
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

FENOLOGIA REPRODUTIVA, DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL
E FRUGIVORIA EM *Rhipsalis* (CACTACEAE)

ANDRÉ DE CAMARGO GUARALDO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

MARÇO - 2009

ANDRÉ DE CAMARGO GUARALDO

**FENOLOGIA REPRODUTIVA, DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL
E FRUGIVORIA EM *Rhipsalis* (CACTACEAE)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Orientador: Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo

**Rio Claro
2009**

582.0467 Guaraldo, André de Camargo

G914f Fenologia reprodutiva, distribuição espacial e frugivoria em *Rhipsalis* (Cactaceae) / André de Camargo Guaraldo. – Rio Claro : [s.n.], 2009
83 f. : figs, tabs, gráfs.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Marco Aurélio Pizo Ferreira

1. Sementes. 2. Sistema de dispersão especialista. 3. *Euphonia*. Germinação. I. Título.

À minha família.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço ao CNPq pela bolsa de Mestrado concedida e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pela estrutura oferecida.

Sou muito grato ao meu orientador, Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo, que mesmo à distância me forneceu apoio incondicional durante todas as etapas do trabalho, respondendo prontamente a todos os meus e-mails (inclusive durante suas férias!). Muito obrigado por auxiliar meu crescimento como pesquisador.

Sou muito grato a todos aqueles que me cederam dados de frugivoria em *Rhipsalis*: Prof. Wesley R. Silva, Prof. Marco A. Pizo, Carlos Otávio A. Gussoni, Valesca B. Zipparro, Bruna Boeni, César Cestari, Bruno Lima, Sandra Pivelli.

Agradeço também à Prof^a Patrícia Morellato por me receber como “agregado” em seu laboratório, cuja estrutura foi de fundamental importância durante as análises de dados e redação da dissertação.

Obrigado aos alunos do Laboratório de Fenologia, em especial à Maria Gabriela G. de Camargo, Julieta Genini, Paula Reys, Luis F. Alberti, Eduardo A. Athayde e Regina M. de Souza, por toda a vivência e troca de experiências que me proporcionaram. Agradeço também a companhia dos colegas e amigos do Depto. de Botânica, Debora C. Rother, Fabio V. Diniz, Luis F. Mania, Henrique H. Tozzi, Paulo R. M. S. Filho, Carolina M. Potascheff, Odair J. G. de Almeida, Valesca B. Zipparro, Aline Oriani e Eduardo M. B. Prata e dos amigos Leonardo Trevelin, César Cestari, Vagner Gabriel e Fabiana Casarin.

Agradeço ao amigo André Bianconi pela disposição em esclarecer minhas dúvidas durante a fase de análise dos dados.

De modo sintético, mas com grande gratidão, listo as seguintes pessoas que também me auxiliaram durante determinadas etapas do desenvolvimento deste trabalho: Alice Calvente, Prof. Massanori Takaki, Prof. Nils Köster, Prof. Júlio Lombardi, Prof. Marco A. Assis, Valnice T. Rampim, Prof. Jorge L. Waechter. Agradeço também a todos os funcionários da UNESP, em especial aos funcionários da biblioteca por todo o suporte durante as consultas bibliográficas e aos vigias do câmpus, por toda a colaboração ao longo desses anos.

Agradeço ao Sr. Marcelo de Moraes e família, que pacientemente me receberam várias vezes em sua casa para que eu pudesse fornecer os frutos de *Rhipsalis* às *Euphonia* e *Tangara*. Ao Sr. Batalha e família pela boa recepção e aos seus sabiás, que ao menos tentaram ingerir os frutos de *Rhipsalis*. Ao Sr. Júlio por permitir o trabalho com seus sabiás.

Muito obrigado a todos os funcionários e moradores do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, cuja boa vontade e disposição tornaram possíveis e agradáveis os 18 meses de coleta de dados, em especial: Sr. Marcos Campolim, diretor do PEIC à época, por permitir a realização do trabalho no parque; Mestre Valdemar, pela condução sempre segura do Mink e pela boa conversa, sempre repleta de sabedoria tradicional; Lair, pela amizade e por todo o apoio durante os incontáveis dias de alojamento no PEIC e pelas FUNDAMENTAIS caronas de trator e Gurgel para carregar nossa “mudança” mensal até o alojamento, mesmo durante os dias chuvosos ou repletos de mutuca. Obrigado por toda preocupação durante nossa estadia no parque e pela salvadora carona até Cananéia durante aquela gripe feia! Sr. Romeu, pelas inúmeras histórias sobre a Ilha do Cardoso e seus moradores e por me apresentar ao mundo do “Caiçarês”! José Paulo, William e Esmeraldo, que zelaram pelo meu carro na minha ausência. Nanqui, pelas travessias esporádicas no Mink e pelas caronas de trator até o alojamento. Não poderia deixar de agradecer também à hospitalidade de todos os moradores do PEIC, especialmente à Noeli, Adriano, Serginho, Juninho, Leandro e Tiago. Ao amigo Cláudio Bernardo, que sempre aparecia com uma comida surpresa: pão caseiro, bolinho de chuva e muito peixe e camarão!

Sou muito grato ao Prof. Pedro Jordano, pela companhia e por tudo que ensinou naqueles poucos dias de campo. Ao amigo Sérgio, pelo constante bom-humor e à Eliana Cazetta pela boa companhia durante algumas estadias no PEIC.

