

ZELMA GLEBYA MACIEL QUIRINO

**FENOLOGIA, SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO E RECURSOS
FLORAIS DE UMA COMUNIDADE DE CAATINGA NO CARIRI PARAIBANO**

**RECIFE
2006**

ZELMA GLEBYA MACIEL QUIRINO

**FENOLOGIA, SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO E RECURSOS
FLORAIS DE UMA COMUNIDADE DE CAATINGA NO CARIRI PARAIBANO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal – Área de concentração Ecologia Vegetal.

Orientadora: Dra. Isabel Cristina S. Machado

Departamento de Botânica / Universidade Federal de Pernambuco

Co-Orientadora: Dra. Maria Regina V. Barbosa

Departamento de Sistemática e Ecologia / Universidade Federal da Paraíba

**RECIFE
2006**

Quirino, Zelma Glebya Maciel

Fenologia, síndromes de polinização e dispersão e recursos florais de uma comunidade de caatinga no cariri paraibano / Zelma Glebya Maciel Quirino. – Recife: O Autor, 2006.

153 folhas: il., fig., tab.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Biologia vegetal, 2006.

Inclui bibliografia.

1. Polinização 2. Plantas - Reprodução 3 Botânica 4. Caatinga I. Título.

578.42

CDD (22.ed.)

UFPE/ CCB – 2010 - 114

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

RECIFE, 21 fevereiro de 2006

**FENOLOGIA, SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO E RECURSOS
FLORAIS DE UMA COMUNIDADE DE CAATINGA NO CARIRI PARAIBANO**

AUTORA: Zelma Glebya Maciel Quirino

**ESTA TESE FOI JULGADA ADEQUADA PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
DOUTOR EM BIOLOGIA VEGETAL**

BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

**Dra. Isabel Cristina S. Machado
(Orientadora)**

Dra. Francisca Soares de Araújo (UFC)

Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato (UNESP)

Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira (UFU)

Dra. Dilosa Carvalho de Alencar Barbosa (UFPE)

SUPLENTE:

Dra. Marlies Sazima (UNICAMP)

Dra. Ariadna Valentina de Freitas Lopes (UFPE)

APRESENTAÇÃO

Esta Tese encontra-se dividida em quatro capítulos: o primeiro corresponde a uma Introdução Geral e à Fundamentação Teórica, subdividida em três partes: Fenologia e dispersão em florestas tropicais; Fenologia reprodutiva em Cactaceae e Síndromes de polinização em florestas tropicais. Os três capítulos seguintes são manuscritos, com os resultados obtidos nas pesquisas realizadas, os quais serão submetidos a periódicos científicos especializados.

O segundo capítulo corresponde ao estudo fenológico e de síndromes de dispersão em uma comunidade vegetal em região de caatinga no Cariri Paraibano, com diferentes hábitos.

O terceiro capítulo trata da fenologia reprodutiva e de aspectos ecológicos em cinco espécies da família Cactaceae, relacionando sua importância na manutenção de recursos para polinizadores e dispersores em região de caatinga.

O quarto capítulo descreve as síndromes de polinização encontradas para as espécies vegetais da comunidade estudada na abordagem anterior (capítulo I) e a distribuição dos recursos florais para os possíveis polinizadores ao longo do período de estudo.

Meu Cariri

Rosil Cavalcanti e Dilú Melo

No meu cariri

Quando a chuva não vem

Não fica lá ninguém

Somente Deus ajuda

Se não vier do céu

Chuva que nos acuda

Macambira morre

Xique-xique seca

Juriti se muda

Se meu Deus der um jeito

De chover todo ano

Se acaba o desengano

O meu viver lá é certo

No meu cariri

Pode se ver de perto

Quanta boniteza

Pois a natureza

É um paraíso aberto

Ao meu encantador Eduardo e
à minha menina encantada Beatriz

AGRADECIMENTOS

À professora Isabel Cristina Machado pela orientação, amizade e por todas as contribuições à minha formação.

À professora Maria Regina V. Barbosa pela co-orientação, amizade e pela confiança depositada na execução deste projeto.

À Eunice Braz e Braz pela permissão ao acesso a RPPN Fazenda Almas, e pelo exemplo de luta e dedicação a favor da natureza de uma maneira ímpar.

À professora Patrícia Morellato pela oportunidade de meu estágio em Rio Claro, além das valiosas sugestões às abordagens aqui desenvolvidas.

Ao Eduardo Gonçalves dos Santos, companheiro de viagem e de vida, como sempre, presente.

Ao José de Farias Maciel, meu tio e mateiro, em algumas excursões.

Ao José Roberto Lima, pela amizade, ajuda nas atividades de campo, e inúmeros favores ao longo deste trabalho.

Ao Itamar Lima pela identificação de algumas espécies e atividades de campo.

Aos meus pais e a Fátima Maciel pela ajuda com a Beatriz durante minhas inúmeras viagens.

À todos os estudantes do Laboratório de Fenologia -UNESP, em especial a Eliana Gressler, Marília Gabriela G. Camargo e Paulo Rubim pela valiosa ajuda.

À Marcia Glebyane Maciel e Patrícia Cara pela ajuda no abstract, e à segunda também pelo companheirismo nas nossas conversas sobre fenologia.

Ao Emerson Antonio Rocha de Lucena pela ajuda na obtenção de material bibliográfico e acesso aos dados ainda não publicados, além é claro das inúmeras conversas sobre a sua paixão acadêmica “Cactaceae”.

À Maria do Socorro Pereira, minha companheira de turma, por compartilhar alegrias e dificuldades ao longo desses três anos.

À toda equipe do PELD em especial a Coordenadora Takako Watanabe, pela compreensão da regularidade na concessão do transporte para as excursões.

Ao conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), que financiou este trabalho através do Projeto PELD – Caatinga Estrutura e Funcionamento e da bolsa de Doutorado.

E por último, mas não menos importante, agradeço ao povo brasileiro que muitas vezes sem tomar conhecimento, contribui para a realização de estudos como este.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO II

Fenologia e síndromes de dispersão de uma comunidade vegetal em região de caatinga no Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil

Figura 1. Localização do Município de São José dos Cordeiros –PB	76
Figura 2. RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros- PB, nos períodos de estação chuvosa (a) e estação seca (b).....	77
Figura 3. Diagrama climático do município de São José dos Cordeiros, referente ao período de 1968 a 1990. Fonte: Dados de temperatura: Departamento de Climatologia da Universidade Federal de Campina Grande; precipitação: SUDENE - Dados Pluviométricos do Nordeste.....	78
Figura 4. Distribuição mensal da precipitação no período de estudo (2003-2004) no município de São José dos Cordeiros, Paraíba, Brasil. Fonte: EMATER- PB.....	79
Figura 5. Porcentagem de indivíduos em queda foliar (linha cheia) e brotamento (linha tracejada), período úmido em cinza, de janeiro de 2003 a dezembro de 2004, na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB.....	80
Figura 6. a. Porcentagem de indivíduos em botão e antese; b. Porcentagem de indivíduos com fruto imaturo e fruto maduro.....	81
Figura 7. Porcentagem de indivíduos em antese e fruto maduro, no diferentes hábitos, na RPPN Fazenda Almas, no período de janeiro 2003 a dezembro 2004.....	82
Figura 8. Porcentagem de espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas, para os diferentes hábitos estudados na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB, no período de janeiro 2003 a dezembro 2004.....	83
Figura 9. Número de espécies em frutificação de acordo com o modo de dispersão, na RPPN Fazenda Almas, no período de janeiro 2003 a dezembro 2004.....	84

CAPÍTULO III

*Fenologia Reprodutiva e Aspectos Ecológicos de Cinco Espécies Simpátricas de Cactaceae
no Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil*

- Figura 1.** Diagrama climático do município de São José dos Cordeiros, referente ao período de 1968 a 1990. Fonte: Dados de temperatura: Departamento de Climatologia da Universidade Federal de Campina Grande; precipitação: SUDENE - Dados Pluviométricos do Nordeste..... 118
- Figura 2.** Distribuição mensal da precipitação no período de estudo (2003-2004) no município de São José dos Cordeiros, Paraíba, Brasil. Fonte: EMATER- PB..... 119
- Figura 3.** Floração e frutificação no período de 2003-2004 das cinco espécies de Cactaceae, na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB. a. *Cereus jamacaru*, b. *Melocactus zehntneri*. c. *Pilosocereus chrysostele*, d. *P. gounellei* e. *Tacinga inamoena*..... 120
- Figura 4.** Periodicidade dos recursos disponibilizados nas cinco espécies de Cactaceae para polinizadores e dispersores, na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB. Flores em antese-linha escura; frutos maduros-linha cinza). (a) espécies com antese noturna (*P. gounellei*, *P. chrysostele* e *C. jamacaru*) e (b) diurna (*M. zehntneri* e *T. inamoena*)..... 121

CAPÍTULO IV

*Síndromes de polinização e sazonalidade dos recursos florais em uma comunidade vegetal na
Caatinga Paraibana, Nordeste do Brasil*

- Figura 1.** Diagrama climático do município de São José dos Cordeiros, referente ao período de 1968 a 1990. Fonte: Dados de temperatura: Departamento de Climatologia da Universidade Federal de Campina Grande; precipitação: SUDENE - Dados Pluviométricos do Nordeste..... 149

Figura 2. Distribuição mensal da precipitação no período de estudo (2003-2004) no município de São José dos Cordeiros, Paraíba, Brasil. Fonte: EMATER- PB.....	150
Figura 3. Exemplos de diferentes síndromes de polinização em espécies ocorrentes na RPPN – Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB. A. Possível anemofilia em <i>Croton sonderianus</i> (Euphorbiaceae); B e C. Flores melitófilas de <i>Caesalpinia pyramidalis</i> (Leguminosae) (B) e <i>Stigmaphyllon paralias</i> (Malpighiaceae) (C); D. Flor ornitófila de <i>Tacinga inamoena</i> (Cactaceae). E - G. Flores esfingófilas. E. <i>Nanua plicata</i> (Velloziaceae); F. <i>Cereus jamacaru</i> (Cactaceae); G. <i>Tocoyena formosa</i> (Rubiaceae); H. Flor quiropterófila de <i>Bauhinia cheilantha</i> (Leguminosae).....	151
Figura 4. Proporção dos distintos tamanhos florais entre os diferentes hábitos das espécies estudadas, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.....	152
Figura 5. Proporção das espécies por unidade de polinização (coletivista e individual) para os diferentes hábitos estudados, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.....	153
Figura 6. Porcentagem de espécies para cada tipo floral observado, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.....	154
Figura 7. . Distribuição das síndromes de polinização entre os diferentes hábitos das espécies amostradas nos anos de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB. A. número de espécies. B. percentual de espécies.....	155
Figura 8. Número de espécies em floração por síndromes de polinização ao longo dos meses nos dois anos, no ano de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.....	156
Figura 9. Período de floração das espécies melitófilas no ano de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB. (- - -) Floração; (—) Pico de floração; estação chuvosa em cinza.....	157
Figura 10. Período de floração das espécies esfingófilas (A), quiropterófilas (B) e ornitófilas (C) no ano de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB. (- - -) Floração; (—) Pico de floração; estação chuvosa em cinza.....	158
Figura 11. Distribuição dos recursos florais para os diferentes hábitos nos anos de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.....	159
Figura 12. Distribuição dos recursos florais por espécies, nos anos de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.....	160

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II

Fenologia e síndromes de dispersão de uma comunidade vegetal em região de caatinga no Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil

Tabela 1.. Lista de espécies observadas na RPPN Fazenda Almas, classificadas quanto ao hábito (Arv = árvore; Arb = arbusto; Erv = erva; Tre = trepadeira), tipo de fruto e modo de dispersão (zoo=zoocórica; ane =anemocórica e aut = autocórica). N= número de indivíduos observados.....	71
Tabela 2. Resultado da análise de estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas diferentes fenofases em dois anos (2003/2004) de observação, em área de caatinga na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB.....	73
Tabela 3. Resultado do teste de Watson-Willians (<i>F</i>) para as datas médias das fenofases (queda, brotamento, botão, antese, fruto verde e fruto maduro) pareado entre os dois anos de estudo (2003 e 2004) (valores significativos $p < 0,01$). NS= valores não significativos.....	74
Tabela 4. Índices de correlação de Spearman (r_s) entre a precipitação e as fenofases reprodutivas (antese e fruto maduro) dos diferentes hábitos, em área de caatinga na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB. Valores significativos em negrito, $p < 0,05$).....	75

CAPÍTULO III

*Fenologia Reprodutiva e Aspectos Ecológicos de Cinco Espécies Simpátricas de Cactaceae
no Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil*

Tabela 1. Estratégias de floração e de frutificação adaptadas de Newstrom et al. (1994), para cinco espécies de Cactaceae estudadas na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB.....	113
Tabela 2. Análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases reprodutivas das cinco espécies de Cactaceae, nos dois anos de observação (2003-2004), em uma área de caatinga na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB. Para valores estatisticamente não significativos, $P \geq 0,05$, não foi calculada a data média.....	114
Tabela 3. Índices de correlação de Spearman (r_s) entre a precipitação e as fenofases reprodutivas (antese e fruto maduro) para cinco espécies de Cactaceae na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB ($p < 0,05$). - = não significativo.....	115
Tabela 4. Morfologia das flores e frutos, síndromes de polinização (<i>sensu</i> Faegri & Pijl, 1979) e dispersão (<i>sensu</i> Pijl, 1982), das cinco espécies de Cactaceae. Tipo de cladódio (<i>sensu</i> Rocha & Agra, 2002).....	116
Tabela 5. Resultado do teste de Watson-Williams, para as datas médias de pico de flores em antese (área branca) e de frutos maduros (área cinza), pareados entre as espécies nos dois anos de estudo (valores significativos $p < 0,01$).	117

CAPÍTULO IV

*Síndromes de polinização e sazonalidade dos recursos florais em uma comunidade vegetal na
Caatinga Paraibana, Nordeste do Brasil*

Tabela 1.. Espécies observadas na RPPN Fazenda Almas, com seus respectivos hábitos.

N= número de indivíduos observados..... 147

SUMARIO

CAPÍTULO I

1 INTRODUÇÃO.....	17
--------------------------	-----------

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Fenologia e dispersão em florestas tropicais.....	19
Fenologia de Cactaceae.....	21
Síndromes de polinização em ecossistemas tropicais	22

REFERÊNCIAS.....	27
-------------------------	-----------

CAPÍTULO II

Fenologia e síndromes de dispersão de uma comunidade vegetal em região de caatinga no Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil

RESUMO.....	41
INTRODUÇÃO.....	42
LOCAL DE ESTUDO.....	43
MATERIAL E MÉTODOS.....	44
RESULTADOS.....	46
DISCUSSÃO.....	53
AGRADECIMENTOS.....	62
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	63

CAPÍTULO III

*Fenologia Reprodutiva e Aspectos Ecológicos de Cinco Espécies Simpátricas de
Cactaceae no Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil*

ABSTRACT.....	87
RESUMO.....	88
LOCAL DE ESTUDO.....	90
MATERIAIS E MÉTODOS.....	90
RESULTADOS.....	92
DISCUSSÃO.....	99
AGRADECIMENTOS.....	105
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	105

CAPÍTULO IV

*Síndromes de polinização e sazonalidade dos recursos florais em uma comunidade
vegetal na Caatinga Paraibana, Nordeste do Brasil*

RESUMO.....	124
INTRODUÇÃO.....	125
MATERIAL E MÉTODOS.....	126
RESULTADOS.....	128
DISCUSSÃO.....	133
AGRADECIMENTOS.....	139
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	140
RESUMO GERAL.....	161
ABSTRACT	163

CAPÍTULO I

Introdução Geral

Fundamentação Teórica

1 INTRODUÇÃO

A fenologia é definida como o estudo dos eventos repetitivos e de suas interrelações com os fatores abióticos e bióticos, em uma mesma ou em diferentes espécies (LIETH, 1974). O conhecimento sistemático e organizado, sobre o período vegetativo e reprodutivo das espécies vegetais, em uma dada comunidade, fornece dados sobre a disponibilidade de recursos para polinizadores e dispersores, assim como sobre a organização temporal dos recursos dentro das comunidades e ecossistemas (MORELLATO e LEITÃO-FILHO, 1990; NEWSTROM et al 1994), dados fundamentais para qualquer plano de manejo e conservação.

As regiões tropicais apresentam uma grande diversidade biológica e estudos fenológicos e de sazonalidade permitiriam um entendimento mais completa sobre a estrutura e evolução desses ecossistemas (SARMIENTO e MONASTÉRIO, 1983; NEWSTROM et al 1991). Nos últimos anos, o número de trabalhos realizados nestas regiões vem aumentando (MORELLATO e LEITÃO-FILHO, 1990; NEWSTROM et al 1991, 1994; MACHADO et al 1997; BATALHA e MANTOVANI, 2000; MORELLATO et al 2000; TALORA e MORELLATO, 2000; BENCKE e MORELLATO, 2002; MARCO e PAÉZ, 2002), porém ainda existe uma significativa carência de dados para alguns ambientes tropicais, como por exemplo, o Nordeste brasileiro, e especialmente para a caatinga.

Na caatinga vários trabalhos enfocam dados fenológicos de espécies isoladas (VOGEL e MACHADO, 1991; LOCATELLI e MACHADO, 1999a,b; QUIRINO e MACHADO, 2001; MACHADO et al 2002; SANTOS et al 2005), porém são poucos os estudos fenológicos na região da Caatinga, ao nível de comunidades (OLIVEIRA et al 1988, PEREIRA et al 1989; BARBOSA et al 1989; MACHADO et al 1997; BARBOSA et al.

2003). Os dois primeiros foram realizados no estado do Ceará e os demais em Pernambuco. Na Paraíba existe apenas um estudo realizado no Sertão Paraibano (MOREIRA, 1996).

De modo geral, os estudos anteriormente citados, sugerem a presença de uma vegetação fortemente sazonal, estando o período de floração e frutificação geralmente precedido da formação de folhas, após o início da estação chuvosa para a maioria das espécies estudadas (MACHADO et al 1997).

Uma resposta diferenciada a precipitação entre espécies arbóreas e herbáceas foi observado por Pereira et al. (1989) para espécies de Caatinga, indicando, portanto uma diferença nas fenofases entre os estratos da vegetação.

O estudo da biologia da polinização, por sua vez, enfoca uma relação importante na evolução da comunidade. Nestes estudos podem ser inferidos os polinizadores associados aos atributos florais caracterizando as síndromes florais (FAEGRI e PIJL, 1979). Para ecossistemas como caatinga tais informações ao nível de comunidades, embora, incompletas, já podem ser encontradas (MACHADO e LOPES, 2003, 2004). Nestes estudos não são relacionados às questões de sazonalidade, para as diferentes síndromes e para os recursos florais, nem as diferenciações entre os hábitos existentes nestas comunidades.

A pequena quantidade de informações sobre o perfil fenológico de espécies da Caatinga, um ecossistema onde estão presentes muitas espécies endêmicas e que atualmente encontra-se em um processo avançado de desertificação, levou-nos a propor este trabalho, com os seguintes objetivos: a. estabelecer os padrões fenológicos e de dispersão de espécies ocorrentes na Caatinga paraibana; b. verificar a possível influência dos fatores climáticos nas fenofases; c. determinar a frequência dos recursos florais e as síndromes de polinização na comunidade ao longo das estações climáticas e d. analisar em conjunto os dados fenológicos com as síndromes de polinização e a distribuição de recursos florais na comunidade.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 *Fenologia e dispersão em florestas tropicais*

Nas últimas quatro décadas vêm sendo desenvolvidos estudos sobre os padrões fenológicos das espécies tropicais. E recentemente, um número cada vez maior de trabalhos pode ser encontrado (FRANKIE et al 1974; OPLER et al 1976, 1980; MORI et al 1982; BARBOSA et al 1989; MACHADO et al. 1997; MORELLATO 1991, 2003; MORELLATO et al. 1989, 2000; TALORA e MORELLATO, 2000; KANG e BAWA, 2003; LOCATELLI e MACHADO, 2004).

A ausência de estações climáticas bem definidas nas florestas tropicais poderia induzir a se pensar em ausência de sazonalidade para estas regiões, porém evidências de ritmos periódicos em florestas tropicais vêm sendo observadas por diversos autores (RICHARDS, 1952; JANZEN, 1967; MORELLATO et al 1989, 2000), que destacam a precipitação, como principal fator abiótico envolvido (BORCHERT, 1980, 1983, BORCHERT et al 2002; REICH e BORCHERT, 1982, 1984; MORELLATO et al 1989), podendo estar ainda associada à luminosidade (OPLER et al 1976; TALORA & MORELLATO, 2000).

Morellato (2003) destaca que, em florestas tropicais, existem diferenças entre os padrões nas fenofases reprodutivas (floração e frutificação) e, para alguns autores, estas relações podem estar associadas aos ritmos endógenos das espécies (RIVERA e BORCHERT, 2001) ou até mesmo a questões filogenéticas (MARCO e PAÉZ, 2002; LOBO et al. 2003; GRESSLER, 2005).

A importância de fatores bióticos, como as diferentes formas de vida, também tem sido apontada como relevante para a variação fenológica em florestas tropicais e

conseqüentemente para a diversificação de recursos no ecossistema (MORELLATO et al 2000). Divergências entre o padrão fenológico dos estratos vegetais foram observadas para floresta Atlântica (MORELLATO, 1991; MARTIN-GAJARDO & MORELLATO, 2003), e em savanas tropicais, por Sarmiento & Monastério (1983), os quais afirmam que as espécies herbáceas têm suas fenofases ligadas à estação chuvosa, enquanto espécies arbóreas seriam mais independentes. Fato semelhante foi observado também por Pereira et al. (1989) para espécies de Caatinga.

A floração no período da estação seca, ou início da chuvosa é comumente encontrada em florestas tropicais (FOURNIER, 1976; ALENCAR et al 1979; FOSTER, 1982; BULLOCK e SOLÍS-MAGALLANES, 1990; MORELLATO e LEITÃO-FILHO, 1990, 1992, 1996). Segundo Opler et al. (1976) e Schaik et al. (1993), o início da fenofase de floração, em espécies tropicais, parece ser desencadeado por um período de estresse hídrico.

Morellato et al. (1989), Morellato & Leitão-Filho (1990), Schaik et al. (1993) e Bencke & Morellato (2002) sugerem que as vegetações com climas mais sazonais apresentem maior periodicidade na produção de folhas, flores e frutos, sendo a alternância de estações seca e úmida apontada como o principal fator envolvido no desencadeamento das fenofases, caracterizando, portanto a influência direta de fatores exógenos nas fases iniciais.

Estudos fenológicos associados ao modo de dispersão das espécies, em diferentes formações florestais, vêm sendo desenvolvidos, abordando principalmente o estrato arbóreo e arbustivo (MORELLATO et al 1989; MORELLATO & LEITÃO-FILHO, 1992; MACHADO et al 1997; TALORA e MORELLATO, 2000; MORELLATO et al. 2000; BATALHA e MANTOVANI, 2000; LOCATELLI e MACHADO, 2004; QURINO et al in prep.). Os resultados obtidos indicam uma produção de frutos zoocóricos mais concentrada na estação úmida (GRIZ e MACHADO, 1998, 2001; MORELLATO e LEITÃO FILHO, 1992; MORELLATO, 1992; CARMO e MORELLATO, 2000; VICENTE et al 2003). Por sua vez,

a frutificação de espécies anemocóricas estaria concentrada durante a estação seca (JANZEN, 1967; FOSTER, 1982; LIEBERMAN, 1982; MORELLATO et al 1989; MORELLATO e LEITÃO-FILHO, 1990), estando relacionada com fatores abióticos, como umidade e ausência de precipitação, e com bióticos, como a queda das folhas, fatores estes que influenciam na disseminação dos diásporos (MORELLATO e LEITÃO FILHO, 1992), especialmente em florestas secas (FRANKIE et al 1974; GRIZ e MACHADO, 2001).

2.2 Fenologia de Cactaceae

A família Cactaceae, presente apenas nas regiões neotropicais, possui, portanto, uma relação direta com a distribuição e a evolução das espécies vegetais no novo mundo. Este fato aumenta a importância em se obter informações a cerca da fenologia e das relações ecológicas, em representantes desta família, essenciais para a compreensão das interações e dinâmica em muitos ecossistemas tropicais.

Entretanto, informações sobre a fenologia de espécies de Cactaceae são raras, e, as poucas existentes, são referentes às informações contidas em estudos realizados com espécies isoladas, os quais abordam especialmente a biologia da polinização (GRANT e GRANT, 1979a, b; PETIT, 1987; SILVA e SAZIMA, 1995; FLEMING, et al 1994; NASSAR et al 1997; LOCATELLI e MACHADO, 1999a, 1999b; NASSAR e RAMÍREZ, 2004; MÉNDEZ et al 2005). Nestes trabalhos foram observados padrões diferenciados para a floração, havendo espécies contínuas, anuais e bimodais ou irregulares.

A maioria das espécies simpátricas de Cactaceae estudadas, apresentaram diferentes padrões de floração, duas espécies na Venezuela (PETIT, 2001), quatro espécies na Colômbia (RUIZ et al 2000) e duas espécies irmãs de *Ferocactus* no Arizona (McINTOSH,

2000). Locatelli & Machado (1999b) estudando duas espécies ornitófilas de Cactaceae em uma região de caatinga, observaram a sobreposição da floração.

Em um estudo fenológico com quatro espécies de Cactaceae na Colômbia, RUIZ et al (2000) observaram a floração em duas espécies na estação chuvosa, uma na estação seca e outra com floração contínua. Com relação a sazonalidade climática as espécies estudadas apresentaram floração geralmente na estação seca, com frutificação ocorrendo na estação chuvosa seguinte. Os autores ressaltam, que as diferenças no período de floração das espécies, facilita a manutenção dos polinizadores e dispersores.

Méndez et al (2005) estudando uma espécie de cactaceae (*Pterocereus gouneri* Britton & Rose) observaram um padrão de floração regular para a espécie, com a floração ocorrendo na estação seca, o que, segundo os autores, resalta ainda a importância desta espécie como recurso para polinizadores.

A fenofase de frutificação apresenta pico na estação chuvosa, para a maioria das espécies já estudadas (RUIZ et al 2000; PETIT, 2001; McINTOSH, 2002), independente do início da floração, na estação seca ou chuvosa. O que torna a relação entre o período de frutificação e conseqüentemente a disponibilidade de recursos para frugívoros muito importante, principalmente em ambientes com uma sazonalidade acentuada.

2.3 Síndromes de polinização em florestas tropicais

A existência de adaptações entre flores e animais polinizadores foram inicialmente relatadas por Christian Konrad Sprengel em 1793 (ENDRESS, 1994). Tais adaptações são definidas como síndromes de polinização (FAEGRI e PIJL, 1979), ou seja, o estudo das características florais e a identificação do possível vetor de pólen, que nos leva a uma melhor compreensão da relação planta-polinizador.

A maioria das Angiospermas depende de animais como vetores de pólen para o processo reprodutivo (HEITHAUS, 1974). Isto é verdadeiro, em especial para as espécies vegetais das florestas tropicais (BAWA et al 1985), para as quais, nos últimos tempos, vêm sendo realizados estudos sobre as diferentes síndromes de polinização em vários ecossistemas (BAWA et al 1985; BULLOCK et al 1983; IBARRA-MANRIQUEZ e OYAMA, 1992; RAMÍREZ et al 1990; PARRA-TABLA e BULLOCK, 2002), entre estes alguns brasileiros como o cerrado (SILBERBAUER-GOTTSBERGER e GOTTSBERGER, 1988; OLIVEIRA e GIBBS, 2000), a restinga (ORMOND et al 1991, 1992), Mata Atlântica (MORELLATO, 1991; SILVA et al 1997), e a caatinga (MACHADO, 1990; MACHADO e LOPES, 2003, 2004).

Embora existam limitações relacionadas ao conceito de síndromes de polinização (WASER, 1983; JOHSON e STEINER, 2000), estas síndromes servem como base para estudos de ecologia da polinização em comunidades vegetais (RAMÍREZ et al 1990; BAWA et al 2003; FENSTER et al. 2004), facilitando, portanto o entendimento da ação do fluxo gênico, partilha e competição por polinizadores, assim como na oferta e distribuição de recursos dentro de populações e comunidades.

A polinização realizada por insetos, como abelhas, vespas e moscas, denominada entomofilia, é a síndrome mais comum em regiões tropicais (BAWA, 1990; SILBERBAUER-GOTTSBERGER e GOTTSBERGER, 1988; OLIVEIRA e GIBBS, 2000; MACHADO e LOPES 2003, 2004), especialmente o subtipo melitofilia (polinização por abelhas). As principais características apresentadas por estas flores são: odor adocicado, antese diurna, cores vistosas e variada oferta de recursos (néctar, resina, óleo, pólen) (FAEGRI e PIJL, 1979).

A miofilia e a cantarofilia, polinização por moscas e besouros respectivamente, são menos comuns em ecossistemas tropicais (POMBAL, 1995; SILBERBAUER-

GOTTSBERGER e GOTTSBERGER, 1988). Cantarofilia é comum em espécies com características consideradas mais basais, como por exemplo, espécies pertencentes à família Annonaceae (FAEGRI e PIJL, 1979), na qual os insetos utilizam as inflorescências para acasalamento. Na maioria dos ecossistemas, as espécies que apresentam cantarofilia, correspondem a ca. 1- 2,8% do total (MACHADO e LOPES, 2003, 2004; MORELLATO, 1991; OLIVEIRA e GIBBS, 2000; SILBERBAUER-GOTTSBERGER e GOTTSBERGER, 1988).

As flores adaptadas à polinização por borboletas têm tubo da corola alongado, antese diurna, com coloração também vistosa e geralmente exalam odor adocicado (FAEGRI e PIJL, 1979), porém segundo Sazima & Machado (1987) e Machado (1990) são poucas as espécies polinizadas exclusivamente por borboletas em ecossistemas tropicais, como a caatinga, fato confirmado por Machado & Lopes (2003, 2004) onde as espécies polinizadas por borboletas corresponderam a 3,9%. Morellato (1991) encontrou uma proporção de 5% de flores polinizadas por borboletas em espécies arbóreas, arbustivas e trepadeiras em floresta semidecídua. Resultados semelhantes foram encontrados também por Bawa et al. (1985b), ca. 4,9%, para florestas tropicais úmidas na Costa Rica. Alguns atributos florais característicos dessa síndrome são semelhantes às flores ornitófilas (FAEGRI e PIJL, 1979), o que algumas vezes pode levar a sobreposição de características entre esses dois grupos (MACHADO e LOPES, 1998).

A falenofilia e a esfingofilia, respectivamente polinização por mariposas e esfingídeos, possuem flores com várias características em comum como: antese crepuscular ou noturna, geralmente com cores claras e tubulosas (FAEGRI e PIJL, 1979). Diferenças são encontradas em relação ao comprimento do tubo floral, longo para esfingófilas e mais curto para falenófilas, e, segundo Faegri e Pijl (1979), as esfingófilas podem ter flores do tipo pincel. Na maioria dos estudos para regiões tropicais as espécies pertencentes aos dois grupos

(esfingófilas e falenófilas) são consideradas e agrupadas como um único tipo, ou seja, polinizadas por mariposas em geral. Para florestas tropicais estes grupos têm grande importância, embora ainda tenham sido pouco estudados (PARRA-TABLA e BULLOCK, 2003), sendo encontrado, percentuais de 7,9% para florestas úmidas (BAWA et al 1985b), 6% para floresta semidecídua (MORELLATO, 1991), 12% para cerrado (OLIVEIRA e GIBBS, 2000), e 8,5% (incluindo esfingídeos e noctuídeos) para a caatinga (MACHADO e LOPES, 2003, 2004).

