



Foto: Mauricio Fernández Otárola

## \* Capítulo 5 \*

### Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva

Mauricio Fernández Otárola<sup>1</sup> e Márcia Alexandra Rocca<sup>2</sup>

---

<sup>1</sup> Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica (UCR) – San Pedro de Montes de Oca, 11501-2060 – San José – Costa Rica. e-mail: maufero@gmail.com

<sup>2</sup> Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Ecologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Sergipe (UFS) – Av. Marechal Rondon, s/n – Jardim Rosa Elze – CEP: 49100-000 – São Cristóvão-SE – Brasil. e-mail: roccamarcia@yahoo.com.br

---

*“Ando devagar porque já tive pressa e levo esse sorriso porque já chorei demais (...)  
É preciso amor pra poder pulsar, é preciso paz pra poder sorrir, é preciso a **CHUVA** para **FLORIR**.”*

*(Tocando em frente – Almir Sater e Renato Teixeira)*

**E**ste capítulo revisa a relação entre a fenofase de floração e a ecologia da polinização em plantas tropicais, com ênfase no Brasil. A fenologia é geralmente estudada separadamente da biologia floral e da polinização, mas somente uma visão integrada desses enfoques metodológicos e teóricos da reprodução vegetal pode permitir o entendimento de estratégias reprodutivas das plantas e de interações destas com seus polinizadores. Pressões seletivas, produto de fatores ambientais e ecológicos, assim como relações filogenéticas e fatores intrínsecos, como são os sistemas sexuais das plantas, determinam os padrões de floração, as suas interações com outros organismos (visitantes florais e dispersores) e o seu sucesso reprodutivo. Esse capítulo visa combinar estes fatores e suas implicações ecológicas.

## Introdução

A fenologia é o estudo de como os eventos recorrentes (sazonais) acontecem no tempo (Forrest & Miller-Rushing 2010). Embora o termo seja mais amplamente usado para se referir aos fenômenos relacionados a plantas, considera também animais, seu aparecimento ou desaparecimento. Neste capítulo, vamos considerar a fenologia vegetal, mas limitando o assunto àqueles aspectos que têm relação com a polinização, ou seja, dentro da fase de floração, de modo que as fases vegetativas e de frutificação da fenologia não serão consideradas. O tempo de floração é um aspecto fundamental da reprodução vegetal.

O momento em que uma planta apresenta suas estruturas reprodutivas pode determinar seu fracasso ou seu sucesso reprodutivo e o fluxo gênico dentro ou entre populações vegetais. Entretanto, a floração é muito mais do que o aparecimento de flores e suas características são de grande importância ecológica. Os padrões de floração vegetal podem ser estudados em vários níveis, dentro ou entre indivíduos, populações ou espécies. Podem ser estudados desde o ponto de vista da sua relação com o ambiente físico ou outros organismos, ou desde a perspectiva de como as características intrínsecas de uma planta influenciam o seu processo de floração. Por exemplo, a grande variabilidade dos sistemas sexuais em plantas tem implicações diretas em como os padrões fenológicos afetam suas características reprodutivas e a sincronia da floração entre os indivíduos. Estes temas têm grandes implicações em como o mecanismo de polinização acontece e nas repercussões ecológicas posteriores (p. ex., frutificação e dispersão). Este capítulo se aprofunda nesses tópicos com o objetivo de contextualizar as implicações dos padrões de floração com o processo de polinização, os quais, embora sejam diretamente relacionados, são geralmente considerados separadamente.

## A fenofase de floração e os distintos níveis de análise

Como a floração é distribuída ao longo do tempo nos mais diversos lugares? A organização dessa etapa reprodutiva é muito importante para determinar o sucesso reprodutivo de indivíduos dentro de uma população, estando sob forte pressão seletiva (Munguía-Rosas *et al.* 2011). Somada à distribuição temporal está a forma na qual a floração acontece, tanto em um indivíduo quanto dentro de populações e de ecossistemas.

A maioria dos estudos sobre a biologia reprodutiva de uma espécie de planta apresenta um grande detalhamento sobre a biologia floral no nível do indivíduo ou parte da população. O momento de antese, liberação de pólen e receptividade estigmática são geralmente reportados e descrevem a distribuição dos processos reprodutivos no tempo. O termo fenologia é empregado para descrever eventos periódicos (as fases) no ciclo de vida dos organismos (Elzinga *et al.* 2007; Forrest & Miller-Rushing 2010) e não leva em consideração as análises características de sua biologia ou atividade floral. É considerado, em estudos fenológicos, o período de floração, desde o início da formação de botões florais até a senescência das flores de um indivíduo, de uma população ou no nível de comunidade. Muitos estudos fenológicos consideram também a intensidade da floração, quantificando ou estimando a disponibilidade de flores em antese durante o período de floração (Newstrom *et al.* 1994a), sendo geralmente reportados os picos de floração ou a falta destes. Tais observações são importantes para a identificação de padrões fenológicos de floração.

Os fatores que influenciam a floração são os mais variados. Tanto o tempo ecológico quanto o evolutivo influenciam a fenologia através de pressões

ambientais, como interações com herbívoros nas fenofases de flores ou de frutos, na disponibilidade de polinizadores, no período de desenvolvimento de sementes ou de dispersão das mesmas (Kudo 2006). Há ainda variações espaciais e temporais que podem também influenciar a seleção sobre a fenofase de floração. Sendo a fase reprodutiva um momento importante na história de vida de qualquer organismo, as condições bióticas e abióticas deste período influenciarão diretamente o sucesso reprodutivo (Fig. 5.1).

Vários níveis hierárquicos de análise podem ser considerados e cada um deles tem implicações importantes na forma como as plantas interagem com o ambiente onde se encontram e com outros indivíduos, interferindo diretamente no sucesso reprodutivo e no fluxo gênico dentro de populações (Newstrom *et al.* 1994b) – os polinizadores são parte desse ambiente e responsáveis por mediar as interações entre diferentes indivíduos.