Agradeço muito ao Chico Balboni e Jorge, por toda a hospitalidade e confiança que apostaram em meu trabalho. Obrigado por abrirem as portas do PARQUE DO ZIZO para o meu trabalho e por trabalharem tão duro para manter este lugar que, até hoje, é um dos lugares mais lindos que já conheci! Muito obrigado pela experiência de vida única que me proporcionaram: as excelentes jantas feitas no fogão à lenha, as conversas até tarde da noite enquanto observávamos os cachorros do mato, o encontro inesquecível com a maior anta e com a cuica mais curiosa que já vi, pelas divertidas confraternizações com a “Turma do Rancho”, principalmente por me apresentar aos mestres-cuca Topete e Tuta, e pela interessante experiência que me proporcionaram em abrir caminhos jamais trilhados dentro do parque! Chico, muito obrigado por compartilhar comigo parte de sua história de vida e por me mostrar a importância de se viver em busca de um ideal tão bonito quanto a preservação da nossa Floresta Atlântica em homenagem ao seu irmão Zizo.

Obrigado ao Sr. Sérgio, proprietário da Reserva do Vuna, e às funcionárias Cida e Gislaine, por permitirem o acesso à área.

Agradeço muito ao Carlos Otávio Araujo Gussoni (Carlão), grande amigo, autor e colaborador científico, que me apresentou e vem me ensinando com muito entusiasmo sobre o mundo da Ornitologia.

Agradeço à toda minha família, por sempre ter me apoiado, incentivado e financiado meus estudos. Obrigado por compreenderem minha ausência nos dias felizes e nos momentos difíceis. Em especial, gostaria de agradecer ao meu avô Olympio Guaraldo pelas mesadas nos dias de feira e à minha avó Hyrtis de Mello Guaraldo, pela deliciosa comida e pelas artes de criança que deixava meus primos e eu fazermos em sua casa. Ao meu avô Enneo Gabriel de Camargo, pelas conversas, por valorizar tanto as minhas opiniões e por ser um dos melhores ouvintes para as minhas histórias do campo. À minha avó Myrthes Corrêa de Camargo, por sempre fazer de tudo para me agradar, inclusive todas as comidas que eu dizia estar com vontade de comer. À minha mãe Tânia Mara e ao meu pai Olavo, por proporcionarem a educação e a estabilidade necessária para que eu seguisse o meu caminho. Ao meu irmão Thiago, pela amizade, pela ajuda no campo durante algumas boas horas de observação focal em *Rhipsalis*, repletas de pernilongo e pela diversão antes e depois da “expedição” até a cachoeira de Ipanema. À minha segunda família, D. Vânia, Sr. João e Michel, por me acolherem incondicionalmente e, inclusive, por me ajudarem durante as atividades de campo na reserva do Vuna. Certamente aqueles foram os trabalhos de campo mais divertidos que já fiz!

À Vanessa, meu amor, por todo o companheirismo durante o longo caminho que percorremos até aqui. Obrigado por me apresentar à Ilha do Cardoso, pelas “pescarias” ao longo dos quase 100.000 Km de estradas que percorremos nesses anos todos, por dividir comigo aquele ventilador gigante nas noites cheias de “porvinha” lá na Ilha, pelas caminhadas durante o mais belo por do sol que já vimos e por tudo aquilo que ainda está por vir! Muito obrigado por ser esta pessoa tão especial, sempre presente e disposta a me ajudar!

“As sementes de *Rhipsalis* passam pelo sistema digestivo das aves intactas. No entanto, para validar essa conclusão ainda são necessários estudos em campo, os quais necessitarão de uma grande escada e **muita paciência.**”

J. D. Mauser, R. Kiesling e C. Ostolaza

RESUMO

As epífitas são responsáveis por grande parte da diversidade vegetal das florestas neotropicais. São também importantes para a diversidade faunística dessas regiões, pois fornecem recursos alimentares (e.g., flores, frutos e sementes) e micro-ambientes propícios à sobrevivência de vários animais. *Rhipsalis* (Cactaceae) é um gênero de plantas holoepífitas cujos frutos são consumidos principalmente por um único gênero de aves, as *Euphonia*. Para verificar a hipótese de especialização na dispersão de sementes de *Rhipsalis* pelas *Euphonia*, inicialmente foi estudada a fenologia reprodutiva dessa epífita. Uma vez conhecido o período de disponibilidade de frutos maduros aos frugívoros, foram realizados registros eventuais de frugivoria e observações focais em indivíduos de *Rhipsalis* para definir a assembléia de frugívoros consumidores de seus frutos. Posteriormente, frutos de cinco espécies de *Rhipsalis* foram fornecidos a aves frugívoras mantidas em cativeiro. Testes de germinação foram realizados com as sementes que passaram pelo trato digestório dessas aves com o objetivo de verificar seu potencial como dispersoras efetivas das sementes de *Rhipsalis*. Os resultados obtidos demonstraram que o gênero *Rhipsalis* apresenta sincronia na produção das fenofases reprodutivas entre os indivíduos e atividade reprodutiva ao longo de todo o ano. A produção de frutos maduros teve duração longa entre os meses de junho e fevereiro. Todas as espécies apresentaram fenofases reprodutivas sazonais. As observações de frugivoria e os testes de germinação realizados confirmaram que as sementes de *Rhipsalis* podem ser dispersas por endozoocoria. O processamento dos frutos pelas aves frugívoras, especificamente a remoção da polpa que recobre as sementes, não apenas incrementou as taxas de germinação e germinabilidade das sementes, mas também se mostrou importante para a reativação do metabolismo do embrião. Embora cerca de 31 espécies de animais tenham sido registradas ingerindo frutos de *Rhipsalis*, as aves do gênero *Euphonia* foram responsáveis por cerca 60% das visitas registradas. Na literatura são raros os casos de relações de frugivoria envolvendo um gênero ou espécie de planta e algumas poucas espécies de aves. O exemplo mais conhecido são as ervas-de-passarinho da família Santalaceae (=Viscaceae), cujos principais dispersores são também as *Euphonia*. O fato das ervas-de-passarinho e as *Rhipsalis*, representantes de famílias não relacionadas, apresentarem sistemas especializados de dispersão de sementes tendo o mesmo gênero de aves como principal dispersor é intrigante. Investigar a composição química desses frutos em conjunto com a fisiologia digestiva das

Euphonia devem ser os próximos passos para compreendermos os fatores que originaram e mantêm esses sistemas especializados de dispersão de sementes.