A polinização por morcegos (quiropterofilia) está associada a flores com antese noturna, cores claras, odor forte, e geralmente grande quantidade de néctar (FAEGRI e PIJL, 1979). Segundo Opler *et al.* (1980) as flores polinizadas por morcegos são mais comuns em espécies arbóreas do estrato superior, sendo esta afirmativa confirmada em vários estudos (MORELLATO, 1991; LOPES & MACHADO, 1998; SAZIMA et al 1999) sendo mais raros estudos envolvendo espécies no estrato herbáceo (MACHADO et al 1998; MACHADO e VOGEL, 2004). Segundo Machado & Lopes (2003), em ecossistemas tropicais como a caatinga a quiropterofilia parece estar associada a algumas famílias, como por exemplo: Acanthaceae, Bombacaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Cappparaceae, Convolvulaceae, Leguminosae, Passifloraceae e Tiliaceae, semelhante ao encontrado em outros ecossistemas como Amazônia e Floresta Atlântica (VOGEL, 1968; SAZIMA et al 1999). Floração longa, com poucas flores abertas por noite é encontrada para muitas espécies quiropterófilas (MORELLATO, 1991; PARRA-TABLA e BULLOCK, 2003). A frequência de flores quiropterófilas mencionadas para regiões tropicais é relativamente baixa, ocorrendo em ca. 1,8-4% das espécies (BAWA et al 1985; SILBERBAUER-GOTTSBERGER e GOTTSBERGER, 1988; MORELLATO, 1991; KRESS e BEACH, 1994; OLIVEIRA e GIBBS, 2000), diferente, porém, do observado para a caatinga pernambucana 13,1% (MACHADO e LOPES, 2003, 2004).

Flores com características ornitófilas apresentam cores vistosas, geralmente vermelha ou alaranjadas, antese diurna, corola tubulosa e néctar como recurso (FAEGRI e PIJL, 1979). A ornitofilia está relacionada à flores polinizadas por aves nectarívoras em geral, sendo Trochilidae, Icteridae e Thraupidae as principais famílias de aves polinizadoras nos Neotrópicos (PROCTOR et al 1996). A ornitofilia tem sido registrada para ca. 10-15% das espécies de Angiospermas, em diferentes ecossistemas (FEINSINGER, 1983; MACHADO e LOPES, 2003, 2004; BUZATO et al 2000), embora no cerrado, Oliveira e Gibbs (2000) e Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger (1988) tenham registrado apenas ca. 2,0% das espécies ornitófilas, e em florestas úmidas na Costa Rica e florestas semidecídua no sudeste do Brasil, respectivamente, Bawa et al (1985b) e Morellato (1991), tenham encontrado ca. 4% das espécies como sendo ornitófilas. Segundo Machado (1990) e Parra-Tabla e Bullock (2003), a floração das espécies polinizadas por beija-flores concentra-se geralmente na estação seca, evidenciando a importância destas plantas para as espécies nectarívoras residentes.

REFERÊNCIAS

- ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A. e FERNANDES N. P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de Terra Firme na Amazônia Central. *Acta Amazônica*. v. 1, p. 63-97. 1979.
- BARBOSA, D. C. A.; ALVES, J.L.; PRAZERES, S. M.; PAIVA, A. M. A. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). *Acta Botânica Brasílica*. v. 3, p. 109-117. 1989.
- BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. In LEAL, I. R., TABARELLI, M. e SILVA, J.M.C. (Orgs.) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária: UFPE, Recife, p. 657-693. 2003.
- BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W. 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 Biologia*. v. 60, p 129-145. 2000.
- 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.; PERRY, D.R.; BEACH, J. H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*. v. 72, p. 331-343. 1985a
- BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E.; GRAYUM, M.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany*. v. 72, p. 345-356. 1985b.

- BAWA, K. S.; KAMG, H.; GRAYUM, M. H. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain Forest trees. *American Journal of Botany*. v. 90, p. 877-887. 2003.
- BENCKE, C. S.; MORELLATO, L. P. C. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. v. 25, p. 1-13. 2002.
- BORCHERT, R. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana*. *Ecology*. v. 61, p. 1065-1074. 1980.
- BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*. v. 15, p. 81-89. 1983.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*. v. 34, p. 27-39. 2002.
- BULLOCK, S. H.; BEACH, H.; BAWA, K. S. Apisodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* Radlk. (Meliaceae) in Costa Rica rain forest. *Ecology*. v. 64, p. 851-862. 1983.
- BULLOCK, S. H.; SOLÍS-MAGALLANES, A. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. v. 22, p. 22-35. 1990.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica*. v. 32, p. 824-841. 2000.
- CARMO, M. R. B.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de árvores e arbustos das matas ciliares da bacia do Rio Tibagi, Estado do Paraná, Brasil. In RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. (Eds) *Mata ciliares, conservação e recuperação*. Edusp. São Paulo. p. 125-141. 2000

- ENDRESS, P. K. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge. 1994.
- FAEGRI, K.; PIJL, L. *The principles of pollination ecology*. Pergamin Press, London. 1979
- FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology*. v. 62, p. 881-913. 1974.
- FEINSINGER, P. Coevolution and Pollination. In D. J. Futuyma; M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland. p. 282-310. 1983.
- FENSTER, C. B.; ARBRUSTER, 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.
- FLEMING, T. H.; MAURICE, S.; BUCHMANN, S. L.; M. D. TUTTLE. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*. v. 81, p. 858-867. 1994.
- FOSTER, R. B.. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In LEIGH, E. G.; RAND, A. S.; WINDSOR, D. M. (eds.) *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington. p 151-172. 1982.
- FOURNIER, L. A. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo pré-montano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. *Turrialba*. v. 26, p. 54-9. 1976.
- GRANT, V.; GRANT, K. A. Pollination of *Echinocereus fasciculatus* and *Ferocactus wislizenii*. *Plant Systematics and Evolution*. v. 132, p. 85-90. 1979a.
- GRANT, V.; GRANT, K. A. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution*. v. 132, p. 321-325. 1979b

- GRESSLER, E. *Floração e frutificação de Myrtaceae de Floresta Atlântica: Influência de fatores climáticos, limitações ecológicas e filogenéticas*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista. Rio Claro-SP. 2005
- GRIZ, L. M. S.; MACHADO, I. C. S. Aspectos morfológicos e síndromes de dispersão de frutos e sementes na Reserva Ecológica de Dois Irmãos. *In* MACHADO, I. C.; LOPES, A.V.; PÔRTO, K. C. (Orgs) *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área Urbana (Recife-Pernambuco-Brasil)*. Editora Universitária da UFPE, Recife. p. 197-224. 1998.
- GRIZ, L. M. S.; MACHADO, I. C. S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. v. 17, p. 303-321. 2001
- HEITHAUS, E. R. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Annals of the Missouri Botanic Garden*. v. 61, p. 675-691. 1974.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G.; OYAMA, K. ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest tree. *American Journal of Botany*. v. 79, p. 383-394. 1992.
- KANG, H.; BAWA, K. S. Effects of successional status, habitat, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest. *American Journal of Botany*. v. 90, p. 865-876. 2003.
- KREBSS, W. J.; BEACH, J. H. Flowering plant reproductive systems. *In*. MCDADE, L. A; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H.; HARTSHORN, G. (Eds.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. p. 161-182. 1994.
- JANZEN, D. H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* v. 21, p. 620-637. 1967.

- JOHNSON, S. D.; STEINER, K. E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*. v. 15, p. 190-193. 2000.
- LIEBERMAN, D. Seasonality and phenology in a dry forest in Ghana. *Journal of Ecology*. v. 70, p. 791-806. 1982.
- LIETH, H. Introduction to phenology and modeling of seasonality. (Ecological studies, *In Phenology and seasonality modeling*. Berlin, Springer Verlag,). p. 3-19. 1974
- LOBO, J. A.; QUESADA, M.; STONER, K.; FUCHS, E.; HERRERÍAS-DIEGO, E. J.; ROJAS, Y.; SABORÍO, G. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous tress in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*. v. 90, p. 1054-1063. 2003.
- LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya*. v. 17, p. 75-85. 1999a.
- LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. Floral biology of *Cereus pernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya*. v. 17, p. 86-94. 1999b.
- LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. S. Fenologia das espécies arbóreas de uma comunidade de Mata Serrana (Brejo dos Cavalos) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. In PORTO, K.C., CABRAL, J.J.; TABARELLI, M. (Org.) *Brejos de Altitude: História Natural, Ecologia e Conservação*. Brasília. p. 255-276. 2004.
- MACHADO, I.C.S. *Biologia floral de espécies de caatinga no Município de Alagoinha- PE*. Tese de Doutorado. Universidade de Campinas. 1990.
- MACHADO, I. C.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica*. v. 29, p. 57-68. 1997.
- MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. A polinização biótica e seu macanismos na Reserva Ecológica de Dois Irmãos. In MACHADO, I. C.; LOPES, A. V.; PORTO, K. C. (Orgs.).

- Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil)*. Recife. Secretaria de Ciência e Tecnologia e Meio ambiente – SECTMA – Ed. Universitária – UFPE. p. 173-195. 1988.
- 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. (Orgs.) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária, UFPE, Recife, 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*. n. 94, p. 365-376. 2004.
- MACHADO, I. C.; VOGEL, S. The North-Eastern Brazilian liana, *Adenocalymna dichilum* (Bignoniaceae) pollinated by bats. *Annals of Botany*, v. 93, n. 5, p. 609-613, 2004.
- MACHADO, I. C. S.; VOGEL, S.; LOPES, A.V. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long legged oil collecting bees in NE-Brazil. *Plant Biology*. v. 4, p. 352-359. 2002.
- MARCO, D. E.; PAÉZ, S. A. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments* v. 52, p.1-16. 2002.
- MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. v. 26, p. 299-309. 2003.
- McINTOSH, M. E. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*. v. 159, p. 1-13. 2002.
- MÉNDEZ, M.; DURAN, R.; DORANTES, A.; DZIB, G.; SIMÁ, L.; SIMÁ, P.; ORELLANA, R. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments*. v. 62, p. 363-376. 2005.

- MOREIRA, H. M. *Estudos fenológicos em um remanescente de caatinga no Sertão Paraibano*. João Pessoa, PB. Monografia de graduação (Ciências Biológicas). 1996.
- MORELLATO, L. P. C.. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade de Campinas. São Paulo. 1991
- MORELLATO, L. P. C. Sazonalidade e dinâmica dos ecossistemas florestais da Serra do Japi. In L.P. MORELLATO (Org) *Historia natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. Editora UNICAMP/FAPESP. Campinas. p. 98-110. 1992.
- MORELLATO, L. P. C. South America. In SCHWARTZ, M. D. *Phenology: An Integrative Environmental Science (Tasks for Vegetation Science)* (Hardcover) Kluwer Academic Publishers. p. 75-92. 2003
- MORELLATO, L. P. C.; RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F.; JOLY, C. A. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Botânica* v.12, p.85-98. 1989
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Botânica*. v. 50, p.163-173. 1990.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In MORELLATO, L. P. (Org) *Historia natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Editora UNICAMP/FAPESP. Campinas. Pp. 112-140. 1992.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica*. v. 28, p.180-191. 1996.

- MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENKE, C. S. C.; ROMERA, E. C.; ZIPARRO, V. Phenology of atlantic rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* v. 32, p.811-823. 2000.
- MORI, S. A.; LISBOA, G.; KALLUNKI, J. A. Fenologia de uma mata higrófila sul-baiana *Revista Theobroma*. v.12, p. 217-230. 1982.
- NASSAR, J. M.; RAMÍREZ, N.; LINARES, O. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*. v.84, p. 918-927. 1997.
- NASSAR, J. M.; RAMÍREZ, N. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*. v. 248, p. 31-44. 2004.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Survey of long-term flowering patterns in tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *In* EDLIN, C. (ed.) L'arbre. *Biologie et development*. Naturalia Montpeliensia. Montpellier. p. 345-366. 1991.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*. v. 26, p.141-159. 1994.
- OLIVEIRA, J. G. B.; QUESADO, H. L. C.; NUNES, E. P.; VIANA, F. A. Observações preliminares da fenologia de plantas da caatinga na estação ecológica de Aiuaba, Ceará. Mossoró: ESAM. *Coleção Mossoroense*. p. 538. 1988.
- OLIVEIRA, P.E.; GIBBS, P.E. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora*. v. 195, p. 311-329. 2000.
- OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BACKER, H. G. Comparative phonological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. v. 68, p. 167-188. 1980.

- OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BAWA, K. S. Rainfall as a factor in the release, timing, and sychronization of anthesis br tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*. v. 3, p. 231-236. 1976.
- ORMOND, W. T.; PINHEIRO, M. C. B.; LIMA, A. H. Sexualidade das plantas da restinga de marica, 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, A. H.; CORREIA, M. C. R.; PIMENTA, M. L. Estudos das recompensas florais das plantas de restinga da Maricá – Itaipaçu, RJ. I – Nectaríferas. *Bradea*. v. 6, p. 179-195. 1993.
- PETIT, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*. v. 49, p.521-531.
- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. *The natural history of pollination*. Haper Collins Publeshers, London. 1996.
- PEREIRA, R. M. A.; ARAÚJO-FILHO, J. A.; LIMA, R. V.; LIMA, F. D. G.; ARAÚJO, Z. B. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciências Agronômicas*. v. 20, p.11-20. 1989.
- POMBAL, E. C. P. A polinização por moscas. In. MORELLATO, P. C; LEITÃO-FILHO, H. *Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP. Campinas, São Paulo. p. 51-53. 1995.
- PARRA- TABLA, V. P.; BULLOCK, S. H. La polinización en la selva tropical de Chamela. In NOGUEIRA, F.A.; VEGA RIVERA, J. H. A.; GARCIA ALDRETE, N.; QUESADA AVENDAÑO, M. (Eds.), *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biologia, UNAM. México. p. 499-515. 2002.

- QUIRINO, Z. G. M.; MACHADO, I. C. S. Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). *Revista Brasileira de Botânica*. v. 24, p.181-193. 2001.
- RAMÍREZ, R. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany*. v. 89, p. 836-842.
- RAMÍREZ, N.; GIL, C.; HOKCHE, O.; SERES, A.; BRITTO, Y. Biologia floral de uma comunidade arbustiva tropical em la Guayannna Venezollana. *Annals of the Missouri Botanic Garden*.v. 77, p.1260-271. 1990.
- REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. v. 72, p.61-74. 1984.
- RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press. Cambridge. 1952.
- RIVERA, G.; BORCHERT, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and Herbarium collections. *Tree Physiology*. v. 21, p. 201-212. 2001.
- RUIZ, A.; SANTOS, M.; CAVELLIER, J. Estudio fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica*. v. 32, p. 397-407. 2000.
- SANTOS, M. J. L.; MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Fenologia, biologia reprodutiva e diversidade de polinizadores de duas espécies de *Jatropha* L. (Euphorbiaceae), em Caatinga, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. v. 28, p. 361-373. 2005.
- SARMIENTO, G.; MONASTÉRIO, M. Life forms and phenology. In BOURLIERE, F. (ed.) *Ecosystems of the world: tropical savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. p. 79-108. 1983.

- SAZIMA, M.; MACHADO, I. C. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomea hederifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). *Revista Brasileira de Biologia*. v. 47, p. 425-436. 1987.
- SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany*. v. 83, p. 705-711. 1999.
- SCHAIK, C. P. van; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. v. 24, p. 353-377. 1993.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G. A polinização de plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia*. v. 48, p. 651-663. 1988.
- SILVA, A.G.; GUIDES-BRUNI, R.R.; LIMA, H.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.) *Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em mata atlântica*. Jardim Botânico, Rio de Janeiro, p. 182-211. 1997.
- SILVA, W. R.; SAZIMA, M. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora*. v. 190, p. 339-343. 1995.
- TALORA, D. C.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de espécies em floresta de planícies litorâneas no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. v. 23, p.13-26. 2000.
- VICENTE, A.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Variação no modo de dispersão de espécies lenhosas em um gradiente de precipitação entre floresta seca e úmida no nordeste do Brasil. In LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Orgs.) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, UFPE, Recife. 2003.
- VOGEL, S. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. *Flora* v.157, p. 562-606. 1968.

- VOGEL, S.; MACHADO, I. C. S. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics Evolution*. v. 178, p. 78-153. 1991.
- WASER, N. M. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In REAL, L. (ed.) *Pollination biology*. Academic Press, New York. p. 241-285. 1983.

CAPÍTULO II

Fenologia e Síndromes de Dispersão de uma Comunidade Vegetal em Região de Caatinga no
Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil.

(Manuscrito a ser enviado para o periódico
JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY)

FENOLOGIA E SÍNDROMES DE DISPERSÃO DE UMA COMUNIDADE VEGETAL EM
REGIÃO DE CAATINGA NO CARIRI PARAIBANO, NORDESTE DO BRASIL.¹

Palavras chaves: Caatinga, fenologia, dispersão, floresta seca.

Zelma Glebya Maciel Quirino², Isabel Cristina S. Machado² & Maria Regina V. Barbosa³

1. Projeto Peld – CNPq - Caatinga: Estrutura e Funcionamento

2. Universidade Federal de Pernambuco

Departamento de Botânica

Rua Prof. Nelson Chaves, s/n Cidade Universitária 50372-970

Recife – PE Brasil

3. Universidade Federal da Paraíba

Departamento de Sistemática e Ecologia

Campus Universitário, s/n Castelo Branco 58052-000

João Pessoa – PB Brasil

RESUMO

Em regiões tropicais, estudos fenológicos são necessários para a descrição das diferentes estratégias fenológicas apresentada pelos vegetais, e suas interações com os fatores ambientais. Com objetivo de verificar esta relação foi estudada a fenologia de 46 espécies de plantas, distribuídas entre árvores, arbustos, ervas e trepadeiras, no período de janeiro de 2003 a dezembro de 2004, na RPPN Fazenda Almas (7°28'45"S e 36°54'18"W), município de São José dos Cordeiros, na região do Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil. A queda de folhas apresentou padrão sazonal nos dois anos de estudo, enquanto a fenofase brotamento mostrou dois picos, um na estação chuvosa e outro no período seco. A floração apresentou um padrão geral sazonal, embora tenham ocorrido diferenças entre os picos nos distintos hábitos, as arbóreas produzindo flores na estação seca, enquanto as arbustivas e as herbáceas no período chuvoso. A formação de frutos ocorreu ao longo de todo o ano, com um aumento de frutos maduros na estação úmida. As estratégias fenológicas de frutificação diferiram entre os grupos. Nas espécies arbustivas a produção de frutos concentrou-se no período úmido, embora algumas espécies tenham sido observadas com frutos verdes até a estação seguinte. Para as arbóreas, foram registrados diferentes padrões de frutificação, com frutos maduros tanto na estação úmida como na estação seca. Foram calculadas as datas médias para a comunidade nas fenofases vegetativas e reprodutivas e a correlação entre a precipitação e as fenofases reprodutivas, entre os diferentes hábitos estudados. A síndrome de dispersão predominante para a comunidade foi a zoocórica (41,3%), seguida da anemocórica (34,8%) e da autocórica (23,9%). Entre as espécies arbóreas e arbustivas predominaram a autocoria e zoocoria, nas herbáceas e trepadeiras, a anemocoria. Os padrões de floração, frutificação e dispersão variaram entre os hábitos, indicando uma resposta diferenciada a fatores ambientais. Esta estratégia pode favorecer a distribuição de recursos para polinizadores e dispersores nesta comunidade.

INTRODUÇÃO

A fenologia vegetal analisa a ocorrência de eventos cíclicos, como floração e frutificação, e suas interrelações com os fatores abióticos (ex: luminosidade, temperatura, pluviosidade) e bióticos (presença e/ou ausência de polinizadores, dispersores e predadores), em populações, comunidades ou ecossistemas (Morellato 1991), relacionando de que maneira tais fatores podem influenciar no desenvolvimento dos vegetais.

As regiões tropicais apresentam uma grande diversidade biológica e estudos fenológicos e de sazonalidade permitiriam um entendimento mais completo da estrutura e evolução desses ecossistemas (Newstrom *et al.* 1994; Sarmiento & Monastério, 1983). Entretanto, o número de trabalhos realizados nestas regiões é pequeno, embora tenha aumentado nos últimos anos (Newstrom *et al.* 1994; Morellato & Leitão-Filho 1990; Machado *et al.* 1997; Talora & Morellato 2000; Morellato *et al.* 2000; Batalha & Mantovani 2000; Bencke & Morellato 2002; Marco & Páez 2002). Ainda existe uma significativa carência de dados para alguns ambientes tropicais, como por exemplo, o Nordeste brasileiro, e especialmente para a Caatinga.

Na maioria dos estudos realizados nesta região são abordados apenas dados fenológicos de espécies isoladas (Quirino & Machado 2001; Locatelli & Machado 1999; Vogel & Machado 1991; Machado *et al.* 2002; Santos *et al.* 2005). Poucos estudos, porém, abordam a análise de comunidades (Oliveira *et al.* 1988; Pereira *et al.* 1989; Barbosa *et al.* 1989; 2003; Machado *et al.* 1997), e de modo geral sugerem a presença de uma vegetação fortemente sazonal, estando os períodos de floração e frutificação, para a maioria das espécies estudadas, geralmente precedido da formação de folhas, após o início da estação chuvosa.

Este estudo tem como objetivo geral estabelecer os padrões fenológicos e de dispersão de espécies ocorrentes na Caatinga paraibana, com seus diferentes hábitos e a sua relação com

fatores abiótico (precipitação) e bióticos, permitindo assim uma visão mais integrada da dinâmica deste ecossistema. Além de comparar com outros ambientes tropicais.

LOCAL DE ESTUDO

O trabalho de campo foi desenvolvido na RPPN Fazenda Almas, no município de São José dos Cordeiros (7°28'45"S e 36°54'18"W), no estado da Paraíba, a ca. 300 Km da capital, João Pessoa (Figura 1). A fazenda está localizada na região do Cariri Paraibano, que encontra-se em uma depressão de 200 a 300 metros do nível do planalto da Borborema, sendo caracterizada por uma formação de Savana Estépica Arborizada (Andrade –Lima 1981) (Figura 2a e b).

O clima da região caracteriza-se por apresentar condições extremas como: elevada radiação, baixa umidade relativa e baixa nebulosidade (Prado, 2003). A precipitação é inferior a 600mm e irregular, sendo o clima classificado como ‘semi-árido quente’ (Bsh), com chuvas de verão, segundo classificação de Köppen. As temperaturas médias anuais são elevadas, entre 26 e 30°C. Os dados climatológicos indicam a existência de duas estações bem definidas durante o ano, uma chuvosa e outra seca. A chuvosa normalmente concentra-se em três meses no primeiro semestre (Prado 2003) e o período seco tem a duração de seis a nove meses, podendo estender-se até dez (Governo do Estado da Paraíba/SE/UFPB 1989) (Figura 3).

No período de estudo, de janeiro/2003 a dezembro/2004, a precipitação acumulada no primeiro ano foi de 274,3mm, ocorrendo geralmente de janeiro a junho. No ano de 2004, a precipitação total foi de 630,8mm, com o maior registro para janeiro (257,3mm) (Figura 4).

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem e fenologia - Durante dois anos foram acompanhados 368 indivíduos pertencentes a 46 espécies, cada uma com uma média de 8 indivíduos, estando, portanto, acima da média mínima proposta por Frankie *et al.* (1974). A escolha das espécies foi feita com base em levantamento florístico realizado na área (Lima 2004), onde foram encontradas o total de 195 espécies, distribuídas entre árvores (30ssp.), arbustos e arvoretas (57), ervas (66), trepadeiras (35), epífitas (6) e macrófitas (1).

Todos os indivíduos localizavam-se ao longo de uma trilha de 6,0 Km de extensão e 4,0m de largura. No caso de árvores e arbustos, foram selecionados apenas indivíduos com DAB > 3,0cm. Para evitar a inclusão de clones foi estabelecida uma distância mínima de 8 metros entre indivíduos da mesma espécie.

O acompanhamento fenológico foi realizado através de observações quinzenais, durante os anos de 2003 e 2004, totalizando 48 excursões.

As fenofases observadas foram: brotação (folhas jovens) e queda das folhas (folhas vermelhas e caindo), floração (botão-período anterior à abertura e antese-presença de flores abertas), frutificação (fruto imaturo-início da formação de frutos até frutos jovens e maduro-frutos prontos para dispersar). Para a definição e análise das fenofases foram seguidas as indicações de Fournier (1974), Morellato (1991), Morellato *et al.* (1989) e Bullock & Solís-Magallanes (1990), onde foram anotados a presença e ausência das fenofases e a intensidade. Foram considerados como data de início a primeira vez em que cada indivíduo apresentou a fenofase, e como pico a data em que cada indivíduo apresentou a intensidade máxima da fenofase. As espécies que apresentaram mais de uma data de início da mesma fenofase, foram consideradas, quando ocorreram intervalos de no mínimo três meses, entre o final e o início da fenofase.

Frutos das espécies foram coletados e posteriormente analisados quanto a forma, tamanho, cor e odor. Os frutos foram tipificados seguindo a classificação de Spjut (1994) e as síndromes de dispersão de acordo com a classificação de van der Pijl (1982).

O material testemunho das espécies estudadas foi depositado no Herbário Lauro Pires Xavier, da Universidade Federal da Paraíba (JPB), com duplicatas no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco (UFP).

Análises estatísticas – Para analisar a correlação entre a fenologia e a precipitação, foi aplicado o teste de correlação de Spearman (Zar 1996), entre o número de espécies por mês em cada fenofase (brotamento, queda, botão, antese, fruto imaturo e maduro) e a precipitação, no mesmo mês (Prec.0), no mês anterior (Prec. 1), no segundo (Prec. 2) e terceiro meses (Prec. 3), anteriores à ocorrência da fenofase.

Análises estatísticas circulares das variáveis fenológicas, segundo Morellato *et al.* (2000), foram feitas utilizando o programa Oriana (Kovach 1984). As datas das observações foram convertidos em ângulos, sendo o dia 01/janeiro = 0° seqüencialmente até dezembro 31/360° em intervalos de 15°. Os testes de hipótese seguiram o proposto por Morellato *et al.* (2000), para ocorrência de sazonalidade e comparação entre padrões sazonais. Nestes, o ângulo médio a ou data média significam a época do ano ao redor da qual as datas de uma determinada fenofase ocorreram para a maioria das espécies. A significância deste ângulo é testada pelo Teste Rayleigh (p), ou seja, se a fenofase ocorreu de maneira concentrada (sazonal), com um ângulo significativo ou não. Quando o ângulo médio é significativo para dois anos no teste Rayleigh, é aplicado o teste de Watson-Williams (F), no qual é comparado o ângulo médio de cada variável fenológica e determinado se os anos exibem o mesmo ângulo médio ou padrão sazonal (Zar 1996; Morellato *et al.* 2000).

Quando a fenofase ocorreu durante todo o ano ou acima de oito meses foi considerada contínua, sendo então excluída da análise circular (ver Morellato *et al.* 2000).

RESULTADOS

Foram amostradas no total 46 espécies, pertencentes a 22 famílias e 40 gêneros (Tabela 1), dentre árvores (17 espécies/ 36,9%), arbustos (15 espécies/ 32,6%), ervas (6 espécies/ 13,0%) e trepadeiras (8 espécies/ 17,4%). A família com maior número de espécies foi Leguminosae (11 spp.), seguida de Cactaceae (5) e Euphorbiaceae (4).

As espécies estudadas correspondem a 23,6% do total de espécies (ver Lima 2004), sendo 57% das árvores, 26,3% arbustos, 9,0% das ervas e 22,8% das trepadeiras, entre as espécies presentes na comunidade.

Fenofases vegetativas

Queda foliar – As espécies de Cactaceae foram excluídas desta análise, por serem áfilas. A fenofase queda de folhas foi observada em todos os outros indivíduos em 2003, com ausência de apenas um indivíduo em 2004, sendo ca. 85% do total de espécies decíduas. Entre as fenofases, esta foi a que se apresentou mais regular, sendo registrados nos dois anos picos no mês de setembro com ca. 80% dos indivíduos nesta fenofase (Figura 5).

O teste de ocorrência de sazonalidade para início da queda foliar e as datas médias nos dois anos foram significativas, com os valores de r entre 0,60 e 0,72, respectivamente em 2003 e 2004 (Tabela 2). As datas médias de início e pico de queda foliar para 2003 foram 07/08 e 22/09, e no ano de 2004, 06/08 e 24/09. No teste de Watson-Williams, as datas médias de início e pico de queda foliar entre os anos não foram significativamente diferentes, indicando que a fenofase queda foliar ocorreu de forma sazonal e na mesma época (Tabela 3).

A fenofase queda foliar não apresentou correlação significativa com a precipitação.

Brotamento – A fenofase brotamento teve início no final da estação seca, estendendo-se até a estação chuvosa seguinte. Esta fenofase apresentou em média ca. 30 dias. O pico de

brotamento nos dois anos de estudo ocorreu no início da estação chuvosa, com 12,5% dos indivíduos em brotamento em janeiro/2003 e 31,8% em fevereiro/2004 (Figura 5).

O teste para ocorrência de sazonalidade na fenofase início de brotamento, apresentou todas as datas médias significativas, com valores de $r = 0,77$ (2003) e $r = 0,67$ (2004) (Tabela 2). As datas médias foram 21/12 para 2003 e 22/01 para 2004. Para o pico de brotamento, as datas médias (21/01 – 2003 e 11/02 – 2004) também foram significativas com o valor de r semelhante para os dois anos ($r = 0,81$). Os valores de r encontrados foram os mais altos entre as fenofases, indicando um padrão fortemente sazonal. O teste de F (Watson-Williams) apontou diferenças significativas para as datas de início e pico de brotamento, nos dois anos (Tabela 3).

A fenofase brotamento apresentou correlação negativa significativa com a precipitação de três meses anteriores (Prec. 3) ao evento fenológico, com $r_s = -0,73$ ($p < 0,05$), apenas para o ano de 2004.

Fenofases reprodutivas

Botão – A fenofase de botão apresentou picos sempre no período chuvoso, havendo um segundo de menor intensidade no mês de dezembro, ao final da estação seca, menos evidente no primeiro ano (Figura 6a). O pico foi observado em fevereiro/2004 com 27% dos indivíduos em botão. Para os dois anos foi encontrado também um pico no mês de abril.

No teste de sazonalidade, a variável fenológica início de botão apresentou data média (13/03 para 2003 e 16/01 para 2004), significativa, embora o ano de 2004 evidencie maior sazonalidade, com $r = 0,45$ (Tabela 2). O teste de F (Watson-Williams) apontou que as datas médias para início de botão, nos dois anos, foram significativamente diferentes (Tabela 3). As datas médias para pico, entre os dois anos, não foram significativamente diferentes, o que indica um padrão semelhante entre os anos.

A fenofase botão mostrou correlação significativa positiva apenas com a precipitação no mesmo mês (Prec. 0), no ano de 2003 ($r_s = 0,77$; $p < 0,05$).

Antese - Esta fenofase apresentou picos durante a estação chuvosa, em abril/ 2003 e março/ 2004 (Figura 6a). Assim como na fenofase de botão, no mês de dezembro/04 também foram observados muitos indivíduos em antese. O maior pico foi registrado em abril/03, com 22,5 % dos indivíduos em antese.

