observações

focais foi possível identificar 13 espécies de aves distribuídas em três ordens e oito famílias (Tabela 2) que engoliram frutos inteiros ou partes, contendo grande número de sementes, ou ainda se deslocando com algum tipo de diásporo de 16 das 68 espécies estudadas. Também foi observado mamíferos se alimentando de frutos, como dois indivíduos de *Mazama gouazoubira* (Cervidae) ingerindo frutos de *Eugenia puniceifolia* (Myrtaceae). Foram coletadas duas amostras de fezes de *Cerdocyon thous* (Carnivora, Canidae) e uma de *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) contendo sementes intactas de *Annona coriacea* (Annonaceae).

DISCUSSÃO

A predominância de flores hermafroditas, seguidas de monóicas e dióicas, é um padrão também encontrado em outros estudos em florestas úmidas no Brasil (Araújo et al., 2009), no Panamá (Croat, 1979), na Venezuela (Ramírez e Brito, 1990), em florestas secas no Brasil (Machado e Lopes, 2003; Machado et al., 2006), no México (Bullock, 1985; Tabla e Bullock; 2002) e em Restingas no Brasil (Ormond et al., 1991). De acordo com Richards (1986), o hermafroditismo é o sistema sexual mais difundido entre as angiospermas, entretanto em florestas temperadas esse sistema não ocorre em altas proporções (Gross, 2005).

Espécies andromonóicas são raras, ocorrendo em menos de 2% das angiospermas (Bawa e Beach, 1981; Torices et al., 2011), tendo sua baixa frequência confirmada em estudos realizados por Machado et al. (2006) na Caatinga e ausência em florestas úmidas no Nordeste (Cara, 2006; Araújo et al., 2009). Alguns estudos apontam a relação de ocorrência desse sistema com certo número de famílias, tais como Solanaceae (Diggle, 1994) e Fabaceae (Ortiz et al., 2003; Calviño e Galetto, 2010; Casimiro-Soriguer et al., 2012).

A funcionalidade dos verticilos reprodutivos é uma condição fundamental para classificação dos sistemas sexuais (Richards, 1986), entretanto estudos que levam em consideração esta abordagem geralmente são realizados apenas em nível de espécie (Lenza e

Oliveira, 2005; Amorim e Oliveira, 2006; Neves et al., 2010; Gama et al., 2011). A produção e viabilidade dos grãos de pólen possibilitam a fecundação dos óvulos e a consequente formação de frutos e sementes (Shivanna e Rangaswamy, 1992). A maioria das espécies estudadas apresentou uma alta viabilidade polínica e produção de óvulos, o que pode explicar a formação de frutos e sementes em todas as espécies. Já a baixa viabilidade polínica observada na família Melastomataceae é uma característica presente em muitas espécies do grupo, que podem produzir frutos por apomixia (Goldenberg e Varassin, 2001).

Flores pequenas, inconspícuas e com cores claras, como branca e tons de verde encontradas neste estudo também foram encontradas no Brasil em florestas úmidas (Cara, 2006; Araújo et al., 2009), na Caatinga (Machado e Lopes, 2004) e em florestas úmidas da Venezuela (Ramirez et al., 1990). Entretanto, foram as flores de tamanho médio do tipo disco e com cores brancas seguidas de amarelas que predominaram na comunidade estudada, resultado semelhante ao encontrado por Cascaes (2012) em uma floresta ribeirinha no Sul do Brasil.

O pólen como recurso floral mais frequente, também foi registrado por Ramírez et al. (1990) em uma assembléia de plantas arbustivas em floresta úmida na Venezuela e por Araújo et al. (2009) em floresta úmida do nordeste do Brasil. Esse tipo de recompensa floral ocorre principalmente em flores com anteras poricidas, polinizadas por abelhas que vibram o corpo durante as visitas (Buchmann, 1983). A alta frequência de espécies com anteras poricidas registradas no presente estudo está relacionada ao grande número de espécies de Melastomataceae seguidas por Solanaceae, Ochnaceae e Fabaceae.

As observações dos visitantes florais confirmaram a convergência dos atributos florais na atração de determinados grupos de polinizadores, principalmente abelhas, sendo possível determinar sistemas de polinizações específicos, tais como: a) polinização por vibração, em espécies com anteras poricidas, realizada exclusivamente por determinadas espécies de abelhas das tribos Bombini, Centridini, Meliponini, Xylocopini e da família Halictidae dentre

outras (Buchmann, 1983); b) polinização de flores de *Annona coriacea* pelo besouro *Cyclocephala atricapilla*, que em Cerrado é considerado seu agente polinizador exclusivo (Gottsberger, 1994); c) flores de Malpighiaceae polinizadas por abelhas da tribo Centridini, que são especialistas na coleta de óleos florais, utilizando este recurso na dieta de suas larvas e tornando-se polinizadores-chaves para estas espécies de plantas (Vogel, 1990; Machado, 2002; Alves dos Santos et al., 2007; Ribeiro et al., 2008; Bezerra et al., 2009). Por outro lado, apesar de não terem sido registradas espécies que se enquadraram na síndrome da ornitofilia, foram observadas várias espécies de aves visitando flores de morfologias variadas. Foram vistas aves explorando o néctar durante o dia em flores noturnas polinizadas por esfingídeos e morcegos, bem como outras espécies nas quais o néctar podia ser explorado facilmente. É importante ressaltar que quando espécies ornitófilas de outros hábitos (arbóreas, herbáceas e lianas) estavam floridas, a visitação a espécies não ornitófilas diminuiu. Esse comportamento oportunista de substituir os recursos alimentares pode ajudar a manter essas aves na comunidade durante todo o ano (Machado e Lopes, 2003). Além disso, esses dados corroboram os trabalhos que questionam a validade do conceito de síndromes de polinização (eg. Ollerton, 2009), especialmente em ambientes tropicais.

A polinização por esfingídeos ocorreu principalmente na família Rubiaceae, e alguns estudos indicam uma forte relação entre esses insetos e flores dessa família (Vogel, 1990; Darrault e Schindwein, 2002; De Avila Junior et al., 2010). Já a polinização por morcegos foi observada apenas em uma espécie, a importância desses animais na polinização tem sido relatado principalmente para espécies arbóreas (Proctor, 1996; Machado e Lopes, 2004).

A grande quantidade de espécies zoocóricas encontrada é uma característica presente nos estratos inferiores das florestas tropicais (Roth, 1987; Morellato e Leitão Filho, 1992; Killeen, 1998; Batalha e Montovani, 2000; Kinoshita et al., 2006; Yamamoto et al., 2007; Silva et al., 2012). De acordo com Fenner (1985), a zoocoria está associada ao estado de sucessão e conservação das comunidades, diminuindo a ocorrência em florestas perturbadas

ou em estágios iniciais de sucessão. Nas florestas tropicais esses diásporos são dispersos primariamente por vertebrados frugívoros (Jordano 1992); dentre esses, as aves e mamíferos se destacam (Fleming, 1987; Galetti, 1996; Galletti et al., 2000; Jordano, 2000; Cáceres et al., 2002).

Um grande número de aves foi observado consumindo frutos e possibilitando a dispersão de sementes, dentre elas podemos destacar *Penelope superciliares*, que pertence a um dos grupos de aves mais importantes na dispersão de grandes sementes nas florestas tropicais (Howe, 1984; Galletti et al., 1997; Zaca et al., 2006), e *Antilophia bokermanni*, endêmica das áreas de mata úmida da Chapada do Araripe, considerada uma das espécies de aves mais ameaçadas do mundo (Snow, 2004; Girão e Albano, 2008). De acordo com Linhares (2009), essa ave tem sua dieta composta por vários frutos que ocorrem ao longo de cursos de água, como os frutos de Melastomataceae e Rubiaceae observados no presente estudo.

Interferências causadas nesses ecossistemas, tais como a remoção local da fauna associada à dispersão pode levar à perda de espécies vegetais que dependam desses animais para completar seu ciclo reprodutivo (Dirzo e Domingues, 1986; Terborgh, 1986; Silva e Tabarelli, 2000). Na área de estudo foi possível observar armadilhas para camuflagem de caçadores e diversos vestígios de animais caçados como penas e outras partes do corpo de *Penelope supersiliaris*, *Mazama gouazoubira* e *Didelphis albiventris*. Nas florestas tropicais, grande parte da biomassa de vertebrados pertence a animais frugívoros (Eisenberg, 1980), conseqüentemente com a atividade de caça suas populações são diminuídas ou extintas, influenciando a dinâmica e recrutamento de plântulas (Silva e Tabarelli, 2000; Wright 2003).