Palavras-chave: Sistema de dispersão especialista. *Euphonia*. Germinação de sementes.

ABSTRACT:

Epiphytes are responsible for a great part of the plant diversity in Neotropical Forests. They are also important for animal diversity due to the production of food resources (e.g. flowers, fruits and leaves) and microhabitats used by a myriad of animal species. *Rhipsalis* (Cactaceae) is a holopiphytic plant genus whose fruits are eaten mostly by a single bird genus, the *Euphonia*. To test the hypothesis that *Rhipsalis* presents a specialized seed dispersal system, firstly it was studied the reproductive phenology of this epiphyte. Once the availability of ripe fruits to birds was known, occasional frugivory records and focal observation on fruiting individuals of *Rhipsalis* were made to record the assemblage of animals that eat its fruits. Fruits of five species of *Rhipsalis* were offered to captive frugivorous birds to access their role as effective dispersers of *Rhipsalis* seeds. For this, germination tests were made with the seeds after they had passed through the birds' digestive system. Results showed that *Rhipsalis* individuals have synchronized reproductive phenophases and the genus has reproductive activity along the year. Ripe fruit production lasted for a long period, between June and February. All species showed significant seasonality in the reproductive phenophases. Frugivory records and germination tests confirmed that the seeds of *Rhipsalis* may be dispersed by endozoochory. Additionally, the manipulation of the fruits by birds – specifically the removal of the pulp that recovers the seeds – provided higher germination rates and germinability to the seeds, suggesting that the passage through a bird' gut is important to reactivate the metabolism of the seeds' embryo. Although 31 animal species were recorded eating *Rhipsalis* fruits, *Euphonia* birds may be considered as the main consumer, being responsible for around 60% of feeding visits. Seed dispersal systems involving a single genus or plant specie and a few bird species are rare. The most known example are the Santalaceae (=Viscaceae) mistletoes, whose main dispersers are the *Euphonia*. It's intriguing the fact that mistletoes and *Rhipsalis* – plants of two unrelated families – have specialized seed dispersal systems with seeds dispersed by the same bird genus. The chemical composition of the fruits of these plants should be investigated in consort with the digestive physiology of *Euphonia* to understand the factors that promoted the evolution of these specialized seed dispersal systems.

key-words: Specialized dispersal system. *Euphonia*. Seed germination.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figura 1.** Climatograma de Walter para o PEIC, referente ao período de 1956 a 1985 (extraído de Staggemeier 2008)..... 26
- Figura 2.** A) Diagrama de comprimento do dia ao longo do ano para a latitude 23° S. B) Precipitação total mensal (barras) e temperaturas mensais mínimas (linha superior), médias (linha central) e máximas (linha inferior) registradas no PEIC durante o período de setembro de 2006 a fevereiro de 2008 (Fonte: ESALQ-USP, cedidos por P. C. Sentelhas)..... 27
- Figura 3.** Figura 3. Espécies de *Rhipsalis* amostradas no PEIC. A) *R. baccifera*; B) *R. pachyptera*; C) *R. teres*..... 28
- Figura 4.** Diagrama das fenofases reprodutivas dos forófitos (A) e do gênero *Rhipsalis* (B) 33
- Figura 5.** Diagrama das fenofases reprodutivas de três espécies de *Rhipsalis* no PEIC. A) Floração; B) Frutos verdes; C) Frutos maduros..... 34
- Figura 6.** Distribuição das classes de DAP dos forófitos de *Rhipsalis* do PEIC divididos por espécie (*R. baccifera* em branco, *R. pachyptera* em preto e *R. teres* em cinza). No detalhe, o diâmetro médio (pontos) e desvio padrão (linhas verticais) do DAP dos forófitos de cada espécie (Rb: *R. baccifera*; Rp: *R. pachyptera*; Rt: *R. teres*. Letras distintas indicam tamanhos médios significativamente diferentes do DAP dos forófitos das espécies)..... 37

Capítulo 2

- Figura 1.** Disposição das réplicas dos experimentos de germinação de sementes de *Rhipsalis* na câmara de germinação 55
- Figura 2.** A) Fêmea de *Euphonia pectoralis* durante visita a um indivíduo de *R. teres* (a seta indica um exocarpo sendo descartado após a ingestão da polpa juntamente com as sementes). B) Exocarpo de *R. teres* descartado após o consumo pela fêmea de *Euphonia pectoralis*..... 61
- Figura 3.** Porcentagem de visitas a indivíduos de *Rhipsalis* registradas para cada espécie de frugívoro, obtidas a partir dos registros de frugivoria deste estudo, somados aos registros compilados a partir de Coelho *et al* (2003), Sigrist (2005) e Carrano (2006), além de dados não-publicados cedidos por B. Boeni, C. Cestari, C. O. A. Gussoni, M. A. Pizo, S. Pivelli, W. R. Silva e V. B. Ziparro (N=99 registros)..... 62
- Figura 4.** Germinação cumulativa das sementes de cinco espécies de *Rhipsalis* submetidas a diferentes tratamentos por um período de 30 dias. A) *R. baccifera*; B) *R. burchelli*; C) *R. pachyptera*; D) *R. puniceodiscus*; E) *R. teres*. Para cada espécie de *Rhipsalis*, letras diferentes indicam taxas de germinação significativamente diferentes 65