Flores e frutos são as unidades fundamentais da fenologia reprodutiva. As flores podem ser solitárias ou estar organizadas em inflorescências, havendo

uma enorme diversidade de tamanhos e formas. As estruturas florais reprodutivas podem apresentar variações na forma em que suas diferentes partes são funcionais no tempo e isso permite que a fenofase reprodutiva possa ser estudada de forma hierárquica iniciando com a formação das flores, a inflorescência, o indivíduo completo, a população, a espécie, podendo-se chegar ao nível ecossistêmico e estudar biomas inteiros (Ollerton & Dafni 2005).

Cada nível de análise responde a perguntas diferentes sobre o processo reprodutivo das plantas. Ao se estudar uma comunidade, é possível analisar, ao longo do tempo, como as espécies distribuem sua floração, como os recursos florais são disponibilizados para a fauna e quais fatores podem influenciar esses padrões de floração (p. ex., pressões ecológicas ou relação filogenética próxima entre as espécies). São exemplos desse tipo de análise no nível de comunidade estudos com plantas quiropterófilas (Sazima *et al.* 1999) e com plantas ornitófilas (Buzato *et al.* 2000) na Mata Atlântica. Por outro lado, um exemplo que considera unicamente plantas relacionadas filogeneticamente é o estudo que mostra que tanto fatores ecológicos



**Figura 5.1** Fatores que afetam a fenologia em diferentes estágios das plantas. Influências abióticas e bióticas representadas acima e abaixo de cada fase, respectivamente. Cada fenofase afeta o sucesso reprodutivo da planta e as pressões sobre uma delas afetam todas as outras, não somente a imediatamente posterior. Diagrama modificado de Kudo (2006) com permissão de Oxford University Press.



quanto filogenéticos podem influenciar a fenologia de espécies simpátricas de mirtáceas na Ilha do Cardoso, no litoral do estado de São Paulo (Staggemeier *et al.* 2010). Ao se estudar um ecossistema, pode-se investigar a influência de fatores ambientais, por exemplo precipitação e temperatura, atuando como catalisadores do processo reprodutivo. Exemplos são os estudos dos padrões fenológicos de árvores da Mata Atlântica e áreas de Cerrado no Brasil (Oliveira & Gibbs 2000; Morellato *et al.* 2000; Batalha & Martins 2004) ou relacionados à sazonalidade da Mata Seca da Costa Rica (Reich & Borchert 1984) ou do sul da Índia (Murali & Sukumar 1994).

## Estratégias para a separação física e temporal dos elementos reprodutivos

A maioria das angiospermas apresenta flores perfeitas ou hermafroditas, com androceu e gineceu funcionais em todas as suas flores (Barrett 2002). Algumas espécies vegetais, porém, podem apresentar os elementos reprodutivos feminino e masculino em flores diferentes. Tais flores são chamadas de imperfeitas, unissexuais ou díclinas, no entanto são várias as combinações possíveis de flores femininas, masculinas e hermafroditas em níveis individual e populacional, caracterizando o sistema sexual da espécie. Em algumas espécies existe a separação dos sexos em flores diferentes dentro ou entre indivíduos, respectivamente, apresentando sistemas sexuais monoicos (androceu e gineceu em flores diferentes, mas no mesmo indivíduo) ou dioicos (indivíduos unissexuais). Pode ocorrer ainda uma grande variedade de combinações possíveis de tipos florais dentro e entre os indivíduos, originando outras possibilidades de polimorfismos sexuais além da monoícia e da dioícia, como a androdioícia e a ginodioícia (Barrett

2002). Nas plantas dioicas, a sincronia dos eventos fenológicos é particularmente importante para garantir o sucesso reprodutivo, uma vez que não existe a possibilidade de autopolinização e há necessidade da movimentação dos grãos de pólen entre os indivíduos.

A separação dos elementos reprodutivos também pode acontecer temporalmente, seja em diferentes momentos de antese das flores masculinas ou femininas, seja pelo amadurecimento sequencial do androceu ou do gineceu dentro da mesma flor, fenômenos chamados de dicogamia (Bertin & Newman 1993). Quando os elementos masculinos amadurecem antes que os femininos, ocorre a protandria, ou, mais raramente, quando os elementos femininos amadurecem antes, ocorre a protoginia, dentro da mesma flor ou entre flores de um mesmo indivíduo. No açai-da-mata (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae), que ocorre na Amazônia, as flores encontram-se organizadas em trios compostos por duas flores masculinas e uma flor feminina. A antese de cada flor dura três dias e o período de floração de cada inflorescência é de vinte seis dias. Essa espécie apresenta protandria: as flores masculinas encontram-se em antese pelos primeiros dezessete dias. Essa fase é seguida por seis dias sem flores e, finalmente, três dias nos quais somente flores femininas estão em antese (Küchmeister *et al.* 1997). Através desse padrão de abertura em diferentes dias, há uma menor probabilidade de polinização entre flores do mesmo indivíduo (alogamia) e a maior possibilidade de polinização cruzada (xenogamia).

Em alguns casos, flores unissexuadas podem variar nos recursos ofertados e ocorrer até mesmo a polinização por engano, ou seja, quando flores de um dos tipos não oferecem recursos, mas são atrativamente muito semelhantes às flores do tipo que os oferece (geralmente as masculinas; p. ex., Renner & Feil 1993). Casos de plantas monoicas comuns em florestas úmidas que apresentam esse tipo de polinização

são as espécies do gênero *Begonia* (Begoniaceae). Em 13 espécies de *Begonia*, cuja biologia reprodutiva foi estudada na Mata Atlântica no estado de São Paulo, as flores masculinas oferecem grãos de pólen como recurso, enquanto as flores femininas não oferecem tipo algum de recurso que seja utilizado pelos polinizadores, porém o estigma nas flores femininas é semelhante aos estames nas masculinas (Wyatt & Sazima 2011). Nessas espécies, as flores unissexuadas encontram-se distribuídas dentro da mesma inflorescência ou em inflorescências diferentes dentro da mesma planta e a maioria das espécies é protândrica. As flores femininas são visitadas pela sua semelhança com as flores masculinas e acabam sendo polinizadas, mesmo sem oferecer recurso algum para os polinizadores. A presença de flores masculinas e femininas no ambiente depende das diferentes fases fenológicas dos indivíduos na população.