Os resultados encontrados no presente estudo corroboram a hipótese de que os atributos florais, sistemas sexuais, sistemas de polinização e dispersão compõem a diversidade de interações entre animais polinizadores, principalmente abelhas, animais dispersores e espécies arbustivas de mata úmida na floresta nacional do Araripe.

REFERÊNCIAS

- Alves dos Santos I, Machado IC, Gaglianone MC. 2007.** História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* **11**: 242-255.
- Amorim FW, Oliveira PE. 2006.** Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*. **29**: 353-362.
- Araújo JLO, Quirino Z G M, Neto P C G, Araújo AC. 2009.** Síndromes de polinização ocorrentes em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. *Biotemas*, **22**: 83- 94.
- Bawa KS. 1990.** Plant–pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**: 399–422.
- Barret SCH. 2003.** Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **358**: 991–1004.
- Batalha M, Mantovani W. 2000.** Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* **60**: 129-145.
- Bernacci LC, Leitao-Filho HF. 1996.** Flora fanerogâmica da floresta da Fazenda São Vicente, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* **19**: 149-164.
- Bezerra ES, Lopes AV, Machado IC. 2009.** Biologia reprodutiva de *Byrsonima gardneriana* A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas Centris (Centridini) no Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. **32**: 95-108.
- Brasil. 2005.** Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. (IBAMA). Plano de Manejo da Floresta Nacional do Araripe. Brasília 323p.
- Buchmann SL. 1983.** Buzz pollination in angiosperms. In Jones CE, Litter R, eds, **Handbook of experimental pollination biology**, 73-113.
- Bullock, S. H. 1985.** Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **17**: 287-301.
- Cáceres NC. 2002.** Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum *Didelphis albiventris* in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **37**:97-104.
- Calvino A, Galetto L. 2010.** Variation in sexual expression in relation to plant height and local density in the andromonoecious shrub *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae). *Plant Ecology* **209**: 37–45.
- Cara PAA. 2006.** Efeito de borda sobre a fenologia, as síndromes de polinização e a dispersão de sementes de uma comunidade arborea na Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil, 100pp.

Cascaes MF. 2012. Fenologia reprodutiva e sistemas de polinização e dispersão em formação florestal ribeirinha no Parque Estadual da Serra Furada, Orleans, SC. Dissertação (Mestrado) - Universidade do Extremo Sul Catarinense, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Criciúma- SC, Brasil

Casimiro-Soriguer R, Herrera J, Talavera S. 2012. Andromonoecy in an Old World Papilionoid legume, *Erophaca baetica*. *Plant Biology* **15**: 353–359.

Chase MW, Reveal JL. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**: 122–127.

Colonetti S, Citadini-Zanette V, Martins R, Santo R, Rocha E, Jarenkow JA. 2009. Florística e estrutura fitossociológica em floresta ombrófila densa submontana na barragem do rio São Bento, Siderópolis, Estado de Santa Catarina. *Acta Scientiarum Biological Sciences* **31**: 397-405.

Corlett RT, Turner IM. 1995. Long-term survival in tropical forest remnants in Singapore and Hong Kong. In: W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*, University of Chicago Press, Chicago 333-345.

Costa I.R, Araújo FS, Lima-Verde L.W. 2004. Flora e aspectos autoecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **18**: 759-770.

Croat TB. 1979. The sexuality of the Barro Colorado Island flora (Panama). *Phytologia* **42**: 319-348.

Dafni A. 1992. *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford: Oxford University Press.

Danielli-Silva A, Souza JMT, Donatti AJ, Campos R.P, Vicente-Silva J, Freitas L, Varassin IG. 2011. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos*, *in press*.

Darrault OR, Chlindwein CS. 2002. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) no Tabuleiro Paraibano, Nordeste do Brasil: Abundância, riqueza e relação com plantas esfingofilas. *Revista Brasileira de Zoologia* **19**: 429–443.

Diggle PK. 1994. The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae): phenotypic plasticity and ontogenetic contingency. *American Journal of Botany* **81**: 1354–1365.

De Avila Junior RS, Cruz-Barros MAV, Correa MAS, Sazima M. 2010. Tipos polínicos encontrados em esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em área de Floresta Atlântica do Sudeste do Brasil: uso da palinologia no estudo de interações ecológicas. *Revista Brasileira de Botânica* **33**: 415-424.

- Dirzo R, Dominguez, CA. 1986.** Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In A. Estrada and T. H. Fleming [eds.], *Frugivores and seed dispersal*, 237–249. Junk, Dordrecht, Netherlands.
- Eisenberg JF. 1980.** The density and biomass of tropical mammals, p. 35-55. In Soule ME, Wilcox AB. (eds.). *Conservation Biology. An evolutionary – ecological perspective* (eds.). Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Faegri K, Van der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology.** Oxford: Pergamon Press.
- Fenner M. 1985. Seed Ecology.** Chapman e Hall, London.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash M, Thonson D. 2004.** Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 375-403.
- Figueiredo MA. 1997. Unidades Fitoecológicas.** Fortaleza: IPLACE.
- Fleming TH. 1987.** Patterns of tropical vertebrate frugivory diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 91-109.
- Galetti M. 1996.** Fruits and frugivores in a Brazilian Atlantic forest. Ph.D. Thesis, University of Cambridge.
- Galetti M, Martuscelli P, Olmos F, Aleixo A. 1997.** Ecology and conservation of the jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic forest of Brazil. *Bio. Conservation*. **82**: 31-39.
- Galleti M, Laps R, Pizo MA. 2000.** Frugivory by tucans (Ramphastidae) at two altitude in the Atlantic forest of Brazil. *Biotropica* **32**: 842-850.
- Gama LU, Barbosa AAA, Oliveira PEAM. 2001.** Sistema sexual e biologia floral de *Pouteria ramiflora* e *P. torta* (Sapotaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **34**, n.3, p.375-387.
- Girão, W, Albano C. 2008.** *Antilophia bokermanni* Coelho & Silva 1998. In *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*. (eds. A. B. M. Machado, G. M. Drummond & A. P. Paglia), 588-589. v. II. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente e Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas.
- Gottsberger G. 1994.** As anonáceas do cerrado e a sua polinização. *Revista Brasileira Biologia*. **54**: 391 402.
- Goldenberg R, Varassin IG. 2001.** Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **24**: 283-288.
- Gross CEA. 2005.** Comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes – more monoecy but why? *American journal of Botany* **92**: 907-919.

Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, p.201-228.

Howe HF. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* **30**: 261-280.

Howe HF. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implication for seedling demography. In: K.S. Bawa and M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Pp. 191-218. Parthenon Publishing group, Paris, France.

Howe HF, Mariti MN. 2000. No question: Seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 434-436.

Howe HF, Mariti MN. 2004. When seed dispersal matters. *Bioscience*, **54**: 651-660.

IBAMA. 2004. Plano de Manejo da Floresta Nacional do Araripe. Brasília: Ibama. 318 p.

IBAMA, recursos florestais do Araripe. Disponível em: www.ibama.gov.br/recursosflorestais/araripe, acesso em 20 de fevereiro de 2013.

IPECE. 2012. Perfil básico municipal. Electronic Database accessible at http://www.ipece.ce.gov.br/publicacoes/perfil_basico/perfil-basico-municipal-2011. Captured on 8 May.

Janzen, DH. 1970. Herbivores and the tree species in tropical forest. *American Naturalist* **104**: 501-528.

Johnson SD, Steiner KE. 2000. Generalization *versus* specialization in plant pollination systems. *Tree* **15**: 140-143.

Jordano P 1992. Fruits and frugivory. In: Fenner M, ed. *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. Wallingford: CAB International, 105-156.

Jordano P. 2000. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (Ed). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford, UK: Commonwealth Agriculture Bureau International, p. 125-166.

Killeen TJ, Jardim A, Mamani F, Rojas N. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 803-827.

Kinoshita LS, Torres RB, Forni-Martins ER, Spinelli T, Ahn YJ, Constâncio SS. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP. *Acta Botanica Brasilica* **20**: 313-327.

Lenza E, Oliveira PG. 2005. Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triângulo Mineiro, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. **28**:179-190.

Linhares KV. 2009. Espécies vegetais estratégicas à conservação de *Antilophia bokermanni*, ave ameaçada e endêmica da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil: riqueza, uso e distribuição temporal de recursos. **Tese de Doutorado** – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

Machado IC, Lopes AV. 2003. Recursos Florais e Sistemas de Polinização e Sexuais em Caatinga. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC, eds. **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Universitária, 515-563.

Machado IC, Lopes AV. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* **94**: 365–376.

Machado IC, Lopes AV, Sazima M. 2006. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* **97**: 277–287.

Matallana G, Wendt T, Araujo DSD, Scarano FR. 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* **92**: 1513–1519.