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Resultados das análises estatísticas circulares para as fenofases reprodutivas dos forófitos, do gênero *Rhipsalis* e das espécies *R. pachyptera*, *R. teres* e *R. baccifera*..... 32

Tabela 2. Resultados das correlações de Spearman entre as variáveis climáticas e a intensidade das fenofases dos forófitos, do gênero e de três espécies de *Rhipsalis* (CD: comprimento do dia; PMT: precipitação mensal total; as correlações significativas estão destacadas em negrito) 35

Capítulo 2

Tabela 1. Tempo de passagem das sementes de *Rhipsalis* spp. e *Osseae retropila* após a ingestão dos frutos por aves do gênero *Euphonia* e *Tangara* (n: tamanho amostral; T: tempo médio de passagem, em segundos; DP: desvio padrão) 60

Tabela 2. Resultados dos testes de germinação de cinco espécies de *Rhipsalis* (G%: valores médios da germinabilidade; T-0: número médio de dias para o início da germinação; Para cada espécie, os tratamentos com letras diferentes apresentam diferenças significativas entre si)..... 63

Tabela 3. Registros de frugivoria em *Rhipsalis* obtidos durante as 106:20 h de observações focais (nas situações em que foram registrados mais de um evento de frugivoria, os valores apresentam a média \pm desvio padrão das variáveis em questão) 64

Tabela 4. Morfologia dos frutos e sementes de três espécies de *Rhipsalis* utilizadas nos testes de germinação (média \pm desvio padrão; letras diferentes indicam valores significativamente diferentes entre as espécies)..... 67

SUMÁRIO

	Página
INTRODUÇÃO GERAL	12
Referências	16
OBJETIVOS GERAIS.....	19
CAPÍTULO 1: FENOLOGIA E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DO GÊNERO <i>Rhipsalis</i> NO PARQUE ESTADUAL DA ILHA DO CARDOSO, CANANÉIA, SP	20
Objetivos.....	24
Materiais e Métodos	25
Resultados.....	31
Discussão	38
Referências Bibliográficas.....	42
CAPÍTULO 2: FRUGIVORIA E DISPERSÃO DE SEMENTES DE <i>Rhipsalis</i>: UM SISTEMA DE DISPERSÃO ESPECIALISTA	47
Objetivos.....	51
Materiais e Métodos	52
Resultados.....	61
Discussão	69
Referências Bibliográficas.....	73
Apêndice A	77
CONSIDERAÇÕES FINAIS	81
Referências	83

INTRODUÇÃO GERAL

As epífitas constituem um dos grupos mais especializados que habitam o dossel das florestas, utilizando como substrato de fixação os galhos e troncos das árvores, as quais são denominadas forófitos. Apresentam morfologias e fisiologias inusitadas para obter água e nutrientes (BENZING 1990), tais como características especiais de raiz, estruturas para armazenamento de água (Bromeliaceae, por exemplo), cutícula espessa e metabolismo ácido das crassuláceas, ou simplesmente CAM (ANDRADE e NOBEL 1997).

As florestas tropicais podem ser caracterizadas, de uma maneira simplificada, como formações pouco sazonais, úmidas, dominadas por árvores e ricas em lianas e epífitas (HILL e HILL 2001). Na região neotropical, entre 33 e 50% da flora vascular total das florestas é constituída por epífitas (BENZING 1990), embora essa proporção possa atingir até 67% em algumas áreas (GENTRY e DODSON 1987). A presença dessas plantas adaptadas ao dossel é um dos fatores responsáveis pela grande diversidade das florestas neotropicais, tornando-as um dos mais complexos ecossistemas terrestres do mundo (GENTRY e DODSON 1987). No entanto, as epífitas não são responsáveis apenas pela grande biodiversidade vegetal das florestas tropicais. Também possuem um papel importante para a grande biodiversidade faunística dessas florestas, uma vez que fornecem diversos recursos adicionais aos animais, como flores, frutos e folhas (NADKARNI e MATELSON 1989, BENZING 1990). Além disso, também fornecem locais e materiais para a nidificação de muitas aves e constituem microhabitats para inúmeros invertebrados, os quais indiretamente sustentam grande parte das espécies de aves insetívoras e mamíferos arborícolas (NADKARNI e MATELSON 1989, BENZING 1990). Sem os recursos vegetais fornecidos por esse grupo, muito da imensa e diversa fauna característica dessas florestas não existiria (BENZING 1990).

A família Cactacea é uma das famílias de angiospermas mais representativas das epífitas neotropicais (BENZING 1990, DAJOZ 2005), sendo composta por 84 gêneros e cerca de 2000 espécies, todas restritas às regiões subtropical e tropical do continente americano. A única exceção desse padrão é *Rhipsalis baccifera*, cuja distribuição geográfica também compreende a África, a Índia e o Sri-Lanka (BAKER 1972 *apud* MABERLEY 1975, VAN DER PIJL 1982, ANDRADE e NOBEL 1997).