No teste de ocorrência de sazonalidade para o início da antese, as datas médias nos dois anos foram significativas, com os valores de r entre 0,30 e 0,42, respectivamente para 2003 e 2004 (Tabela 2). As datas médias de início e pico de antese para 2003 foram 23/03 e 12/04 e no ano de 2004, foram 09/02 e 25/03.

O número de espécies em antese mostrou correlação positiva significativa com a precipitação no mesmo mês (Prec. 0) de ocorrência da fenofase, com $r_s = 0,79$ ($p < 0,05$), apenas para o ano de 2003.

Fruto imaturo - A fenofase de fruto imaturo apresentou picos em maio/03 e abril/04 (Figura 6b). O maior deles ocorreu em abril/04 com 25,5% dos indivíduos. Nos dois anos, ao final da estação seca, foram encontradas as menores porcentagens de indivíduos com frutos verdes.

O teste para ocorrência de sazonalidade na fenofase início de fruto imaturo, apresentou todas as datas médias significativas, com valores de $r = 0,27$ /03 e $r = 0,43$ /04 (Tabela 2). As datas médias foram 19/04 para 2003 e 19/03 para 2004. Para o pico de fruto imaturo, as datas médias também foram significativas com o valor de r menor para 2003 ($r = 0,36$), do que para 2004 ($r = 0,42$). As datas médias de pico para fruto imaturo foram próximas para os dois anos (13/05 – 2003; 02/05 – 2004).

O teste de F (Watson-Williams) apontou que as datas médias para início de fruto imaturo e pico nos dois anos foram significativamente diferentes (Tabela 3).

O número de espécies com frutos imaturos apresentou correlação positiva significativa com a precipitação no mesmo mês (Prec. 0) e de três meses anteriores (Prec. 3) à ocorrência da fenofase, com $r_s = 0,69$; $p < 0,05$ e $r_s = -0,16$; $p < 0,05$, no ano de 2003. Para 2004, a correlação também foi significativa para o terceiro mês de ocorrência da fenofase (Prec. 3/ $r_s = 0,66$; $p < 0,05$).

Fruto maduro – A fenofase fruto maduro apresentou um padrão semelhante nos dois anos, com dois picos durante o ano (Figura 6b). A porcentagem de indivíduos nesta fenofase foi a mais baixa entre as fenofases. Durante todo o período de estudo foram observados frutos maduros, com os menores índices ocorrendo sempre no início de cada ano. A proporção de frutos maduros foi semelhante entre os anos, com as maiores porcentagens de indivíduos entre 7,0% e 9,5%. Os picos ocorreram em maio nos dois anos, e em julho/03 e agosto/04.

A fenofase início de fruto maduro apresentou valores de r 0,16/03 e 0,24/04, tendo, portanto, uma baixa sazonalidade para os dois anos. As datas médias para início de fruto maduro foram 19/05 (2003) e 03/07 (2004). Os valores de r para pico de fruto maduro foram maiores para o ano de 2004 ($r = 0,31$). As datas médias para o pico de fruto maduro foram 07/07 em 2003 e 15/08 em 2004.

O número de espécies com frutos maduros apresentou correlação significativa positiva com a precipitação apenas no ano de 2004, com a precipitação de três meses anteriores (Prec. 3) a ocorrência da fenofase ($r_s = 0,67$; $p < 0,05$), não sendo significativa para os demais meses (Prec 0; Prec. 1 e Prec. 2).

Fenofase reprodutiva x hábito

Os padrões fenológicos reprodutivos foram diferentes de acordo com os hábitos (Figura 7). As espécies arbóreas apresentaram os maiores picos no mês de dezembro, com 25%

(2003) e 30% (2004) dos indivíduos em floração. Picos menores também foram observados nos anos de 2003 (março e agosto) e 2004 (janeiro e março). No ano de 2004 as espécies arbóreas apresentaram um padrão mais concentrado (Figura 7a). De forma geral, o ano de 2003 apresentou uma floração mais irregular entre as árvores. A produção de frutos maduros das árvores mostrou um padrão semelhante ao observado para a comunidade nos dois anos, com dois picos, um na estação úmida e outro na estação seca.

A maioria das espécies arbustivas floresceu na estação úmida, com picos em abril (2003) e março (2004), com respectivamente 33% e 29% dos indivíduos arbustivos em floração. Nos meses de setembro e outubro ocorreu um pico de menor intensidade, devido a três espécies de Cactaceae que floresceram principalmente na estação seca, consideradas neste estudo como arbustivas. A fenofase de fruto maduro apresentou um padrão bastante irregular ao longo de todo o período de estudo, com oscilações nas porcentagens de indivíduos a cada mês (Figura 7b).

As fenofases reprodutivas em espécies herbáceas apresentaram um menor período, quando comparadas com os demais hábitos. A antese no ano de 2003 ocorreu entre os meses de janeiro a abril, e de fevereiro a julho em 2004 (Figura 7c). Nos demais meses do ano, a floração foi praticamente inexistente. A produção de frutos maduros apresentou um padrão semelhante à floração, embora em menor intensidade, para estas espécies. Plantas com frutos maduros foram observadas nos meses de fevereiro a setembro (2003) e de março a setembro (2004).

As espécies de trepadeiras apresentaram padrão irregular em ambas as fenofases reprodutivas, ocorrendo na maioria dos meses concomitantemente. No ano de 2003 foram observados dois picos de antese, em maio (32,6%) e dezembro (30,2%), um na estação chuvosa e outro na seca (Figura 7d). No ano de 2004 foram três picos, em abril (18,6%),

agosto (30,2%) e em dezembro (34,9%). A maioria dos indivíduos com frutos maduros foram observados na estação seca, com picos em dezembro (2003) e agosto (2004).

Na análise da correlação entre o número de espécies arbóreas, arbustivas, herbáceas e trepadeiras em fenofase reprodutiva (antese e fruto maduro) e a precipitação, as espécies arbustivas apresentaram a maior quantidade de valores com correlação significativa (Tabela 4). O número de espécies arbóreas só apresentou correlação significativa para os valores de espécies em antese e a precipitação dos três meses anteriores, com o valor de r_s negativo ($r_s = -0,70$; $p < 0,05$) apenas para o ano de 2004.

A correlação entre o número de espécies arbustivas e a precipitação foi significativa para a fenofase de antese e a precipitação do mesmo mês em 2003 (Prec. 0/ $r_s = 0,84$; $p < 0,05$) e no segundo mês (Prec. 1/ $r_s = -0,61$; $p < 0,05$), em 2004, apenas para o segundo mês (Prec. 2) com $r_s = -0,92$ ($p < 0,05$). O número de espécies com frutos maduros apresentou correlação significativa apenas no ano de 2004 para a precipitação dos dois meses anteriores (Prec. 2) ao evento fenológico, com $r_s = 0,68$ ($p < 0,05$) (Tabela 4).

O número de espécies herbáceas apresentou correlação significativa para a fenofase antese com a precipitação do mesmo mês (Prec. 0), nos dois anos (Tabela 4). Os valores de r_s para antese foram $r_s = 0,73$ ($p < 0,05$) e $r_s = 0,60$ ($p < 0,05$), respectivamente para os anos de 2003 e 2004. A fenofase fruto maduro apenas apresentou correlação positiva no ano de 2004 para o mesmo mês de ocorrência da fenofase e a precipitação (Prec. 0 / $r_s = 0,79$; $p < 0,05$) e para o terceiro mês de precipitação (Prec. 3/ $r_s = -0,66$; $p < 0,05$) (Tabela 4).

A correlação entre o número de espécies trepadeiras e a precipitação apresentou valores significativos para antese somente no ano de 2004, com valores de r_s negativos (Prec. 0/ $r_s = -0,80$; $p < 0,05$ e Prec. 1/ $r_s = -0,64$; $p < 0,05$) (Tabela 3). Para a fenofase fruto maduro, no ano de 2003, as correlações também apresentaram valores significativamente negativos no mesmo mês de precipitação (Prec. 0), com $r_s = -0,88$ ($p < 0,05$).

Dispersão

A síndrome de dispersão predominante para a comunidade foi a zoocórica (41,3%), seguida da anemocórica (34,8%) e da autocórica (23,9%), considerando-se todos os hábitos em conjunto (Tabela 1).

Analizando-se separadamente cada hábito, autocoria e zoocoria predominaram nas espécies arbóreas e arbustivas, diferente do observado para herbáceas e trepadeiras, nas quais existe maior proporção de anemocoria, havendo apenas duas espécies de trepadeiras com frutos dispersos por animais (Figura 8). Nas espécies herbáceas não foram observados frutos zoocóricos.

A maioria das espécies zoocóricas apresenta frutos maduros na estação úmida, à exceção de *Cissus simsiana* (Vitaceae) e *Phoradendron* sp. (Viscaceae). Com relação às espécies anemocóricas, foi observado um pico de frutificação na estação seca, embora no primeiro ano (2003) este pico não tenha ocorrido de forma sincrônica (Figura 9). Entre as autocóricas, o padrão sazonal também foi observado, com a maioria das espécies em frutificação na estação úmida.

DISCUSSÃO

A ocorrência das fenofases de maneira concentrada, com uma distribuição não uniforme durante o ano, caracteriza um padrão sazonal para a comunidade de caatinga estudada. A existência de ritmos periódicos para as fenofases vegetativas e reprodutivas em florestas tropicais tem sido ressaltada por vários autores (Opler *et al.* 1976; Borchert 1983; Augspurger 1982; Reich & Borchert 1984; Morellato *et al.* 1989; 2000), especialmente para savanas tropicais (Sarmiento & Monastério 1983; Mantovani & Martins 1988; Batalha & Mantovani 2000; Batalha & Martins 2004) e caatinga (Barbosa *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997).

Comportamento da comunidade

Fenofases vegetativas: A queda de folhas, nas espécies da RPPN Fazenda Almas, caracterizou-se como uma fenofase com elevada sazonalidade. Todas as espécies estudadas perderam folhas durante a estação seca, de forma quase sincrônica. Em diversos estudos, a perda de folhas está relacionada com a estação seca, principalmente em ambientes com período de estiagem marcante, com pouca ou quase nenhuma precipitação (Janzen 1967; Araújo 1970; Frankie *et al.* 1974; Mantovani & Martins 1988; Barbosa *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997; Bullock & Solís-Magallanes 1990; Morellato 1991).

Neste estudo foi evidente a relação entre a queda foliar e o período mais seco do ano, observada também por outros autores (Pereira *et al.* 1989; Barbosa *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997), para comunidades arbustivas e arbóreas, na caatinga pernambucana.

A proporção de espécies decíduas encontrada, ca. 85%, foi semelhante a outros estudos com florestas secas da Costa Rica, com 75% das espécies arbóreas perdendo folhas (Frankie *et al.* 1974) e no Chaco Argentino, com 87% das árvores e arbustos (Marco & Paéz 2002). Para algumas espécies, a intensidade de queda foliar variou entre os anos, como por exemplo, em *Aspidosperma pyrifolium*, *Caesalpinia ferrea* e *Ceiba glaziovii*, que apresentaram a maioria dos indivíduos semidecíduos em 2003 e decíduos em 2004. Respostas diferenciadas entre os anos, em espécies de caatinga, foram também observadas por Pereira *et al.* (1989), Barbosa *et al.* (1989; 2003) e Machado *et al.* (1997), indicando, portanto, que o grau de deciduidade de algumas espécies neste ecossistema, está diretamente relacionada à variação no estado hídrico. Segundo Reich & Borchert (1984), algumas espécies tropicais podem mudar seu padrão de deciduidade (de semidecídua para decídua), dependendo do grau de hidratação em que se encontram, além de outros fatores.

A ausência de correlações significativas com a precipitação no período de estudo, nos destaca a importância de fatores intrínsecos, na regulação desta fenofase. Kochmer & Handel (1986), Wright (1991) e Machado *et al.* (1997) já indicavam a possibilidade do envolvimento de tais fatores.

Segundo Reich & Borchert (1984) e Borchert *et al.* (2002), a queda foliar representa uma resposta ao estresse hídrico, estando, portanto, envolvida na capacidade de suportar a perda de água, capacidade esta que varia de espécie para espécie (Bullock & Solís-Magallanes 1990).

A permanência de uma flora local em ambientes com sazonalidade marcante, como a caatinga, indica elevado grau de plasticidade das espécies a variáveis climáticas. Isto pode levar a respostas regulares, como sincronia no período de queda foliar, que justificaria uma correlação direta com o clima da região, independente das condições de precipitação em determinado ano. Porém ainda não se encontram disponibilizados os dados de precipitação para descrição do clima média na região.

A fase de brotamento, marcadamente sazonal, com os maiores valores de r e data média, no início na estação seca, possivelmente foi induzida pela perda de folhas, principalmente nas espécies arbóreas. Segundo Borchert (1994) e Reich & Borchert (1984), a perda de folhas permite redução na taxa de transpiração, possibilitando assim a reidratação de ramos sem folhas, e a partir disto, o início da produção de novas folhas, ainda na estação seca.

A formação de folhas jovens em períodos secos evitaria a herbivoria, mais concentrada em períodos úmidos em ambientes sazonais (Shaik *et al.* 1993). Segundo Aide (1992) e Shaik *et al.* (1993), o brotamento intraespecífico sincrônico sofre maiores taxas de predações, justificando, portanto a formação de folhas em épocas desfavoráveis.

Outra explicação para a emissão de folhas em períodos secos pode estar associada à fenofase de floração. Durante o período reprodutivo torna-se necessário aumentar o consumo

energético, acréscimo este possibilitado pela utilização de órgãos de reserva, como raízes e folhas ou pela expansão foliar, com o aumento na taxa fotossintética (Bullock & Solís-Magallanes 1990; Borchert 1983).

A duração do período de brotamento foi mais curta que o de queda foliar, semelhante ao observado por Machado *et al.* (1997). Na maioria das espécies, a duração média foi de 30 dias. Sincronia, inter e intraespecífica, na formação de folhas novas tem sido observada para a maioria dos ecossistemas tropicais (Frankie *et al.* 1974; Fournier 1976; Lieberman 1982; Morellato *et al.* 1989; Bullock & Solís-Magallanes 1990; Locatelli & Machado 2004; Elliot *et al.* 2004). Portanto, o desencadeamento desta fenofase parece estar relacionado a um fator principal comum à maioria das espécies estudadas, como, por exemplo, a queda foliar.

Apesar da sincronia encontrada em espécies arbóreas para o brotamento no período seco, algumas espécies como *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae) e *Myracrodruon urundeuva* (Anacardiaceae) divergiram, apresentando a produção de novas folhas na estação úmida. Na primeira, este parece ser o padrão para a espécie, que também floresce no período úmido. Na segunda, o deslocamento foi causado por um brotamento após ataque de herbívoros, bastante acentuado em 2004.

Fenofases reprodutivas: O padrão sazonal, demonstrado, neste estudo, para a fenofase de botão, com a maioria dos indivíduos desenvolvendo botões no período chuvoso, é semelhante ao encontrado em outras regiões tropicais, que também indicaram maior número de espécies em botão na estação úmida (Talora & Morellato 2000; Zipparro 2004).

Na comunidade, a fenofase de botão parece ser influenciada pela queda de folhas, confirmada pelas correlações significativas encontradas entre estas fenofases. Segundo Reich & Borchert (1984), a queda foliar sucedida pelo brotamento e/ou floração, possibilita a quebra de dormência dos meristemas reprodutivos em espécies arbóreas decíduas. A regulação da fenofase botão e dos estímulos envolvidos são ainda desconhecidos, mas Rathcke & Lacey

(1985) indicam que a produção de botões pode estar relacionada a estímulos ambientais, alguns meses anteriores ao evento.

O período de antese não apresentou sazonalidade para a comunidade, com uma pequena concentração de espécies no início da estação chuvosa. Este resultado seria decorrente do número de indivíduos em floração na estação seca, bastante significativo. Embora a floração tenha ocorrido de maneira contínua (*sensu* Newstrom *et al.* 1994), a produção de flores apresentou dois períodos principais. Segundo Bullock e Solís–Magallanes (1990), a distribuição de recursos em mais de um período no ano pode facilitar a manutenção de polinizadores, e, em se tratando de ambientes sazonais como a caatinga, além da manutenção, reduziria a competição por polinizadores.

A distribuição de espécies com flores ao longo do ano, com maior concentração na estação chuvosa foi observada em outros estudos na caatinga (Barbosa *et al.* 1989; 2003; Machado *et al.* 1997), e em florestas secas na Venezuela (Ramírez 2002) e na Austrália (Willams *et al.* 1999), diferente do comportamento encontrado por vários autores para florestas tropicais sazonais, com maior concentração no período seco ou de transição (Fournier & Salas 1966; Janzen 1967; Croat 1975; Araújo 1970; Lieberman 1982).

A maioria das correlações entre as fenofases botão, antese e a precipitação, não foram significativas. A independência de fatores abióticos da floração tem sido relatada por vários autores em ecossistemas tropicais (Opler *et al.* 1976; Sarmiento & Monastério 1983; Rathcke & Lacey 1985, Pavón & Briones 2001). Nestes estudos tem sido destacada a influência das pressões exercidas por polinizadores e dispersores, nas espécies vegetais.

A semelhança entre o padrão de frutificação apresentado nos dois anos para a comunidade, tanto para fruto verde como para fruto maduro, e as correlações entre a precipitação indicam que fatores ambientais podem influenciar secundariamente no

amadurecimento dos frutos. Segundo Rathcke & Lacey (1985), esta influência se dá através do metabolismo da planta.

A proporção de frutos imaturos maior do que de frutos maduros para a comunidade, pode ser explicada pela redução na disponibilidade de recursos hídricos, impedindo o amadurecimento de todos os frutos formados. Este padrão talvez seja comum para regiões com elevada sazonalidade, nas quais fatores climáticos podem limitar o desenvolvimento dos frutos. Segundo Foster (1982), o amadurecimento dos frutos e o estabelecimento de novas plântulas estão relacionados com absorção de água, ou seja, com a disponibilidade hídrica do solo.

Outro fator importante na proporção de frutos maduros seria a taxa de predação dos frutos verdes. No cerrado, por exemplo, a taxa de ataque de parasitas aos frutos é alta (Dionello & Basta 1980). Para a caatinga não foram encontrados estudos com este enfoque, segundo Barbosa (com.pers.) ao estudar sementes de leguminosas da caatinga, sempre são observadas muito frutos e sementes predados.

A frutificação também está associada às características como: tipo de fruto, modo de dispersão e melhor período de germinação das sementes. O fato da maior taxa de amadurecimento dos frutos zoocóricos ocorrer no período úmido e dos anemocóricos na estação mais seca (ver Morellato & Leitão-Filho 1992) facilita a dispersão dos mesmos. Padrão semelhante se repetiu tanto na comunidade estudada quanto em estudos anteriores em outras áreas de caatinga (Barbosa *et al.* 2003; Griz & Machado 2001; Machado *et al.* 1997).

A menor proporção de espécies zoocóricas que apresentaram frutos maduros na estação seca, deve estar relacionada à disponibilidade de água no solo. Marco & Paéz (2002) destacam a importância das condições hídricas favoráveis para a produção de frutos carnosos, especialmente em regiões com alta sazonalidade climática, uma vez que no período úmido ocorre maior disponibilidade de água, contribuindo para o desenvolvimento dos frutos.

A proporção dos modos de dispersão encontrados nas espécies de caatinga estudadas foi semelhante ao observado por Griz & Machado (2001), havendo maioria de espécies zoocóricas, seguidas de anemocóricas e autocóricas. Entretanto, Barbosa *et al.* (2003) afirmam que a autocoria seria o modo de dispersão predominante para caatinga. Esta diferença pode estar relacionada com as espécies estudadas uma vez que Barbosa *et al.* (2003) observaram apenas espécies lenhosas, e particularmente da família Leguminosae. Nesta família, realmente, a estratégia de dispersão predominante é autocoria (Griz & Machado 2001).

Rocha *et al.* (2004), estudando uma comunidade de caatinga baiana, nas dunas do rio São Francisco, observaram maior proporção de espécies autocóricas (43,37%), estando a zoocoria presente em 39,5% do total de espécies. Estes autores destacam, porém, que ao analisar as síndromes de dispersão em conjunto com os dados fitossociológicos, as espécies zoocóricas apresentam uma frequência de 78% na densidade total das plantas da comunidade.

Em ecossistemas tropicais, a zoocoria aparece como o modo de dispersão mais representativo (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983; Morellato *et al.* 1989; Morellato & Leitão-Filho 1990; Griz & Machado 2001, Costa *et al.* 2004), embora para florestas secas tropicais a anemocoria também tenha sido apontada como predominante (Wilkander 1984; Machado *et al.* 1997), possivelmente devido à diversidade florística das espécies estudadas.

Rocha *et al.* (2004) encontraram uma proporção semelhante ao deste estudo, de espécies zoocóricas e autocóricas, para as árvores e os arbustos, em uma área de dunas arenosas na caatinga baiana. O predomínio de espécies zoocóricas nos estratos superiores fora observado também para outros ecossistemas tropicais como o cerrado (Mantovani & Martins 1988; Costa *et al.* 2004).

Comportamento das diferentes formas de vida

Os padrões reprodutivos diferiram entre as distintas formas de vida presentes na comunidade vegetal na RPPN Fazenda Almas. Diferenças nas fenofases entre espécies arbóreas, arbustivas e herbáceas foram observadas por vários autores em ecossistemas tropicais (Sarmiento & Monastério, 1983; Mantovani & Martins, 1988; Opler *et al.* 1980; Lemus-Jiménez & Ramírez 2002; Martin-Gajardo & Morellato 2003; Batalha & Martins 2004), evidenciando as diferentes contribuições das diversas formas de vida, no padrão fenológico de uma dada comunidade.

O período seco funcionou como o principal desencadeador de eventos que levaram ao brotamento e em seguida à floração, na maioria das espécies arbóreas. Esta relação foi observada nos dois anos de estudo, e reforçada pela correlação negativa entre a precipitação no terceiro mês, e a floração mais sazonal, no ano de 2004. Reich & Borchert (1984) sugerem que as variações nas condições hídricas têm um papel determinante no florescimento de árvores.

O amadurecimento de frutos nas espécies arbóreas apresentou um padrão bimodal, diretamente relacionado com o modo de dispersão, com as espécies zoocóricas disponibilizando frutos maduros na estação chuvosa e as anemocóricas e autocóricas no início da estação seca. A ausência de correlações significativas indica uma possível independência de fatores abióticos, já constatado por Morellato & Leitão-Filho (1996) para outras regiões tropicais.

A floração de espécies arbustivas apresentou padrão diferente das arbóreas, com picos no período chuvoso. Estes resultados diferem dos observados para outros ecossistemas tropicais, como cerrado (Batalha & Martins 2004) e savanas na Venezuela (Ramírez 2002). Nestas regiões, o padrão apresentado pelos arbustos foi semelhante ao das árvores, ou seja, com um maior número de espécies arbustivas em floração na estação seca.

A correlação positiva existente entre a precipitação em 2003 e 2004, para as espécies arbustivas em antese, confirma uma ligação entre a estação úmida e as espécies arbustivas na caatinga. As espécies arbustivas observadas por Pereira *et al.* (1989) e Machado *et al.* (1997) também floresceram na estação úmida, evidenciando a necessidade de uma hidratação antes da floração, na maioria das espécies arbustivas na caatinga.

A distribuição de frutos maduros por espécies arbustivas, ao longo do ano, e a ausência de valores significativos para a maioria das correlações, reforça o fato de que as estratégias de dispersão devem influenciar no estabelecimento do padrão de frutificação neste grupo. Isto diverge do encontrado para espécies arbustivas em savanas venezuelanas, por Ramírez (2002), onde as espécies arbustivas apresentavam frutos maduros apenas na estação chuvosa. Neste caso, a maioria das espécies possuía frutos carnosos.

A estação chuvosa é o período determinante para a reprodução das espécies herbáceas na comunidade estudada, corroborando com demais estudos realizados com espécies de caatinga (Pereira *et al.* 1989), cerrado (Mantovani & Martins 1988; Batalha & Mantovani 2000; Batalha & Martins 2004) e savanas na Venezuela (Ramírez 2002). Para Sarmiento & Monastério (1983) as ervas florescem e frutificam na estação chuvosa devido à limitação de umidade em outros períodos.

A maioria das espécies herbáceas deste estudo apresentou flores quinze dias após as primeiras precipitações. Segundo Ramírez (2002), o fato das herbáceas rapidamente atingirem o pico de floração após as primeiras chuvas, deve-se à presença de estruturas de reserva fazendo com que ervas perenes floresçam rapidamente. A ocorrência de floração no início da estação chuvosa foi observado também para espécies em savanas tropicais por Sarmiento & Monastério (1983).

O padrão apresentado por espécies herbáceas levanta hipóteses de que o período de dormência, de suas sementes, seja maior que o das demais espécies, em virtude da liberação

dos diásporos de forma agrupada na estação chuvosa, e da germinação apenas na estação chuvosa seguinte. Para as espécies arbustivas, com frutos maduros na estação chuvosa, a maioria parece apresentar sementes aptas a germinar imediatamente. Estudos de germinação de espécies de caatinga devem levar, portanto, em consideração os diferentes hábitos.

A maioria dos indivíduos das espécies trepadeiras apresentou picos de floração na estação seca, com exceção de apenas duas espécies que floresceram no final da estação chuvosa, no mês de maio. A concentração de flores e frutos maduros, nas trepadeiras, no período seco foi semelhante ao encontrado em outros ecossistemas tropicais (Morellato & Leitão-Filho 1996; Ramírez 2002), indicando um padrão comum para este grupo.

De maneira geral, os padrões fenológicos reprodutivos encontrados diferenciam-se entre os hábitos estudados, embora possam apresentar interseções em algumas fenofases, como, por exemplo, a floração na maioria das espécies arbustivas e herbáceas na estação chuvosa, e a frutificação, em árvores e trepadeiras, em ambas as estações.

A tendência de distribuição das fenofases ao longo do ano, encontrada na comunidade de caatinga estudada, indica a existência de diferentes nichos entre os hábitos, proporcionando, conseqüentemente, redução da competição entre espécies com formas de vida diferentes. Isto por sua vez, estabelece um diferencial no requerimento de recursos, possibilitando, por exemplo, a partilha e a manutenção de polinizadores e/ou dispersores, o que é fundamental em um ecossistema com sazonalidade tão marcante.

AGRADECIMENTOS

À Eunice Braz pela permissão do estudo em sua propriedade. À Eduardo Gonçalves dos Santos e José Roberto Lima pela ajuda durante o trabalho de campo. À Itamar Barbosa de Lima na identificação das espécies. À Eliana Gressler e Paulo Rubim, pelos valiosos esclarecimentos para utilização do programa ORIANA. Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro (Bolsas de Doutorado para a primeira autora e Produtividade de Pesquisa para as demais autoras).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDE, T. M. 1992. Dry season leaf production an escape from herbivory. *Biotropica* 24:523-537.
- AUGSPURGER, C. K. 1982. A cue for synchronus flowering. Pp. 133-150 in Leigh, E. G., Ranh, A. S. & Windsor, D. M. (Eds.) *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, 453pp.
- ANDRADE-LIMA, D. 1981. The caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4:149-53.
- ARAUJO, V. C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas I. *Boletim do IMPA* 4:1-25.
- BARBOSA, D. C. A., ALVES, J.L., PRAZERES, S. M. & PAIVA, A. M. A. 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). *Acta Botanica Brasilica* 3: 109-117.
- BARBOSA, D. C. A., BARBOSA, M. C. A. & LIMA, L. C. M. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. Pp. 657-693 in: Leal, I. R., Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (orgs.) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária - UFPE, Recife. 822 pp.
- BATALHA, M. A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): Comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira Biologia* 60: 129-145.
- BATALHA, M. A. & MARTINS, F. R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas national Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52:149-161.

- BENCKE, C. S. & MORELLATO, L. P. C. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25:1-13.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana*. *Ecology* 61:1065-1074.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15:81-89.
- BORCHERT, R. 1994. Water status development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8:115-125.
- BORCHERT, R., RIVERA, G. & HAGNAUER, W. 2002. Modification of vegetative phenology in tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34:27-39.
- BULHÃO, C. F. & FIGUEIREDO, P. S. 2002. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica* 25:361-369.
- BULLOCK, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest trees. Pp 277-296 in Bullock, S. H., Mooney, H. A. & Medina, E. (eds.) *Seasonally dry forest*. Cambridge University Press, Cambridge. 450pp.
- BULLOCK, S. H. & SOLÍS-MAGALLANES, A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- COSTA, I. R., ARAÚJO, F. S. & LIMA-VERDE, L. W. 2004. Flora e aspectos auto-ecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18:759-770.
- CROAT, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes in Barro Colorado Island (Panamá Canal Zone). *Biotropica* 7:270-277.

- DIONELLO, S. B. & BASTA, F. 1980. Informações sobre os caracteres quantitativos e qualitativos dos frutos e sementes de *Kielmeyera coriacea* Mart. *Brasil Florestal* 10:75-84.
- ELLIOT, S., BAKER, P. J. BORCHERT, R. 2004. Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. *Journal of Tropical Ecology* .no prelo.
- FOSTER, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp 151-172 in E. G. Leigh, A. S. Rand & D. M. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles tropicales. *Turrialba* 24:422-423.
- FOURNIER, L. A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo pré-montano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26:54-9.
- FOURNIER, L. A. & SALLAS, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinamica de la floracion en el bosque humedo de Villa Collon. *Revista de Biologia Tropical* 14:75-85.
- FRANKIE, G. W., BAKER, H. G. & OPLER, P. A. 1974. Comparative phonological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUBER-GOTTSBERGER, I. 1983. Dispersal and distribution in the Cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbaende des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7:315-352.
- GOVERNO DO ESTADO DA PARAÍBA/ SECRETARIA DE EDUCAÇÃO/ UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA. 1989. Atlas Geográfico do Estado da Paraíba. Grafset. João Pessoa.
- GRIZ, L. M. S. & MACHADO, I. C. S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17:303-321.

- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- KOCHMER, J. P. & HANDEL, S. N. 1986. Constraints and competition on the evolution of flowering phenology. *Ecology* 56: 3030-325.
- KOVACH, W. L. 1994. Oriana for Windows – version 2.02a. Kovach Computer Services, Wales, U.K.
- LEMUS-JIMÉNEZ, L. J. & RAMÍREZ, N. 2002. Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de la península de Paraguana, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 53:267-278.
- LIEBERMAN, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70:791-806.
- LIMA, I. B. 2004. Levantamento florístico da reserva particular do patrimônio Natural Fazenda Almas, São José dos Cordeiros –PB. Monografia de Graduação. Universidade Federal da Paraíba.
- LOCATELLI, E. M. & MACHADO, I. C. S. 1999. Floral biology of two ornitophilous species of Cactaceae in Northeastern Brazil: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* 17:75-85.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I. C. S. 2004. Fenologia das espécies arbóreas de uma comunidade de Mata Serrana (Brejo dos Cavalos) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. Pp. 255-276 in Porto, K.C., Cabral, J.J. & Tabarelli, M. (org.) *Brejos de Altitude: História Natural, Ecologia e Conservação*. Brasília.
- MACHADO, I. C., BARROS, L. M. & SAMPAIO, E. V. S. B. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29:57-68.