No caso de espécies dioicas, outros fatores podem incrementar a complexidade dos padrões de floração, uma vez que os sexos também podem apresentar diferentes características reprodutivas. Nos indivíduos masculinos, o sucesso reprodutivo é relacionado à quantidade de grãos de pólen dispersados e os recursos disponíveis para reprodução são usados totalmente no momento da floração. Entretanto, nos indivíduos femininos, somada ao investimento em floração está a produção de frutos e o seu sucesso reprodutivo é principalmente dependente da quantidade de sementes produzidas e dispersas. Essa diferença no investimento dos recursos pode favorecer diferentes padrões ou periodicidade de floração entre os sexos (Barrett & Hough 2013), mas também a duração da floração pode diferir entre eles. Por exemplo, em *Jacaratia dolichaula* (Donn. Sm.) Woodson. (Caricaceae) na Costa Rica e *Virola bicuhyba* (Schott) Warb. (Myristicaceae) no Brasil, ambas espécies arbóreas e dioicas, o período de floração dos indivíduos masculinos é vários meses

maior do que o dos femininos (Bullock & Bawa 1981; Fernández Otárola *et al.* 2013). Em outros casos, os indivíduos masculinos iniciam e atingem o pico de floração antes que os femininos, como observado em *Citharexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae) na Mata Atlântica (Rocca & Sazima 2006). Em termos gerais, isso possibilita a imediata disponibilidade de grãos de pólen e poderia acostumar os polinizadores a visitarem essas plantas (Stanton 1994). Isto seria especialmente vantajoso no caso de espécies nas quais as flores femininas não oferecem recursos aos polinizadores e são polinizadas por engano. Deste modo, o início da floração masculina antes da feminina seria potencialmente favorecido. De forma semelhante, o tempo total de floração nos indivíduos masculinos estaria relacionado diretamente à quantidade de grãos de pólen dispersados, favorecendo seletivamente o seu incremento no período de floração (Willson 1994) devido à contribuição da função masculina ao valor adaptativo.

A duração da antese ou a longevidade floral também pode variar nas espécies dioicas, apresentando os indivíduos masculinos flores em antese por um tempo menor do que as flores dos indivíduos femininos (Primack 1985). Desta forma, os indivíduos masculinos apresentam flores com grãos de pólen disponível praticamente a cada visita, ao passo que as flores femininas, que são limitadas pela chegada de grãos de pólen para produzir seus frutos, podem ser mais longevas e receptivas por maior tempo, necessário para garantir a chegada dos grãos de pólen.

## Sincronia e assincronia de floração

A atratividade de uma planta aos seus polinizadores é determinada, em parte, pelo período de antese e pelo número de flores disponíveis. Isso afeta tanto a atração de polinizadores quanto a eficiência dos mesmos,

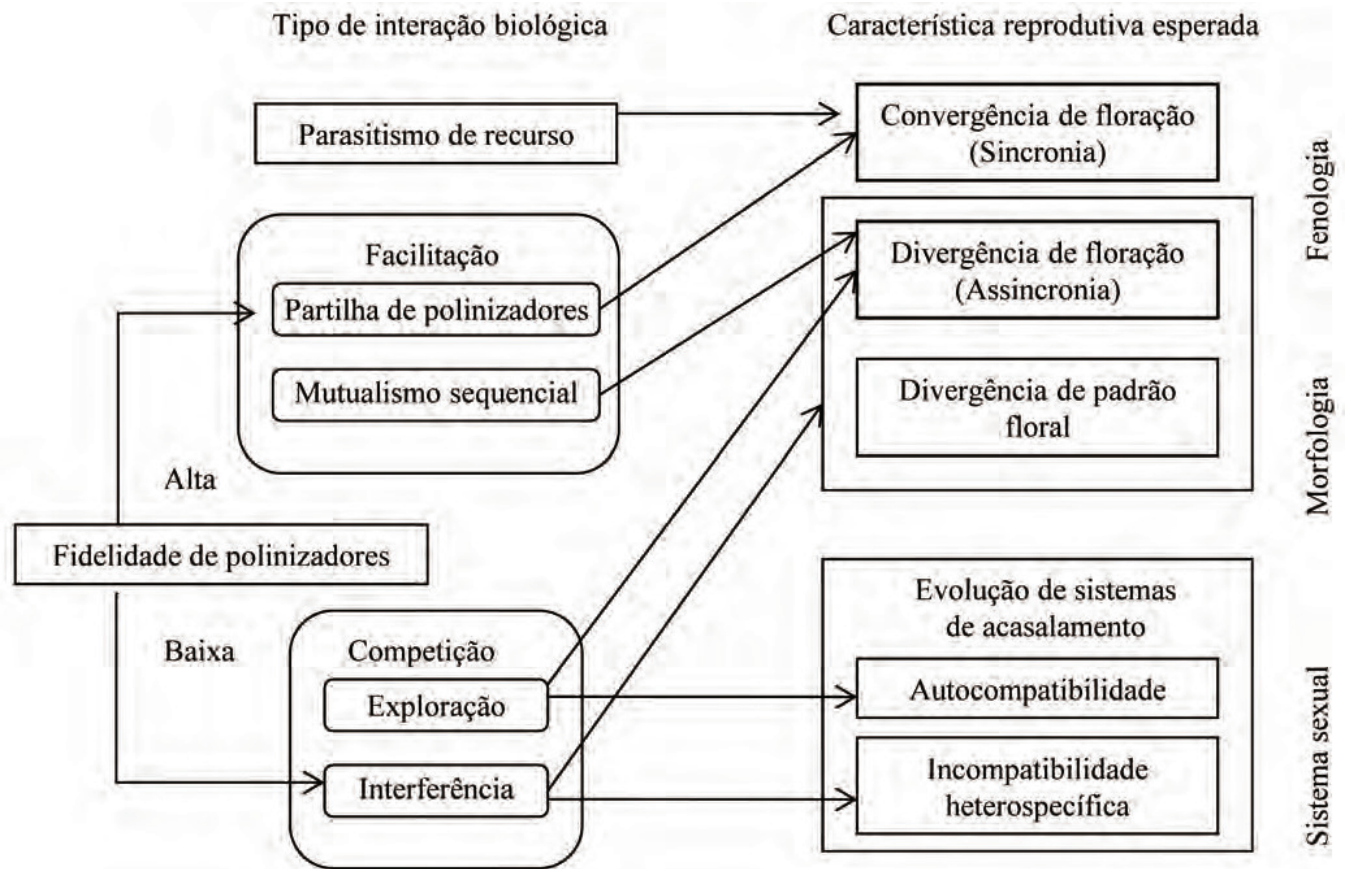
influenciando o seu comportamento, as taxas de geitonogamia (polinização dentro da mesma planta) e as perdas de grãos de pólen por deposição em flores de outras espécies. As plantas podem alterar sua atratividade através de diferentes taxas de abertura de flores, influenciando o seu sucesso reprodutivo (Harder & Johnson 2005). As condições abióticas podem impor a sincronia de floração e sinais ambientais são utilizados por muitas espécies para iniciar seu processo reprodutivo (Reich & Borchert 1982; 1984; Marques *et al.* 2004; Borchert *et al.* 2005). Isto ocorre especialmente em ambientes cuja janela de condições favoráveis à reprodução seja breve, limitando não somente a floração (Fig. 5.1), mas também outras fases fenológicas, como a fase posterior de dispersão de diásporos.