Martins R. 2005. Florística, estrutura fitossociológica e interações interespecíficas de um remanescente de Floresta Ombrófila Densa como subsídio para recuperação de áreas degradadas pela mineração de carvão, Siderópolis, SC. **Dissertação (Pós-Graduação em Biologia Vegetal)**. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis-SC, Brasil.

Martins FQ, Batalha MA. 2007. Vertical and horizontal distribution of pollination systems in Cerrado fragments of Central Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **50**: 503-514.

Mayfield MM, Waser NM, Price MV. 2001. Exploring the ‘Most Effective Pollinator Principle’ with complex flowers: bumble bees and *Ipomopsis* aggregate. *Annals of Botany* **88**:591–596.

Morellato LPC, Leitão-Filho HLF. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. Pp. 112-141. In: L.P. Morellato (ed.). **História natural da Serra do Japi-ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Campinas, Editora da Unicamp.

Morellato LPC. 2006. Phenology, sex ratio, and spatial distribution among dioecious species of *Trichilia* (Meliaceae). *Plant Biology* **6**:491-497.

Neves EL, Funch LS, Viana BF. 2010. Comportamento fenológico de três espécies de *Jatropha* (Euphorbiaceae) da Caatinga, semi-árido do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. **33**:155-166.

Oliveira PE, Gibbs PE. 2000. Reproductive biology of woody plants in a Cerrado community of Central Brazil. *Flora* **195**: 311–329.

Ollerton J, Alarcon R, Waser NM, Price MV, Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter CI, Rotenberry J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* **103**:1471-1480.

Ormond WT, Pinheiro MCB, Lima HA, Correia MCR, Castro AC 1991. Sexualidade das plantas da restinga de Marica, RJ. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro* **87**: 1-24.

Ortiz PL, Arista M, Oliveira PE, Talavera S. 2003. Pattern of flower and fruit production in *Stryphnodendron adstringens*, an andromonoecious legume tree of Central Brazil. *Plant Biology* **5**: 592–599.

Pijl LV. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Berlim, Springer-Verlag.

Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. The natural history of pollination. London: Harper Collins Publishers.

Quirino ZGM. 2006. Fenologia, síndromes de polinização e dispersão e recursos florais de comunidade de caatinga no Cariri paraibano. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife-PE, Brasil.

Ramirez N, Brito Y 1990. Reproductive biology of a Tropical Palm Swamp community in the venezuelan Llanos. *American Journal of Botany* **77**: 1260-1271.

Ramirez N, Gil C, Hokche O, Seres A, Brito Y. 1990. Biologia floral de una comunidade arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **77**: 383-397.

Ribeiro EKMD, Rego MMC, Machado ICS. 2008. Cargas polínicas de abelhas polinizadoras de *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): fidelidade e fontes alternativas de recursos florais. *Acta botânica brasílica*. **22**: 165-171.

Ribeiro-Silva S, Medeiros MB, Gomes BM, Seixas ENC, Silva MAP. 2012. Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. *Check List* **4**: 744–751.

Richards AJ. 1997. Plant breeding systems, London: Chapman & Hall.

Richards AJ. 1986. Plant breeding systems, 2a ed. Chapman & Hall, London.

Renner S, Ricklefs R. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* **82**: 596-606.

Roth I. 1987. Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types. Dordrecht, Dr W. Junk Publishers.

Santos LL, Vieira FJ, Nascimento LGS, Silva ACO, Sousa GM. 2010. Técnicas para coleta e processamento de material botânico e suas aplicações na pesquisa etnobotânica. In: Albuquerque UP, Lucena RFP, Cunha LVFC, eds. **Métodos e técnicas na pesquisa etnobiológica e etnoecológica**. Recife: Nuppea, 277-295.

Scandalios JG. 2001. Molecular responses to oxidative stress. In: Hawkesford MJ, Buchner P, eds. **Molecular analysis of plant adaptation to the environment**. Dordrecht: Kluwer, 181-208.

Shivanna KR, Rangaswamy NS. 1992. Pollen biology – a laboratory manual. Springer. Berlin.

Silva AG, Guedes-Bruni RR, Lima MPM. 1997. Sistemas sexuais e recursos florais do componente arbustivo-arbóreo em mata preservada na reserva ecológica de Macaé de Cima. In: Lima HC, Guedes-Bruni RR, eds. **Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico, 187–211.

Silva JMC, Tabarelli M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* **404**: 72-74.

Silva JMC, Tabarelli M, Fonseca M.T. 2004. As áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga. In: Silva JMC, Tabarelli M, Fonseca MT, Lins LV, eds, **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente/Universidade Federal de Pernambuco/Conservation International/Fundação Biodiversitas/EMBRA, 349-374.

Silva CI, Araújo G, Oliveira PEAM. 2012. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **26**: 748-760.

Snow DW. 2004. Handbook of the birds of the world. In *Family Pipridae (manakins)* (eds. J. Del Hoyo, A. Elliott, & D. A. Christie.) 110-169. Lynx Edicions, Barcelona.

Tabla VP, Bullock SH. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. In: Noguera F. A., Vega Rivera JH, García Aldrete AN, Quesada M. A. (Eds.) *História natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, 499-515.

Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical Forest, p. 371-384. In: Estrada, A, Fleming, T.H. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk, Dordrech.

Ter Braak CJF, Smilauer P. 2002. Canoco reference manual and CanoDraw for Windows user's guide. Centre for Biometry Wageningen.

Torices R, Méndez M, Gómez JM. 2011. Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms. *New Phytologist* **190**: 234–248.

Vogel S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of the pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **55**:130-142.

Waser NM, Ollerton J. 2006. Plant pollinator interactions: from specialization to generalization. University. of Chicago Press.

Wright SJ. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **6**: 73-86.

Wunderle JRJM. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* **99**:223-235.

Yamamoto LF, Kinoshita LS; Martins FR. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecidual Montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **21**: 553-573.

Zaca W, Silva WR, Pedroni F 2006. Diet of the Rust-Margined Guan (*Penelope superciliosus*) in an altitudinal forest fragment of southeastern Brazil. *Ornitología Neotropical* **17**: 373-382.

Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.

Tabela 1. Sistema sexual, atributos florais, principal agente polinizador, viabilidade polínica e sistema de dispersão das espécies arbustivas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. AM = andromonóico; D = dióico; H = hermafrodita; M = monóico; G= grande; MG = muito grande; ME = médio; P = pequeno; ABR/PF = abrigo/partes florais; NE = néctar; OL = óleo; PO = pólen; PO/NE = pólen/néctar (Machdo e Lopes 2004).

Família / Espécie	Sistema Sexual	Tamanho da flor	Tipo floral	Principal recurso	Principal agente polinizador	Viabilidade polínica (%)	Sistema de dispersão
ANACARDIACEAE							
<i>Anacardium microcarpum</i> Ducke	H	P	Tubo	NE	Abelha	96	Zoocoria
ANNONACEAE							
<i>Annona coriacea</i> Mart.	H	MG	Disco	ABR/PF	Besouro	---	Zoocoria
<i>Annona leptopetala</i> (R.E.Fr.) H.Rainer	H	G	Disco	ABR/PF	Besouro	---	Zoocoria
<i>Duguetia fufuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	H	G	Disco	ABR/PF	Besouro	---	Zoocoria
APOCYNACEAE							
<i>Rauvolfia grandiflora</i> Mart.	H	ME	Tubo	NE	Esfingídeo	---	Zoocoria
<i>Tabernaemontana</i> sp.	H	P	Inconspícuo	PO	Pequenos insetos	---	Zoocoria
ASTERACEAE							
<i>Dasyphyllum sprengelianum</i> (Gardner) Cabrera	H	P	Inconspícuo	PO	Pequenos insetos	---	Anemocoria
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	H	P	Inconspícuo	PO	Pequenos insetos	---	Anemocoria
BORAGINACEAE							
<i>Cordia rufescens</i> A.DC.	H	MG	Campânula	NE	Abelha	---	Zoocoria
<i>Varronia curassavica</i> Jacq.	H	P	Tubo	NE	Mosca	---	Zoocoria
CHRYSOBALANACEAE							
<i>Hirtella ciliata</i> Mart & Zucc.	H	ME	Disco	NE	Borboleta	86.87	Zoocoria
<i>Hirtella gracilipes</i> (Hook.f.)	H	ME	Disco	NE	Borboleta	84	Zoocoria
CLUSIACEAE							
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.	H	P	Disco	PO/NE	Abelha	98.08	Zoocoria
ERYTHROXYLACEAE							
<i>Erythroxylum rimosum</i> O.E.Schulz	H	ME	Disco	NE	Pequenos insetos	---	Zoocoria
<i>Erythroxylum barbatum</i> O.E.Schulz	H	P	Disco	PO	Pequenos insetos	---	Zoocoria
EUPHORBIACEAE							
<i>Astrea</i> sp.	M	P	Inconspícuo	PO/NE	Pequenos insetos	100	Autocoria
<i>Crotonlimae</i>	M	P	Inconspícuo	PO/NE	Pequenos insetos	100	Autocoria
<i>Croton blanchetianus</i> (Baill.)	M	P	Disco	PO/NE	Abelha	100	Autocoria
<i>Croton</i> sp.	M	P	Disco	PO/NE	Pequenos insetos	100	Autocoria
<i>Michrostachys</i> sp.	M	P	Inconspícuo	PO	Pequenos insetos	100	Autocoria
FABACEAE							
<i>Crotalaria vitallina</i> . Ker Gawl.	H	ME	Estandarte	NE	Abelha	99	Autocoria
<i>Harpalyce brasiliiana</i> Benth.	H	MG	Estandarte	NE	Abelha	97.43	Autocoria
<i>Senna cearenses</i> Afr.	H	MG	Estandarte	PO	Abelha	93.12	Autocoria
<i>Senna rugosa</i> (G. Don) H. S. Irwin & Barneby	H	MG	Estandarte	PO	Abelha	96	Zoocoria
<i>Senna</i> sp.	H	MG	Estandarte	PO	Abelha	---	Autocoria
LAMIACEAE							
<i>Aegiphila pernambucensis</i> Moldenke	H	P	Inconspícuo	PO/NE	Pequenos insetos	---	Zoocoria