- MACHADO, I. C. S., VOGEL, S. & LOPES, A.V. 2002. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long legged oil collecting bees in NE-Brazil. *Plant Biology* 4:352-359.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F. R. 1988. Variações fenológicas do cerrado da reserva Biológica de Mogi Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista brasileira de Botânica* 11:101-112.
- MARCO, D. E. & PAÉZ, S. A. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments* 52:1-16.
- MARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, L. P. C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26:299-309.
- MORELLATO, L. P. C. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil*. Tese de doutorado. Universidade de Campinas, São Paulo. 176pp.
- MORELLATO, L. P. C., RODRIGUES, R. R., LEITÃO-FILHO, H. F. & JOLY, C. A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 50:163-173.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. Pp. 112-140. in: Morellato, L. P. (org) *Historia natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Editora UNICAMP/FAPESP. Campinas.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.

- MORELLATO, L. P. C., TALORA, D. C., TAKAHASI, A., BENKE, C. S. C., ROMERA, E. C. & ZIPARRO, V. 2000. Phenology of atlantic rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811-823.
- NEWSTROM, L. E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OLIVEIRA, J. G. B., QUESADO, H. L. C., NUNES, E. P. & VIANA, F. A. 1988. Observações preliminares da fenologia de plantas da caatinga na estação ecológica de Aiuaba, Ceará. Mossoró: ESAM. *Coleção Mossoroense* 538.
- OPLER, P. A., FRANKIE, G. W., BACKER, H. G. 1980. Comparative phonological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188.
- OPLER, P. A., FRANKIE, G. W. & BAWA, K. S. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and sychronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- PAVÓN, N. P. & BRIONES, O. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* 49:265-277.
- PEREIRA, R. M. A., ARAÚJO-FILHO, J. A., LIMA, R. V., LIMA, F. D. G. & ARAÚJO, Z. B. 1989. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciências Agronômicas* 20:11-20.
- PIJL, L. van der. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 2 ed. Springer Verlag. New York. 161pp.
- PRADO, D. E. 2003. As caatingas da América do Sul. Pp. 3-74 in: Leal, I. R., Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (orgs.) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária - UFPE, Recife. 822 pp.

- QUIRINO, Z. G. M. & MACHADO, I. C. S. 2001. Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 24:181-193.
- RAMÍREZ, R. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* 89:836-842.
- RATHCKE, B. & LACEY, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- REICH, P. B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61-74.
- ROCHA, P. L. B., QUEIROZ, L. P., PIRANI, J. R. 2004. Plant species and habitat structure in a sand dune field in Brazilian Caatinga: a homogeneous habitat harbouring an endemic biota. *Revista Brasileira de Botânica* 27:739-755.
- SANTOS, M. J. L., MACHADO, I. C. & LOPES, A. V. 2005. Fenologia, biologia reprodutiva e diversidade de polinizadores de duas espécies de *Jatropha* L. (Euphorbiaceae), em Caatinga, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28:361-373.
- SARMIENTO, G. & MONASTÉRIO, M. 1983. Life forms and phenology. Pp. 79-108 in Bourliere, F. (ed.) *Ecosystems of the world: tropical savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- SCHAIK, C. P. van, TERBORGH, J. W. & WRIGHT, S. J. 1993. The phenology of tropical forests adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- SPJUT, R. W. 1994. *A systematic treatment of fruit types*. The New York Botanic Garden, NY. 181pp.
- TALORA, D. C. & MORELLATO, L. P. C. 2000. Fenologia de espécies em floresta de planícies litorâneas no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:13-26.

- VOGEL, S. & MACHADO, I. C. S. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 178:78-153.
- WILLIAMS, R. J., MYERS, A. B., EAMUS, D. & DUFF, G. A. 1999. Reproductive phenology of woody species in a North Australian Tropical Savanna. *Biotropica* 31:626-636.
- WILKANDER, T. 1984. Mecanismo de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16:276-283.
- WRIGHT, S. J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist Forest. *Ecology* 72:1643-1657.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey. 662p.
- ZIPARRO, V. B. 2004. Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea em floresta Atlântica no Parque Estadual Intervales, SP. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista.

Tabela 1. Lista de espécies observadas na RPPN Fazenda Almas, classificadas quanto ao hábito (Arv = árvore; Arb = arbusto; Erv = erva; Tre = trepadeira), tipo de fruto e modo de dispersão (zoo=zoocórica; ane =anemocórica e aut = autocórica). N= número de indivíduos.

Família /Espécie	N	Hábito	TIPO DE FRUTO	Dispersão
ANACARDIACEAE				
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	13	Arv	cariopse	Ane
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	10	Arv	drupa	Zoo
ANNONACEAE				
<i>Rollinia leptopetala</i> R. E. Fr.	12	Arb	baga	Zoo
APOCYNACEAE				
<i>Allamanda blanchetti</i> DC.	8	Erv	folículo	Ane
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	12	Arv	cápsula	Ane
<i>Mandevilla tenuifolia</i> (Mikan)	11	Erv	cápsula	Ane
ASCLEPIADACEAE				
Indet. sp. 1	4	Tre	folículo	Ane
<i>Matellea</i> sp	9	Erv	folículo	Ane
BIGNONIACEAE				Ane
Indet. 1	7	Tre	cápsula	
BOMBACACEAE				
<i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum.	3	Arv	cápsula	Ane
BORAGINACEAE				
<i>Cordia leucocephala</i> Moric.	10	Arb	baga	Zoo
BROMELIACEAE				
<i>Encholirium spectabile</i> Mart. ex Schult. & Schult.	8	Erv	cápsula	Ane
BURSERACEAE				
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett	9	Arv	cápsula	Zoo
CACTACEAE				
<i>Cereus jamacaru</i> DC.	7	Arb	baga	Zoo
<i>Melocactus zehntneri</i> (Britton & Rose) Luetzelburg	6	Arb	baga	Zoo
<i>Tacinga inamoena</i> K. Schum.	10	Arb	baga	Zoo
<i>Pilosocereus catingicola</i> (Gürke) Byl. & G.D. Rowl	10	Arb	baga	Zoo
<i>Pilosocereus gounellei</i> (Weber) Byl. & G.D. Rowl	8	Arb	baga	Zoo
COCHLOSPERMACEAE				
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	12	Arb	cápsula	Ane
COMBRETACEAE				
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	7	Arb	betulídio	Ane
<i>Combretum pisonioides</i> Taub.	10	Arv	betulídio	Ane
CONVOLVULACEAE				
<i>Ipomoea marsellia</i> Meisn.	7	Tre	cápsula	Ane
<i>Ipomoea rosea</i> Choisy	7	Tre	cápsula	Ane
EUPHORBIACEAE				
<i>Croton rhamnifolioides</i> Pax & H. Hoffm.	9	Arb	esquizocarpo	Aut
<i>Croton sonderianus</i> Müll. Arg.	6	Arb	esquizocarpo	Aut
<i>Jatropha molissima</i> (Pohl) Baill.	9	Arb	esquizocarpo	Aut
<i>Manihot caricaefolia</i> Pohl	10	Arb	esquizocarpo	Aut
LEGUMINOSAE				
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Smith	10	Arv	legume	Aut
<i>Anadenanthera columbrina</i> (Vell.)Brenan	6	Arv	legume	Aut
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong) Steud.	9	Arb	legume	Aut
<i>Chamaecrista nictitans</i> L.	11	Erv	legume	Aut
<i>Caesalpinia ferrea</i> Mart. ex Tul.	3	Arv	câmara	Aut
<i>Caesalpinia pyramidalis</i> Tul.	10	Arv	legume	Aut

<i>Dioclea gradiflora</i> Mart. ex Benth.	5	Tre	legume	Aut
<i>Lonchocarpus sericeus</i> (Poir.) DC.	10	Arv	legume	Zoo
<i>Mimosa</i> sp.	11	Arv	legume	Aut
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.)Poir.	7	Arv	legume	Aut
<i>Piptadenia stipulaceae</i> (Benth) Ducke	9	Arv	legume	Aut
MALPHIGHIACEAE				
<i>Stigmaphyllon paralias</i> A. Juss.	3	Tre	samarino	Ane
NYCTAGINACEAE				
<i>Guapira</i> sp	4	Arv	drupa	Zoo
RHAMNACEAE				
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	5	Arv	drupa	Zoo
RUBIACEAE				
<i>Guettarda angelica</i> Mart.	5	Arb	baga	Zoo
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K. Schum.	4	Arv	baga	Zoo
VELLOZIACEAE				
<i>Nanuza plicata</i> (Mart.) L.B. & Ayensu	12	Erv	cápsula	Ane
VISCACEAE				
<i>Phoradendrom</i> sp.	3	Tre	drupa	Zoo
VITACEAE				
<i>Cissus simsiana</i> Schult & Schult F.	7	Tre	drupa	Zoo

Tabela 2. Resultado da análise de estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas diferentes fenofases em dois anos (2003/2004) de observação, em área de caatinga na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB.

	Variáveis fenológicas/ 2003											
	Início queda	Pico queda	Início brotamento	Pico brotament	Início botão	Pico botão	Início antese	Pico antese	Início fruto	Pico fruto verde	Início fruto	Pico fruto
Observação(n)	368	302	236	195	311	276	299	270	179	152	199	159
Ângulo médio	215,3°	260,6°	349,5°	10,0°	70,7°	77,1°	80,3°	100,4°	106,9°	130,8°	136,3°	170,4°
Data média	07/08	22/09	21/12	21/01	13/03	20/03	23/03	12/04	19/04	13/05	19/05	22/06
Desvio padrão	46,6°	36,9°	51,2°	36,5°	103,3°	89,7°	88,0°	74,6°	92,1°	81,9°	110,1°	105,8°
Comprimento do vetor médio (<i>r</i>)	0,60	0,69	0,77	0,82	0,196	0,293	0,307	0,428	0,274	0,36	0,16	0,182
Teste Rayleigh de uniformidade (<i>p</i>)	0	0	0	0	6,1E-06	5,1E-11	0	0	1,4E-06	2,9E-09	0,007	0,005
	Variáveis fenológicas/ 2004											
	Início queda	Pico queda	Início brotamento	Pico brotament	Início botão	Pico botão	Início antese	Pico antese	Início fruto	Pico fruto verde	Início fruto	Pico fruto
Observação(n)	367	299	343	301	259	299	278	312	208	197	133	117
Ângulo médio	215,79°	262,4°	11,69°	41,27°	15,1°	21,7°	38,8°	82,80°	76,33°	119,68°	181,19°	222,26°
Data média	06/08	24/09	12/01	11/02	16/01	23/01	09/02	25/03	19/03	02/05	03/07	14/08
Desvio padrão	46,6°	36,9°	51,2°	36,5°	72,17°	77,78°	75,43°	123,18°	74,81°	75,80°	96,88°	87,05°
Comprimento do vetor médio (<i>r</i>)	0,718	0,812	0,67	0,81	0,452	0,398	0,42	0,01	0,43	0,42	0,24	0,315
Teste Rayleigh de uniformidade (<i>p</i>)	0	0	0	0	0	0	0	0,047	0	0	4,8E-04	9,1E-06

Tabela 3. Resultado do teste de Watson-Willians (*F*) para as datas médias das fenofases (queda, brotamento, botão, antese, fruto verde e fruto maduro) pareado entre os dois anos de estudo (2003 e 2004) (valores significativos $p < 0,01$). NS= valores não significativos.

<i>Variáveis fenológicas</i>	<i>F</i>
início Queda foliar	NS
pico Queda foliar	NS
início Brotamento	30,869
pico Brotamento	89,418
início botão	41,88
pico botão	NS
início antese	30,883
pico antese	NS
início fruto verde	10,301
pico fruto verde	35,31
início fruto maduro	11,578
pico fruto maduro	14,985

Tabela 4. Índices de correlação de Spearman (r_s) entre a precipitação e as fenofases reprodutivas (antese e fruto maduro) dos diferentes hábitos, em área de caatinga na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB. Valores significativos em negrito, $p < 0,05$).

		2003				2004			
		Precip. 0.	Precip. 1	Precip. 2	Precip. 3	Precip. 0	Precip. 1	Precip. 2	Precip. 3
Arbóreas	Antese	$r_s = -0,05$ $p = 0,85$	$r_s = -0,45$ $p = 0,13$	$r_s = -0,04$ $p = 0,89$	$r_s = 0,37$ $p = 0,23$	$r_s = -0,42$ $p = 0,43$	$r_s = -0,34$ $p = 0,27$	$r_s = -0,24$ $p = 0,44$	$r_s = -0,7$ $p = 0,01$
	Fruto maduro	$r_s = 0,33$ $p = 0,28$	$r_s = -0,02$ $p = 0,94$	$r_s = 0,23$ $p = 0,47$	$r_s = 0,17$ $p = 0,59$	$r_s = -0,13$ $p = 0,68$	$r_s = -0,17$ $p = 0,58$	$r_s = 0,01$ $p = 0,97$	$r_s = 0,32$ $p = 0,29$
Arbustivas	Antese	$r_s = 0,84$ $p = 0,005$	$r_s = 0,01$ $p = 0,96$	$r_s = -0,11$ $p = 0,71$	$r_s = -0,61$ $p = 0,03$	$r_s = 0,39$ $p = 0,20$	$r_s = 0,92$ $p = 0,00$	$r_s = 0,39$ $p = 0,2$	$r_s = -0,13$ $p = 0,66$
	Fruto maduro	$r_s = 0,007$ $p = 0,98$	$r_s = 0,21$ $p = 0,51$	$r_s = 0,11$ $p = 0,72$	$r_s = 0,32$ $p = 0,29$	$r_s = -0,07$ $p = 0,81$	$r_s = 0,21$ $p = 0,50$	$r_s = 0,68$ $p = 0,01$	$r_s = 0,56$ $p = 0,06$
Herbáceas	Antese	$r_s = 0,73$ $p = 0,039$	$r_s = 0,019$ $p = 0,96$	$r_s = -0,13$ $p = 0,75$	$r_s = 0,01$ $p = 0,97$	$r_s = 0,60$ $p = 0,03$	$r_s = 0,6$ $p = 0,05$	$r_s = 0,51$ $p = 0,15$	$r_s = -0,21$ $p = 0,6$
	Fruto maduro	$r_s = 0,40$ $p = 0,24$	$r_s = 0,42$ $p = 0,21$	$r_s = -0,21$ $p = 0,56$	$r_s = 0,10$ $p = 0,76$	$r_s = 0,79$ $p = 0,01$	$r_s = 0,64$ $p = 0,06$	$r_s = 0,55$ $p = 0,11$	$r_s = 0,66$ $p = 0,05$
Trepadeiras	Antese	$r_s = -0,12$ $p = 0,69$	$r_s = -0,16$ $p = 0,60$	$r_s = -0,24$ $p = 0,44$	$r_s = 0,18$ $p = 0,55$	$r_s = -0,80$ $p = 0,001$	$r_s = -0,65$ $p = 0,02$	$r_s = 0,03$ $p = 0,91$	$r_s = -0,01$ $p = 0,96$
	Fruto maduro	$r_s = -0,88$ $p = 0,0001$	$r_s = -0,01$ $p = 0,96$	$r_s = 0,2$ $p = 0,53$	$r_s = 0,39$ $p = 0,2$	$r_s = -0,53$ $p = 0,1$	$r_s = -0,49$ $p = 0,14$	$r_s = -0,28$ $p = 0,42$	$r_s = 0$ $p = 0,99$

Precip. 0= precipitação no mesmo mês em que ocorre o evento fenológico

Precip. 1= precipitação no mês anterior

Precip. 2= precipitação de dois meses anteriores

Precip. 3= precipitação de três meses anteriores

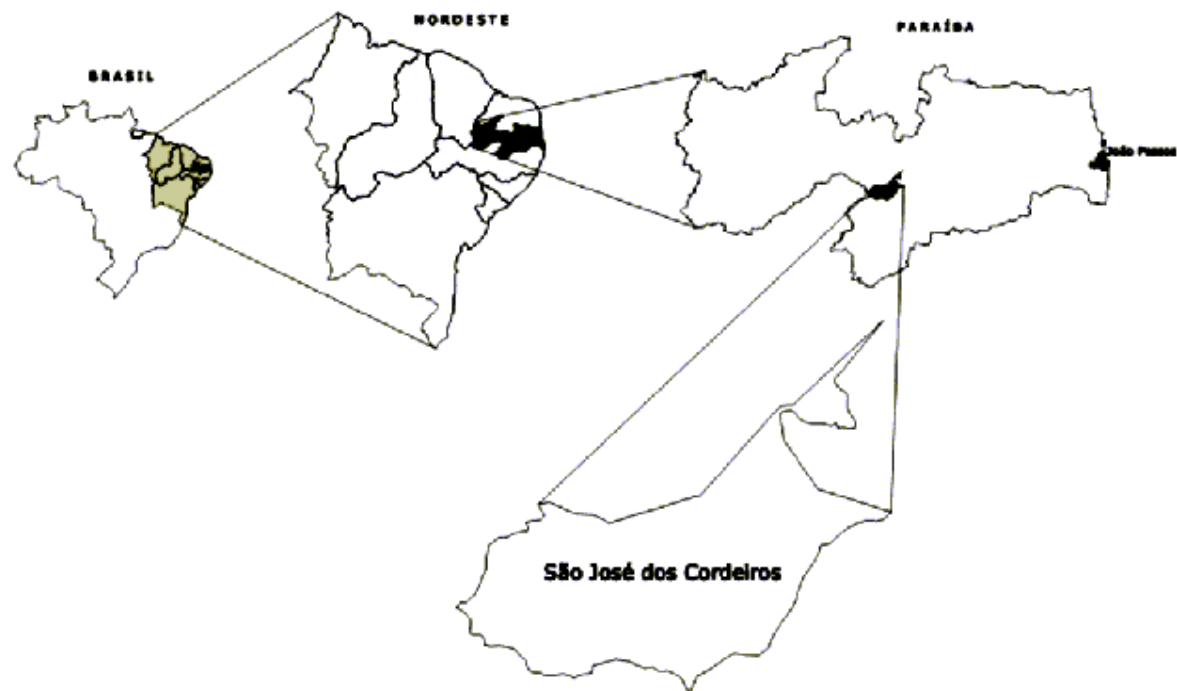


Figura 1. Localização do Município de São José dos Cordeiros –PB.



Figura 2. RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros- PB, nos períodos de estação chuvosa (a) e estação seca (b).

São José dos Cordeiros –PB (610m) 23,0°C 551,7mm

1968-1990

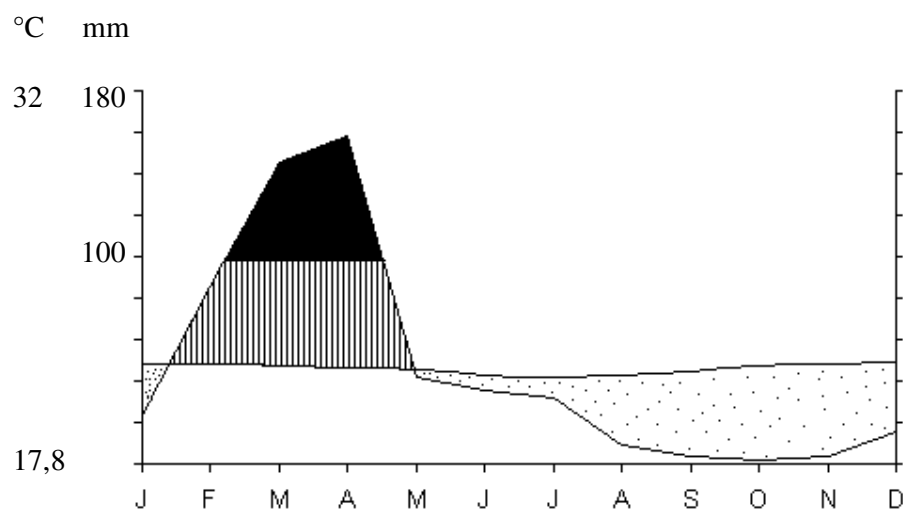


Figura 3. Diagrama climático do município de São José dos Cordeiros, referente ao período de 1968 a 1990. Fonte: Dados de temperatura: Departamento de Climatologia da Universidade Federal de Campina Grande; precipitação: SUDENE - Dados Pluviométricos do Nordeste.

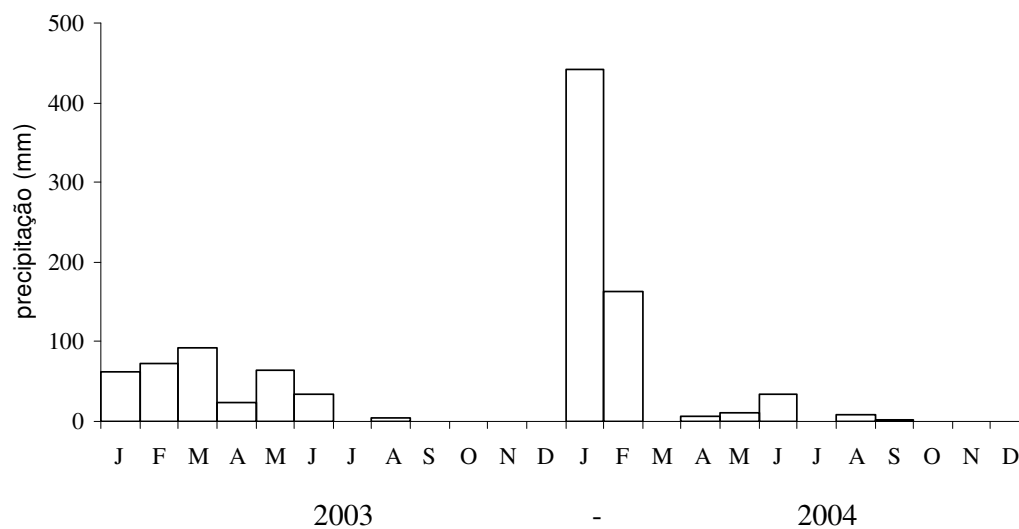


Figura 4. Distribuição mensal da precipitação no período de estudo (2003-2004) no município de São José dos Cordeiros, Paraíba, Brasil. Fonte: EMATER- PB.

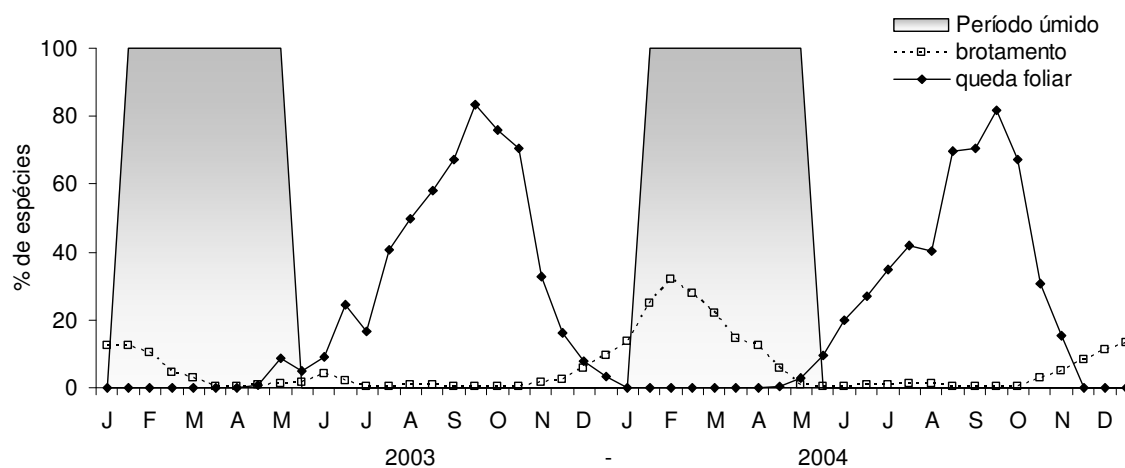


Figura 5. Porcentagem de indivíduos em queda foliar e brotamento, no período de janeiro de 2003 a dezembro de 2004, na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB.

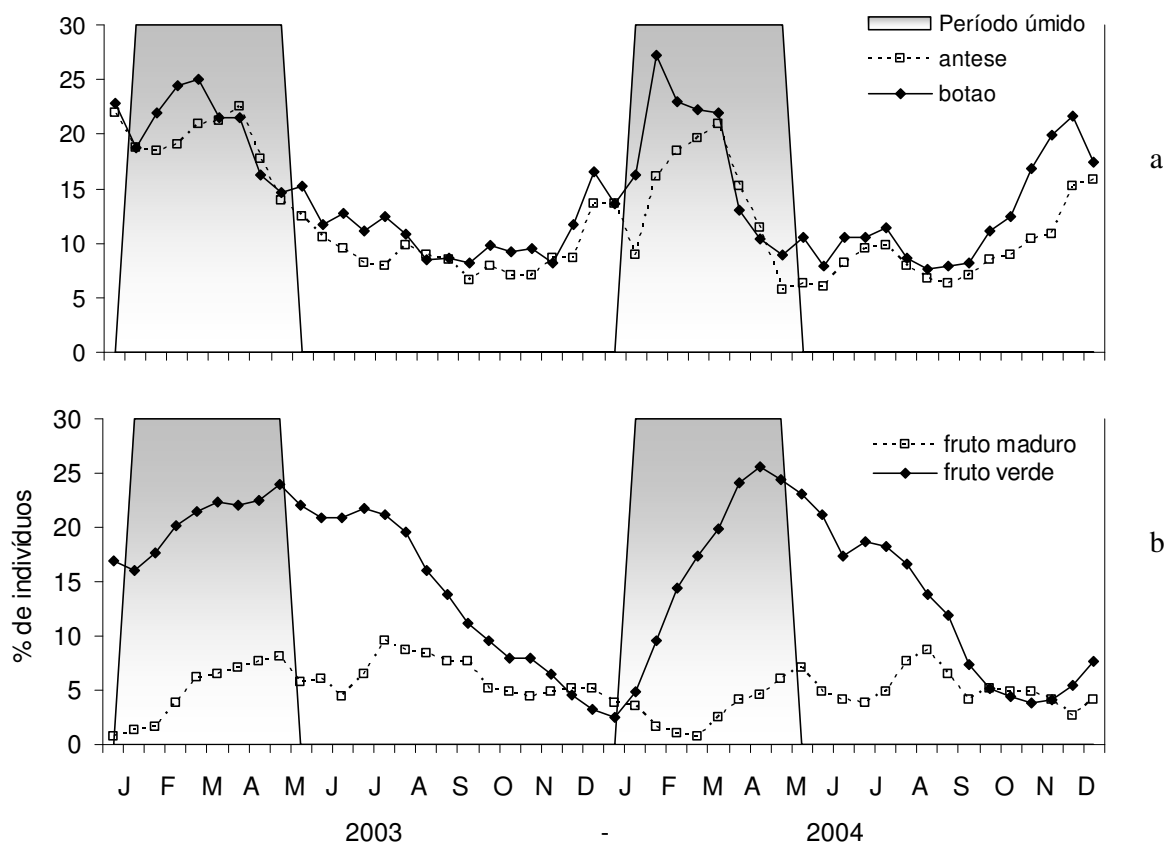


Figura 6. a. Porcentagem de indivíduos em botão e antese; b. Porcentagem de indivíduos com fruto imaturo e fruto maduro. Na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB.

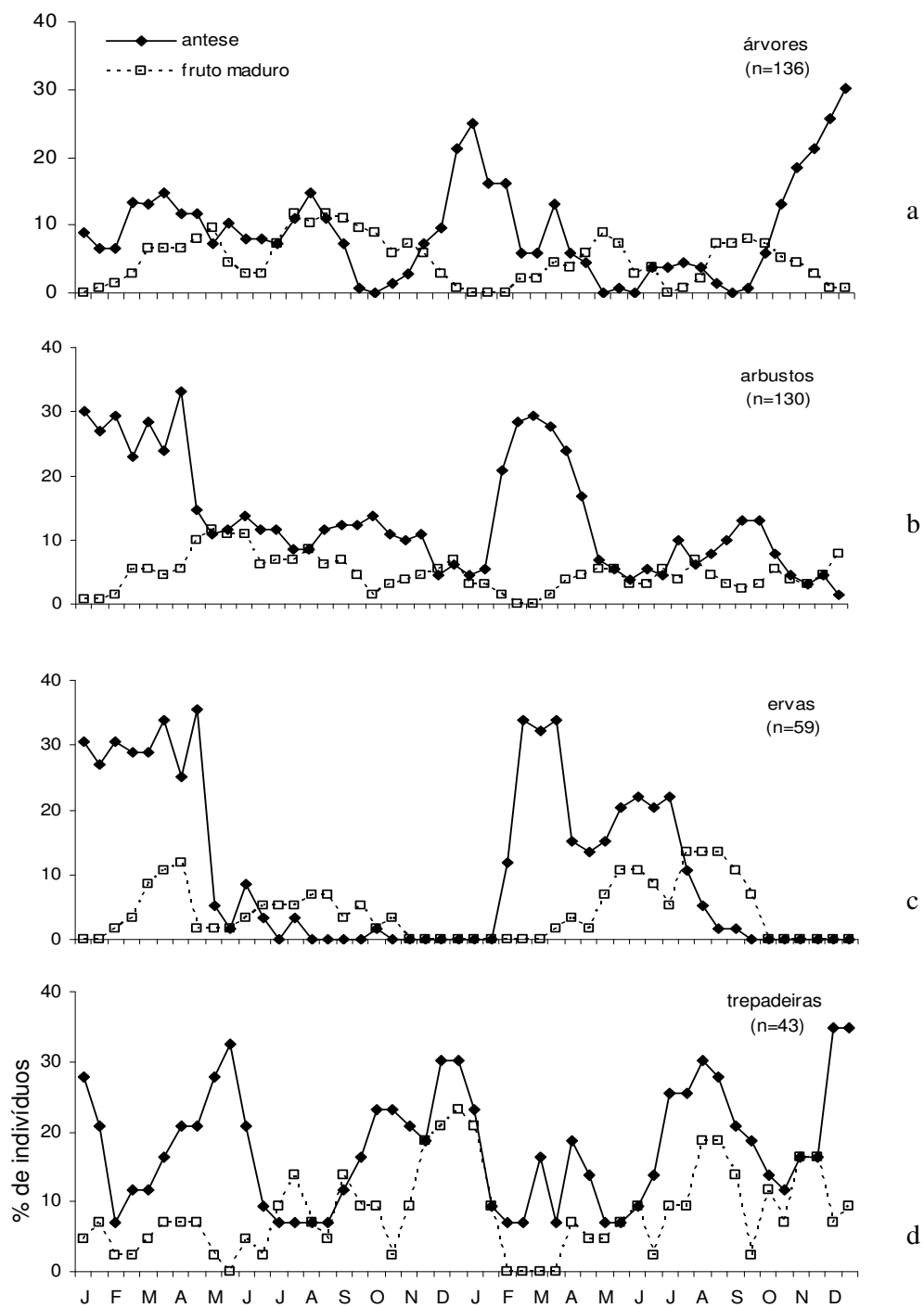


Figura 7. Porcentagem de indivíduos em antese e fruto maduro, no diferentes hábitos, na RPPN Fazenda Almas, no período de janeiro 2003 a dezembro 2004.