Todas as espécies do gênero *Rhipsalis* são holoepífitas, de modo que suas raízes não dependem de contato com o sistema vascular da planta em que estão fixadas (forófito) ou com o solo (BENZING 1990, LOMBARDI 1991, 1995). No entanto, alguns raros indivíduos podem ser encontrados estabelecidos diretamente sobre rochas, ou ainda, enraizados no solo após caírem de seu forófito (*observação pessoal*). Apesar de apresentarem metabolismo do

tipo CAM, o que lhe confere tolerância à estiagem, essas plantas nunca colonizam os galhos e troncos com exposições mais severas (BENZING 1990). Morfologicamente, as espécies de *Rhipsalis* apresentam folhas reduzidas a escamas diminutas ou ausentes, flores pequenas em relação às demais espécies da família e frutos do tipo bacáceo, com polpa sucosa e viscosa, contendo várias sementes pequenas (LOMBARDI 1995).

Apesar do grande conhecimento taxonômico sobre o gênero *Rhipsalis*, Nadkarni e Matelson (1989) destacam que existem poucos dados a respeito da fenologia dessa e de outras epífitas. A fenologia é o estudo da periodicidade ou época de ocorrência dos eventos biológicos repetitivos de uma determinada espécie ou grupo e sua relação com os fatores bióticos e abióticos (LIETH 1974 *apud* MORELLATO *et al.* 2000). Dentro desta temática, estudos comparando a fenologia de diferentes espécies de uma mesma família e que ocorrem no mesmo hábitat podem auxiliar a compreensão dos fatores reguladores dessas fenofases (SAN MARTIN-GAJARDO e MORELLATO 2003). Além disso, especialmente no caso das espécies que produzem frutos carnosos, esses estudos são fundamentais para avaliar quando e em que quantidade esses frutos estão disponíveis para os frugívoros em uma determinada área (GALETTI *et al.* 2004). Desse modo, para os trabalhos que envolvem aspectos ecológicos como a frugivoria, é indispensável o conhecimento prévio da fenologia das espécies vegetais envolvidas, uma vez que o ciclo reprodutivo das plantas pode afetar diretamente as espécies animais que dependem de seus frutos (NEWSTROM *et al.* 1994).

A seleção dos frutos pelas aves frugívoras varia de acordo com as características dos frutos, como a coloração (WILLSON e WHELAN 1990, BURNS e DALEN 2002, HERRERA e PELLMYR 2002), o tamanho (HOWE e SMALLWOOD 1982, WHEELWRIGHT 1985, HERRERA e PELLMYR 2002), a razão polpa/semente (HOWE e VANDE KERCKHOVE 1980, HERRERA 1981, MOERMOND e DENSLOW 1983), a acessibilidade (MOERMOND e DENSLOW 1983, MOERMOND *et al.* 1986), a composição nutricional (HERRERA 1981, STILES 1993, HERRERA e PELLMYR 2002), o grau de amadurecimento (MOERMOND e DENSLOW 1983, FUENTES 1995) e a abundância de frutos na área (HOWE e ESTABROOK 1977, HERRERA 1981, MOERMOND e DENSLOW 1983, 1985, HERRERA e PELLMYR 2002). Além disso, também depende das características dos próprios frugívoros, como seu comportamento (KANTAK 1979, MOERMOND *et al.* 1986), morfologia (KANTAK 1979, MOERMOND *et al.* 1986, HERRERA e PELLMYR 2002) e necessidades nutricionais (HERRERA e PELLMYR 2002). Ao se alimentarem dos frutos as aves podem ingerir todo o fruto, inclusive as sementes, as quais serão posteriormente defecadas ou regurgitadas (e.g. aves da família Pipridae. LEVEY

1987, MARTÍNEZ DEL RIO e RESTREPO 1993), ingerir apenas a polpa dos frutos, descartando as sementes sob a planta-mãe (e.g. Thraupidae, Emberizidae e Fringillidae. LEVEY 1987, MARTÍNEZ DEL RIO e RESTREPO 1993) ou ingerir apenas a semente (e.g. Columbidae) ou especificamente seu endosperma (e.g. Psittacidae. GALETTI e RODRIGUES 1992, GALETTI 1993). O frugívoro é considerado predador das sementes sempre que as sementes processadas por ele perdem a capacidade de germinação devido a danos sofridos durante a ingestão, passagem pela moela da ave e/ou à ação das enzimas digestórias (e.g. Psittacidae e Columbidae. HOWE e ESTABROOK 1977). Por outro lado, se as sementes mantêm sua capacidade de germinação inalterada ou as taxas de germinação são aceleradas após o processamento pelas aves, esses frugívoros são considerados potenciais dispersores dessas sementes (HERRERA e PELLMYR 2002). Finalmente, o frugívoro pode ser considerado dispersor efetivo das sementes que ingere se as deposita em um local propício à sua germinação e ao estabelecimento de uma nova planta adulta (e.g. HOWE 1977).

A morfologia do tubo digestório dos frugívoros exerce grande influência no modo em que as sementes ingeridas são processadas, fato exemplificado pelo modo de eliminação das sementes de *Phoradendron* spp. (Loranthaceae) ingeridas por aves do gênero *Tangara* e *Euphonia*. No primeiro caso, as sementes são eliminadas por regurgitação, uma vez que as *Tangara* apresentam moela desenvolvida e que impede a passagem das sementes do esôfago para o intestino (MARTÍNEZ DEL RIO e RESTREPO 1993). No caso das *Euphonia*, as sementes são eliminadas por defecação, uma vez que essas aves apresentam moela vestigial que, conseqüentemente não apresenta resistência à passagem das sementes através de seu tubo digestório (WETMORE 1914, MARTÍNEZ DEL RIO e RESTREPO 1993).