Tabela 1. Continuação

Família / Espécie	Sistema Sexual	Tamanho da flor	Tipo floral	Principal recurso	Principal agente polinizador	Viabilidade polínica (%)	Sistema de dispersão
MALPIGHIACEAE							
<i>Byrsonima gardneriana</i> A. Juss	H	ME	Estandarte	OL	Abelha	---	Zoocoria
<i>Byrsonima</i> sp.	H	ME	Estandarte	OL	Abelha	---	Anemocoria
MELASTOMATACEAE							
<i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D.Don	H	ME	Disco	PO	Abelha	39	Zoocoria
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D.Don	H	ME	Disco	PO	Abelha	37	Zoocoria
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	H	ME	Disco	PO	Abelha	---	Zoocoria
<i>Miconia albicans</i> (Sw)Triana	H	P	Disco	PO	Abelha	22.77	Zoocoria
<i>Miconia ciliata</i> (L.C. Rich.) DC.	H	P	Disco	PO	Abelha	14.70	Zoocoria
<i>Miconia chamissois</i> (DC) Naudin	H	ME	Disco	PO	Abelha	27	Zoocoria
<i>Miconia ligustroides</i> (DC) Naudin	H	P	Disco	PO	Abelha	22.58	Zoocoria
<i>Miconia stenostachya</i> DC.	H	ME	Disco	PO	Abelha	20.88	Zoocoria
<i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl)	H	ME	Disco	PO	Abelha	18.28	Zoocoria
<i>Miconia</i> sp.	H	ME	Disco	PO	Abelha	28	Zoocoria
MYRTACEAE							
<i>Eugenia puniceifolia</i> (H.B & K.) DC.	H	ME	Disco	PO	Abelha	98	Zoocoria
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) dc	H	ME	Disco	PO	Abelha	98.75	Zoocoria
<i>Myrcia splendens</i> (SW.) DC.	H	ME	Disco	PO	Abelha	96.75	Zoocoria
<i>Psidium</i> sp.1	H	ME	Disco	PO	Abelha	99	Zoocoria
<i>Psidium</i> sp.2	H	ME	Disco	PO	Abelha	99	Zoocoria
OCHNACEAE							
<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.)Engl.	H	ME	Disco	PO	Abelha	45.5	Zoocoria
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St. Hil.)Baill.	H	ME	Disco	PO	Abelha	42	Zoocoria
<i>Ouratea parviflora</i> (A.DC.)Baill.	H	ME	Disco	PO	Abelha	45.45	Zoocoria
PIPERACEAE							
<i>Piper</i> sp.	H	P	Inconspícuo	PO	Pequenos insetos	---	Zoocoria
POLYGALACEAE							
<i>Bredemeyera brevifolia</i> (Benth.)Klotzsch	H	P		NE	Abelhas	---	Anemocoria
<i>Polygala spectabilis</i> (DC.) J.F.B.Pastore	H	ME	Estandarte	NE	Abelhas		
RUBIACEAE							
<i>Alibertia</i> sp.	H	ME	Tubo	NE	Abelha	---	Zoocoria
<i>Cordia myrciifolia</i> (K.Schum.)	H	ME	Tubo	NE	Abelha	98	Zoocoria
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	H	ME	Tubo	NE	Abelha	95	Zoocoria
<i>Cordia</i> sp.	H	ME	Tubo	NE	Abelha	99	Zoocoria
<i>Faramea nitida</i> Benth.	H	G	Tubo	NE	Esfingídeo		Zoocoria
<i>Psychotria bracteocardia</i> (DC.)Müll.	H	P	Tubo	NE	Abelha	---	Zoocoria
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham & Schldtl)	H	MG	Tubo	NE	Esfingídeo	97,47	Zoocoria
RUTACEAE							
<i>Zanthoxylum acuminatum</i> (SW.) SW	D	P	Inconspícuo	PO/NE	Pequenos insetos	99	Zoocoria

Tabela 1. Continuação

Família / Espécie	Sistema Sexual	Tamanho da flor	Tipo floral	Principal recurso	Principal agente polinizador	Viabilidade polínica (%)	Sistema de dispersão
SALICACEAE							
<i>Casearia grandiflora</i> Camb.	H	P	Disco	PO/NE	Pequenos insetos	95.27	Zoocoria
<i>Casearia javitensis</i> Kunth.	H	P	Disco	PO/NE	Abelha	99	Zoocoria
SAPINDACEAE							
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	AM	P	Inconspícuo	PO/NE	Pequenos insetos	99	Zoocoria
SIMAROUBACEAE							
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	D	P	Disco	PO/NE	Abelha	92.80	Zoocoria
SOLANACEAE							
<i>Solanum asperum</i> L.C.Richard	H	ME	Disco	PO	Abelha	98	Zoocoria
<i>Solanum paniculatum</i> L.	H	ME	Disco	PO	Abelha	99	Zoocoria
<i>Solanum</i> sp.1	H	ME	Disco	PO	Abelha	68	Zoocoria
<i>Solanum</i> sp.2	H	ME	Disco	PO	Abelha		Zoocoria
TURNERACEAE							
<i>Turnera cearenses</i> Urban	H	G	Tubo	NE	Abelha	64	---
VERBENACEAE							
<i>Stachytarpheta</i> sp.	H	ME	Tubo	NE	Abelha	---	Anemocoria

Tabela 2. Interações alimentares entre aves e espécies arbustivas zoocóricas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil.

PLANTAS/ AVES	GALIFORMES				PASSERIFORMES						TROGONIFORMES			
	CRACIDAE <i>Penelope superciliares</i>	CORVIDAE <i>Cyanocorax cyanopogon</i>	FRINGILLIDAE <i>Euphonia chlorotica</i>	PIPRIDAE <i>Antilophia bokermanni</i>	<i>Dacnis cayana</i>	THRAUPIDAE <i>Tangara cayana</i>	<i>Tangara palmarum</i>	<i>Tangara sayaca</i>	TURDIDAE <i>Turdus leucomelas</i>	<i>Empidonous varius</i>	TYRANNIDAE <i>Myiozetes similis</i>	<i>Pitangus sulphuratus</i>	TROGONIDAE <i>Trogon curucui</i>	
APOCYNACEAE														
<i>Tabernaemontana</i> sp.	X												X	
BORAGINACEAE														
<i>Cordia rufescens</i>			X		X			X						
ERYTHROXYLACEAE														
<i>Erythroxylum</i> sp.		X			X				X		X			
MELASTOMATACEAE														
<i>Miconia albicans</i>	X	X	X		X			X	X		X		X	
<i>Miconia ciliata</i>					X									
<i>Clidemia capitellata</i>					X			X						
<i>Clidemia hirta</i>								X						
MYRTACEAE														
<i>Eugenia puniceifolia</i>	X	X						X	X					
<i>Myrcia multiflora</i>								X			X		X	
OCHNACEAE														
<i>Ouratea parviflora</i>								X		X				
RUBIACEAE														
<i>Cordia myrciifolia</i>		X		X					X					
<i>Psychotria bracteocardia</i>				X										
RUTACEAE														
<i>Zanthoxylum acuminatum</i>					X			X						
SALICACEAE														
<i>Casearia grandiflora</i>		X	X		X			X	X		X			

Tabela 2. Continuação.