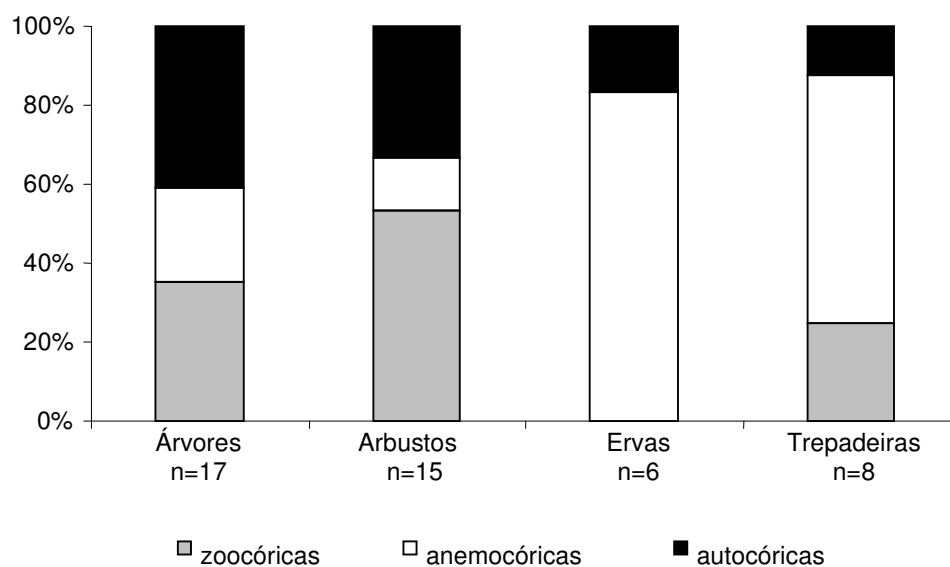


Figura 8. Porcentagem de espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas, para os diferentes hábitos estudados na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB, no período de janeiro 2003 a dezembro 2004.

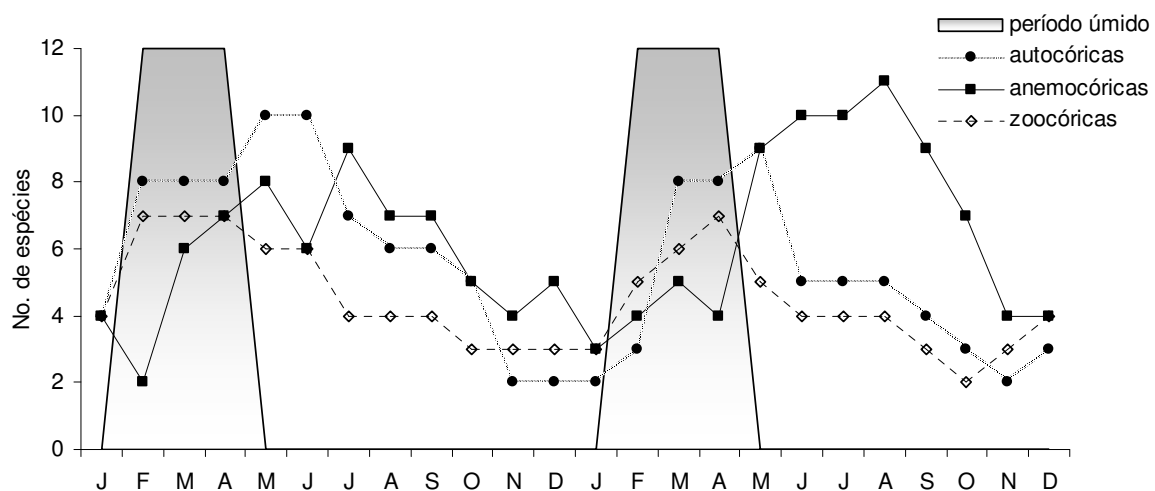


Figura 9. Número de espécies em frutificação de acordo com o modo de dispersão, na RPPN Fazenda Almas, no período de janeiro 2003 a dezembro 2004.

CAPÍTULO III

Fenologia Reprodutiva e Aspectos Ecológicos de Cinco Espécies Simpátricas de Cactaceae no

Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil

(Manuscrito a ser enviado para o periódico BIOTROPICA)

Quirino, Machado e Barbosa

Fenologia Reprodutiva de Cactaceae

Fenologia Reprodutiva e Aspectos Ecológicos de Cinco Espécies Simpátricas de Cactaceae no Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil^{1,2}

Autores:

Zelma Glebya Maciel Quirino³

Pós-Graduação Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Isabel Cristina S. Machado

Departamento de Botânica, CCBS, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Maria Regina V. Barbosa

Departamento de Sistemática e Ecologia (UFPB), Cidade Universitária.

1. Recebido _____; revisão aceita _____

2. Projeto Peld – CNPq - Caatinga estrutura e funcionamento.

3. Autor para correspondência: zelmaglebya@yahoo.com.br

ABSTRACT

Reproductive phenology (flowering and fruiting) of five sympatric species of Cactaceae (*Cereus jamacaru* DC., *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelburg, *Pilosocereus chrysostele* (Vaupel) Byl. & Rowl, *P. gounellei* (Weber) Byl. & Rowl, and *Tacinga inamoena* K. Schum.), were accompanied for two years in a caatinga site in the Cariri Paraibano (7°28'45"S e 36°54'18"W), Northeastern Brazil. The data was analyzed using circular statistical of the time of the phenophases and the correlation among the precipitation. The patterns of flowering and fruiting differed among the species, varying from annual to continuous. Fruit set were observed along the year, resulting in a constant readiness of food for frugivorous. Different answers to abiotic factors, as precipitation, should happen to these five species of Cactaceae, what could justify the differences among their reproductive patterns.

Key words: Cactaceae, Caatinga, dry forest, phenology, pollination and dispersion.

RESUMO

A fenologia reprodutiva (floração e frutificação) de cinco espécies simpátricas de Cactaceae (*Cereus jamacaru* DC., *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelburg, *Pilosocereus chrysostele* (Vaupel) Byl. & Rowl, *P. gounellei* (Weber) Byl. & Rowl e *Tacinga inamoena* K. Schum.), foi acompanhada durante dois anos em um remanescente de Caatinga no Cariri Paraibano (7°28'45 "S e 36°54'18" W), Nordeste do Brasil. Os dados foram analisados utilizando-se estatística circular da época de ocorrência das fenofases e a correlação entre a precipitação. Os padrões de floração e frutificação diferiram entre as espécies, variando de anuais a contínuos. Produção de frutos ao longo do ano foi observada, resultando em uma disponibilidade constante de alimento para frugívoros. Respostas distintas a fatores abióticos, como precipitação, devem ocorrer nestas cinco espécies de Cactaceae, o que justificaria as diferenças de padrões reprodutivos observados.

Cactaceae, juntamente com outras 28 famílias, pertence à ordem Caryophyllales *sensu* APG II (2003). Muitos representantes de Caryophyllales são adaptados estruturalmente e fisiologicamente a ambientes extremos como desertos, solos altamente alcalinos, pobres em nutrientes e substratos salinos. E a conquista destes ambientes se deu através de uma variedade de adaptações tais como caminhos fotossintéticos diferenciados (metabolismo CAM e C₄ em oposição a C₃), morfologia não usual (suculentos), excreção de sal por glândulas especiais e métodos incomuns de nutrição (ex: carnivoría) (Soltis *et al.* 2005)

A família Cactaceae possui ca. 1.900 espécies, das quais ca. 1300 estão distribuídas em 100 gêneros que ocorrem na América Tropical (Arices 2004). São árvores perenes, arbustos ou trepadeiras, caracterizados por apresentar caule suculento e adaptações, tanto na morfologia vegetativa quanto na estrutura floral, com diferentes tipos de sistemas de polinização (Barthlott & Hunt 1993). Na caatinga, esta família está representada por aproximadamente 58 espécies, sendo 42 endêmicas (Taylor & Zappi 2002), estando entre as quatro famílias mais importantes neste ecossistema (Rodal & Sampaio 2002). Algumas espécies possuem valor econômico, como ornamental e forrageira (Rocha & Agra 2002).

Alguns aspectos ecológicos foram estudados em espécies da família no Brasil, como dispersão (Figueira *et al.* 1994; Silva 1988) e polinização (Silva & Sazima 1995; Schlindwein & Wittmann 1995, 1997; Raw 1996; Locatelli *et al.* 1997; Locatelli & Machado 1999a, 1999b). Existe, porém uma grande carência de dados fenológicos, apesar do Brasil ser considerado o terceiro maior centro de diversidade da família (Taylor & Zappi 1989).

Considerando que as relações filogenéticas podem influenciar no padrão fenológico das espécies, limitando a época de ocorrência das fenofases (Kochmer & Handel 1986; Gressler 2005), juntamente com fatores ecológicos, como por exemplo, para evitar a competição por polinizadores e dispersores, em espécies que ocorrem no mesmo local (Frankie *et al.* 1975; Morellato & Leitão-Filho 1996), foi realizado este trabalho, tendo como

principal objetivo descrever a fenologia de cinco espécies simpátricas de Cactaceae, relacionando com os processos ecológicos de polinização e dispersão.

LOCAL DE ESTUDO - O trabalho de campo foi desenvolvido na RPPN Fazenda Almas, no município de São José dos Cordeiros (7°28'45"S e 36°54'18"W), no estado da Paraíba, no Nordeste do Brasil. A fazenda está localizada na região do Cariri Paraibano, sendo caracterizada por uma formação de Caatinga arbórea e arbustiva (Andrade –Lima 1981).

O clima da região é classificado como 'semi-árido quente' (Bsh), com chuvas de verão, segundo classificação de Köppen, com temperaturas entre 26° e 30°C (Prado, 2003). Os dados climatológicos indicam a existência de duas estações bem definidas durante o ano, uma chuvosa, concentrada, em geral, em três meses, no primeiro semestre do ano e outra seca com duração de seis a nove meses, podendo estender-se até dez (Governo do Estado da Paraíba/SE/UFPB 1989) .

No período de estudo, janeiro/2003 a dezembro/2004, ocorreu de janeiro a junho, com uma precipitação acumulada de 274,3mm. Para o ano de 2004, a precipitação total foi de 630,8mm, com o maior registro para janeiro (257,3mm).

MATERIAIS E MÉTODOS

Foram selecionados 42 indivíduos em fase reprodutiva pertencentes a cinco espécies de Cactaceae: *Cereus jamacaru* DC (7 indiv.), *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelburg (7 indiv.), *Pilosocereus chrysostele* (Vaupel) Byl. & Rowl (10 indiv.), *P. gounellei* (Weber) Byl. & Rowl (10 indiv.) e *Tacinga inamoena* K. Schum. (10 indiv.).

O acompanhamento fenológico foi quinzenal, durante os anos de 2003 e 2004, sendo observadas a floração e a frutificação. Na definição das fenofases foram seguida as

indicações de Fournier (1974), Morellato (1991), Morellato *et al.* (1989) e Bullock & Solís-Magallanes (1990). Os métodos de avaliação empregados foram a presença ou ausência e a intensidade de Fournier (Fournier 1974), seguindo indicações de Bencke & Morellato (2002). Na classificação das estratégias de floração foi seguida a classificação de Newstrom *et al.* (1994), aplicada também à frutificação, semelhante ao adaptado por Zipparro (2004).

Para cada espécie foram observados os seguintes atributos florais: coloração, morfologia floral (tamanho, sistema sexual, simetria), tipo de recurso ofertado e visitantes. Para todas as espécies foram coletadas e conservadas flores em etanol a 70%. Na definição do tipo floral foi seguida a classificação sugerida por Machado & Lopes (2003, 2004) adaptada de Faegri & Pijl (1979). As espécies foram agrupadas em guildas de polinização de acordo com as síndromes observadas *sensu* Faegri & Pijl (1979) e os principais vetores de pólen.

Frutos das cinco espécies foram coletados e posteriormente analisados quanto a forma, tamanho, cor e odor, sendo caracterizados de acordo com sua síndrome de dispersão, segundo Pijl (1982). Para algumas espécies foram realizadas observações visuais diretas dos animais frugívoros.

Material testemunho das espécies estudadas foi depositado no Herbário Lauro Pires Xavier (JPB), da Universidade Federal da Paraíba, com duplicatas no Herbário Geraldo Mariz (UFP), do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco.

Para testar a distribuição dos dados foi realizado teste de Shapiro e Wilks e como os dados não apresentaram distribuição normal, utilizou-se estatística não paramétrica (Zar 1996). Para verificar a relação entre a precipitação e as variáveis fenológicas foram utilizadas correlações de Spearman (r_s) (Zar 1996). Foi testada a existência de correlação entre as precipitações no mesmo mês (P0), no mês anterior (P1), nos dois (P2) e três meses (P3) anteriores à ocorrência da fenofase.

As variáveis fenológicas foram analisadas através de estatística circular segundo Morellato *et al.* (2000), utilizando-se o programa Oriana (Kovach 1994). As datas das observações foram convertidas em ângulos, sendo o dia 01/janeiro = 0°, e sequencialmente até dezembro 31/360°, com intervalos de 15°. Os testes de hipótese, para ocorrência de sazonalidade e de comparação entre padrões sazonais, seguiram o proposto por Morellato *et al.* (2000), nos quais o ângulo médio α ou data média é a época do ano ao redor da qual as datas de uma determinada fenofase ocorreram para a maioria das espécies. A significância do ângulo médio foi testada pelo teste de Rayleigh (p), que permite verificar se a fenofase ocorreu ou não de maneira concentrada (sazonal). Quando o ângulo médio foi significativo para os dois anos no teste Rayleigh, foi realizado o teste de Watson-Williams (F), o qual compara o ângulo médio de cada variável fenológica e determina se os anos exibem o mesmo ângulo médio (ou data média), ou seja, o mesmo padrão (Zar 1996; Morellato *et al.* 2000).

RESULTADOS

Floração.--A floração das cinco espécies de Cactaceae estudadas na RPPN Fazenda Almas se alternaram ao longo de todo o período de estudo, havendo pelo menos uma espécie em floração a cada quinzena (Fig. 1). A floração diferiu entre as espécies, variando de anuais a contínuas, com durações breves a longas (Tab. 1). Todavia, entre as espécies pertencentes ao mesmo gênero (*P. chrysostele* e *P. gounellei*), os padrões de floração foram semelhantes.

Dentre as cinco espécies, *Cereus jamacaru* e *Tacinga inamoena* apresentaram sazonalidade na floração, com a mesma ocorrendo, respectivamente, ao final da estação seca e no término da estação chuvosa (Tab. 2). A data média nas fenofases de início e pico de floração, não foi calculada para a maioria das espécies, por estas não apresentarem ângulos médios significativos nos dois anos de estudo (Tab. 2). Para *P. gounellei* e *P. chrysostele*

nenhuma data média para floração pode ser calculada. Os valores das correlações entre as fenofases reprodutivas e a precipitação encontram-se resumidos na Tabela 3. Na maioria das espécies, não houve correlação significativa.

Cereus jamacaru floresceu apenas em 2004, com indivíduos nesta fenofase nos meses de janeiro, fevereiro e dezembro (Fig. 1a). A ausência de flores durante o primeiro ano de estudo pode ter sido causada pela ocorrência de floração e frutificação no mês de novembro e dezembro em 2002, fenofases observadas ainda durante a seleção dos indivíduos. Dentro da população estudada, apenas um indivíduo, dos sete observados, não apresentou flores ou frutos durante todo o período de estudo.

As datas médias de floração para início e pico em *C. jamacaru* foram 09/01 e 02/01, para o ano de 2004. A duração da floração foi de 3 a 4 semanas. Os valores de r para as duas fenofases (início e pico) foram superiores a 0,90, o que indica alta sazonalidade (Tab. 2). A floração foi explosiva, com grande número de indivíduos florescendo ao mesmo tempo, com uma ou duas flores abertas por noite, por apenas dois meses.

Para *C. jamacaru* a fenofase floração apresentou correlação negativa com a precipitação P2 ($r_s = -0,67$; $p < 0,05$), não havendo correlação para as demais (Tab. 3).

A floração em *Melocactus zehntneri* apresentou de forma contínua nos dois anos, com picos no início e final da estação seca. (Fig. 1b). A produção de flores ocorreu de maneira contínua, com flores e/ou botões durante todo o ano, embora com maior intensidade na estação seca (Fig. 1b e Tab. 1). A sincronia dos indivíduos foi observada apenas durante o período de pico. Nos demais meses, os indivíduos apresentaram floração assincrônica. As datas médias para a floração mostraram valor significativo apenas para pico de floração em 2004 (16/10), com valor de $r = 0,47$ (Tab. 2).

A correlação entre a precipitação e o número de indivíduos de *M. zehntneri* em floração foi significativa apenas para a precipitação do terceiro mês (P3) com $r_s = 0,63$, no ano de 2004.

Pilosocereus chrysostele apresentou floração irregular com frequências diferentes nos dois anos de estudo (contínua/03 e contínua/04) (Fig. 1c e Tab. 1). No primeiro ano ocorreram três florações, com amplitudes e durações diferenciadas. Nesse ano, a duração da fenofase foi de um a dois meses, e os intervalos entre uma floração e outra variou de um a dois meses. No segundo ano, foram observados indivíduos com flores praticamente durante todos os meses do ano, à exceção do mês de outubro, quando não foram registrados indivíduos com flores. Neste ano, porém, também foi observada menor sincronia na população (Fig. 1c). No mês de abril a floração foi observada em um único indivíduo.

As correlações observadas para *P. chrysostele*, entre a precipitação e o número de indivíduos na fenofase de floração apresentaram valores significativos, com $r_s = 0,54$ e $r_s = 0,48$ ($p < 0,05$), para o ano de 2003 (P0) e 2004 (P1), respectivamente (Tab. 3).

Em *P. gounellei* a produção de flores foi irregular, nos dois anos de estudo (Fig. 1d). No primeiro ano, em 2003, a floração ocorreu em pulsos, com indivíduos apresentando flores nos meses de janeiro, março, julho, agosto e novembro, geralmente logo após as chuvas. No segundo ano, foi contínua durante todo o período úmido (janeiro-julho), reiniciando em dezembro. Não houve correlação significativa entre o número de indivíduos de *P. gounellei* em floração com a precipitação.

Elevada taxa de herbivoria foi observada durante toda a floração de *P. gounellei*, com as estruturas reprodutivas muitas vezes completamente destruídas, impedindo a formação dos frutos.

Em *Tacinga inamoena* a floração apresentou pico na estação seca, em setembro, nos dois anos, com ca. 80% dos indivíduos com flores (Fig. 1e). Picos menores foram observados no ano de 2004, nos meses de março e maio. O padrão de floração observado em 2004 deveu-se principalmente a alguns indivíduos com padrão subanual, não observados no ano de 2003. A floração iniciou-se no final da estação úmida, em maio/2003, estendendo-se por toda a estação seca seguinte, até junho/2004. As datas médias observadas para as fenofases início e pico de floração, em 2003 foram 12/09 e 16/09, respectivamente (Tab. 2). Para o ano de 2004, as datas médias para início e pico de floração, foram 02/10 e 22/10. Os valores de r para pico foram 0,98 (2003) e 0,69 (2004) (Tab. 2).

Tacinga inamoena apresentou valores significativos para correlações entre a precipitação e o número de indivíduos em floração apenas para a precipitação no mesmo mês (P0) e no mês anterior (P1) à ocorrência da fenofase, no ano de 2004.

Frutificação.--Todas as cinco espécies produziram frutos durante os dois anos de estudo e, assim como a floração, a frutificação diferiu entre as espécies quanto à frequência e duração (Tab. 1). Da mesma maneira, nas espécies de *Pilosocereus*, os padrões foram bastante semelhantes.

Apenas *C. jamacaru* apresentou frutificação sazonal, com a produção de frutos ocorrendo logo após a antese, levando em média 30 a 45 dias para amadurecimento. A data média para pico de frutos foi 30/01, com $r = 0,84$ (Tab. 2). A frutificação correlacionou significativamente apenas com P1 ($r_s = 0,65$; $p < 0,05$) (Tab. 3).

Em *Melocactus zehntneri*, a frutificação deu-se no final da estação chuvosa, apresentando dois picos, padrão que foi mantido para os dois anos de estudo. A proporção observada para indivíduos com frutos foi bem menor, do que a de indivíduos com flores. As datas médias e os valores de r , no ano de 2003, para início e pico de frutificação foram,

respectivamente 16/07 e $r = 0,61$ ($p < 0,05$) e 29/07 e $r = 0,82$ ($p < 0,05$) (Tab. 2). No ano de 2004, apenas a fase de pico apresentou data média em 11/09, com $r = 0,73$ ($p < 0,05$). A frutificação apresentou uma sazonalidade maior que a fenofase de floração. O teste de F (Watson-Williams) apontou diferenças significativas entre as datas médias de pico de frutificação nos dois anos, com $F = 5,6$ ($p < 0,02$). As datas médias de início de frutificação, para 2003 e 2004, não apresentaram diferenças significativas.

Pilosocereus chrysostele apresentou frutificação de maneira irregular, simultânea à floração. O amadurecimento dos frutos ocorreu ca. 45 dias após início de sua formação. Os ângulos médios para esta espécie não apresentaram valores significativos para início e pico de frutificação (Tab. 1). A frutificação apresentou correlação significativa com o mês anterior (P1) a fenofase somente para o ano de 2004 (Tab. 3).

A frutificação em *P. gounellei* estendeu-se até o mês seguinte ao término da produção de flores (Fig. 1d). com a maioria dos indivíduos formando frutos, em pelo menos dois períodos diferentes, durante o ano. O início da fenofase de produção dos frutos apresentou valor significativo apenas para 2004 (24/03), enquanto a de pico de frutificação somente para 2003 (10/04). Os valores de r foram menores do que os observados para as fenofases de floração (Tab. 2), indicando, portanto, menor sazonalidade na produção dos frutos do que na das flores, nesta espécie.

O amadurecimento dos frutos de *P. gounellei* ocorreu até dois meses após o início de desenvolvimento dos mesmos, geralmente interrompido por ação da predação de aves em frutos ainda verdes.

A correlação entre a precipitação e o número de indivíduos de *P. gounellei*, nas fenofases reprodutivas, não apresentou valores significativos à exceção da frutificação e a precipitação P1 em 2004, com $r_s = 0,72$ ($p < 0,05$) (Tab.3).

A frutificação em *Tacinga inamoena* apresentou padrão irregular nos dois anos, com frutos ao longo de todo o ano (Figura 3e). O pico de frutificação ocorreu na estação seca, no mês seguinte ao de floração. O amadurecimento dos frutos ocorreu em média seis meses após a fecundação. Nesta espécie não foi observada predação por animais em frutos verdes.

Para a fenofase de início de frutificação em *T. inamoena*, as datas médias foram 12/10 e 12/11, respectivamente para os anos de 2003 e 2004 (Tab. 2), sendo os valores de r os maiores entre as demais espécies. Para o pico de frutificação, as datas foram 21/10(2003) e 18/11(2004). As datas médias para início e pico de frutificação diferiram nos dois anos, com o teste Watson-Williams apresentando valores de F , respectivamente de $F= 4,3$ ($p<0,05$) e $F= 5,7$ ($p<0,05$).

A correlação entre a precipitação e a frutificação em *T. inamoena*, apresentou valores significativos apenas para a P3 no ano de 2004 (Tab. 3).

Disponibilidade de Recursos Para Polinizadores e Dispersores. -- Durante os dois anos de estudos, foram disponibilizados recursos para polinizadores (flores em antese) e dispersores de maneira quase contínua pelas cinco espécies estudadas (Fig. 2 e Tab. 4). A produção, distribuída entre as guildas de polinização, diferiu, porém, para as datas picos de floração e frutificação entre a maioria das espécies (Tab. 5).

Nas três espécies com antese noturna e com diferentes síndromes de polinização (Tab. 4), observou-se alternância, em alguns meses, entre as espécies de *Pilosocereus*, porém, no mês de janeiro de 2004, todas as espécies apresentaram flores em antese (Fig. 2). O teste de Watson-Williams para a data pico de flores em antese, das espécies com abertura floral noturna, apresentou valores significativos apenas para *C. jamacaru* e *P. gounellei* (Tab. 5), indicando, portanto, diferenças significativas entre as datas de pico.

Melocactus zehntneri e *Tacinga inamoena*, com antese diurna e espécies comuns de polinizadores (Tab. 4), diferiram quanto a disponibilidade de flores em antese (Fig. 2). Em *M. zehntneri*, flores abertas foram observadas durante todo o período, à exceção do mês de maio. Flores em antese de *T. inamoena* foram encontradas durante a estação seca (agosto a dezembro), nos dois anos. Nos meses de abril a junho/ 2004, também foram observadas flores em antese. As datas médias do pico de flores em antese, entre estas duas espécies, apresentaram diferenças estatisticamente significativas no ano de 2003 (Tab. 5).

A distribuição de frutos maduros durante o ano também variou entre os grupos com antese diurna e noturna, com datas médias de pico de fruto maduro significativamente diferentes (Tab. 5). A disponibilidade de frutos para dispersores ocorreu de forma descontínua nas espécies *C. jamacaru*, *P. chrysostele* e *P. gounellei* (Fig.2), embora a data pico não tenha diferenciado significativamente. Estes frutos são dispersos principalmente por aves. A produção de frutos maduros para as espécies *M. zehntneri* e *T. inamoena* ocorreu de maneira alternada, sendo a dispersão, nestes grupos de menor porte, realizada principalmente por animais de hábitos diurnos, como lagartos e esquilos (Tab. 4).

DISCUSSÃO

Os padrões fenológicos reprodutivos encontrados nas cinco espécies de Cactaceae, estudadas sugerem divergências e adaptações às condições abióticas e/ou bióticas da caatinga. Padrões diferenciados de floração em espécies simpátricas de Cactaceae foram também observados para duas espécies na Venezuela (Petit 2001), quatro na Colômbia (Ruiz *et al.* 2000) e duas espécies irmãs de *Ferocactus* no Arizona (McIntosh 2002).

Nas duas espécies de *Pilosocereus* onde os padrões reprodutivos observados foram semelhantes, fatores endógenos podem estar influenciando. Ritmos fenológicos relacionados a questões filogenéticas foram observados em Myrtaceae (Smith-Ramírez *et al.* 1998; Gressler 2005), Bombacaceae (Lobo *et al.* 2003), Rubiaceae (Martin-Gajardo & Morellato 2003) e Leguminosae (Bulhão & Figueiredo 2002). Segundo Kochmer & Handel (1986), as relações filogenéticas representam um papel dominante na fenologia do florescimento em algumas plantas, porém em alguns casos o período de floração pode diferir significativamente entre espécies do mesmo gênero (Proença & Gibbs 1994; Madeira & Fernandes 1999).

Respostas sazonais na floração de *C. jamacaru* e *T. inamoena* demonstram uma relação com a mudança de estação e o início das fenofases, embora a maioria das correlações com a precipitação não tenha sido significativa. Respostas sazonais semelhantes foram observadas em outras espécies de Cactaceae (Petit 2001; McIntosh 2002; Méndez *et al.* 2005). Padrões de floração sazonais são esperados em ambientes tropicais, sendo, segundo Morellato & Leitão-Filho (1992, 1996) e Schaik *et al.* (1993), a alternância entre as estações úmida e seca o principal fator do desencadeamento das fenofases.

A estratégia de floração episódica (*sensu* Newstrom *et al.* 1991) e a sobreposição observada em *Pilosocereus gounellei* e *P. chrysostele*, distinto das demais espécies estudadas, pode indicar um padrão para o gênero. Kochmer & Handel (1986) afirmam que grupos monofiléticos limitam a resposta destes táxons à seleção direcional, ou seja, a um padrão de floração semelhante.

Fatores bióticos também podem influenciar na estratégia de floração apresentada pelas duas espécies acima citadas, já que parecem compartilhar polinizadores (Tab. 4). Para Sakai *et al.* (1999), a floração sincronizada em diferentes espécies pode favorecer a polinização com o aumento de recursos e conseqüente atração de mais polinizadores. Em outros gêneros de Cactaceae, como *Ferocactus*, polinizado pelos mesmos grupos de abelhas, a

floração apresentou períodos diferenciados e padrões semelhantes (McIntosh 2002), fato este que a autora atribuiu a grande importância dos fatores bióticos na determinação dos ritmos periódicos nas espécies.

E embora as duas hipóteses anteriores possam ser contraditórias, no caso de *Pilosocereus*, ambas podem ser complementares, ou seja, a influência o padrão de floração é direcionado através de fatores genéticos, mas a frequência da floração parece ter uma correlação com diversos caracteres ecológicos, como por exemplo polinizadores. Bawa *et al.* (2003), testando a influência de vários fatores sobre a fenologia de algumas espécies tropicais, observou que a filogenia atua significativamente na frequência da floração, mas não na duração da mesma. Afirmando, ainda que a extensão da influência dos fatores filogenéticos na frequência da floração é dependente da correlação entre os diversos caracteres ecológicos, ou seja estes fatores podem atuar de maneira conjunto.

M. zehntneri, a ausência de uma resposta mais concentrada, em torno de uma determinada data, deve-se ao padrão de floração contínuo apresentado, diferente portanto das outras espécies de *Pilosocereus*.

A floração contínua e a assíncrona observada para a população de *M. zehntneri*, diferenciada do padrão de frutificação, deve estar relacionada à manutenção de polinizadores, proporcionando disponibilidade de recursos durante todo o ano. Padrão de floração longo, porém não contínuo, foi observado para esta espécie, na caatinga pernambucana por Locatelli & Machado (1999a). Neste estudo, as autoras realizaram observações mensais durante um ano, encontrando floração no período seco, com duração de cinco meses. A divergência entre o padrão de floração aqui verificado para esta espécie pode ser devido à diferenças na frequência das observações.

Nassar & Ramírez (2004), observaram para *Melocactus curvispinus*, em área xérica no norte da Venezuela, uma floração contínua durante dois anos, intensificada no

período úmido. Ainda segundo estes autores, a combinação entre a longa floração e a relação planta-polinizador, juntamente com a capacidade de autopolinização, seria uma estratégia que garante, a esta espécie de cactos, a reprodução em ambientes áridos.

Em ambientes com alta sazonalidade climática, como a caatinga, a oferta contínua de alimentos ajuda na manutenção de animais na comunidade. Relações entre beija-flores e espécies de *Melocactus* foram estudadas na caatinga baiana, por Raw (1996), que ressaltou a importância de espécies de *Melocactus* na disponibilidade dos recursos. Locatelli & Machado (1999a) apontaram o beija-flor *Chlorostilbon aeroventris*, como o polinizador efetivo de *M. zehntneri*, desempenhando esta última um papel importante na manutenção do agente polinizador na comunidade.

Machado & Lopes (2003) ressaltam que, na caatinga Pernambucana, o número de espécies estritamente ornitófilas é baixo, e que a permanência de beija-flores poderia ser devido ao comportamento generalista de algumas espécies. Porém, estudos mais detalhados desta guilda de polinização na comunidade poderiam explicar melhor a importância da espécie *M. zehntneri*, na manutenção e deslocamento dos beija-flores.

A frutificação, assim como a floração, apresentou frequências variando de anual a contínua, com durações breve (*C. jamacaru*), intermediária (*P. chrysostele* e *P. gounellei*) e longa (*T. inamoena*). As relações filogenéticas podem, por exemplo, interferir na produção de recursos para o desenvolvimento dos frutos, e portanto, determinar o padrão da frutificação, corroborando Marco & Páez (2002), que afirmam que no estabelecimento do padrão de frutificação, características ecológicas, fisiológicas e evolutivas compartilhadas entre as espécies, predominam sobre as ambientais. No caso de *P. chrysostele* e *P. gounellei*, existem características evolutivas e ecológicas, comuns a essas duas espécies, como morfologia floral semelhante, antese noturna, espécies comuns de polinizadores.