A sincronia pode ser de grande importância e florescer em conjunto com os coespecíficos eleva a probabilidade de se reproduzir com sucesso. Isto pode ocorrer por pressões seletivas sobre a disponibilidade de parceiros reprodutivos, o que é muito forte em espécies com sistemas sexuais polimórficos, dioicos ou em espécies autoincompatíveis (Rocca & Sazima 2006). Especialmente em espécies dioicas, indivíduos florescendo isoladamente podem ter seu sucesso reprodutivo limitado pela obrigatoriedade do cruzamento entre flores de indivíduos diferentes. Por outro lado, no caso de plantas com flores hermafroditas e autocompatíveis, embora a polinização cruzada muitas vezes seja favorável geneticamente, os indivíduos podem ter a capacidade de se autopolinizar e de se reproduzir mesmo se florescerem isoladamente (Freitas & Sazima 2009).

A floração sincronizada facilita a atração de polinizadores e dispersores durante a frutificação e pode saciar os herbívoros ou predadores de flores e sementes (Mickeliunas *et al.* 2006). Entretanto a floração intensa e altamente sincrônica pode diminuir a probabilidade de visita de uma flor, caso

os polinizadores sejam um recurso limitante (Kudo 2006; Fig. 5.2). Quantificar o nível de sincronia do processo de floração dentro de uma população tem uma grande importância pelas suas implicações ecológicas. Vários índices têm sido propostos, sendo o mais amplamente utilizado o índice de sincronia de Augspurger (1983), mas outras opções também existem (p. ex., Freitas & Bolmgren 2008). No caso de sincronia de floração envolvendo espécies diferentes em uma comunidade ou em um ecossistema, a presença de polinizadores generalistas seria favorável, resultando em um aumento do sucesso reprodutivo de todas as espécies envolvidas, porém, o sucesso reprodutivo de cada espécie dependeria da resposta comportamental do polinizador. Havendo fidelidade ou constância do polinizador, ou seja, o quanto o polinizador restringe sua visita a uma espécie durante uma ronda de visita (ou por algumas rondas), haveria maior transferência de pólen coespecífico (Geber & Moeller 2006; Kudo 2006) – o que seria um exemplo de facilitação na escala da comunidade (Fig. 5.2; p. ex., Sakai *et al.* 1999).

Paralelamente, tem sido sugerido que uma espécie que não apresenta recursos, mas cujos atrativos florais convergem com os de outras espécies simpátricas com o mesmo período de floração, pode se beneficiar dessa semelhança pela polinização por engano. Este é um caso de mimetismo batesiano e essa interação, um parasitismo do polinizador como recurso (Dafni 1984; Kudo 2006) e ocorre em várias espécies (Johnson *et al.* 2003; Pansarin *et al.* 2008). Enquanto nesse mimetismo a razão entre o número de modelos (que apresentam recurso) e de mímicos no ambiente deve ser alta, no mimetismo mülleriano há duas ou mais espécies que apresentam convergência de atrativos e de recurso, aumentando a polinização de todos envolvidos através da partilha de polinizadores. Porém casos bem definidos de mimetismo,



**Figura 5.2** Interações entre plantas que partilham os mesmos polinizadores (facilitação e competição) e sua influência nas características reprodutivas (fenofase de floração e morfologia floral). Diagrama modificado de Kudo (2006) com permissão da Oxford University Press.

especialmente o mülleriano, são raros na literatura (Tadege *et al.* 1999). Um possível caso é reportado para *Turnera sinoides* L. (Passifloraceae) na Argentina (Benitez-Vieyra *et al.* 2007), sendo que esta espécie também está presente no sul do Brasil.

Por outro lado, a assincronia de floração pode estar ligada a diferentes fatores. Em uma escala populacional, um período maior de floração diminui as chances de exposição a períodos de baixa atividade de polinizadores, de dispersores ou de sobrevivência de sementes, uma vez que essas fenofases estão ligadas. Isto pode aumentar o movimento de polinizadores e de dispersores entre populações (Kudo 2006). Flutuações no cenário de polinizadores são observadas na floração anual de duração intermediária (*sensu*

Newstrom *et al.* 1994a) de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltldl.) Wawra. (Rubiaceae), espécie com distília e que compete por polinizadores com outras espécies em uma comunidade de Mata Atlântica (Castro & Araujo 2004). Dentro de uma população, a assincronia pode diminuir a competição por polinizadores e aumentar a diferenciação genética entre indivíduos cuja floração está ligada a respostas relacionadas à heterogeneidade ambiental, podendo criar uma estruturação genética espacial (Kudo 2006). A assincronia também pode diminuir o dano por herbívoros, que é mais intenso no pico de floração. Por exemplo, caranguejos consomem flores de bromélias somente no pico de floração em área de restinga (Canela & Sazima 2003a).