PLANTAS/ AVES	PASSERIFORMES												
	GALIFORMES			PASSERIFORMES							TROGONIFORMES		
	CRACIDAE <i>Penelope superciliaries</i>	CORVIDAE <i>Cyanocorax cyanopogon</i>	FRINGILLIDAE <i>Euphonia chlorotica</i>	PIPRIDAE <i>Antilophia bokermanni</i>	DACNIDAE <i>Dacnis cayana</i>	THRAUPIDAE <i>Tangara Tangara Tangara palmarum</i>			TURDIDAE <i>Turdus leucomelas</i>	TYRANNIDAE <i>Empidonomus varius</i> <i>Myiozetes similis</i>		PITANGIDAE <i>Pitangus sulphuratus</i>	TROGONIDAE <i>Trogon curucui</i>
SAPINDACEAE													
<i>Matayba guianensis</i>	X								X	X			
SIMAROUBACEAE													
<i>Simarouba amara</i>	X	X							X			X	X

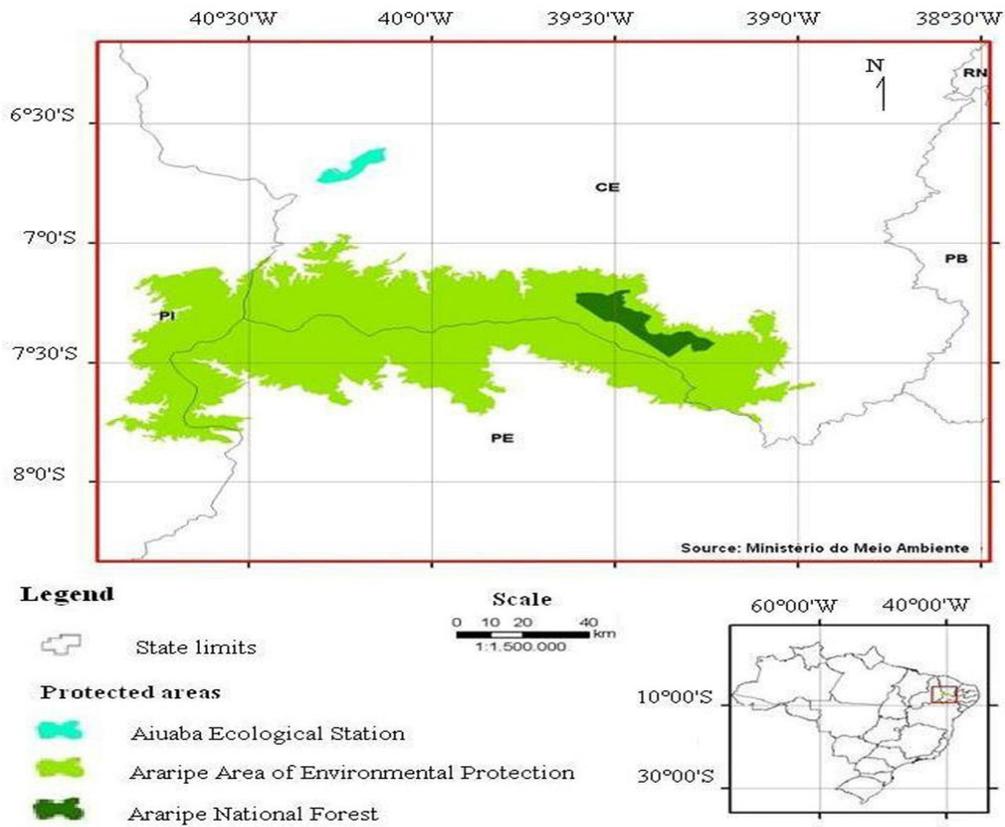


Figura 1. Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. Fonte: Ministério do Meio Ambiente.

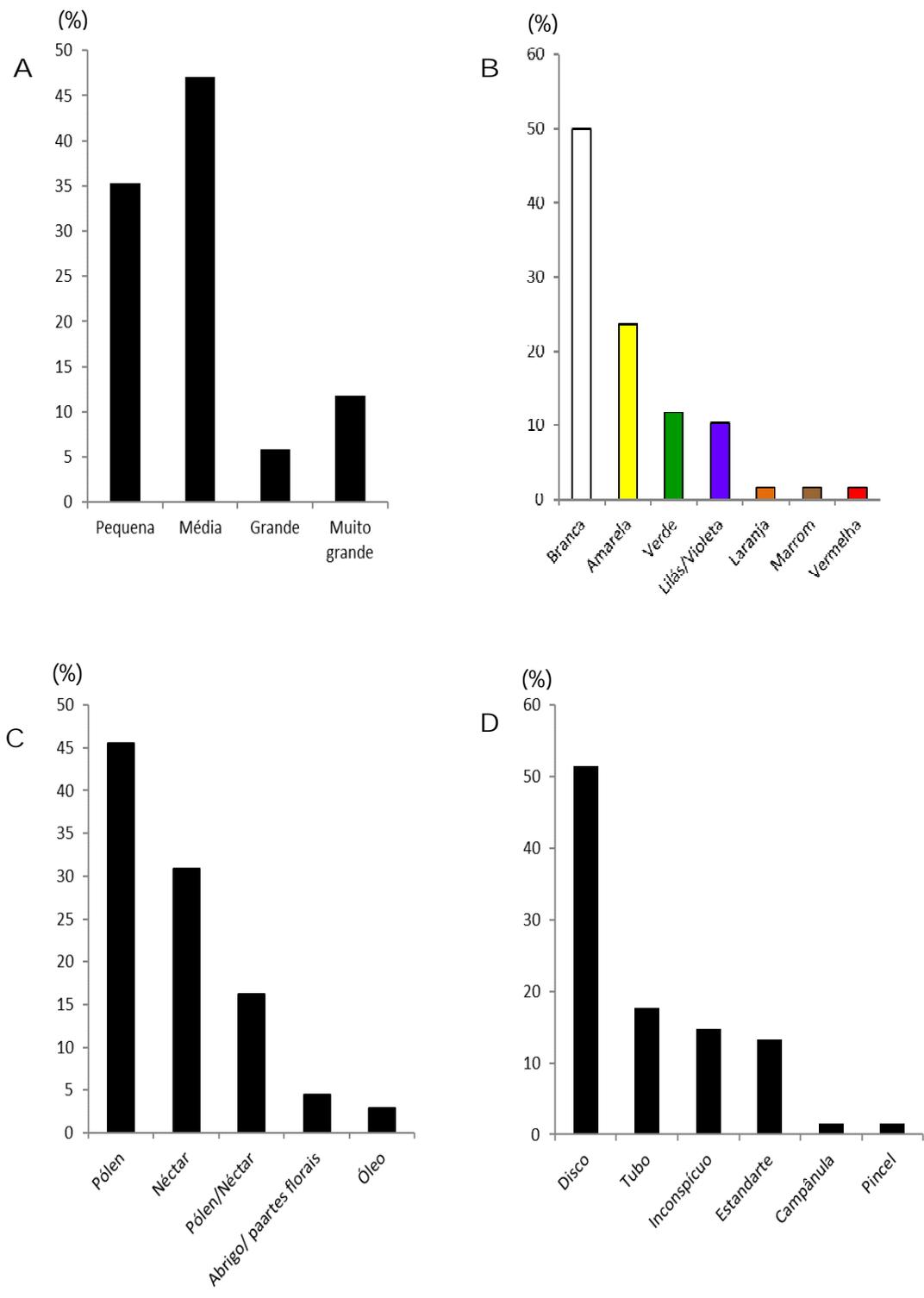


Figura 2. Frequência dos atributos florais de espécies arbustivas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. **A** Tamanho das flores; **B** Cor predominante; **C** Principal recurso oferecido; **D** Tipo flora.