Variações no período de frutificação de três espécies simpátricas de Cactaceae, na Venezuela, foram observadas por Petit (2001) e também em quatro espécies na Colômbia (Ruiz *et al.* 2000), indicando, portanto, ser este um padrão possível para as espécies de Cactaceae, em geral.

Padrão diferenciado de frutificação disponibiliza frutos maduros por vários meses. Esta estratégia, apresentada pela família Cactaceae, deve estar associada à manutenção de recursos para dispersores, e, embora as cinco espécies não compartilhem os mesmos dispersores, a frutificação durante todo o ano atrairia maior número de frugívoros (Schaik *et al.* 1999).

A produção de frutos em Cactaceae, principalmente no período seco, é uma fonte de alimento importante na comunidade, já que a maioria das espécies zoocóricas apresenta frutos no período úmido (Quirino *et al.*, em prep.). Griz & Machado (2001) também observaram maior disponibilidade de frutos dispersos por animais no período úmido, em região da caatinga Pernambucana. Em ambientes sazonais, pouca disponibilidade de alimentos pode levar a uma situação crítica para dispersores (Foster 1982) e, dessa forma, espécies que disponibilizam elevada quantidade de recursos durante períodos de escassez, produzindo grande quantidade de frutos, são conhecidas como espécies-chave (Terborgh 1986; Galetti & Stotz 1996).

Tacinga inamoena, com uma grande quantidade de frutos maduros disponíveis praticamente o ano todo, e apresentando distribuição abundante no local de estudo, parece se enquadrar dentro deste conceito. Porém, necessários estudos mais detalhados, relacionando a taxa de produção, remoção e predação de frutos.

Embora tenha observado um aumento na significância entre correlação da precipitação e as fenofases reprodutivas em 2004, as poucas respostas significativas para a

correlação entre precipitação e as fenofases reprodutivas nas cinco espécies de estudadas, indicam a existência de uma resposta diferenciada ao mesmo estímulo ambiental.

Ausência de correlação entre fenofases reprodutivas em espécies de Cactaceae e a precipitação foram observadas por Ruiz *et al.* (2000) na Colômbia, todavia, a maioria das espécies estudadas, por estes autores, floresceu apenas durante a estação seca, o que sugere uma possível correlação negativa com a precipitação.

Entretanto, algumas correlações positivas à precipitação foram observadas nas espécies de Cactaceae estudadas, como, por exemplo, brotamento em *Tacinga inamoena*, no período de transição entre a estação seca e a úmida (dezembro-janeiro), com a formação de novos cladódios em toda a população. A sincronia e a periodicidade observada no brotamento em *T. inamoena*, logo após a floração poderia ser desencadeada pela necessidade de aumento na taxa fotossintética para o desenvolvimento dos frutos formados (Borchert 1983), semelhante ao que ocorre em muitas espécies tropicais (Frankie *et al.* 1974; Fournier 1976; Monastério & Sarmiento 1976; Morellato *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997).

Ao final da estação seca, período em que quase todas as espécies na comunidade já perderam suas folhas, e ocorreu uma mudança na coloração de verde para amarelada no cladódio das cinco espécies de Cactaceae. Este mecanismo, semelhante a clorose comum em várias espécies vegetais, tem como possíveis causas a impossibilidade de absorção de nutrientes solúveis, como o Ferro, devido, por exemplo, às condições hídricas do solo, pois em solos secos não há absorção de nutrientes é afetada (Larchert 2000; Taiz & Zeiger 2002). Entretanto, a consequência da deficiência de clorofila não seria prejudicial para a sobrevivência das plantas, uma vez que apenas reduziria a taxa fotossintética, e, segundo Larchert (2000), a sobrevivência em períodos de elevado estresse hídrico pode ser facilitada pela redução na taxa fotossintética.

Para as espécies *Pilosocereus chrysostele* e *P. gounellei*, alguns agentes polinizadores e dispersores poderiam ser os mesmos (morcegos), o que torna a manutenção das populações desses animais, imprescindível para o sucesso reprodutivo destas plantas e vice-versa. Relações semelhantes foram observadas por Petit (2001), para espécies de *Pilosocereus* e *Stenocereus* em uma região semi-árida na Venezuela. Esta dupla-interação pode ser um padrão freqüente em regiões de clima sazonal e ter evoluído como uma importante estratégia para manutenção da fidelidade na utilização dos recursos vegetais. Tais relações ecológicas podem ter sido selecionadas durante a evolução destes ambientes.

Fleming *et al.* 1972, observa que a alimentação de algumas espécies de morcego pode variar ao longo do ano, sendo o néctar utilizado somente em parte do ano, e as frutas e/ou insetos no restante.

Estudos fenológicos relacionando os aspectos ecológicos das espécies pertencentes à famílias mais diversas em ambientes sazonais como a caatinga, poderão trazer respostas sobre a manutenção de polinizadores e dispersores no ecossistema como um todo, além de contribuir para o entendimento da evolução de alguns padrões ecológicos dentro de cada família.

AGRADECIMENTOS

À Eunice Braz pela permissão do estudo em sua propriedade. À Eduardo Gonçalves dos Santos e José Roberto Lima pela ajuda durante o trabalho de campo. À Patrícia Morellato pelas discussões prévias a elaboração do manuscrito. A Emerson Antonio Rocha de Lucena pelo acesso a dados ainda não publicados. A Eliana Gressler e a Paulo Rubim, pela ajuda com o programa ORIANA. Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro (Bolsas: Doutorado de Zelma Glebya M. Quirino e Produtividade em Pesquisa para as demais autoras).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE-LIMA, D. 1981. The caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4:149-53.
- APG II (Angiosperm Phylogeny Group). 2003. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants. *Biol. J. Linnean Soc.* 141: 399-436.
- ARICES, A. 2004. Cactaceae. *In*: Smith, N. (Ed.) Flowering plants of the neotropics, pp. 73-76. The New York Botanical Garden, Princeton University Press.
- BARTHLOTT, W., e D. R. HUNT. 1993. Cactaceae. *In* K. Kubitzki, (Ed.) The families and genera of vascular plants, pp.161-197. Berlin, Springer.
- BAWA, K. S., H. KAMG, e M. H. GRAYUM. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain Forest trees. *American Journal of Botany* 90: 877-887.
- BENCKE, C. S., e L. P. C. MORELLATO. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Rev. brasil. Bot.* 25: 1-13.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15:81-89.
- BULHÃO, C. F., e P. S. FIGUEIREDO. 2002. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Rev. Bras. Bot.* 25: 361-369
- BULLOCK, S. H., e A. SOLÍS-MAGALLANES, 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- FAEGRI, K., e L. van der PIJL. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamin Press, London.

- FLEMING, T. H., E. T. HOOPER, e D. E. WILSON. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555-569.
- FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles tropicales. *Turrialba* 24: 422-423.
- FOURNIER, L. A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo pré-montano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26: 54-9.
- FOSTER, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In E. G. Leigh, A. S. Rand & D. M. Windsor (Eds.) *The ecology of a tropical forest*, pp 151-172. Smithsonian Institution Press. Washington.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, e P. A. OPLER. 1974. Comparative phonological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-913.
- GALETTI, M., e D. STOTZ, 1996. *Miconia hypoleuca* (Melastomataceae) como espécie-chave para aves frugívoras no sudeste do Brasil. *Revta. Bras. Biol.* 56: 435-439.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6. 64-68.
- GOVERNO DO ESTADO DA PARAÍBA/ SECRETARIA DE EDUCAÇÃO/ UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA. 1989. Atlas Geográfico do Estado da Paraíba. Grafset. João Pessoa.
- GRESSLER, E. 2005. Floração e frutificação de Myrtaceae de Floresta Atlântica: Influência de fatores climáticos, limitações ecológicas e filogenéticas. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista. Rio Claro-SP. 77pp.

- GRIZ, L. M. S., e I. C. S. MACHADO. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *J. Trop. Ecol.* 17:303-321.
- KANG, H., e K. S. BAWA. 2003. Effects of successional status, habitat, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest. *Am. J. Bot.* 90: 865-876.
- KOCHMER, J. P., e S. N. HADEL. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monog.* 56: 303-325.
- KOVACH, W. L. 1994. Oriana for Windows – version 2.02a. Kovach Computer Services, Wales, U.K.
- LARCHERT, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Ed.RiMa. São Carlos-SP.
- LOBO, J. A., M. QUESADA, K. STONER, E. FUCHS, E. J., HERRERÍAS-DIEGO, Y., ROJAS, J., e SABORÍO, G. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *Am. J. Bot.* 90: 1054-1063.
- MADEIRA, J. A., e W. FERNANDES. 1999. Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 15: 463-479.
- MARTIN-GAJARDO, I., e L. P. C. MORELLATO. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 26: 299-309.
- MORELLATO, L. P. C., 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de doutorado. Universidade de Campinas.
- MÉNDEZ, M., R. DURAN, A. DORANTES, G. DZIB, L. SIMÁ, P. SIMÁ, e R. ORELLANA, 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *J. Arid Environ.* 62: 363-376.
- PIJL, L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 2 ed. Springer-Verlag. Berlin.

- LOCATELLI, E., e I. C. MACHADO. 1999a. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* 17: 75-85.
- ____ e _____. 1999b. Floral biology of *Cereus pernambuncensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya* 17: 86-94.
- ____, ____ e P. MEDEIROS. 1997. Floral biology and pollination in *Pilosocereus catingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. *Bradleya* 15: 28-34.
- MARCO, D. E., e S. A. PAÉZ. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *J. Arid Environ.* 52: 1-16.
- MACHADO, I. C., e A. V. LOPES. 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In I. R. Leal, M. Tabarelli, e J.M.C. Silva (Orgs.). *Ecologia e conservação da Caatinga*, pp. 515-563. Editora Universitária, UFPE, Recife.
- MACHADO, I.C., e A.V. LOPES. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical dry Forest. *Ann. Bot.* 94, 365-376.
- ____, L. M. BARROS e E. V. S. B. SAMPAIO. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE., Northeastern Brazil. *Biotropica* 29: 57-68.
- McINTOSH, M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecol.* 159. 1-13.
- MORELLATO, L. P. C., D. C. TALORA, A. TAKAHASI, C. S. C. BENKE, E. C. ROMERA e V. ZIPARRO. 2000. Phenology of atlantic rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- ____, e H. F. LEITÃO-FILHO. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In L. P. Morellato (Org). *Historia natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*, pp. 112-140. Editora UNICAMP/FAPESP. Campinas.

- ____, e _____. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- ____, R. R. RODRIGUES; H. F. LEITÃO-FILHO, e C. A. JOLY. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Rev. Bras. Bot.* 12: 85-98.
- MONASTERIO, M., e G. SARMIENTO. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savana and the semideciduous forest of the Venezuelan llanos. *J. Biogeogr.* 3: 325-356.
- NASSAR, J. M., e RAMÍREZ, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Syst. Evol.* 248: 31-44.
- NEWSTROM, L. E., G. W. FRANKIE, e H. G. BAKER. 1991. Survey of long-term flowering patterns in tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. In C. EDLIN (ed.) *L'arbre. Biologie et developmen,t* p. 345-366.. *Naturalia Montpelienisia*. Montpellier.
- NEWSTRON, L. E., G.W. FRANKIE e H. G. BAKER. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- PETIT, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *J. Arid Environ.* 49: 521-531.
- ____, e C. E. FREEMAN. 1997. Nectar production of two sympatric columnar cacti. *Biotropica* 29:175-183.
- PRADO, D. E. 2003. As caatingas da América do Sul. In I. R. Leal, M. Tabarelli, e J.M.C. Silva (Orgs.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*, pp. 515-563. Editora Universitária, UFPE, Recife.

- PROENÇA, C. E. B., e P. E. GIBBS. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytol.* 126 343-354.
- RAW. A. 1996. Territories of the ruby-topaz hummingbird, *Chrysolampis mosquitus* at flowers of the “turk’s-cap” cactus, *Melocactus salvadorensis* in the dry caatinga is north-eastern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 56: 581-584.
- ROCHA, E. A. R. M., e M. F. AGRA. 2002. Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brasil: Cactaceae Juss. *Acta Bot. Bras.* 16: 15-21.
- RODAL, M. J. N., e SAMPAIO, E. V. S. B. 2002. A vegetação do bioma caatinga. In: Sampaio E. V. S. B, A. M. Giullietti, J. Virgínio, e C. F. L. G. Rojas. (Org.). *Vegetação e flora da caatinga*, pp. 11-24. Recife.
- RUIZ, A., M. SANTOS, e J. CAVELLIER. 2000. Estudio fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32. 397-407.
- SAKAI, S., K. MOMOSE, T. YUMOTO, T. NAGAMITSU, H. NAGAMASU, A. A. HAMID, e T. NAKASHIZUKA. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forests, Sarawak, Malaysia. *Am. J. Bot.* 86:1414-1436.
- SCHLINDWEIN, C., e D. WITTMANN. 1995. Specialized solitary bees as effective pollinators of south Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya* 13: 25-34.
- _____, e _____. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favor oligolectic bee pollinators. *Plant Syst. Evol.* 204: 179-193.
- SILVA, W. R. 1988. Ornitoria de *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra do Japi, Estado de São Paulo. *Revst. brasil. Biol.* 48: 381-389.
- _____. e M. SAZIMA. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190: 339-343.

- SMITH-RAMÍREZ, C., J. J. ARMESTO e J. FIGUEROA. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest Myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecol.* 136:119-131.
- TAIZ, L., e E. ZEIGER. 1988. *Plant physiology*. 2. ed. Ed. Sinauer Associates. Sunderland, Massachussts. U.S.A.
- TAYLOR, N. P., e D. C. ZAPPI. 1989. An alternative view of generic delimitation and relationships in tribe Cereeae (Cactaceae). *Bradleya* 7:13-40.
- TAYLOR, N. P., e D. C. ZAPPI. 2002. Distribuição das espécies de Cactaceae na Caatinga. *In*: Sampaio, E. S. B. A. M. Giulietti, J. Virgínio, Rojas, C. F. L. G (Eds.) *Vegetação e flora da Caatinga*, Associação Plantas do Nordeste, Centro Nordestino de Informações sobre Plantas, Recife-PE.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resource in the tropical forest. *In* Soulé, M. E. (Ed.) *Conservation Biology*. pp. 330-344. Sinauer, Sunderland, Massachusetts,
- SCHAIK, C. P., J. W. TERBORGH, e S. J. WRIGHT. 1993. The phenology of tropical forests adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS, P. K. ENDRESS, e M. W. CHASE. 2005. *Phylogeny and evolution of Angiosperm*. Sinauer, Associats Inc. USA.
- ZAR, J. H. 1996. *Bioestatistical analysis*. Prentice-hall, New Jersey.
- ZIPARRO, V. B. 2004. Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea em floresta atlântica no parque estadual Intervales, SP. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista. 138 pp.

TABELA 1. Estratégias de floração e de frutificação adaptadas de Newstrom et al. (1994), para cinco espécies de Cactaceae estudadas na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB

ESPÉCIE	FLORAÇÃO		FRUTIFICAÇÃO	
	FREQUÊNCIA	DURAÇÃO	FREQUÊNCIA	DURAÇÃO
<i>Cereus jamacaru</i>	Anual	breve	anual	breve
<i>Melocactus zehntneri</i>	contínua	contínua	sub-anual	intermediária/03 longa/04
<i>Pilosocereus chrysostele</i>	contínua	breve/03 contínua/04	sub-anual	intermediária/03 longa/04
<i>P. gounellei</i>	sub-anual	breve/03 longa/04	sub-anual	intermediária
<i>Tacinga inamoena</i>	contínua	longa	contínua	longa

TABELA 2. Análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases reprodutivas das cinco espécies de Cactaceae, nos dois anos de observação (2003-2004), em uma área de caatinga na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB. Para valores estatisticamente não significativos, $P \geq 0,05$, não foi calculada a data média.

Espécies		2003				2004			
		Início floração	Pico floração	Início frutificação	Pico frutificação	Início floração	Pico floração	Início frutificação	Pico frutificação
<i>Cereus jamacaru</i>	Observações	*	*	*	*	12	5	3	6
	Ângulo médio					8,62°	1,95°	10,52°	39,4°
	Data média					09/01	02/01	-	30/01
	Comprimento do vetor médio (r)					0,925	0,942	0,884	0,839
	Desvio padrão					22,57°	19,74°	28,51°	33,92°
	Teste Rayleigh (p)					0	0,004	0,088	0,008
<i>Melocactus zehntneri</i>	Observações	26	15	11	9	28	21	23	14
	Ângulo médio	234,8°	179,6°	193,2°	206,3°	270,017°	284,3°	243,9°	250,4°
	Data média	-	-	16/07	29/07	-	16/10	-	11/09
	Comprimento do vetor médio (r)	0,232	0,202	0,61	0,821	0,177	0,471	0,196	0,726
	Desvio padrão	97,99°	102,56°	56,99°	36,0°	106,60°	70,3°	103,4°	45,8°
	Teste Rayleigh (p)	0,25	0,551	0,013	7,30E-04	0,419	0,008	0,416	2,15E-04
<i>Pilosocereus gounellei</i>	Observações	10	5	15	9	8	5	20	12
	Ângulo médio	0,86°	32,8°	186,5°	82,4°	55,6°	40,801°	54,20°	98,6°
	Data média	-	-	-	-	-	-	24/02	-
	Comprimento do vetor médio (r)	0,511	0,555	0,274	0,374	0,478	0,67	0,464	0,361
	Desvio padrão	66,41°	62,21°	92,18°	80,36°	69,57°	51,25°	71,03°	81,78°
	Teste Rayleigh (p)	0,07	0,224	0,33	0,292	0,162	0,103	0,012	0,212
<i>Pilosocereus chrysostele</i>	Observações	7	2	7	2	21	9	13	7
	Ângulo médio	118,6°	252°	351,7°	181,9°	35,8°	12,3°	54,0°	40,9°
	Data média	-	-	-	-	-	-	-	-
	Comprimento do vetor médio (r)	0,513	0,876	0,434	0,738	0,411	0,242	0,225	0,593
	Desvio padrão	66,153°	29,487°	73,986°	44,615°	76,367°	96,485°	98,917°	58,53°
	Teste Rayleigh (p)	0,281	0,244	0,276	0,391	0,027	0,603	0,526	0,081
<i>Tacinga inamoena</i>	Observações	15	8	11	10	17	15	13	12
	Ângulo médio	251,3°	255,4°	280,3°	289,6°	270,7°	290,1°	311,1°	317,4°
	Data média	12/09	16/09	12/10	21/10	02/10	22/10	12/11	18/11
	Comprimento do vetor médio (r)	0,731	0,979	0,869	0,864	0,528	0,69	0,909	0,893
	Desvio padrão	45,37°	11,70°	30,31°	30,97°	64,77°	49,34°	25,01°	27,25°
	Teste Rayleigh (p)	9,77E-05	0	1,07E-05	5,82E-05	0,007	3,34E-04	6,15E-07	0

* não foram observados indivíduos em fenofase reprodutiva

TABELA 3. Índices de correlação de Spearman (r_s) entre a precipitação e as fenofases reprodutivas (antese e fruto maduro) para cinco espécies de Cactaceae na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros, PB ($p < 0,05$). - = não significativo

		2003				2004			
		Precip. I	Precip. II	Precip. III	Precip. IV	Precip. I	Precip. II	Precip. III	Precip. IV
<i>Cereus jamacaru</i>	Floração	-	-	-	-	-	-	r=-0,67	-
	Frutificação	-	-	-	-	-	r=0,60	-	-
<i>Melocactus zehntneri</i>	Floração	-	-	-	-	-	-	r=-0,63	-
	Frutificação	-	-	r=0,59	-	-	-	-	-
<i>Pilosocereus gounellei</i>	Floração	-	-	-	-	-	-	-	-
	Frutificação	-	-	-	-	-	r=0,72	-	-
<i>P. chrysostele</i>	Floração	r=0,54	-	-	-	-	r=0,48	-	-
	Frutificação	-	-	-	-	-	r=0,57	-	-
<i>Tacinga inamoena</i>	Floração	-	-	-	-	r=0,92	r=0,96	-	-
	Frutificação	-	-	-	-	-	-	-	r=0,86

Precip. 1= precipitação no mesmo mês em que ocorre o evento fenológico

Precip. 2= precipitação no mês anterior

Precip. 3= precipitação de dois meses anteriores

Precip. 4= precipitação de três meses anteriores

TABELA 4. *Morfologia das flores e frutos, síndromes de polinização (sensu Faegri & Pijl, 1979) e dispersão (sensu Pijl, 1982), das cinco espécies de Cactaceae. Tipo de cladódio (sensu Rocha & Agra, 2002).*

Espécie	Tipo de cladódio (altura)	Tipo flor	Odor	Cor	Recurso	Horário antese	Síndrome de polinização	Unidade dispersão	Tipo de fruto	Síndrome de dispersão
<i>Cereus jamacaru</i>	Multiarticulado (3– 7m)	tubo	ausente	branca	néctar	noturno	Esfingofilia/ quiropterofilia?	fruto	carnoso (baga)	Zoocórica/ aves (<i>Coereba flaveola</i>) e morcegos
<i>Melocactus zehntneri</i>	Globoso (0,15-0,25m)	campânula	ausente	rosa	néctar	diurno	Ornitofilia ^b	fruto	carnoso (baga)	Zoocórica/ aves (<i>C. flaveola</i>) e lagartos
<i>Pilosocereus chrysostele</i>	Multiarticulado (2-3m)	campânula	adocicado	branca	néctar	noturno	Quiropterofilia/ Esfingofilia? ^a	fruto	carnoso (baga)	Zoocórica/ aves (<i>C. flaveola</i>)
<i>P. gounellei</i>	Multiarticulado (1-1,5m)	campânula	adocicado	branca	néctar	noturno	Quiropterofilia/ Esfingofilia? ^a	fruto	carnoso (baga)	Zoocórica
<i>Tacinga inamoena</i>	Globoso achatado (0,3-0,8m)	tubo	ausente	laranja	néctar	diurno	ornitofilia	fruto	carnoso (baga)	Zoocórica/ aves (<i>C. flaveola</i>) e roedores

^a Lucena, E. A. R. M. dados não publicados.

^b Locatelli & Machado (1999a)

TABELA 5. Resultado do teste de Watson-Williams, para as datas médias de pico de flores em antese (área branca) e de frutos maduros (área cinza), pareados entre as espécies nos dois anos de estudo (valores significativos $p < 0,01$). NS= valores não significativos.

	<i>C. jamaru</i>	<i>M. zehntneri</i>	<i>P. chrysostele</i>	<i>P. gounellei</i>	<i>T. inamoena</i>
2003					
<i>C. jamaru</i>	-	-	-	-	-
<i>M. zehntneri</i>	-	-	NS	17,8	NS
<i>P. chrysostele</i>	-	8,8	-	4,11	NS
<i>P. gounellei</i>	-	44,2	NS	-	28,7
<i>T. inamoena</i>	-	17,07	5,4	38,8	-
2004					
<i>C. jamaru</i>	-	45,3	NS	3,95	26,5
<i>M. zehntneri</i>	12,9*	-	57,7	22,65	NS
<i>P. chrysostele</i>	NS	20,6	-	NS	38,0
<i>P. gounellei</i>	4,8	29,6*	NS	-	15,1
<i>T. inamoena</i>	14,96	NS	21,4	37,2	-

* os valores podem ser irreais devido à baixa concentração.

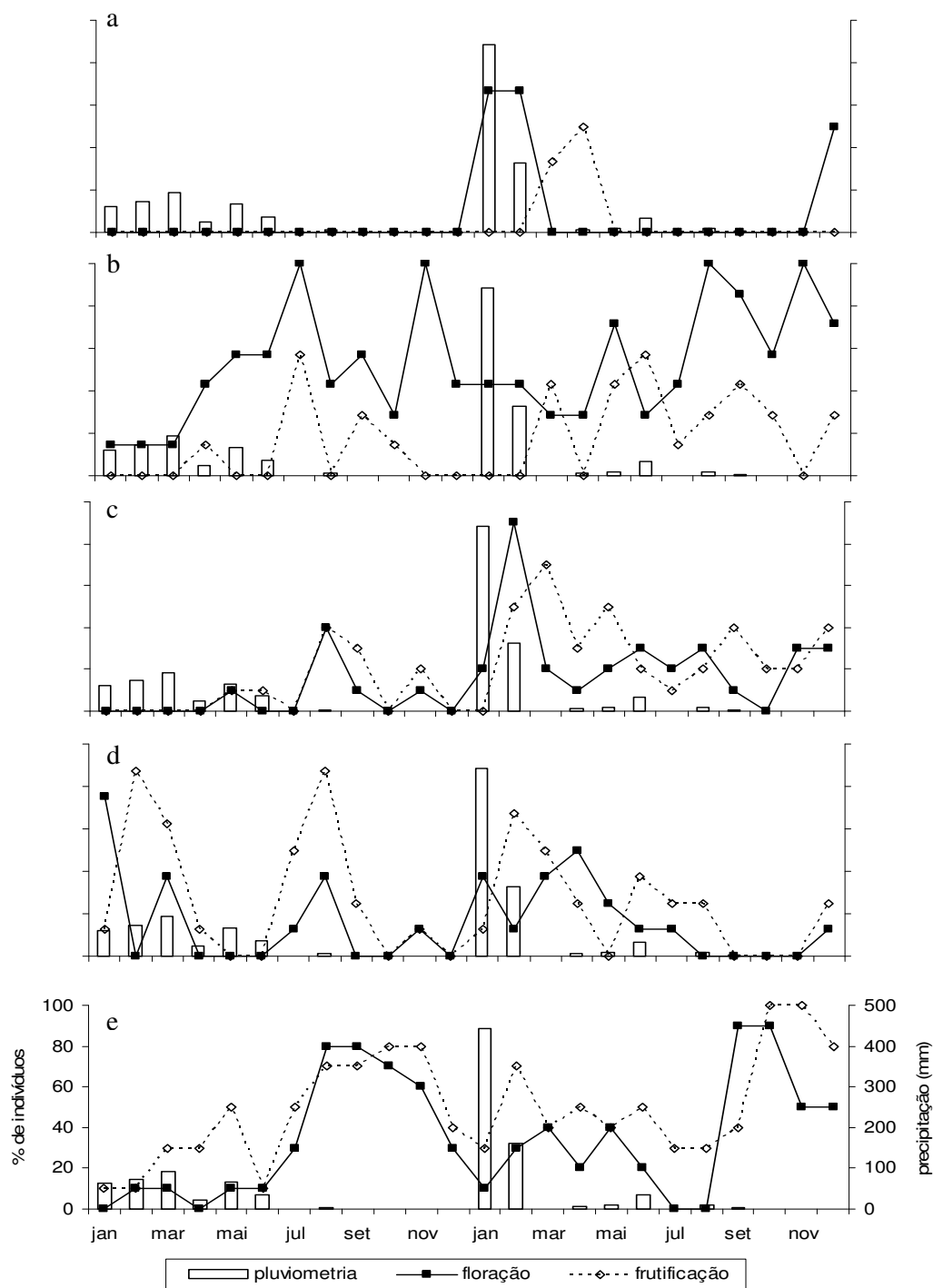


FIGURA 1 Floração e frutificação no período de 2003-2004 das cinco espécies de Cactaceae, na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB. a. *Cereus jamacaru*, b. *Melocactus zehntneri*, c. *Pilosocereus chrysostele*, d. *P. gounellei*, e. *Tacinga inamoena*.

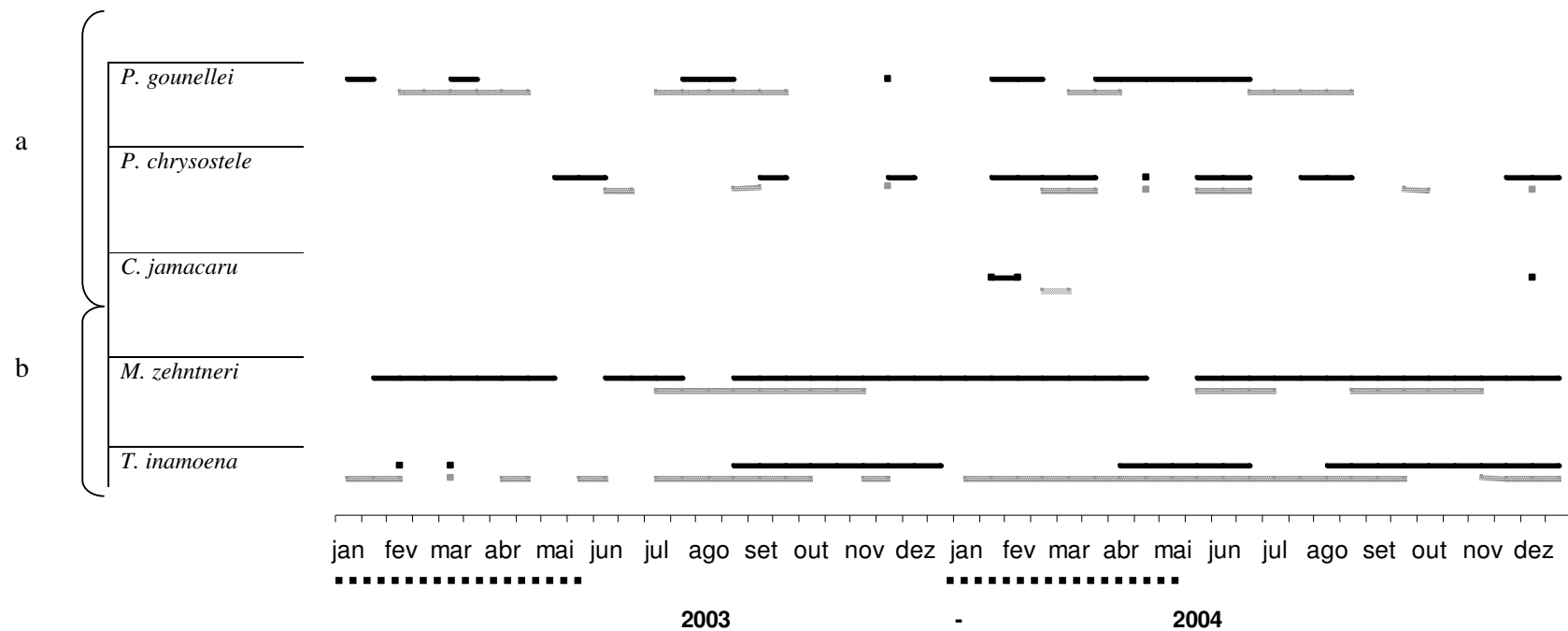


FIGURA 2. Periodicidade dos recursos disponibilizados nas cinco espécies de Cactaceae para polinizadores e dispersores, na RPPN Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB. Flores em antese-linha escura; frutos maduros-linha cinza. (a) espécies com antese noturna (*P. gounellei*, *P. chrysostele* e *C. jamacaru*) e (b) diurna (*M. zehntneri* e *T. inamoena*). (■■■ = período úmido).

CAPÍTULO IV

Síndromes de polinização e sazonalidade dos recursos florais em uma comunidade vegetal na
Caatinga Paraibana, Nordeste do Brasil.

(Manuscrito a ser enviado para o periódico FLORA)

Síndromes de polinização e sazonalidade dos recursos florais em uma comunidade vegetal na Caatinga Paraibana, Nordeste do Brasil.