Em uma comunidade, a assincronia de floração pode ocorrer devido a processos de facilitação (Fig. 5.2), como o mutualismo sequencial de espécies polinizadas, muitas vezes, por aves e morcegos. Essa floração sequencial ocorre entre três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae), polinizadas exclusivamente pela mesma espécie de beija-flor, *Ramphodon naevius* (Dumont, 1818), da subfamília Phaethornithinae. Enquanto a ave mantém, ao longo do ano, a mesma imagem de procura dessas espécies com flores semelhantes em termos de atrativos florais, formato e recurso oferecido, essas plantas especialistas herdaram umas das outras seu polinizador (Araujo *et al.* 1994). Casos semelhantes de floração sequencial têm sido encontrados entre outras espécies de bromélias simpátricas na Mata Atlântica (ver Machado & Semir 2006). A competição por polinizadores foi também sugerida como pressão seletiva para espécies polinizadas pelo beija-flor *Ramphodon naevius* na Mata Atlântica, gerando divergência no pico de floração de espécies ornitófilas (Sazima *et al.* 1995).

A assincronia de floração entre espécies pode ser devida à competição por exploração (*sensu* Begon *et al.* 2006) de polinizadores, através da baixa fidelidade do polinizador (Fig. 5.2), que é refletida na sua preferência pela qualidade ou quantidade do recurso oferecido ou por um baixo custo no forrageamento em detrimento do sucesso reprodutivo de espécies inferiores competitivamente (Kudo 2006). Como resultado, a competição por exploração pode influenciar tanto a divergência fenológica, ou seja, a assincronia em uma comunidade, quanto o aumento da autopolinização em espécies competitivamente inferiores (Kudo 2006). A baixa fidelidade do polinizador, por outro lado, pode levar à competição por interferência (*sensu* Begon *et al.* 2006) através da deposição de grãos de pólen heteroespecífico em estigmas, causando perdas de cargas polínicas

e saturação física de estigma, resultando em baixa formação de sementes e mesmo formação de híbridos. Esta interferência pode gerar assincronia de floração em uma comunidade, mas também pode se refletir no surgimento de mecanismos que reduzam a polinização interespecífica, como divergências morfológicas (Fig. 5.2), assim como sistemas de incompatibilidade (Kudo 2006).

Para a caracterização mais precisa de padrões de divergência ou de convergência (assincronia ou sincronia) de floração em comunidades, é necessária a comparação com modelos nulos, que aleatorizem a distribuição dos picos de floração e depois comparem o padrão produzido com o padrão observado na natureza (Kochmer & Handel 1986; Ollerton & Lack 1992; Fox & Kelly 1993).

## A influência dos padrões fenológicos na ecologia da polinização

Nos estudos fenológicos tradicionais, o conjunto de indivíduos que se reproduzem em uma população é utilizado para descrever a fenologia de uma espécie em um determinado lugar, sendo possível definir os picos de floração, a duração e a distribuição do processo reprodutivo no tempo (Ollerton & Dafni 2005).

A primeira tentativa para classificar esses padrões reprodutivos foi proposta por Gentry (1974), ao descrever os tipos de floração de espécies da família Bignoniaceae da Costa Rica e do Panamá. Ele descreveu cinco estratégias baseadas na distribuição temporal e na intensidade de floração dos indivíduos. Sua classificação não quantifica cada tipo de floração em escalas temporais, nem de intensidade e não é aplicável a vários outros padrões de floração, além de não ter sido criada para descrever eventos cíclicos, mas, sim, eventos pontuais. No entanto, com essa



classificação, é possível relacionar o padrão de floração com a atividade dos polinizadores, permitindo interpretar os processos de polinização. Outra classificação mais ampla para os padrões fenológicos foi proposta por Newstrom *et al.* (1994a; mas veja também Newstrom *et al.* 1994b), aplicável a outros padrões fenológicos, não somente à floração, agregando ainda a previsibilidade de frequência e de regularidade das fases. Usaremos a seguir a classificação proposta por Gentry com as categorias equivalentes na classificação de Newstrom *et al.* para aprofundarmos e discutirmos as implicações que cada tipo de floração tem nos processos de polinização.

A primeira das categorias foi chamada de *steady state* e corresponde a florações por longos períodos, mas com a abertura de poucas flores por dia. Esse tipo de floração, segundo Newstrom *et al.*, poderia ser do tipo contínuo, subanual, ou anual, com duração intermediária ou estendida. Gentry associou esse tipo de floração a abelhas com comportamento em linhas de captura ou *trap-lines*, no qual são estabelecidas rotas de visitação a indivíduos ou grupos específicos de plantas espacialmente esparsas às quais são garantidas visitas constantes ao longo do período de floração. Esse tipo de polinização pode ser ainda mais eficiente se um mesmo indivíduo fizer parte da rota de vários polinizadores, dispersando de forma mais eficiente seu pólen, assim como recebendo distintas cargas polínicas. Isso pode ser observado em vários gêneros de bromélias (Bromeliaceae), mas também em famílias como Acanthaceae, Costaceae, Heliconiaceae, Gesneriaceae, entre outras. Morcegos (Sazima & Sazima 1978; Sazima *et al.* 1989; 1999) e beija-flores do grupo Phaetornithinae (Stiles 1975; Canela & Sazima 2003b) também apresentam esse padrão de forrageamento de *trap-lining* e podem estar relacionados a esse tipo de floração. Observa-se, desta forma, que há um reflexo direto desse padrão de

floração no fluxo gênico via grãos de pólen dentro de uma população. Uma baixa intensidade de floração incentiva o movimento dos polinizadores, uma vez que necessitam de várias plantas para satisfazerem seus requerimentos energéticos.