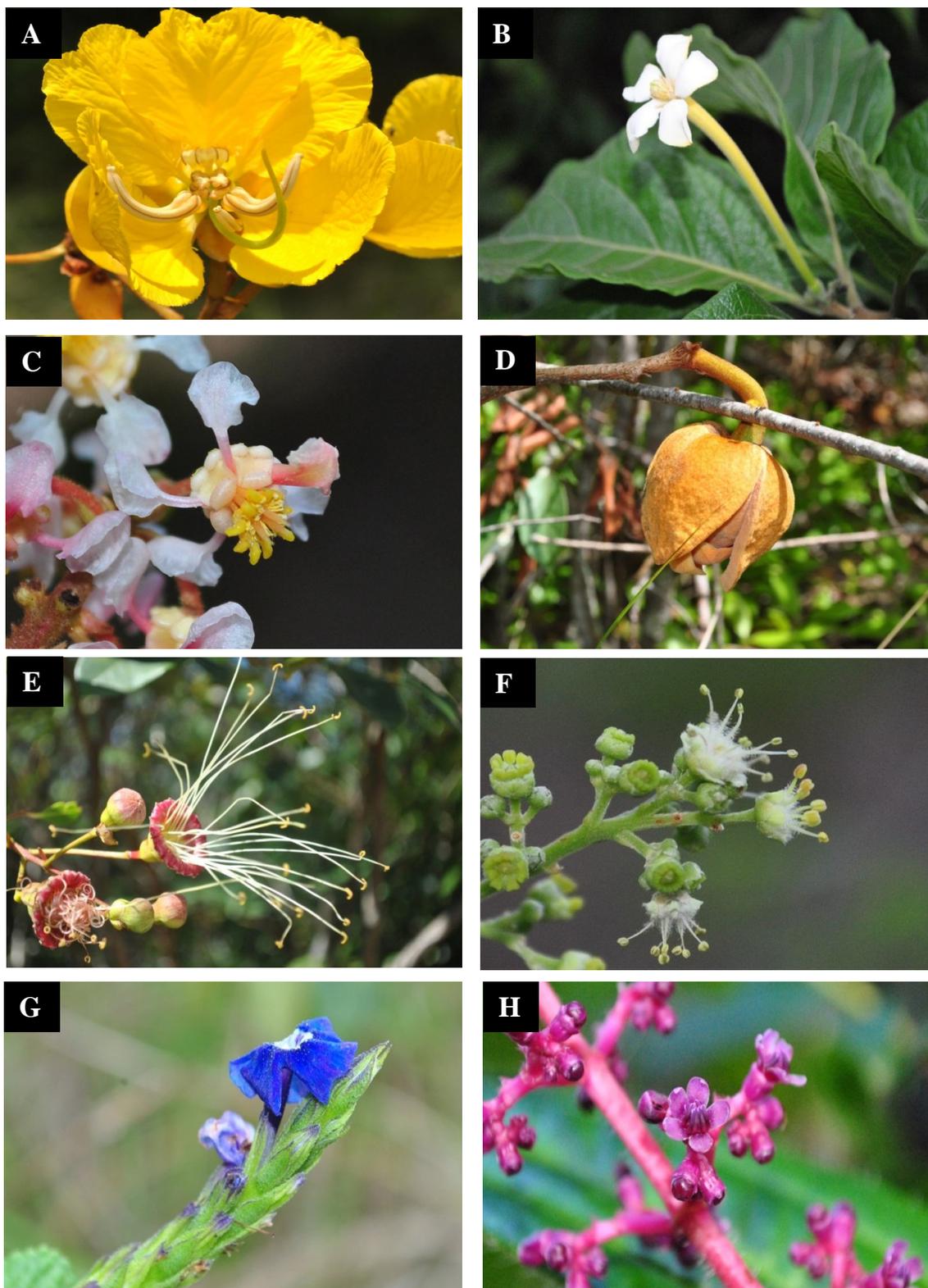


Figura 3. Sistemas de polinização da comunidade arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. **A** *Senna cearensis*, polinizada por abelhas vibradoras; **B** *Tocoyena formosa*, polinizada por esfingídeos; **C** *Byrsonima* sp. polinizada por abelhas coletoras de óleo; **D** *Annona coriacea*, polinizada por besouros; **E** *Lafoensia pacari*, polinizada por morcegos; **F** *Matayba guianensis*, flores masculinas polinizadas por diversos pequenos insetos; **G** *Stachytarpheta* sp. polinizadas por abelhas que possuem probóscide longa; **H** *Miconia ciliata*, polinizada por pequenas abelhas vibradoras. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva.



Figura 4. Polinização por vibração em espécies arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe. **A** *Senna rugosa*, **B** *Solanum* sp. **C** *Miconia stenostachya*, **D** *Clidemia capitellata*, **E** *Augochlora* sp. polinizando flores *Senna cearensis*, **F** *Xylocopa frontalis* em flores de *Senna cearensis* **G** *Melipona quinquefasciata* polinizando flores de *Ouratea parviflora* e **D** *Augochlora* sp polinizando flores de *Solanum* sp. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva.

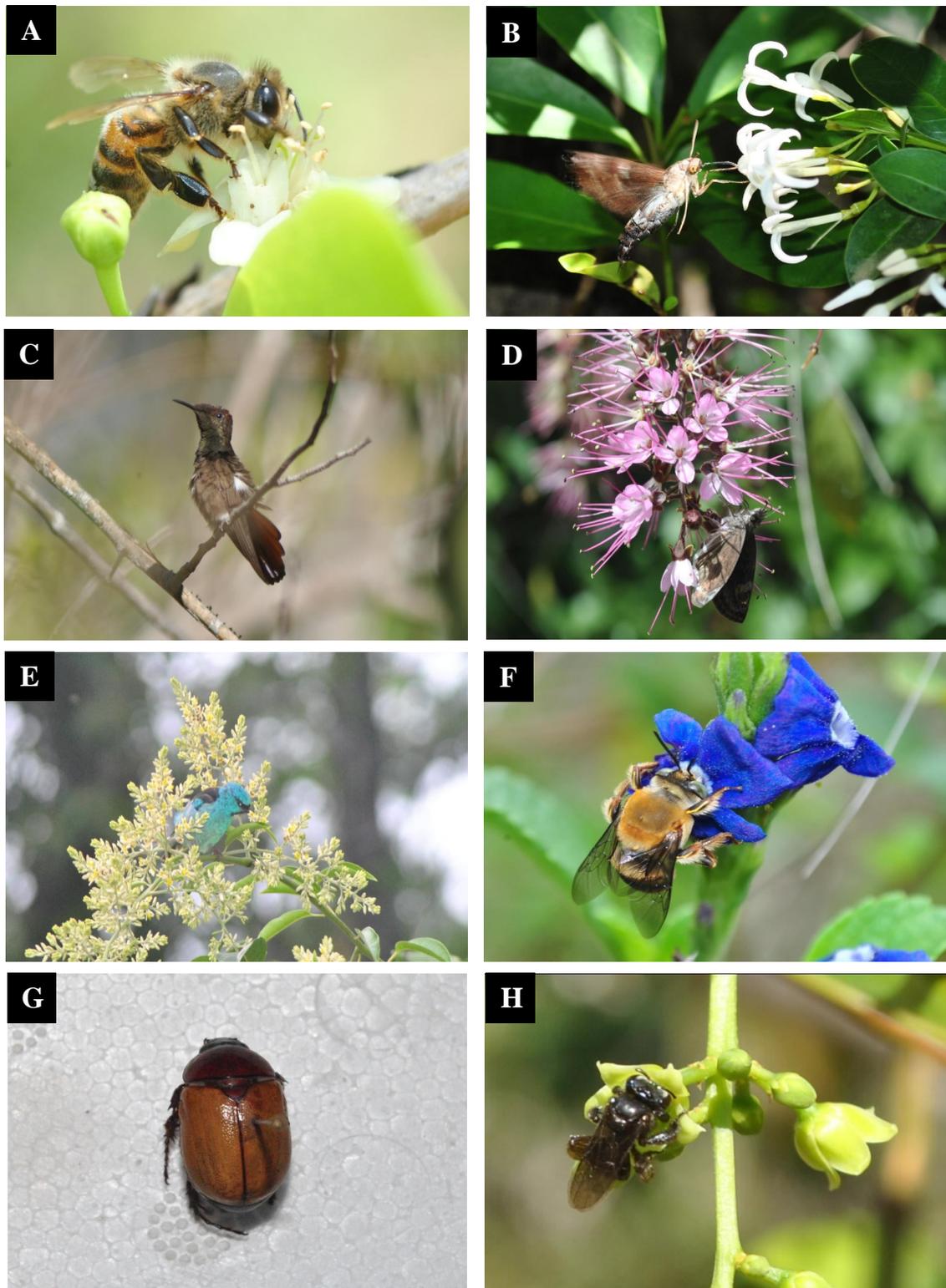


Figura 5. Guilda de polinizadores observados em flores de espécies arbustivas de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. **A** *Apis mellifera* polinizando flores de *Erythroxylum* sp. **B** *Aellopos titan* polinizando flores de *Faramea nitida*, **C** *Chrysolampis mosquitus*, **D** Lepidoptera polinizando flores de *Hirtella gracilipes*, **E** *Dacnis cayana* polinizando flores de *Bredemeyera brevifolia*, **F** *Centris* sp. polinizando flores *Stachytarpheta* sp. **G** *Cyclocephala atricapilla*, **H** *Trigona spinepis* polinizando flores femininas de *Simarouba amara*. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva.