Na família Cactaceae, a dispersão das sementes ocorre principalmente devido à ação do vento (anemocoria) ou de animais (zoocoria), mas os detalhes dos mecanismos efetivos de dispersão de sementes de alguns gêneros e espécies dessa família ainda são pouco conhecidos (BREGMAN 1988, SILVA 1988). Com relação ao gênero *Rhipsalis*, os poucos registros de frugivoria existentes encontram-se esparsos na literatura (SNOW e SNOW 1971, VOSS e SANDER 1981, PIZO *et al.* 1995, FERRARI *et al.* 1996, ATSALIS 1999, MARTINS e SETZ 2000, PIZO *et al.* 2002, SIGRIST 2005, CARRANO 2006). Segundo Snow e Snow (1971), as aves do gênero *Euphonia* são as principais consumidoras dos frutos dessas epífitas em Trindade e Tobago, raramente compartilhando esse recurso com outros frugívoros, como *Tangara mexicana* e *Coereba flaveola*. Segundo Bregman (1988), quando as aves consomem a polpa viscosa dos frutos de *Rhipsalis*, as sementes ficam aderidas ao seu bico. Nesse tipo de

situação, as aves geralmente raspam o bico nos galhos das árvores para livrar-se das sementes e, conseqüentemente, atuam como agentes dispersores dessas epífitas.

Uma estratégia semelhante de dispersão de sementes é adotada pelas epífitas hemiparasitas da ordem Santalales, representadas principalmente por Loranthaceae e Santalaceae (=Viscaceae). Assim como *Rhipsalis*, essas plantas popularmente conhecidas como ervas-de-passarinho também apresentam sementes envoltas por uma polpa viscosa que garante sua adesão ao bico das aves e, posteriormente aos galhos dos forófitos (KUIJT 1969, BENZING 1990, REID 1991, WATSON 2001, AUKEMA 2003). Adicionalmente, estudos demonstram que os principais consumidores e dispersores de sementes das espécies neotropicais da família Santalaceae também são as aves dos gêneros *Euphonia* e *Chlorophonia* (SARGENT 1995, RESTREPO *et al.* 2002).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, J. L.; Nobel, P. S. Microhabitats and Water Relations of Epiphytic Cacti and Ferns in a Lowland Neotropical Forest. **Biotropica**, v. 29, p. 261-270. 1997
- Atsalis, S. Diet of the Brown Mouse Lemur *Microcebus rufus* in Ranomafana National Park, Madagascar. **International Journal of Primatology**, v. 20, p. 193-229. 1999
- Aukema, J. E. Vectors, viscin, and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists, and resources. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, p. 212-219. 2003
- Benzing, D. H. **Vascular epiphytes**. New York: Cambridge University Press, 1990. 354 p.
- Bregman, R. Forms of seed dispersal in Cactaceae. **Acta Bot. Neerl.**, v. 3, p. 395-402. 1988
- Burns, K. C.; Dalen, J. L. Foliage color contrasts and adaptive fruit color variation in a bird-dispersed plant community. **Oikos**, v. 96, p. 463-469. 2002
- Carrano, E. **Composição e conservação da avifauna na Floresta Estadual do Palmito, município de Paranaguá, Paraná**. 2006. 125 f. Mestrado - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.
- Dajoz, R. **Princípios de Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2005. 520 p.
- Ferrari, S. F.; Corrêa, H. K. M.; Coutinho, P. E. G. Ecology of the “southern” marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*): How different, how similar? In: M. A. Norconk, A. L. Rosenberger and P. A. Garber (Org.). **Adaptative Radiation in Neotropical Primates**. New York: Plenum Press, 1996. p. 157-171.
- Fuentes, M. The effect of unripe fruits on ripe fruit removal by birds in *Pistacia terebinthus*: flag or handicap? **Oecologia**, v. 101, p. 55-58. 1995
- Galetti, M. Diet of the Scaly-Headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. **Biotropica**, v. 25, p. 419-425. 1993
- Galetti, M.; Pizo, M. A.; Morellato, L. P. C. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: L. Cullen Jr., R. Rudran and C. Valladares-Padua (Org.). **Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. Curitiba: Ed. da UFPR, 2004. p. 395-422.
- Galetti, M.; Rodrigues, M. Comparative Seed Predation on Pods by Parrots in Brazil. **Biotropica**, v. 24, p. 222-224. 1992
- Gentry, A. H.; Dodson, C. H. Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 74, p. 205-233. 1987
- Herrera, C. M. Fruit Variation and Competition for Dispersers in Natural Populations of *Smilax Aspera*. **Oikos**, v. 36, p. 51-58. 1981
- Herrera, C. M.; Pellmyr, O. **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**. Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. 328 p.
- Hill, J. L.; Hill, R. A. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. **Progress in Physical Geography**, v. 25, p. 326-354. 2001
- Howe, H. F. Bird Activity and Seed Dispersal of a Tropical Wet Forest Tree. **Ecology**, v. 58, p. 539-550. 1977
- Howe, H. F.; Estabrook, G. F. On Intraspecific Competition for Avian Dispersers in Tropical Trees. **The American Naturalist**, v. 111, p. 817-832. 1977
- Howe, H. F.; Smallwood, J. Ecology of Seed Dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 201-228. 1982
- Howe, H. F.; Vande Kerckhove, G. A. Nutmeg Dispersal by Tropical Birds. **Science**, v. 210, p. 925-927. 1980
- Kantak, G. E. Observations on Some Fruit-Eating Birds in Mexico. **The Auk**, v. 96, p. 183-186. 1979
- Kuijt, J. **The Biology of Parasitic Flowering Plants**. Berkeley: University of California Press, 1969. p.