Gentry classificou a floração de alta intensidade em dois tipos. A primeira corresponde às plantas com produção de flores ao longo de algumas semanas e foi chamado de cornucópia, do latim, *cornu copiae*, o qual representa o corno mitológico do qual emergem alimentos inesgotáveis. A cornucópia é uma estratégia de floração que permite a polinização por diversos grupos de organismos com diferentes estratégias de forrageamento, combinando *trap-liners* com espécies territoriais, polinizadores especialistas e generalistas. A floração do tipo cornucópia é predominante em árvores tropicais polinizadas por uma grande diversidade de polinizadores. Um caso que exemplifica a diversidade de polinizadores que pode ocorrer nesse tipo de floração é o de *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae), na Mata Atlântica, espécie visitada intensamente por uma grande diversidade de polinizadores tanto diurnos quanto noturnos (Amorim *et al.* 2013). Entretanto, esse tipo de floração também está presente em espécies com mecanismos de polinização mais especializados, como, por exemplo, a sumauma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., Malvaceae) e sua polinização por morcegos (Gribel *et al.* 1999; Rojas-Sandoval *et al.* 2008). Outros exemplos incluem algumas espécies de ipê-do-cerrado (*Tabebuia* spp., Bignoniaceae), nas quais cada espécie floresce por aproximadamente um mês ao ano de forma altamente sincrônica (Barros 2001).

O segundo tipo de floração corresponde ao padrão de plantas florescendo de forma explosiva, mas por poucos dias, sendo esse tipo de floração chamado de *big-bang*. A floração do tipo *big-bang* seria uma estratégia que atrai polinizadores oportunistas que

respondem a intensos sinais florais, como várias espécies de abelhas. Algumas espécies de *Tabebuia* apresentam floração do tipo *big-bang* (Gentry 1974), mas este tipo de floração tem sido raramente reportado (Mori & Pipoly 1984). Tanto cornucópia quanto *big-bang* correspondem, na maioria dos casos, com a classificação de floração breve ou intermediária (Newstrom *et al.* 1994a), anuais na maioria dos casos – podendo haver casos de supra-anuais.

Em espécies de árvores da família Myristicaceae, como as do gênero *Virola*, as inflorescências apresentam uma abertura gradual das flores. Desta forma, poucas flores são abertas a cada vez em todas as inflorescências, garantindo a presença do recurso ao longo do tempo, mas o grande número de inflorescências faz que a floração possa chegar a ser de grande intensidade. Por exemplo, *Virola gardneri* (A. DC.) Warb. e *V. bicuhyba*, ambas endêmicas da Mata Atlântica, apresentam a mesma morfologia floral e estrutural das inflorescências, mas a floração de *V. gardneri* é muito intensa e distribuída ao longo de dois meses no ano, enquanto *V. bicuhyba* floresce por vários meses de forma menos intensa, sendo uma estratégia intermediária entre cornucópia e *steady-state* (Fernández Otárola *et al.* 2013).

Por fim, Gentry denominou um pequeno grupo de espécies de *multiple bang*, produzindo flores abundantes em picos recorrentes de poucos dias ao longo do ano, o que corresponderia ao padrão subanual da classificação de Newstrom *et al.* Esse tipo de floração deve estar relacionado à polinização por engano e os picos muito curtos e altamente sincrônicos entre os indivíduos podem possibilitar a polinização, evitando, porém, o aprendizado dos polinizadores e garantindo, dessa forma, o engano. Esse argumento pode ser aplicado também para explicar a polinização por engano em alguns sistemas monoicos ou dioicos.

## Coleta e análises de dados fenológicos

A descrição de processos fenológicos corresponde a um ponto muito importante da história natural das espécies e pode representar estudos complexos com implicações ecológicas e ecossistêmicas importantes. Ao registrar eventos de floração, análises quantitativas são necessárias, seja para descrever a intensidade do fenômeno reprodutivo ou para inferir parâmetros populacionais ou de comunidades. Um bom tamanho amostral é importante para observar a variabilidade dos processos e identificar os padrões periódicos. A definição do tamanho amostral depende do tamanho da planta, da sua forma de vida e da sua densidade populacional. De acordo com os objetivos do estudo, a natureza modular das plantas também deve ser considerada ao se diferenciar indivíduos (genetas) de seus possíveis clones (rametas), ou mesmo ao amostrar indivíduos arbóreos, pois partes diferentes da copa podem apresentar autorregulação e independência de eventos fenológicos (Ollerton & Dafni 2005).

O sistema sexual deve também ser considerado e os indivíduos, classificados de acordo com o sistema que apresentam. Populações formadas por indivíduos que apresentem exclusivamente flores perfeitas ou hermafroditas compõem a amostragem com apenas uma categoria de indivíduos por não haver polimorfismo sexual. Espécies morfológica ou funcionalmente dioicas (Mayer & Charlesworth 1991; Sage *et al.* 2005), ginomonoicas, andromonoicas ou nas quais haja algum tipo de hercogamia recíproca (como a heterostilia, a enantioestilia ou a flexistilia, esta na qual há morfotipos florais com diferenças na orientação e no padrão de crescimento do estilete; Barrett 2002) apresentam outras categorias para serem amostradas, por haver polimorfismo sexual.

Nesses casos, uma amostragem estratificada, ou seja, considerando a proporção das diferentes categorias dentro da população, pode ser mais representativa do que ocorre no ambiente. Para isso, um estudo detalhado da flor de cada indivíduo amostrado é importante, assim como possíveis observações sobre o sistema reprodutivo e mesmo a produção de frutos e sementes. Informações sobre indivíduos que frutificam sempre e outros que nunca produzem frutos podem ser dicas importantes sobre o sistema sexual da espécie. Por exemplo, uma espécie pode ser morfológicamente classificada como hermafrodita, porém o estudo da sua fenologia reprodutiva pode mostrar indivíduos que nunca produzem frutos, o que indica um sistema sexual funcionalmente dioico (Rocca & Sazima 2006).

A frequência da coleta de dados está diretamente relacionada ao tipo de pergunta fenológica. A amostragem pode ser feita em intervalos de horas ao envolver flores individuais, ou semanal, mensal, ao envolver populações ou comunidades, de modo que deve minimizar a perda de informações importantes sobre variação (Ollerton & Dafni 2005). Para possibilitar a repetição da amostragem ao longo do tempo, é importante que o acesso aos locais e indivíduos seja assegurado e minimizado o tempo para a coleta desses dados.