Zelma Glebya Maciel Quirino

Isabel Cristina Machado

Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva/ Departamento de Botânica/ CCB

Universidade Federal de Pernambuco

50372-970, Recife_PE, Brasil

zelmaglebya@yahoo.com.br

imachado@ufpe.br

Resumo

Foram estudadas as síndromes de polinização de 46 espécies com diferentes hábitos, árvores, arbustos, ervas, trepadeiras, de plantas de uma área de caatinga, no Cariri Paraibano no Nordeste do Brasil. Para as diferentes espécies foi acompanhada a floração sendo destacado a fase de início e o pico. Diferenças entre os hábitos foram encontradas relacionadas às distintas características florais, tipo de recurso e síndrome floral. A floração das espécies é diferente entre os grupos de síndromes. A maioria das espécies melitófilas floresce na estação úmida, sendo as demais no final da estação seca, nos dois anos de estudo. Foi observada assincronia na floração das espécies quiropterófilas e concentração entre as esfingófilas na estação úmida. A disponibilidade de recursos florais apresentou diferenças entre as estações seca e chuvosa, diferindo também entre os hábitos. A oferta de flores de óleo coincide com o período de menor oferta de néctar. Relação entre a distribuição temporal das diferentes síndromes de polinização, juntamente com a disponibilidade dos recursos florais, nos diferentes hábitos (árvores, arbustos, ervas e trepadeiras) é encontrada para este ecossistema tropical.

Palavras chaves: síndromes de polinização, recursos florais, florestas secas, Caatinga.

1. Introdução

A sazonalidade climática influencia no padrão de floração das espécies das florestas tropicais (Janzen, 1967; Daubenmire, 1972; Frankie et al., 1974; Morellato et al., 1989; Morellato, 2003), com conseqüências nas relações planta-polinizador (Heithaus, 1974; Stiles, 1977; Morellato, 1991). A distribuição temporal e espacial das diferentes síndromes podem trazer informações a respeito das relações evolutivas em comunidades tropicais (Ramírez, 2004), bem como ser uma estratégia para evitar a competição por polinizadores entre espécies com floração sincrônica.

Vários estudos abordam a biologia reprodutiva em comunidades vegetais (Baker, 1959; Bawa, 1974; Bawa et al., 1985b; Bawa, 1990; Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger, 1988; Bullock, 1995; Oliveira e Gibbs, 2000; Ramírez, 2004), porém poucos analisam a relação entre as estratégias de floração e os sistemas de polinização, assim como a disponibilidade dos recursos florais, nas comunidades tropicais, a exemplo de Bullock (1985) e Parra-Tabla e Bullock (2002).

Segundo Bullock (1985), o período e a duração da floração diferem entre os grupos de plantas, de acordo com o vetor de pólen. Para floresta tropical semidecídua, Morellato (1991) encontrou uma organização temporal e sazonal climática influenciando nos ritmos de plantas (árvores, arbustos e trepadeiras) e dos polinizadores. Em florestas tropicais secas, como a caatinga no Nordeste brasileiro, que apresenta sazonalidade marcante e baixa precipitação anual (500-700mm), existem poucas informações sobre a variação temporal dos polinizadores. Apenas recentemente, este ecossistema foi objeto de um levantamento dos sistemas de polinização (Machado 1990; Machado e Lopes 2002, 2003, 2004), no qual são descritas as várias síndromes presentes na caatinga, não sendo,

porém abordados aspectos fenológicas e a sua relação com a disponibilidade temporal dos recursos florais nas comunidades estudadas.

Assim, este trabalho objetivou estudar a possível influência da sazonalidade climática nas diferentes síndromes de polinização e na disponibilidade dos recursos para visitantes florais, nas duas estações do ano (seca e chuvosa) em uma área de caatinga. Contribuindo para a caracterização da ecologia da polinização e dos atributos florais em espécies presentes em florestas secas.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo - O trabalho de campo foi desenvolvido na RPPN Fazenda Almas, no município de São José dos Cordeiros (7°28'45"S e 36°54'18"W), no estado da Paraíba, distando ca. 300 Km da capital, João Pessoa. A fazenda está localizada na região do Cariri Paraibano, que encontra-se em uma depressão de 200 a 300 metros do nível do planalto da Borborema, sendo caracterizada por uma formação de Caatinga arbórea e arbustiva (Andrade –Lima, 1981).

O clima da região é classificado como ‘semi-árido quente’ (Bsh), com chuvas de verão, segundo classificação de Köppen, com precipitação irregular e inferior 600mm, elevada radiação, baixa umidade relativa e baixa nebulosidade, com temperaturas entre 26 e 30°C (Prado, 2003). Os dados climatológicos indicam a existência de duas estações bem definidas durante o ano, uma chuvosa, concentrada em três meses do ano, geralmente no primeiro trimestre e outra seca, com duração de seis a nove meses, podendo estender-se até dez (Governo do Estado da Paraíba/SE/UFPB 1989) (Figura 1 e 2).

No período de estudo, janeiro/ 2003 a dezembro/ 2004, ocorreu precipitação de janeiro a junho, acumulando 274,3mm. Para o ano de 2004, a precipitação total foi de 630,8mm, com o maior registro para janeiro (257,3mm) (Figura 2).

2.2. Espécies e atributos florais

Foram analisadas um total de 46 espécies, (incluindo árvores/36,9%, arbustos/32,6%, ervas/13% e trepadeiras/17,4%), pertencentes a 22 famílias e 40 gêneros (Tabela 1), corresponde a 23,6% do total de espécies na comunidade (ver Lima, 2004). A escolha das espécies foi feita baseando-se no estudo fenológico (Quirino, in prep.), levando-se em consideração a importância da família ou espécie na vegetação (Rodal e Sampaio, 2002). Durante os anos de 2003 e 2004 foi realizado o acompanhamento quinzenal das espécies, sendo monitorado o período de floração. Para cada espécie foram observados e amostrados atributos florais como: tipo, cor, morfologia, tamanho, simetria, tipo de recurso ofertado, animais visitantes e sistema sexual. Para todas as espécies foram coletadas flores e fixadas em etanol a 70%, para complementação de análise em laboratório.

Para determinar o tipo floral, foi seguida classificação sugerida por Machado e Lopes (2003, 2004) adaptada de Faegri e Pijl (1979). Para as medidas de tamanho, foi calculada a média de 10 exemplares para cada espécie, sendo as flores, em seguida classificadas em pequenas ($\leq 10\text{mm}$), médias ($> 10 \leq 20\text{mm}$) e grandes (> 20), seguindo Machado e Lopes (2003, 2004). As cores das flores foram incluídas em sete categorias, de acordo com Machado e Lopes (2003, 2004), considerando-se a mais evidente.

Para a classificação das unidades de polinização as flores foram incluídas em duas categorias: a. individual, quando a visita ocorre em única flor por vez; b. coletivista, quando os visitantes contactam mais de uma flor simultaneamente, a inflorescências, determinadas de acordo com Ramírez et al. (1990).

As espécies foram agrupadas em guildas polinização de acordo com o principal vetor de pólen (*sensu* Faegri e Pijl, 1979).

3. Resultados

3.1. Atributos florais e síndromes de polinização

De maneira geral os atributos florais e as síndromes florais para as espécies estudadas, variaram entre os hábitos, na comunidade. Exemplos de algumas espécies e as suas respectivas síndromes de polinização na figura 3.

Entre as cores apresentadas pelas espécies estudadas, a branca foi predominante, sendo encontrada em 39% das espécies, seguida das cores rosa e vermelha (24%), amarela (19,5%), verde (8,7%), laranja (4,3%) e lilás e violeta (4,3%).

As flores pequenas e médias foram mais comuns nas espécies estudadas, representando respectivamente 39% e 37% do total. Espécies com flores grandes representaram 24%. Flores pequenas foram observadas em mais de 50% das espécies de árvores, diferente do encontrado para arbustos e ervas, os quais apresentaram a maioria das flores como comprimento médio (Tabela 2). Por sua vez, as espécies trepadeiras apresentaram as mesmas porcentagens de flores pequenas e grandes (Tabela 2).

Quanto à unidade de polinização o tipo individual foi o mais representativo, encontrado em 63% das espécies, enquanto que o tipo coletivista foi encontrado em 37%. Entre as árvores, a porcentagem de espécies com flores coletivistas e do tipo individual foi bastante semelhante, enquanto para as arbustivas, ervas e trepadeiras o tipo individual obteve maior proporção (Tabela 2).

Foram observados sete tipos florais (câmara, campânula, disco, estandarte, inconspícua, pincel e tubo). Os tipos tubo, disco, campânula e estandarte obtiveram

freqüências de 28,3%, 26%, 21,7% e 15,2%, respectivamente, representando ca. 90% das espécies estudadas. Os demais tipos florais, inconspícua, pincel e câmara, foram encontrados em um pequeno número de espécies. Na análise dos tipos florais encontrados para os diferentes hábitos (árvores, arbustos, ervas e trepadeiras) os valores foram semelhantes ao padrão geral da comunidade.

A simetria actinomorfa, observada para a maioria das espécies (78,3%), está relacionada com os tipos de flores mais comuns, como tubo e disco. Enquanto as flores zigomorfas (21,7%) seriam principalmente do tipo estandarte.

No estudo dos sistemas sexuais, foi registrada a maior freqüência de espécies hermafroditas com 82,6%, seguidas das monóicas 8,7% (representadas apenas por arbustos), dióicas 6,5% (apenas arbóreas), 2,1% andromonóica (uma espécie) (Tabela 2).. Três espécies heterostílicas foram incluídas entre as hermafroditas. Todas as espécies de ervas e trepadeiras estudadas eram hermafroditas.

As síndromes de polinização encontradas para a comunidade estudada foram: melitofilia (65,2%), esfingofilia (13%, aqui incluindo esfingídeos e mariposas noturnas), quiropterofilia (11%), ornitofilia (6,5%), cantarofilia, psicofilia com 4,3% cada. Diferenças entre as freqüências das síndromes de polinização foram observadas entre os hábitos. Melitofilia foi o sistema mais freqüente independente do hábito (Fig. 2). Para as espécies arbóreas, a melitofilia correspondeu a ca. 82% das espécies, não sendo observadas espécies ornitófilas entre as árvores amostradas. As espécies arbustivas apresentaram a maior diversidade quanto aos sistemas de polinização, com uma menor freqüência de espécies melitófilas (ca. 46%). As herbáceas apresentaram proporções semelhantes às arbustivas, porém neste grupo também não foram encontradas espécies ornitófilas. As proporções de espécies melitófilas encontradas entre as trepadeiras foram semelhantes às das árvores, ambas com as menores diversidades de sistemas de polinização, apenas três.

O número de espécies em floração, para cada sistema de polinização, variou ao longo dos meses, nos dois anos de estudo (Fig. 3). No mês de janeiro foram encontradas espécies em floração para todas as síndromes, e nos demais meses no mínimo três tipos por mês foram encontrados.

Foram observadas espécies melitófilas florescendo o ano todo com dois picos, um na estação chuvosa (fevereiro) e outro na estação seca (novembro-dezembro), nos dois anos de estudo (Fig. 4). Os picos de floração ocorreram de maneira sequencial ao longo do ano, com a maioria das espécies (66,7%) apresentando picos de floração na estação chuvosa das ou no período de transição e as demais durante a estação seca (33,3%). As espécies melitófilas que apresentaram picos na estação seca mantiveram o padrão nos dois anos de estudo (Fig. 4). Para a maioria das espécies melitófilas foram observadas um grande número de flores abertas por dia.

As espécies esfingófilas apresentaram floração em geral curta e sincrônica, concentrada no mesmo período (Fig.5). A produção de flores iniciou-se na estação chuvosa para a maioria das espécies, com picos de floração na estação mais úmida (Fig. 3 e 5), à exceção de *Aspidosperma pyrifolium*, que apresentou pico ao final da estação seca (Fig. 5).

As espécies quiropterófilas apresentaram pequena regularidade na frequência de floração, com produção de flores durante quase todo o período de estudo, e um pequeno pico no início da estação seca (Fig. 3). A floração das espécies quiropterófilas ocorreu de maneira assincrônica, com picos de floração sequenciais (Fig. 5). As florações foram em geral longas, com poucas flores abertas por noite.

A floração das espécies ornitófilas também ocorreu de forma contínua, com picos ao final do período seco, de maneira sincrônica (Fig. 3 e 5). O padrão de floração variou, com espécies produzindo flores o ano inteiro a espécies com flores em apenas dois meses durante o ano.

Os sistemas de polinização, psicofilia e cantarofilia, representados por uma espécie cada, foram observados apenas durante a estação chuvosa. A produção de flores para as espécies pertencentes a ambos os sistemas ocorreu de quatro a cinco meses, nos dois anos (Fig. 5).

Apenas em duas espécies de Euphorbiaceae do gênero *Croton* foram observados atributos compatíveis com a polinização através do vento, a anemofilia. Porém estas duas espécies também apresentaram características melitófilas, sendo, portanto, incluídas neste último grupo.

3.2. Recursos florais

As flores das espécies amostradas apresentaram néctar, pólen e óleo como recursos. Néctar foi o recurso primário mais freqüente, presente em 80% das espécies, seguido de néctar/pólen (11%), pólen (6,5%) e óleo (2%), este último presente em apenas uma espécie, *Stigmaphyllon paralias* (Malpighiaceae).

O tipo de recurso floral apresentado variou entre os hábitos (Tabela 2), porém sendo néctar predominante em todos os hábitos. Espécies oferecendo néctar e pólen como recurso primário foram observadas somente entre as árvores e arbustos. Já espécies que ofertam pólen encontravam-se entre as arbustivas e ervas. As trepadeiras, além de néctar, apresentaram óleo como recurso floral.

O número de espécies produzindo néctar na comunidade durante o período de estudo, apresentaram dois picos na estação chuvosa e um ao final da estação seca, embora com distribuição diferenciada entre os anos. Os meses de setembro e outubro apresentaram o menor número de espécies oferecendo néctar como recurso principal (Fig. 6).

Espécies que têm como recursos néctar/ pólen apresentaram picos de floração na estação chuvosa (Fig. 6). No primeiro ano ocorreu apenas um pico na estação chuvosa, já no

segundo ano, três picos foram observados, o maior na estação chuvosa, e dois menores na transição entre as estações chuvosa e seca, e na estação seca seguinte.

A produção de flores que apresentaram apenas pólen como recurso ocorreu de forma quase contínua e com frequência regular, durante todos os meses de estudo (Fig. 6). Já para o recurso óleo, só foram observados indivíduos em floração durante o final da estação seca. O início da oferta de óleo coincidiu com o período de menor oferta de néctar (setembro-outubro), e, embora somente uma espécie tenha sido observada neste estudo, mais duas espécies, pertencentes à mesma família (Malpighiaceae), foram observadas na comunidade florescendo neste mesmo período, de maneira intensa.

4. Discussão

A maior proporção de flores claras encontradas neste estudo difere dos resultados encontrados por Machado & Lopes (2003, 2004), em estudo em outra área de caatinga, no qual a maioria das espécies apresentou flores de coloração vermelha, amarela e violeta ou rosa. Porém as proporções aqui observadas são semelhantes às encontradas em várias comunidades tropicais como cerrado (Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger, 1988 Mantovani e Martins, 1988; Oliveira e Gibbs, 2000), restinga (Ormond et al., 1993) e Mata Atlântica (Silva et al., 1997). As semelhanças encontradas em ambientes diversos confirmam a pouca significância entre este atributo e os sistemas de polinização, como indicado por Johnson e Steiner (2000).

A ausência de relação entre os hábitos e a coloração das flores, foi semelhante ao encontrado para florestas tropicais da Malásia por Momose et al. (1998) e do México por Parra-Tabla e Bullock (2002), quando foram registradas correlações não significativas entre a cor das flores e o hábito das espécies.

As proporções dos tipos florais foram semelhantes aos resultados encontrados por Machado e Lopes (2003; 2004), para flores do tipo tubo, disco e estandarte. Segundo as autoras, alguns tipos florais como tubo e estandarte, dificultam o acesso ao néctar. A restrição ao acesso ao recurso acaba selecionando os visitantes e reduzindo a retirada de néctar por pilhadores, evitando, portanto o roubo de néctar.

No Cariri Paraibano, as espécies hermafroditas (82,6%) foram maioria, semelhante ao que ocorre em outros ecossistemas tropicais, (ver Machado e Lopes, 2003, 2004; Parra-Tabla e Bullock, 2002). A proporção 6,5% de espécies dióicas foi maior que a apresentada para outra área de caatinga 2,1%, por Machado e Lopes (2003, 2004). Entretanto ainda menor do que a encontrada em outros estudos tropicais onde varia de 23 a 15% das espécies (Bawa et al., 1985a; Kress e Beach, 1994; Oliveira e Gibbs, 2000). As diferenças entre os resultados encontrados para diferentes ambientes tropicais vêm a reforçar a afirmação de Richards (1986), sobre a origem polifilética da diocia na evolução das fanerógamas.

A diocia encontrada apenas em espécies de árvores, corrobora o observado em outros estudos, nos quais este sistema sexual é associado a árvores e arbustos (Bullock, 1985; Flores e Schemske, 1984; Parra-Tabla e Bullock, 2002). Além do hábito, alguns autores associam este sistema à polinização por insetos generalistas (Bawa et al. 1985a, b).

Neste estudo, as flores pequenas e médias prevaleceram, diferenciando um pouco da comunidade estudada por Machado e Lopes (2003, 2004), onde foi observada maior frequência de flores grandes. Vários estudos encontraram correlações entre o tamanho da flor e o de seus polinizadores (Lindsey e Bell, 1985; Dafni e Kevan, 1997), e, geralmente, espécies com flores pequenas apresentam visitantes com dimensões menores, como pequenos insetos (Bawa *et al.*, 1985b). Já em outros casos, esta relação pode ser estabelecida apenas por uma parte do corpo do polinizador, como por exemplo, o comprimento do bico de beija-flores e o tubo floral (Arizmendi e Ornelas, 1990).

A maior proporção de flores pequenas encontradas nas espécies arbóreas neste estudo, diverge do preconizado por Gentry (1995) de que existe maior proporção de espécies lenhosas com flores grandes em ambientes secos.

4.1 Síndromes de polinização e sazonalidade

A predominância de melitofilia, observada na comunidade estudada foi encontrada também em outras áreas de caatinga (Machado e Lopes, 2003, 2004), e em outros estudos na região tropical (Bawa et al., 1985b; Oliveira e Gibbs, 2000; Ramírez et al., 1990; Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger, 1988; Parra-Tabla e Bullock, 2002).

Diferenças entre os sistemas de polinização e os hábitos das espécies têm sido observados em ambientes tropicais (Frankie et al., 1983; Bawa et al., 1985b; Ramírez, 1989; Morellato, 1991; Ramírez, 2004). O maior número de espécies melitófilas entre as árvores e lianas foi encontrado para florestas semidecíduas no sudeste brasileiro (Morellato, 1991). A melitofilia parece ser um padrão comum, para árvores e trepadeiras, em ambientes neotropicais (Opler et al., 1980; Johnson e Steiner, 2000). De acordo com Frankie et al. (1983), quando considerado como polinizadores apenas as abelhas grandes, este é o sistema com as maiores proporções entre as espécies arbóreas, e geralmente menos freqüente em arbustos e ervas.

Por sua vez, os resultados encontrados por Locatelli e Machado (2004), em um estudo sobre a flora apícola em um fragmento de Mata Serrana (Brejo de altitude) em Pernambuco, foram divergentes dos demais estudos para regiões tropicais, indicando que a maioria das espécies visitadas por abelhas eram de hábito herbáceo e trepadeiras, seguido das arbóreas.

O padrão de floração das espécies melitófilas, predominantemente sazonal, com um grande número de flores abertas por dia, foi semelhante ao observado em outros

ecossistemas tropicais por Parra-Tabla e Bullock (2002), Morellato (1991), Frankie et al. (1974), indicando possível sincronia na floração destas espécies ligadas à polinização.

Padrões de sazonais foram observados em levantamentos de espécies de abelhas na caatinga (Aguiar et al., 1995; Martins, 1994), ou seja, uma concentração de indivíduos em um único período do ano, o que possivelmente está relacionado com a estratégia de floração das espécies melitófilas, anteriormente apresentada.

A floração das espécies esfingófilas na estação chuvosa parece estar relacionada com o ciclo reprodutivo destes insetos polinizadores, mais frequentes no período úmido. Relação semelhante foi observada por Haber e Frankie (1989) estudando interações entre esfingídeos e as plantas utilizadas como fonte de néctar, por este grupo de animais, em florestas secas da Costa Rica. Parra-Tabla e Bullock (2002) afirmam existir uma relação entre a presença dos esfingídeos e o período de floração de espécies polinizadas por este grupo em uma floresta tropical no México. Segundo Faegri e Pijl (1979), há evidências da adaptação entre o ciclo de vida desses insetos e o período de floração.

A floração sazonal a apresentada pelas espécies esfingófilas na comunidade estudada pode representar uma importante fonte alimentar e, influenciar o ciclo de vida destes insetos (mariposas e esfingídeos). Padrões sazonais também foram observados por Parra-Tabla e Bullock (2002) para espécies esfingófilas, com pico de floração no período de transição entre a estação seca e úmida.

A elevada proporção, de espécies quiropterófilas (11%), observada na comunidade, reforça a importância deste sistema para a caatinga, corroborando, com os resultados de Machado e Lopes (2003, 2004), que encontraram 13,1% de espécies polinizadas por morcegos em três áreas de caatinga em Pernambuco. Em outros ambientes tropicais, a proporção, contudo, é bem menor, 1,8 a 3,0% no cerrado (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Oliveira e Gibbs, 2000) e 3,0% em florestas úmidas (Bawa et al., 1985b).

A maneira descontinuada dos picos de floração das espécies quiropterófilas, com poucas flores abertas por noite, favorece a transferência intraespecífica de pólen, ao mesmo tempo em que reduz a competição por polinizadores e conseqüentemente, a transferência interespecífica de pólen (ver Stiles, 1977, Feinsinger et al., 1987; Morellato, 1991). A oferta contínua de recursos acaba reduzindo o deslocamento destes animais em busca de alimentação, e conseqüentemente ajuda na permanência destes animais no local.

A disponibilidade de recursos para morcegos durante todo o ano foi também observada em floresta tropical semidecídua por Morellato (1991), embora não tenha sido observada floração seqüencial. A ausência de continuidade de espécies quiropterófilas em floração, nestes ecossistemas pode ser compensada pela disponibilidade de frutos, já que maioria das espécies de morcegos que visitam flores, também são frugívoros.

O pico de floração na estação seca, apresentado pelas três espécies ornitófilas no Cariri, deve estar relacionado à manutenção de recursos em períodos de escassez, como menor número de flores produzindo néctar. Alguns beija-flores podem apresentar comportamento generalista em ambientes de caatinga, o que, segundo Machado e Lopes (2003), possibilita a exploração de outras plantas durante o período em que existem poucas espécies ornitófilas em floração. As autoras afirmam ainda que existe maior riqueza de beija-flores no período seco, nas áreas de caatinga observadas.

A anemofilia, observada para duas espécies de Euphorbiaceae, foi também mencionada para outras espécies de *Croton* (Dominguez e Bullock, 1989; Passos, 1995; Parra-Tabla e Bullock, 2002). Associada a polinização pelo vento, Reddi & Reddi (1985) e Passos (1995), observou a ambifilia, ou seja, duas síndromes (a melitofilia e a anemofilia), para outras espécies de *Croton*. No caso das espécies de caatinga, a anemofilia parece ser, contudo, um mecanismo de polinização secundário.

4.2 Recursos florais

A oferta de néctar como recompensa dominante já foi registrada para a caatinga por Machado e Lopes (2003, 2004), e para vários outros ecossistemas (Percival, 1974; Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger, 1988, Ramírez et al., 1990; Oliveira e Gibbs, 2000).

Por sua vez, o número de flores que ofertam néctar e pólen foram maiores do que os resultados encontrados por Machado e Lopes (2003, 2004), porém semelhantes aos de outras regiões (Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger, 1988, Ramírez et al., 1990).

A maior proporção de espécies com flores produzindo unicamente néctar, nas espécies arbóreas e arbustivas, é congruente ao sistema de polinização melitófilo apresentado por estas espécies. A diferença, entre os anos, observadas na produção de néctar pode estar relacionada à precipitação, maior no segundo período, o que proporcionou maior número de espécies em floração.

A observação de apenas uma única espécie trepadeira ofertando óleo como recurso, se dá principalmente ao fato deste recurso estar restrito a apenas duas famílias na caatinga (Scrophulariaceae e Malpighiaceae) (Vogel e Machado, 1991; Machado et al. 2002; Aguiar et al., 2003). A relação observada entre a produção de flores de óleo e o período seco, deve estar relacionada com o ciclo de vida das espécies de abelhas do gênero *Centris*, que utilizam óleo para alimentação de suas larvas (Aguiar et al., 2003). Segundo Aguiar et al. (2003), as Malpighiaceae são importantes para manutenção de espécies de *Centris*.

Na comunidade de caatinga estudada, nos anos de 2003 e 2004, ocorreu distribuição temporal das diferentes síndromes de polinização existentes, juntamente com a disponibilidade dos recursos florais, nos diferentes hábitos (árvores, arbustos, ervas e trepadeiras), indicando que tais parâmetros influenciam de maneira direta a dinâmica deste ecossistema, de forma a equalizar da melhor maneira a distribuição dos recursos florais na comunidade.

Agradecimentos

À Eunice Braz pela permissão do estudo em sua propriedade. À Roberto Lima pelo auxílio no trabalho de campo e a Itamar Barbosa de Lima na identificação das espécies. Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro (Programa Ecológico de Longa Duração-PELD e bolsas de Doutorado para a primeira autora e Produtividade de Pesquisa em Pesquisa para a segunda).

Referências Bibliográficas

- Aguiar, C.M.L., Martins C.F., Moura, A.C.A., 1995. Recursos florais utilizados por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em área de caatinga (São João do Cariri, Paraíba). Rev. Nordestina Biol. 10, 101-117.
- Aguiar, C.M.L., Zanella, F.C.V., Martins, C.F., Carvalho, C.A.L., 2003. Plantas visitadas por *Centris* ssp. (Hymenoptera- Apoidae) na caatinga para obtenção de recursos florais. Neotrop. Entomo. 32, 247-259.
- Andrade-Lima, D., 1981. The caatinga dominium. Revta. bras. Bot. 4, 149-53.
- Arizmendi, M.C. e Ornelas, J.F., 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry Forest in México. Biotropica 22: 172-180.
- Backer, H. G., 1959. Reproductive methods as factors in the speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symp. Q. Biol. 24: 177-191.
- Bawa, K.S., 1974. Breeding systems of tree species of lowland tropical community. Evolution 28:85-92.

- , 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:399-422.
- Bawa, K.S., Perry, D.R., Beach, J. H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am. J. Bot.* 72, 331-343.
- Bawa, K.S., Bullock, S.H., Perry, D.R., Coville, R.E., Grayum, M.H., 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Am. J. Bot.* 72, 345-356.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17, 287-301
- Bullock, S.H., 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest trees. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A., Medina, E. (eds.) *Seasonally dry forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 277-296
- Dafni, A., Kevan, P.G. 1997. Flower size and shape: implications in pollination. *Isr. J. P. Sci.* 45, 201-211.
- Daubenmire, R., 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *J. Ecol.* 60, 147-170.
- Dominguez, C.A., Bullock, S.H., 1989. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Rev. Bio. Trop.* 37:1-10.
- Faegri, K., Pijl, L., 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamin Press, London.
- Frankie, G.W., Baker, H.G., Opler, P.A., 1974. Comparative phonological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.* 62, 881-913.
- , Haber, W. A., Opler, P. A., Bawa, K.S., 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: Jones, C. E. e Little, R. J. (Eds.), *Handboock of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 411-447.

- Feinsinger, P., Beach, J.H., Linhart, Y.B., Busby, W.H., Murray, G., 1987. Disturbance, pollinator predictably, and pollination success among Costa Rica cloud forest plants. *Colony* 68, 1294-1305.
- Flores, S., Schemske, D.W., 1984. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and Virgin Islands: ecological correlates. *Biotropica* 16, 132-139.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A., Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge, pp. 146-194.
- Governo do Estado da Paraíba/ Secretaria de Educação/ Universidade Federal da Paraíba, 1989. *Atlas Geográfico do Estado da Paraíba*. Grafset. João Pessoa.
- Haber, W.A. & Frankie, G.W. 1989. A tropical hawk-moth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21, 155-172.
- Heithaus, E. R., 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61, 675-691.
- Janzen, D.H., 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21, 620-637.
- Johnson, S.D., Steiner, K.E., 2000. Generalization *versus* specialization in plant pollination systems. *Trend Ecol. Evol.* 15, 140-143.
- Krebs, W. J.; Beach, J. H. 1994. Flowering plant reproductive systems. In Mcdade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H.; Hartshorn, G. (Eds.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago: Press in Chicago. pp. 161-182.
- Lindsey, A.H., Bell, C.R., 1985. Reproductive biology of Apiaceae. II. Cryptic specialization and floral evolution in *Thaspium* and *Zizia*. *Am. J. Bot.* 72, 231-247.

- Locatelli, E., Machado, I.C.S., 2004. Fenologia das espécies arbóreas de uma comunidade de Mata Serrana (Brejo dos Cavalos) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. In Porto, K.C., Cabral, J.J., Tabarelli, M. (org.), Brejos de Altitude: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília, pp. 255-276.
- Machado, I.C.S., 1990. Biologia floral de espécies de caatinga no Município de Alagoinha-PE. Tese de Doutorado. Universidade de Campinas.
- , Lopes, A.V., 2002. A polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão do estado atual do conhecimento. In Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (org.), Diagnostico da Biodiversidade de Pernambuco. Secretaria de Ciências, Tecnologia e Meio ambiente, vol.2. Editora Massagana. Brasília pp. 583-595.
- , --, 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (Orgs.), Ecologia e Conservação da Caatinga. Editora Universitária, UFPE, Recife, pp. 515-563.
- , --, 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical dry Forest. Ann. Bot. 94, 365-376.
- , Vogel, S., Lopes, A.V., 2002. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook.(Scrophulariaceae) by long-legged oil-collecting bees in NE Brazil. Plant Biol. 4, 352-359.
- Mantovani, W., Martins, F.R., 1988. Variações fenológicas do cerrado da reserva Biológica de Mogi Guaçu, Estado de São Paulo. Revta. bras. Bot. 11, 101-112.
- Martins, C.F., 1994. Comunidade de abelhas (Hym, Apoidea) da caatinga e do cerrado com elementos de campo rupestre do estado da Bahia, Brasil. Revta. Nordestina Biol. 9, 225-257.
- Momose, K.T., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Sakai, R.D., Harrinsin, R.D., Itioka, T., Hamid, A. A., Inque, T., 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp

- forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp Forest. *Am. J. Bot.* 85, 1477-1501.
- Morellato, L.P.C., 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de doutorado. Universidade de Campinas.
- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão-Filho, H.F., Joly, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revta. bras. Bot.* 12, 85-98.
- Oliveira, P.E., Gibbs, P.E., 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora* 195, 311-329.
- Opler, P.A., Frankie, G.W., Backer, H.G., 1980. Comparative phonological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-188.
- Ormond, W.T., Pinheiro, M.C.B., Lima, A.H., Correia, M.C.R., Pimenta, M.L., 1993. Estudos das recompensas florais das plantas de restinga da Maricá – Itaipáçu, RJ. I – Nectaríferas. *Bradea* 6, 179-195.
- Passos, L. 1995. A polinização pelo vento. In: Leitão-Filho, H. F. e Morellato, L. P. (Orgs.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, pp. 54-56.
- Parra-Tabla, V., Bullock, S.H. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. In: Nogueira, F.A., Vega Rivera, J. H. A., Garcia Aldrete, N., Quesada Avendaño, M. (Eds.), *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, pp. 499-515.
- Percival, M., 1974. Floral ecology of costal scrub in southeast Jamaica. *Biotropica* 6, 104-129.