- Levey, D. J. Sugar-Tasting Ability and Fruit Selection in Tropical Fruit-Eating Birds. **The Auk**, v. 104, p. 173-179. 1987
- Lombardi, J. A. O gênero *Rhipsalis* Gärtner (Cactaceae) no estado de São Paulo I. Espécies com ramos cilíndricos ou subcilíndricos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 5, p. 53-76. 1991
- Lombardi, J. A. O gênero *Rhipsalis* Gärtner (Cactaceae) no estado de São Paulo II. Espécies com ramos aplanados. **Acta Botanica Brasilica**, v. 9, p. 151-161. 1995
- Maberley, D. J. The giant lobelias: pachycauly, biogeography, ornithophily and continental drift. **New Phytologists**, v. 74, p. 365-374. 1975
- Martínez del Rio, C.; Restrepo, C. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. **Plant Ecology**, v. 107-108, p. 205-216. 1993
- Martins, M. M.; Setz, E. Z. F. Diet of buffy tufted-eared marmosets (*Callithrix aurita*) in a forest fragment in southeastern Brazil. **International Journal of Primatology**, v. 21, p. 467-476. 2000
- Moermond, T. C.; Denslow, J. S. Fruit Choice in Neotropical Birds: Effects of Fruit Type and Accessibility on Selectivity. **The Journal of Animal Ecology**, v. 52, p. 407-420. 1983
- Moermond, T. C.; Denslow, J. S. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. **Ornithological Monographs**, v. 36, p. 865-897. 1985
- Moermond, T. C. *et al.* The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. In: (Org.). **Frugivores and seed dispersal**. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1986. p. 137-146.
- Morellato, L. P. C. *et al.* Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-823. 2000
- Nadkarni, N. M.; Matelson, T. J. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. **The Condor**, v. 91, p. 891-907. 1989
- 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
- Pizo, M. A. *et al.* Frugivory in cotingas of the Atlantic Forest of southeast Brazil. **Ararajuba**, v. 10, p. 177-185. 2002
- Pizo, M. A.; Simão, I.; Galetti, M. Diet and flock size of sympatric parrots in the Atlantic Forest of Brazil. **Ornitologia Neotropical**, v. 6, p. 87-95. 1995
- Reid, N. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? **Austral Ecology**, v. 16, p. 457-469. 1991
- Restrepo, C. *et al.* The role of vertebrates in the diversification of New World mistletoes. In: D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (Org.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. London: CABI Publishing, 2002. p. 83-98.
- San Martín-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
- Sargent, S. Seed Fate in a Tropical Mistletoe: The Importance of Host Twig Size. **Functional Ecology**, v. 9, p. 197-204. 1995
- Sigrist, T. **Aves do Brasil uma visão artística**. Vinhedo: Tomas Sigrist, 2005. 672 p.
- Silva, W. R. Ornitorquia em *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra do Japi, estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 48, p. 381-389. 1988
- Snow, B. K.; Snow, D. W. The Feeding Ecology of Tanagers and Honeycreepers in Trinidad. **The Auk**, v. 88, p. 291-322. 1971
- Stiles, E. W. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. **Plant Ecology**, v. 107-108, p. 227-235. 1993

-
- van der Pijl, L. **Principles of dispersal in higher plants**. New York: Springer-Verlag, 1982. 215 p.
- Voss, W. A.; Sander, M. Frutos e sementes vários na alimentação das aves livres. **Trigo e Soja**, v. 58, p. 28-31. 1981
- Watson, D. M. Mistletoe: a keystone resource in forests and woodlands worldwide. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, p. 219-249. 2001
- Wetmore, A. The development of the stomach in the euphonias. **The Auk**, v. 31, p. 458-461. 1914
- Wheelwright, N. T. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology**, v. 66, p. 808-818. 1985
- Willson, M. F.; Whelan, C. J. The Evolution of Fruit Color in Fleshy-Fruited Plants. **The American Naturalist**, v. 136, p. 790. 1990

OBJETIVOS GERAIS

A primeira parte deste trabalho é dedicada à descrição dos padrões fenológicos reprodutivos e de distribuição espacial dos indivíduos de *Rhipsalis* ocorrentes em uma área de Floresta Atlântica do estado de São Paulo. Com base nessas informações, o segundo capítulo é o resultado do direcionamento dos esforços para descrever o sistema de dispersão das sementes do gênero *Rhipsalis*, verificando com especial atenção a possibilidade de especialização na dispersão de suas sementes pelas aves do gênero *Euphonia*.

CAPÍTULO 1

FENOLOGIA E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DO GÊNERO *Rhipsalis* NO PARQUE ESTADUAL DA ILHA DO CARDOSO, CANANÉIA, SP