Os dados fenológicos de floração mais importantes são o momento da floração (início, duração e término), a sequência, a intensidade e a frequência, podendo haver uma inter-relação entre eles e o nível de organização, desde intrafloral a comunidades ou filogenético (Ollerton & Dafni 2005). Os registros podem ser de ocorrência de flores (presença ou ausência) ou do número de flores observadas, que pode ser

contado diretamente ou a partir de determinada parte da copa e extrapolado para o restante do indivíduo. Outra opção é o uso de métodos semiquantitativos que consideram a percentagem da copa que apresenta flores, como, por exemplo, o método de Fournier (1974) ou de Fernández Otárola *et al.* (2013).

As análises mais frequentes dos dados fenológicos envolvem comparações de datas precisas dos eventos ou sua média, duração e sobreposição de fenofases. Sua relação com fatores geográficos, como altitude, latitude ou gradientes ecológicos, ou com variáveis ambientais, como temperatura, pluviosidade ou duração do dia também são frequentemente analisadas. Como a variação ambiental pode ter efeito com certo retardo sobre a fenologia, a análise da relação desses fatores pode utilizar valores também com defasagem de algumas semanas, porém esse tempo de defasagem é um fator de difícil determinação. Correlações entre dados fenológicos e número de visitantes florais e polinizadores também são pertinentes (Gava 2012).

Representações gráficas e análises utilizando estatística circular são possíveis (p. ex., Batalha & Martins 2004), sendo que este método usa uma escala de tempo com intervalos iguais, não havendo um ponto inicial ou zero verdadeiro (Sfair 2006; Morellato *et al.* 2010; Zar 2010; veja também o tutorial de J. C. Sfair<sup>1</sup>). Vários parâmetros possíveis de serem amostrados, métodos para a avaliação desses parâmetros e alguns protocolos de campo estão disponíveis (Ollerton & Dafni 2005) e o uso combinado desses parâmetros claramente apresenta informações complementares (p. ex., índices de atividade e de intensidade, como em Bencke & Morellato 2002).

<sup>1</sup> Contato: [juliacaram@gmail.com](mailto:juliacaram@gmail.com); [http://www.academia.edu/2897858/Tutorial\\_para\\_se\\_trabalhar\\_com\\_estadistica\\_circular\\_em\\_ecologia](http://www.academia.edu/2897858/Tutorial_para_se_trabalhar_com_estadistica_circular_em_ecologia).



## Conclusões

Como a floração é distribuída no tempo, é um processo que pode ser estudado em distintos níveis, desde dentro do indivíduo até biomas completos, o que tem grande relevância ecológica. A fenologia, em sua fenofase de floração, é muito mais do que presença e ausência de flores, sendo um processo do ciclo de vida das plantas que está sob fortes pressões seletivas e que está diretamente relacionado com o valor adaptativo dos indivíduos. A amostragem da variação entre os indivíduos dentro das populações deve ser considerada no desenho dos estudos fenológicos, podendo oferecer muita informação sobre a estratégia reprodutiva das espécies. Isto abre todo um leque de possibilidades de análises quase nunca consideradas nos estudos fenológicos convencionais. O sistema sexual tem uma grande importância na forma em que o processo de floração varia entre as espécies e está diretamente relacionado com o processo de polinização dentro da população ou entre populações. Ainda, a fenofase da floração tem grandes implicações na ecologia das espécies e afeta diretamente a frutificação posterior, como os frutos serão disponibilizados, o que tem relação com a dispersão das sementes. Só o entendimento da relação entre a distribuição da floração no tempo e o processo de polinização permite o entendimento desta fase da estratégia reprodutiva das plantas – compreensão essa cada vez mais urgente em um cenário de mudanças climáticas globais, afetando os componentes abióticos e bióticos do ambiente dessas plantas.

## Agradecimentos

Agradecemos aos editores pelo convite para colaborar com este livro e pelos questionamentos inspiradores dos revisores. Ao Professor Gaku Kudo e à Oxford University Press pela permissão de utilizar os diagramas

brilhantes de seu estimulante capítulo publicado em 2006. Dedicamos esse capítulo às respectivas *flores* que existem no jardim de nossas vidas.

## Referências bibliográficas

- Amorim, F.W., Galetto, L. & Sazima, M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant Biology**, 15, 317-327.
- Araujo, A.C., Fischer, E.A. & Sazima, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Jureia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 17, 113-118.
- Augsburger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica**, 15, 257-267.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. **Nature Review Genetics**, 3, 274-284.
- Barrett, S.C.H. & Hough, J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. **Journal of Experimental Botany**, 64, 67-82.
- Barros, M.G. 2001. Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Brazilian Journal of Botany**, 24, 255-261.
- 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.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. **Ecology: From Individuals to Ecosystems**. Blackwell Pub., Malden, MA.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, 25, 269-275.
- Benitez-Vieyra, S., de Ibarra, N.H., Wertlen, A.M. & Cocucci, A.A. 2007. How to look like a mallow: evidence of floral mimicry between Turneraceae and Malvaceae. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 274, 2239-2248.
- Bertin, R.I. & Newman, C.M. 1993. Dichogamy in angiosperms. **The Botanical Review**, 59, 112-152.
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R. & von Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, 433, 627-629.
- Bullock, S.H. & Bawa, K.S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. **Ecology**, 62, 1494-1504.

- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**, 32, 824-841.
- Canela, M.B.F. & Sazima, M. 2003a. Florivory by the Crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). **Biotropica**, 35, 289-294.
- Canela, M.B.F. & Sazima, M. 2003b. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. **Annals of Botany**, 92, 731-737.
- Castro, C.C. de & Araujo, A.C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 244, 131-139.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 15, 259-278.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E. & Bernasconi, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. **Trends in Ecology & Evolution**, 22, 432-439.
- Fernández Otárola, M., Sazima, M. & Solferini, V.N. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. **Ecology and Evolution**, 3, 3536-3544.
- Forrest, J. & Miller-Rushing, A.J. 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 365, 3101-3112.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, 24, 422-423.
- Fox, G.A. & Kelly, C.K. 1993. Plant phenology: selection and neutrality. **Trends in Ecology & Evolution**, 8, 34-35.
- Freitas, L. & Bolmgren, K. 2008. Sincronia é mais que sobreposição: medindo sincronia fenológica considerando a duração e a intensidade. **Revista Brasileira de Botânica**, 31, 721-724.
- Freitas, L. & Sazima, M. 2009. Floral biology and mechanisms of spontaneous self-pollination in five neotropical species of Gentianaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 160, 357-368.
- Gava, H.Z. 2012. **Flores ornitófilas e suas aves polinizadoras em uma área cacauieira na mata atlântica do sul da Bahia: uma análise para conservação da biodiversidade local**. Mestrado em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.
- Geber, M.A. & Moeller, D.A. 2006. Pollinator responses to plant communities and implications for reproductive character evolution. Pp. 102-119. In: Harder, L.D. & Barrett, S.C.H. (eds.) **Ecology and Evolution of Flowers**. Oxford University Press, New York, USA, 370 pp.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, 6, 64-68.
- Gribel, R., Gibbs, P.E., Queiroz, A.L. & others. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, 15, 247-263.
- Harder, L.D. & Johnson, S.D. 2005. Adaptive plasticity of floral display size in animal-pollinated plants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 272, 2651-2657.
- Johnson, S.D., Alexandersson, R. & Linder, H.P. 2003. Experimental and phylogenetic evidence for floral mimicry in a guild of fly-pollinated plants. **Biological Journal of the Linnean Society**, 80, 289-304.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. **Ecological Monographs**, 56, 303-325.
- Küchmeister, H., Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. **Plant Systematics and Evolution**, 206, 71-97.
- Kudo, G. 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. p. 139-158. In: L.D. Harder & S.C.H. Barrett (eds.) **Ecology and Evolution of Flowers**. Oxford University Press, New York, USA, 370 pp.
- Machado, C.G. & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 163-174.
- Marques, M.C., Roper, J.J. & Salvalaggio, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant Ecology**, 173, 203-213.
- Mayer, S.S. & Charlesworth, D. 1991. Cryptic dioecy in flowering plants. **Trends in Ecology & Evolution**, 6, 320-325.
- Mickeliunas, L., Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2006. Floral biology, melittophily and influence of curculionid beetles on the reproductive success of *Grobys amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 251-258.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F. & Hudson, I.L. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. p. 339-359. In: Hudson, I.L. & Keatley, M.R. (eds.) **Phenological Research**. Springer, Dordrecht, Netherlands, 521 pp.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, 32, 811-823.

- Mori, S.A. & Pipoly, J.J. 1984. Observations on the big bang flowering of *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). **Brittonia**, 36, 337-341.
- Munguía-Rosas, M.A., Ollerton, J., Parra-Tabla, V. & De-Nova, J.A. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. **Ecology Letters**, 14, 511-521.
- Murali, K.S. & Sukumar, R. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, Southern India. **Journal of Ecology**, 82, 759-767.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994a. 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.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G. & Colwell, R.K. 1994b. Diversity of long-term flowering patterns. p. 142-160. In: McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A. & Hartshorn, G.S. (eds.) **La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest**. University of Chicago Press, Chicago, USA, 493 pp.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. **Flora** 195: 311-329.
- Ollerton, J. & Dafni, A. 2005. Functional floral morphology and phenology. Pp. 1-26. In: Dafni, A.; Kevan, P.G. & Husband, B.C. (eds.) **Practical Pollination Biology**. Enviroquest Ltd., Ontario, Canada, 590 pp.
- Ollerton, J. & Lack, A.J. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? **Trends in Ecology & Evolution**, 7, 274-276.
- Otárola, M.F., Sazima, M. & Solferini, V.N. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. **Ecology and Evolution**, 3, 3536-3544.
- Pansarin, L.M., Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2008. Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. **Plant Biology**, 10, 650-659.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 16, 15-37.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). **Ecology**, 63, 294-299.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 72, 61-74.
- Renner, S.S. & Feil, J.P. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. **American Journal of Botany**, 80, 1100-1107.
- Rocca, M.A. & Sazima, M. 2006. The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): pollination and visitor diversity. **Flora**, 201, 440-450.
- Rojas-Sandoval, J., Budde, K., Fernández, M., Chacón, E., Quesada, M. & Lobo, J.A. 2008. Phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in the wet forest of south-eastern Costa Rica. **Stapfia**, 88, 539-545.
- Sage, T.L., Husband, B.C. & Routley, M.B. 2005. Intrinsic attributes of the breeding system. Pp. 30-55. In: Dafni, A.; Kevan, P.G. & Husband, B.C. (eds.) **Practical pollination biology**. Enviroquest Ltd., Ontario, Canada, 590 pp.
- Sakai, S., Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Hamid, A.A. & Nakashizuka, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland Dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany**, 86, 1414-1436.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The Saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. **Journal für Ornithologie**, 136, 195-206.
- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, 83, 705-712.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil. **Biotropica**, 10, 100-109.
- Sazima, I., Vogel, S. & Sazima, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. **Plant Systematics and Evolution**, 168, 167-179.
- Sfair, J.C. 2006. **Fenodinâmica de Lianas e Forófitos em um Fragmento de Cerrado em Itirapina (SP)**. Mestrado em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil.
- Staggemeier, V.G., Diniz-Filho, J.A.F. & Morellato, L.P.C. 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). **Journal of Ecology**, 98, 1409-1421.
- Stanton, M.L. 1994. Male-male competition during pollination in plant populations. **The American Naturalist**, 144, S40-S68.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, 56, 285-301.
- Tadege, M., Dupuis, I. & Kuhlemeier, C. 1999. Floral mimicry: a fascinating yet poorly understood phenomenon. **Trends in Plant Science**, 272, 1334-1336.
- Willson, M.F. 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. **The American Naturalist**, 144, S13-S39.
- Wyatt, G.E. & Sazima, M. 2011. Pollination and reproductive biology of thirteen species of *Begonia* in the Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil. **Journal of Pollination Ecology**, 6, 95-107.
- Zar, J.H. 2010. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall/Pearson, 944 p.