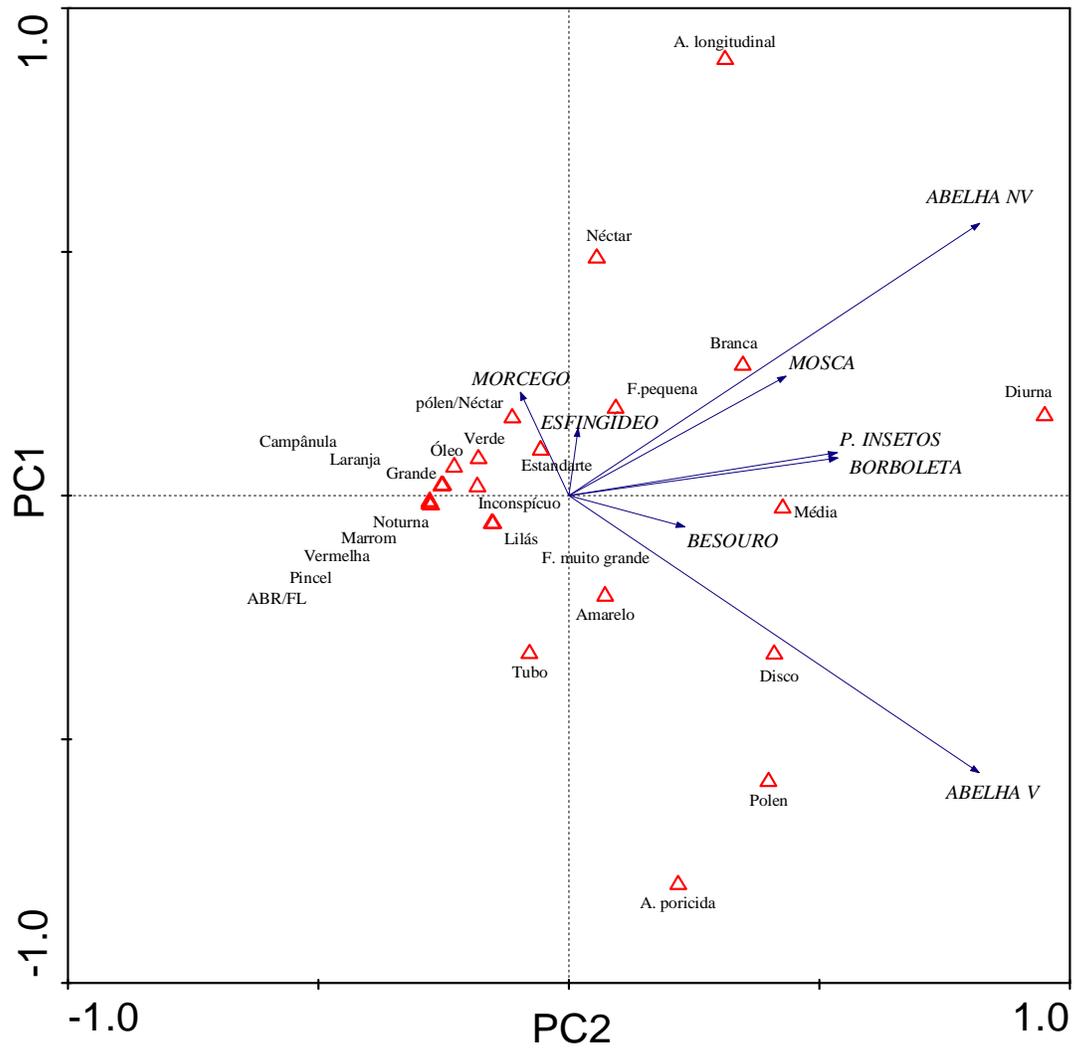


Figura 6. Análise de componentes principais (PCA) entre atributos reprodutivos e sistemas de polinização em espécies arbustivas de mata úmida, Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil

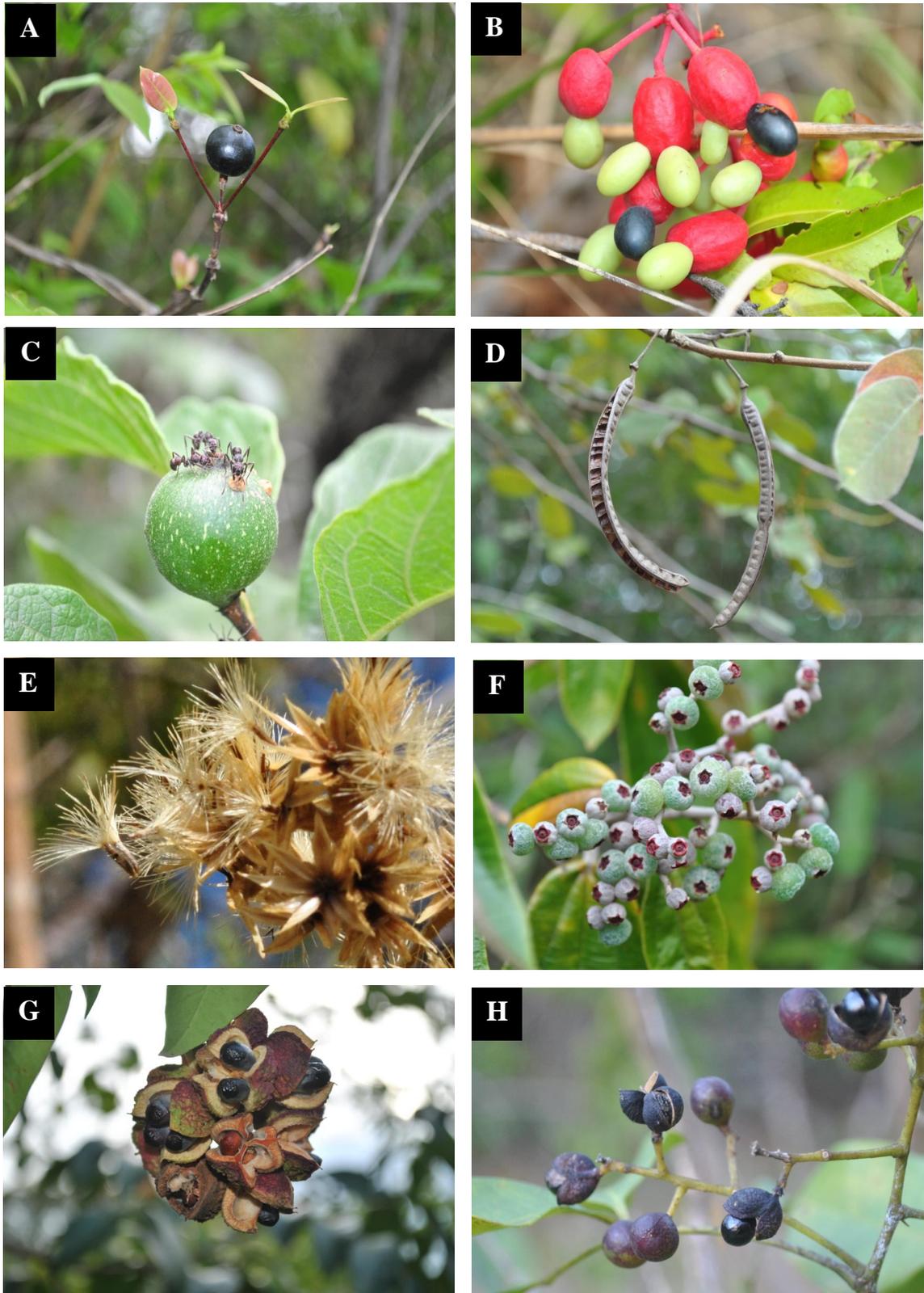


Figura 7. Sistema de dispersão na comunidade arbustiva de mata úmida na Floresta Nacional do Araripe, Ceará, Brasil. **A** *Alibertia sessilis*, zoocoria; **B** *Ouratea castaneifolia*, zoocoria; **C** *Tocoyena formosa*, zoocoria; **D** *Senna cearenses*, autocoria; **E** *Gochnatia polymorpha*, anemocoria; **F** *Miconia albicans*, zoocoria; **G** *Matayba guianensis*, zoocoria e **H** *Zanthoxylum acuminatum*, zoocoria. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva.