- Prado, D.E., 2003. As caatingas da América do Sul. In: Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (orgs.) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária - UFPE, Recife, pp. 3-74.
- Ramírez, N., 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana Venezolana. *Biotropica* 21, 319-330.
- Ramírez, N., 2004. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Bot. J. Linnean Soc.* 145, 1-16.
- Ramírez, N., Gil, C., Hokche, O., Seres, A., Britto, Y. 1990. Biología floral de uma comunidade arbustiva tropical em la Guayannna Venezollana. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 77, 1260-271.
- Reddi, E.U.B., Reddi, C.S., 1985. Wind and insect pollination in monoecious and dioecious species of Euphorbiaceae. *Proceedings of the Indian Academy of Science- Plant Sciences.* 51, 468-482.
- Richards, A.J., 1986. *Plant breeding systems*. Allen & Uwnwin, London.
- Silberbauer-Gottsberger, I., Gottsberger, G., 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Revta. bras. Biol.* 48, 651-663.
- Silva, A.G., Guides-Bruni, R.R., Lima, H.M., 1997. 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.), *Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em mata atlântica*. Jardim Botânico, Rio de Janeiro, pp. 182-211.
- Stiles, F. G., 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198, 1177-1178.
- Vogel, S., Machado, I.C., 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in Ne Brazil. *Plant Syst. Evol.* 178, 153-178,

Tabela 1. Espécies observadas na RPPN Fazenda Almas, com seus respectivos hábitos e síndromes de polinização. N= número de indivíduos observados.

Família /Espécie	N	Hábito	Síndrome
ANACARDIACEAE			
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	13	árvore	melitofilia
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	10	árvore	melitofilia
ANNONACEAE			
<i>Rollinia leptopetala</i> R. E. Fr.	12	arbusto	cantarofilia
APOCYNACEAE			
<i>Allamanda blanchetti</i> DC.	8	erva	melitofilia
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	12	árvore	esfingofilia
<i>Mandevilla tenuifolia</i> (Mikan)	11	erva	psicofilia
ASCLEPIADACEAE			
Indet. sp. 1	4	trepadeira	melitofilia
<i>Matellea</i> sp	9	erva	melitofilia
BIGNONIACEAE			
Indet. 1	7	trepadeira	melitofilia
BOMBACACEAE			
<i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum.	3	árvore	quiropterofilia
BORAGINACEAE			
<i>Cordia leucocephala</i> Moric.	10	arbusto	melitofilia
BROMELIACEAE			
<i>Encholirium spectabile</i> Mart. ex Schult. & Schult.	8	erva	quiropterofilia
BURSERACEAE			
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett	9	árvore	melitofilia
CACTACEAE			
<i>Cereus jamacaru</i> DC.	7	arbusto	esfingofilia
<i>Melocactus zehntneri</i> (Britton & Rose) Luetzelburg	6	arbusto	ornitofilia
<i>Tacinga inamoena</i> K. Schum.	10	arbusto	ornitofilia
<i>Pilosocereus chrysostele</i> (Vaupel) Byl. & G.D. Rowley	10	arbusto	quiropterofilia
<i>Pilosocereus gounellei</i> (Weber) Byl. & Rowley	8	arbusto	quiropterofilia
COCHLOSPERMACEAE			
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	12	arbusto	melitofilia
COMBRETACEAE			
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	7	arbusto	melitofilia
<i>Combretum pisonioides</i> Taub.	10	árvore	melitofilia
CONVOLVULACEAE			
<i>Ipomoea marsellia</i> Meisn.	7	trepadeira	quiropterofilia
<i>Ipomoea rosea</i> Choisy	7	trepadeira	melitofilia
EUPHORBIACEAE			
<i>Croton rhamnifolioides</i> Pax & H. Hoffm.	9	arbusto	melitofilia
<i>Croton sonderianus</i> Müll. Arg.	6	arbusto	melitofilia
<i>Jatropha molissima</i> (Pohl) Baill.	9	arbusto	melitofilia
<i>Manihot caricaefolia</i> Pohl	10	arbusto	melitofilia
LEGUMINOSAE			
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Smith	10	árvore	melitofilia
<i>Anadenanthera columbrina</i> (Vell.)Brenan	6	árvore	melitofilia
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong) Steud.	9	arbusto	quiropterofilia
<i>Chamaecrista nictitans</i> L.	11	erva	melitofilia
<i>Caesalpinia ferrea</i> Mart. ex Tul.	3	árvore	melitofilia
<i>Caesalpinia pyramidalis</i> Tul.	10	árvore	melitofilia
<i>Dioclea gradiflora</i> Mart. ex Benth.	5	trepadeira	melitofilia

<i>Lochocarpus sericeus</i> (Poir.) DC.	10	árvore	melitofilia
<i>Mimosa</i> sp.	11	árvore	melitofilia
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.)Poir.	7	árvore	melitofilia
<i>Piptadenia stipulaceae</i> (Benth) Ducke	9	árvore	melitofilia
MALPHIGHIACEAE			
<i>Stigmaphyllon paralias</i> A. Juss.	3	trepadeira	melitofilia
NYCTAGINACEAE			
<i>Guapira</i> sp	4	árvore	melitofilia
RHAMNACEAE			
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	5	árvore	melitofilia
RUBIACEAE			
<i>Guettarda angelica</i> Mart.	5	arbusto	esfingofilia
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K. Schum.	4	árvore	esfingofilia
VELLOZIACEAE			
<i>Nanuza plicata</i> (Mart.) L.B. & Ayensu	12	erva	esfingofilia
VISCACEAE			
<i>Phoradendrom</i> sp.	3	trepadeira	melitofilia
VITACEAE			
<i>Cissus simsiana</i> Schult & Schult F.	7	trepadeira	ornitofilia

Tabela 2. Características analisadas e distribuição nos diferentes hábitos, nas espécies amostradas na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros – PB.

		Hábito				Total N(%)
		Árvores (n=17)	Arbustos (n=15)	Ervas (n=6)	Trepadeiras (n=8)	
Unidade de polinização	Coletivista	9	4	1	3	17 (37,0)
	Individual	8	11	5	5	29 (63,0)
Tamanho das flores	Pequenas	9	4	2	3	18 (39,0)
	Médias	5	6	4	2	17 (37,0)
	Grandes	3	5	-	3	11 (24,0)
Recurso	Néctar	15	10	5	7	37 (80,4)
	Pólen	2	2	1	-	5 (11,0)
	Néctar/pólen	-	3	-	-	3 (6,5)
	Óleo	-	-	-	1	1 (2,2)
Sistema sexual	Hermafroditas	13	11	6	8	38 (82,6)
	Monóicas	-	4	-	-	4 (8,7)
	Dióicas	3	-	-	-	3 (6,5)
	Andromonóicas	1	-	-	-	1 (2,2)
Síndrome de polinização	Melitofilia	14	7	3	6	30 (65,2)
	Esfingofilia	2	3	1	-	6 (13,0)
	Quiropterofilia	1	2	1	1	5 (11,0)
	Ornitofilia	-	2	-	1	3 (6,5)
	Psicofilia			1	-	1 (2,2)
	Cantarofilia		1			1 (2,2)

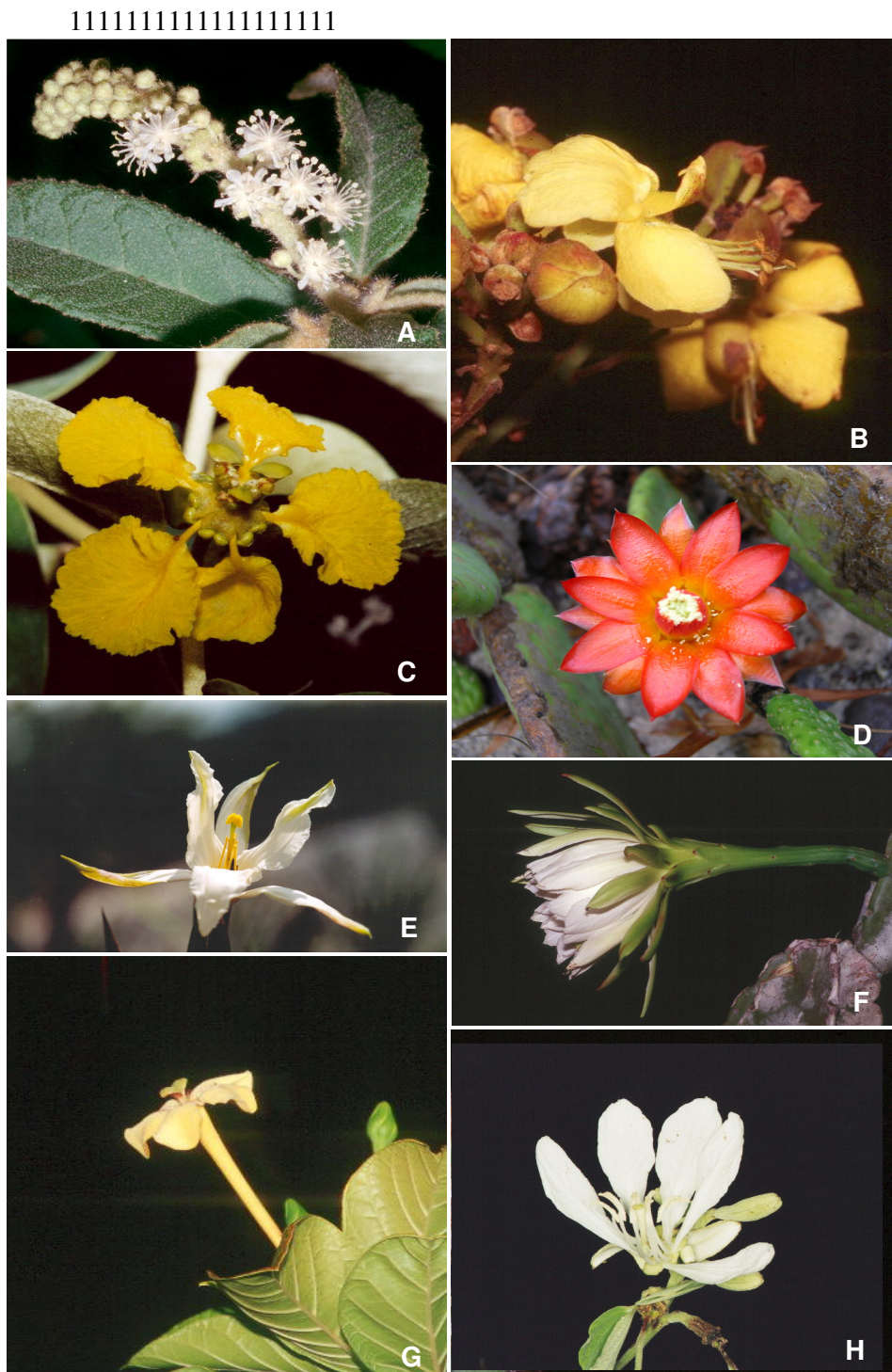


Figura 1. Exemplos de diferentes síndromes de polinização em espécies ocorrentes na RPPN – Fazenda Almas, São José dos Cordeiros-PB. A. Possível anemofilia em *Croton sonderianus* (Euphorbiaceae); B e C. Flores melitófilas de *Caesalpinia pyramidalis* (Leguminosae) (B) e *Stigmaphyllon paralias* (Malpighiaceae) (C); D. Flor ornitófila de *Tacinga inamoena* (Cactaceae). E - G. Flores esfingófilas. E. *Nanuza plicata* (Velloziaceae); F. *Cereus jamacaru* (Cactaceae); G. *Tocoyena formosa* (Rubiaceae); H. Flor quiropterófila de *Bauhinia cheilantha* (Leguminosae).

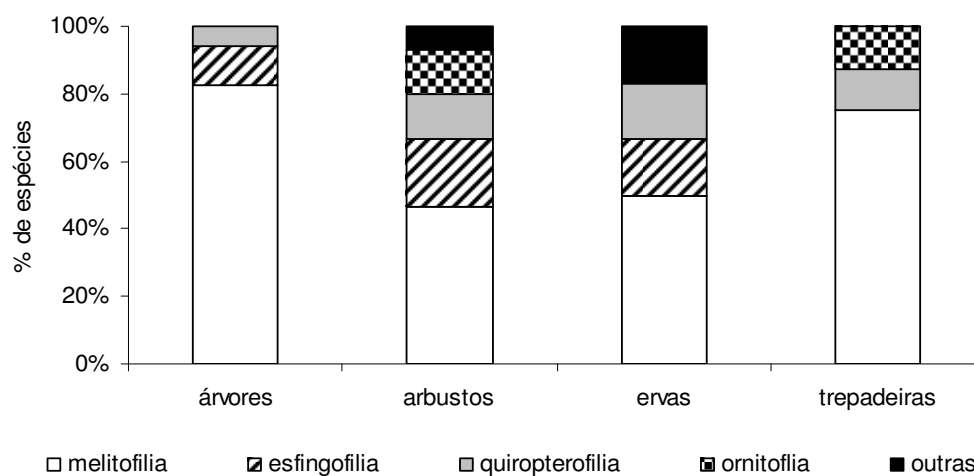


Figura 2. Distribuição das síndromes de polinização entre os diferentes hábitos em percentual, das espécies amostradas nos anos de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.

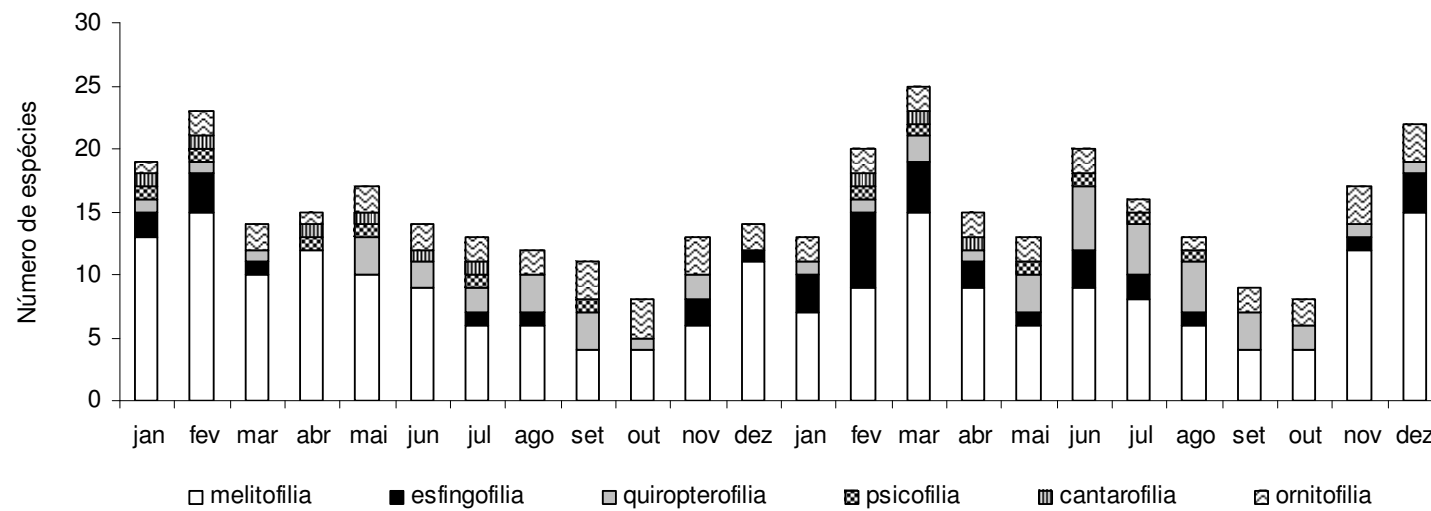


Figura 3. Número de espécies em floração por síndromes de polinização ao longo dos meses nos dois anos, no ano de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.

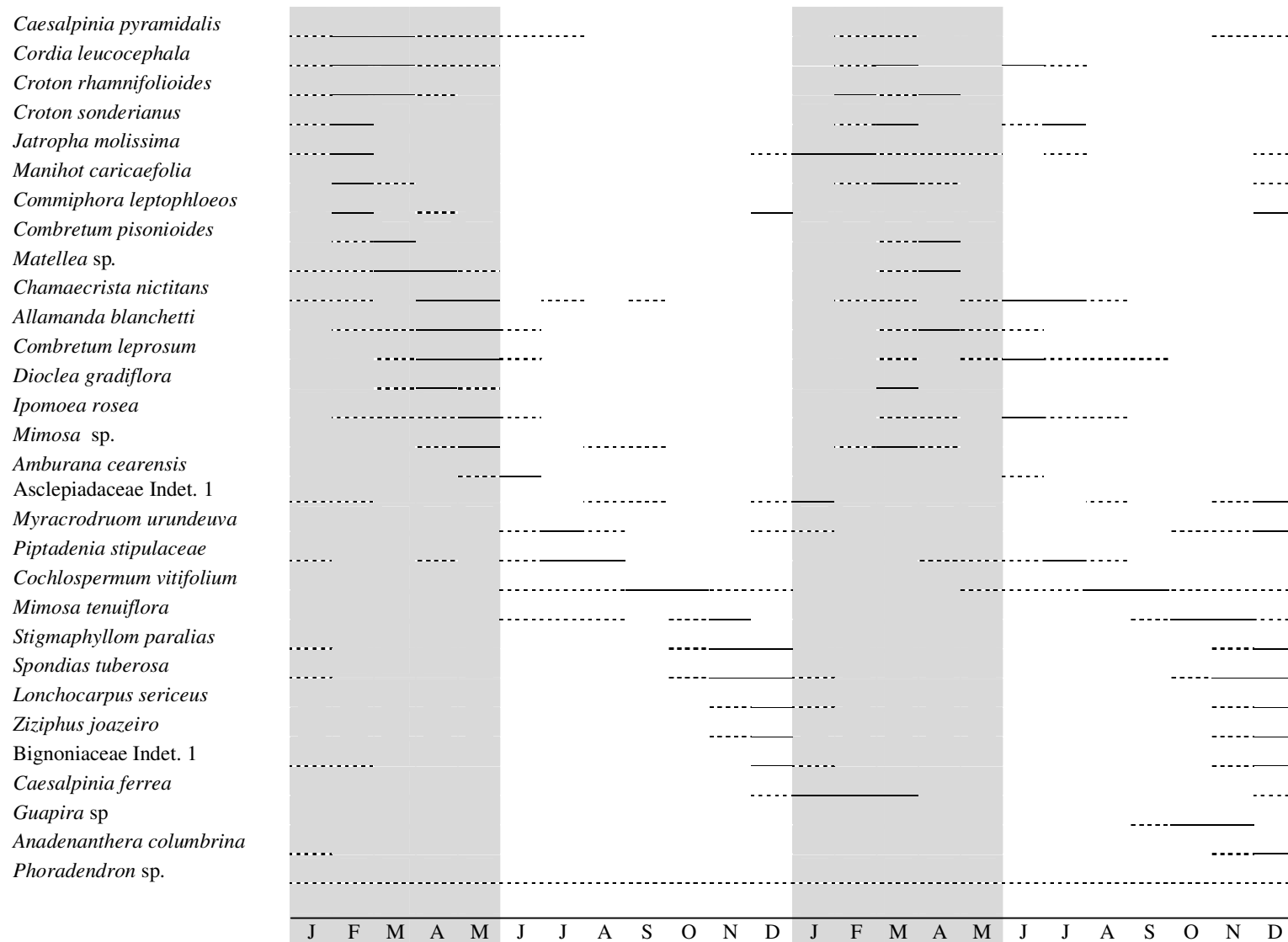


Figura 4. Período de floração das espécies melitófilas no ano de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB. (---) Floração; (—) Pico de floração; estação chuvosa em cin

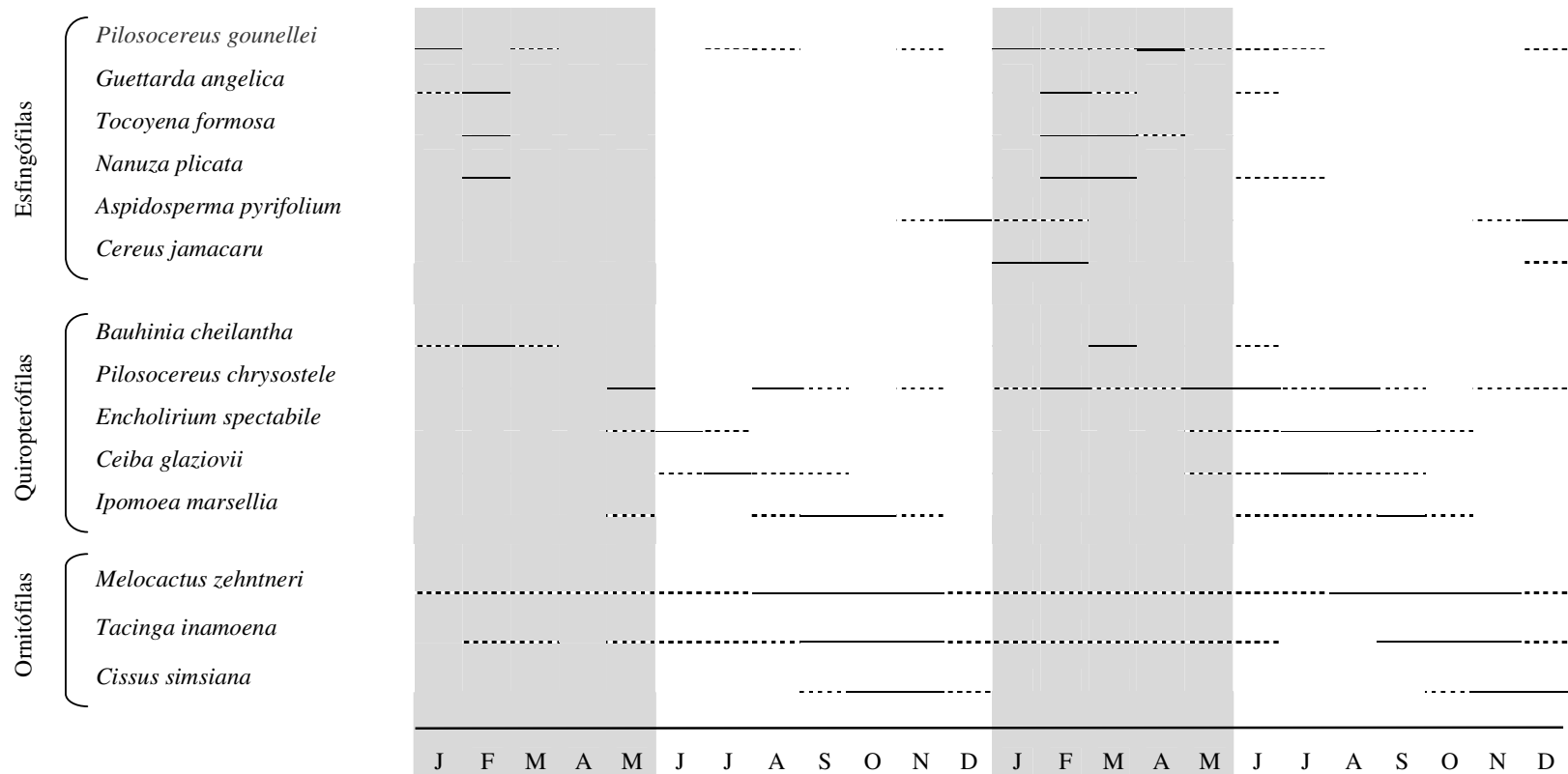


Figura 5. Período de floração das espécies esfingófilas (A), quiropterófilas (B) e ornitófilas (C) no ano de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB. (---) Floração; (—) Pico de floração; estação chuvosa em cinza.

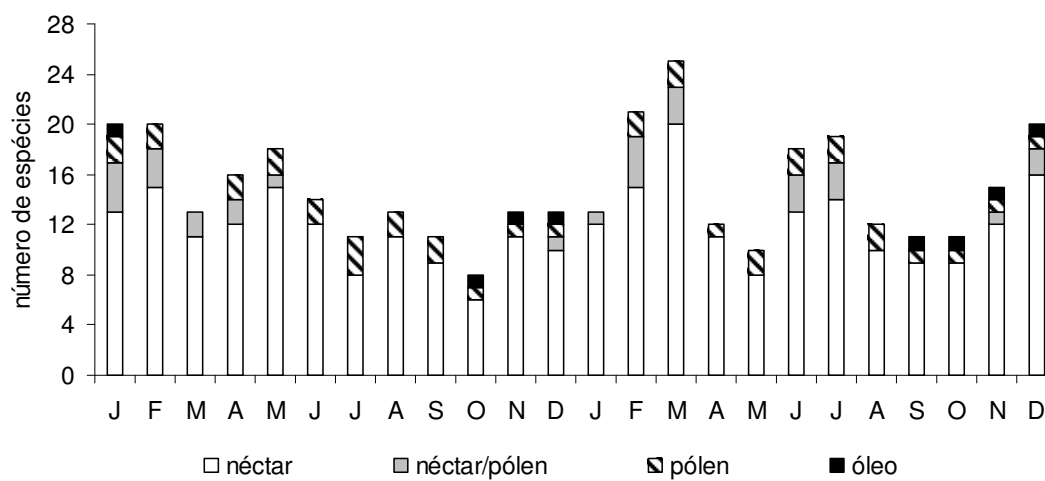


Figura 6. Distribuição dos recursos florais por espécies, nos anos de 2003 e 2004, na RPPN Fazenda Almas – São José dos Cordeiros –PB.

RESUMO GERAL

Foi realizado o estudo fenológico e das síndromes de polinização e de dispersão de 46 espécies de plantas, distribuídas entre árvores, arbustos, ervas e trepadeiras, no período de janeiro de 2003 a dezembro de 2004, na RPPN Fazenda Almas (7°28'45"S e 36°54'18"W), na região do Cariri Paraibano, Nordeste do Brasil. Paralelamente foi realizado um estudo detalhado de cinco espécies de Cactaceae, relacionando as estratégias reprodutivas às relações ecológicas com grupos de polinizadores e dispersores. Associadas às síndromes de polinização, foram observadas a frequência das diferentes síndromes e recursos florais ao longo dos meses para todo o período de estudo. Foram calculadas as datas médias utilizando-se estatística circular, para a comunidade nas fenofases vegetativas e reprodutivas e a correlação entre a precipitação e as fenofases reprodutivas, entre os diferentes hábitos estudados. A queda de folhas apresentou padrão sazonal nos dois anos de estudo, enquanto para a fenofase brotamento foram observados dois picos, um na estação chuvosa e outro, no período seco. Os padrões de floração e frutificação variaram entre os hábitos, indicando resposta diferenciada a fatores ambientais. A floração apresentou padrão geral sazonal e a produção de frutos ocorreu ao longo de todo o ano com um aumento na estação úmida. Na frutificação as estratégias diferiram entre os grupos: árvores e arbustos apresentaram dois picos, semelhantes ao padrão da comunidade em geral, enquanto a produção de frutos pelas herbáceas ocorreu apenas no período úmido, e nas trepadeiras de maneira irregular, concomitantemente a floração. Em paralelo, a fenologia reprodutiva (floração e frutificação) de cinco espécies simpátricas de Cactaceae (*Cereus jamacaru* DC., *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelburg, *Pilosocereus chrysostele* (Vaupel) Byl. & Rowl, *P. gounellei* (Weber) Byl. & Rowl e *Tacinga inamoena* K. Schum), foi analisada. Os padrões de floração e frutificação diferiram entre as espécies, variando de anuais a contínuos. Produção de frutos ao longo do ano foi observada, resultando em disponibilidade constante de alimento para frugívoros. Respostas distintas a fatores abióticos, como precipitação, devem ocorrer nestas cinco espécies de Cactaceae, o que justificaria as diferenças de padrões reprodutivos observados. Por fim, as síndromes de polinização das 46 espécies citadas acima foram estudadas. Diferenças entre os hábitos foram encontradas relacionando aos distintos atributos florais, tipo de recurso e síndromes florais. A floração apresentada pelas espécies diferencia entre os grupos de síndromes. A maioria das espécies melitófilas floresce na estação úmida, as quiropterófilas florescem ao longo do ano e as esfingófilas na estação úmida. A

disponibilidade de recursos florais apresentou diferenças entre as estações seca e chuvosa, diferindo também entre os hábitos. A relação entre a distribuição temporal das fenofases na comunidade, assim como a diversidade das síndromes de polinização e dispersão, e a riqueza dos recursos florais, envolvendo os diferentes hábitos (árvores, arbustos, ervas e trepadeiras), ajudam no entendimento da dinâmica, auxiliando em estudos para planos de manejo e conservação, neste ecossistema.

Palavras chaves: reprodução, caatinga, cactaceae, sazonalidade.

ABSTRACT

This is a study of phenology, pollination syndromes and dispersion of 46 species of plants, distributed among trees, bushes, herbs and creeper(s), in the period of January 2003 to December 2004, at the RPPN Fazenda Almas (7°28'45"S and 36°54'18"W), in Cariri Paraibano's area, Northeast of Brazil. In parallel a detailed study of five species of Cactaceae was accomplished, relating the reproductive strategies to the ecological relationships with pollinators and dispersers. Associated to the pollination syndromes, the frequency of floral resources and the different floral syndromes along the months were observed. The medium dates for the community in vegetative and reproductive fenofases and the correlation between precipitation and reproductive fenofases among the different habits were calculated using circulate statistics. The fall of leaves presented a seasonal pattern in both years of study, while for the phenophase leaf flushing two picks were observed, one in the rainy season and another in the dry period. The flowering and fruiting patterns varied among the habits, indicating different answers to environmental factors. The flowering presented a seasonal pattern but the production of fruits was observed during the whole year, with an increase in the humid station. The fruiting strategies differed among the groups - trees and bushes presented two picks, similar to the community's pattern, while the production of fruits by the herbs only occurred in the humid period, and in the creepers it was in an irregular way, at the same time as the flowering. The reproductive phenology (flowering and fruiting) of five sympatric species of Cactaceae (*Cereus jamacaru* DC., *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelburg, *Pilosocereus chrysostele* (Vaupel) Byl. & Rowl, *P. gounellei* (Weber) Byl. & Rowl and *Tacinga inamoena* K. Schum) were also analyzed. The flowering and fruiting patterns differed among the species, varying of annual to continuous. The production of fruits along the year was observed, resulting in constant readiness of food for frugivorous. Different answers to abiotic factors, as precipitation, should happen in these species of Cactaceae to justify the differences of reproductive patterns observed. During the study of pollination syndromes for all the 46 species differences among the habits related to different floral attributes, resource type and floral syndromes were observed. Also the flowering presented by the species differed within the syndromes groups. Most of the melitophilous species and the esphingophilous flourish in the humid station, the chiropterophilous flourishes along the year.

The disponibility of floral resources presented differences among the dry and rainy seasons, and among the habits. The relationship among the temporary distribution of the fenofases in the community, as well as the diversity of pollination syndromes and dispersion, and the wealth of the floral resources, involving the different habits (trees, bushes, herbs and creepers) can contribute to the understanding of the dynamics of the ecosystem, and help in the development of management and conservation plants

Key words: reproduction, caatinga, cactaceae, seasonal