ANEXO 1: NORMAS PARA A PUBLICAÇÃO EM ANNALS OF BOTANY

PREPARING THE ARTICLE FILE

(Always consult a recent issue of **Annals of Botany** for layout and style)

Text should be typed using size 12 Times New Roman or Courier, double-spaced throughout and with an approx. 25 mm margin. All pages should be numbered sequentially. Each line of the text should also be numbered, with the top line of each page being line 1. The article file should be in PC-compatible Microsoft Word - file type DOC [please make sure the "Language" is "English (U.K.)" via Tools → Language → Set Language]. RTF files are also acceptable. Please do not use the Windows Vista DOCX format: if you have created the text in this format, please save the files as RTF before submitting them. Please do **not** submit PDFs, desktop publishing files or LaTeX files. The article file should **include** a list of any figure legends but **exclude** any figures themselves – these should be submitted separately, with each figure in a separate file. Tables should be included at the end of the article file, in a Word format and **not** embedded as an image/picture. For more details see below under **PREPARING TABLE and FIGURE FILES, SUPPLEMENTARY INFORMATION FILES AND VIDEO FILES.**

It is NOT journal style to have footnotes within articles. Any such notes must be incorporated into the main text, for example within brackets or as a separate paragraph.

The **first page** should state the type of article (e.g. Original Article, Technical Article) and provide a concise and informative full **title** followed by the names of all authors. Where necessary, each name should be followed by an identifying superscript number (^{1, 2, 3} etc.) associated with the appropriate institutional address to be entered further down the page. For papers with more than one author, the corresponding author's name should be followed by a superscript asterisk*. The institutional address (es) of each author should be listed next, each address being preceded by the relevant superscript number where appropriate. A running title of not more than 75 characters, including spaces, should also be provided, followed by the e-mail address of the corresponding author. Please follow the layout used for the first page of papers published in **Annals of Botany**.

The **second page** should contain a structured **Abstract** not exceeding 300 words made up of bulleted headings. For 'ORIGINAL ARTICLES' these heading will normally be as follows:

- **Background and Aims**
- **Methods**
- **Key Results**
- **Conclusions**

Alternative bulleted headings, such as '**Background**', '**Scope**' and '**Conclusions**', are also acceptable for 'REVIEWS', 'INVITED REVIEWS', 'BOTANICAL BRIEFINGS', 'TECHNICAL ARTICLES' papers and 'VIEWPOINT' papers.

The Abstract should be followed by between three and 12 **Key words** that include the complete botanical name(s) of any relevant plant material. If many species are involved, species groups should be listed instead. Note that essential words in the title should be repeated in the key words since these, rather than the title, are used in some electronic searches. **Title**, **Abstract** and **Key words** should be self-explanatory without reference to the remainder of the paper.

The **third and subsequent pages** should comprise the remaining contents of the article text. 'ORIGINAL ARTICLES' and 'SHORT COMMUNICATIONS' will usually have the

structure INTRODUCTION, MATERIALS AND METHODS, RESULTS, DISCUSSION, ACKNOWLEDGEMENTS and LITERATURE CITED followed by a list of captions to any figures.

The RESULTS section should not include extensive discussion and data should not be repeated in both graphical and tabular form. The DISCUSSION section should avoid extensive repetition of the RESULTS and **must** finish with some conclusions.

Abbreviations are discouraged **except** for units of measurement, standard chemical symbols (e.g. S, Na), names of chemicals (e.g. ATP, Mes, Hepes, NaCl, O₂), procedures (e.g. PCR, PAGE, RFLP), molecular terminology (e.g. bp, SDS) or statistical terms (e.g. ANOVA, s.d., s.e., **n**, **F**, **t**-test and **r**²) where **these are in general use**. Other abbreviations should be spelled out at first mention and all terms must be written out in full when used to start a sentence. Abbreviations of scientific terms should not be followed by a full stop. Use the minus index to indicate 'per' (e.g. m⁻³, L⁻¹, h⁻¹) except in such cases as 'per plant' or 'per pot'. If you decide that a list of abbreviations would help the reader, this should be included as an Appendix.

Names of plants must be written out in full (Genus, species) in the abstract and again in the main text for every organism at first mention (but the genus is only needed for the first species in a list within the same genus, e.g. **Lolium annuum**, **L. arenarium**). The authority (e.g. L., Mill., Benth.) is **not** required unless it is controversial. Guidance for naming plants correctly is given in The International Plant Names Index and in **The Plant Book: a Portable Dictionary of the Vascular Plants** (1997) by D.J. Mabberley (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0521-414210-0). After first mention, the generic name may be abbreviated to its initial (e.g. **A. thaliana**) except where its use causes confusion.

Any cultivar or variety should be added to the full scientific name e.g. **Solanum lycopersicum** 'Moneymaker' following the appropriate international code of practice. For guidance, refer to the ISHS *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants* (2004) edited by C.D. Brickell, B. R. Baum, W. L. A. Hettterscheid, A. C. Leslie, J. McNeill, P. Trehane, F. Vrugtman, J. H. Wiersema (ISBN 3-906166-16-3).

Once defined in full, plants may also be referred to using vernacular or quasi-scientific names without italics or uppercase letters (e.g. arabidopsis, dahlia, chrysanthemum, rumex, soybean, tomato). This is often more convenient.

Items of **Specialized Equipment** mentioned in MATERIALS AND METHODS should be accompanied by details of the model, manufacturer, and city and country of origin.

Numbers up to and including ten should be written out unless they are measurements. All numbers above ten should be in numerals except at the start of sentences. **Dates** should be in the form of 10 Jan. 1999, and **Clock Time** in the form of 1600 h.

Citations in the text. These should take the form of Felle (2005) or Jacobsen and Forbes (1999) or (Williamson and Watanabe, 1987; Rodrigues, 2002a, b) and be ordered chronologically. Papers by three or more authors, even on first mention, should be abbreviated to the name of the first author followed by et al. (e.g. Zhang **et al.**, 2005). If two different authors have the same last name, give their initials (e.g. NH Kawano, 2003) to avoid confusion. Only refer to papers as 'in press' if they have been accepted for publication in a named journal, otherwise use the terms 'unpubl. res', giving the initials and location of the person concerned. (e.g. H Gautier, INRA, Lusignan, France, unpubl. res.) or 'pers. comm.' (e.g. WT Jones, University of Oxford, UK, 'pers. comm.')

The **LITERATURE CITED** should be arranged alphabetically based on the surname of the first or sole author. Where the same sole author or same first author has two or more papers listed, these papers should be grouped in year order. Where such an author has more than one paper **in the same year**, these should be ordered with single authored papers first followed by two-author papers (ordered first alphabetically based on the second author's surname, then by year) , and then any three-or-more-author papers (in year order only). Italicized letters 'a', 'b', 'c', etc., should be added to the date of papers with the same first authorship and year.

For papers with **six** authors or fewer, please give the names of **all** the authors. For papers with **seven** authors or more, please give the names of the **first three** authors only, followed by **et al.**

Each entry must conform to one of the following styles according to the type of publication.

Books

Öpik H, Rolfe S. 2005. The physiology of flowering plants. Physicochemical and environmental plant physiology, 4th edn. Cambridge: Cambridge University Press.

Chapters in books

Scandalios JG. 2001. Molecular responses to oxidative stress. In: Hawkesford MJ, Buchner P, eds. **Molecular analysis of plant adaptation to the environment**. Dordrecht: Kluwer, 181-208.

Research papers

Popper ZA, Fry SC. 2003. Primary cell wall composition of bryophytes and charophytes. **Annals of Botany**91: 1–12.

Papers published online ahead of print

Forster MA, Ladd B, Bonser SP. 2011. Optimal allocation of resources in response to shading and neighbours in the heteroblastic species, **Acacia implexa**. **Annals of Botany**, in press. doi:10.1093/aob/mcq228.

NB include the doi number: a search for the doi will always be directed to the most recent version, so the reader will be able to find the final published paper as soon as it appears.

Online-only journals

Aizen MA, Morales C, Morales JM. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. **PloS Biology** 6: e31. doi:10.1371/journal.pbio.0060031.

NB include the doi number after the volume and article number.

Theses

Tholen D. 2005. Growth and photosynthesis in ethylene-insensitive plants. PhD Thesis, University of Utrecht, The Netherlands.

Anonymous sources

Anonymous. Year. Title of booklet, leaflet, report, etc. City: Publisher or other source, Country.

References to websites should be structured as: **Author(s) name, author(s) initial(s), year. Full title of article.** Full URL. Date of last successful access (e.g. 12 Jan. 2003)

Acknowledgements. In the ACKNOWLEDGEMENTS, please be brief. 'We thank (not 'The present authors would like to express their thanks to).

Funding information. Details of all funding sources for the work in question should be given in a separate section entitled 'Funding'. This should appear before the 'Acknowledgements' section.