INTRODUÇÃO

Os eventos fenológicos são resultados imediatos da detecção e resposta adequada de um organismo às características do ambiente (FENNER 1998), mas também dependem das características genéticas da própria espécie (MURFET 1977, WIDÉN 1991). Em áreas temperadas, onde as estações do ano são bem definidas, a fenologia de toda a comunidade vegetal apresenta um padrão amplamente similar entre os anos, de modo que a reprodução das espécies é limitada pelos períodos de frio extremo e neve, embora algumas espécies consigam florescer nesse período (RATHCKE e LACEY 1985). Em geral, a fenologia da comunidade de regiões temperadas apresenta certo grau de sincronia e marcada sazonalidade, uma vez que as baixas temperaturas e a precipitação escassa são fatores restritivos ao crescimento e reprodução da maioria das espécies vegetais (VAN SCHAİK *et al.* 1993, MORELLATO *et al.* 2000). Nesses ambientes sazonais, a temperatura e a precipitação são alguns dos fatores determinantes da fenologia das plantas (FRANKIE *et al.* 1974, OPLER *et al.* 1980, VAN SCHAİK *et al.* 1993, SMITH-RAMIREZ e ARMESTO 1994, FENNER 1998). Estudos demonstram que a fenologia reprodutiva da comunidade vegetal desses ambientes depende de fatores ecológicos como a presença de predadores, polinizadores e dispersores de sementes (WIDÉN 1991, VAN SCHAİK *et al.* 1993, SMITH-RAMIREZ e ARMESTO 1994) e das características fisiológicas das espécies ou indivíduos (RATHCKE e LACEY 1985, WIDÉN 1991, LARCHER 2004, BORCHERT *et al.* 2005), além de sofrer influência de variáveis ambientais como a irradiação e o comprimento do dia (WRIGHT e SCHAİK 1994, MORELLATO *et al.* 2000, RIVERA e BORCHERT 2001, RIVERA *et al.* 2002, BOLLEN e DONATI 2005). Em oposição, em um ambiente pouco sazonal como a Floresta Atlântica, com temperaturas elevadas e precipitação abundante ao longo de todo o ano (FENNER 1998, MORELLATO e HADDAD 2000), a ocorrência de padrões fenológicos ao longo do ano é bastante variável entre as espécies (NEWSTROM *et al.* 1994). Especificamente nas áreas próximas ao equador (latitude 0), onde o comprimento do dia é praticamente constante o ano todo, estudos demonstram que a intensidade da radiação solar é uma das principais características ambientais utilizadas pelos organismos como sinalização para suas atividades fenológicas (VAN SCHAİK *et al.* 1993, WRIGHT e SCHAİK 1994, THOMAS e VINCE-PRUE 1997, YEANG 2007). À medida que nos distanciamos do equador, o comprimento do

dia passa a apresentar maior variação ao longo do ano, de modo a representar maior influência sobre a fenologia das plantas (VAN SCHAIK *et al.* 1993, WRIGHT e SCHAIK 1994). Diferentemente do esperado, diversas espécies dessas áreas pouco sazonais apresentam sazonalidade fenológica e alta sincronia entre as fenofases (OPLER *et al.* 1980, MORELLATO *et al.* 2000, WHEELWRIGHT 2000), embora Hilty (1980) tenha observado um padrão não-sazonal na Colômbia. Variações desse padrão, no entanto, podem ocorrer devido às diferentes estratégias reprodutivas empregadas pelas espécies da comunidade vegetal além da influência de fatores filogenéticos (KOCHMER e HANDEL 1986, FENNER 1998) e dos fatores ecológicos supracitados. Ainda, a composição da comunidade com relação às diferentes formas de vida das plantas que a constituem, como as ervas, epífitas, lianas, hemiepífitas, arbustos e árvores, também é um fator de grande influência sobre o seu padrão fenológico (CROAT 1975, MONASTERIO e SARMIENTO 1976, MORELLATO e LEITÃO-FILHO 1996). No caso particular das epífitas e lianas, Nadkarni e Matelson (1989) e Morellato e Leitão-Filho (1996) afirmam que essas plantas possuem grande importância para a manutenção da fauna de frugívoros nas regiões em que realizaram seus estudos. Esses autores compararam os períodos de frutificação de epífitas e lianas em relação aos seus forófitos (árvores e arbustos) e concluíram que estas espécies fornecem recursos aos frugívoros em períodos distintos de seus forófitos e do restante da comunidade vegetal. Considerando que plantas de diferentes hábitos podem apresentar padrões fenológicos distintos, ao descrever a fenologia de toda uma comunidade, os pesquisadores devem ter cautela, uma vez que nesse nível de abordagem, os padrões fenológicos próprios de cada espécie estão mesclados, podendo levá-los a resultados ambíguos e interpretações equivocadas (OPLER *et al.* 1980).

Além das diferenças fenológicas, as plantas também podem apresentar adaptações fisiológicas adequadas ao hábito que possuem e ao micro-ambiente que habitam (MAJEROWICZ 2008). Espécies mais adaptadas a condições de grande iluminação e temperaturas elevadas apresentam, em geral, metabolismo fotossintético do tipo C_4 , espécies que habitam regiões mais sombreadas e de temperaturas mais amenas, como as florestas tropicais, em geral apresentam metabolismo do tipo C_3 e as espécies sujeitas a secas periódicas ou substratos pobres em nutrientes, apresentam metabolismo do tipo CAM (sigla em inglês para Metabolismo Ácido das Crassuláceas, LARCHER 2004). Também deve ser mencionado que existem plantas de metabolismos intermediários aos já mencionados: C_3 - C_4 , C_3 -CAM e C_4 -CAM (LARCHER 2004). Em geral, as epífitas não-lenhosas apresentam metabolismo do tipo CAM e, por esse motivo, necessitam de boa quantidade de luz para seu

desenvolvimento e apresentam crescimento muito lento (BENZING 1990). Até o momento, os estudos mostram que todas as espécies da família Cactaceae apresentam metabolismo do tipo CAM, exceto por raras exceções que apresentam metabolismo do tipo C₃-CAM (BENZING 1990, MANZANO 2008).

Para se estabelecer no ambiente, as epífitas dependem inicialmente da disponibilidade de locais sobre outras plantas para se fixar (BENZING 1990, NIEDER e KRAUSE 2001). Em geral, as árvores de maior idade e porte são os indivíduos da comunidade mais prováveis de serem colonizados por epífitas, uma vez que podem se encontrar no ambiente a mais tempo e apresentam uma maior superfície para a deposição das sementes das epífitas após sua dispersão (JOHANSSON 1974, CATLING *et al.* 1986, HIETZ e HIETZ-SEIFERT 1995). Adicionalmente, a distribuição espacial das epífitas varia de acordo com as características estruturais dos forófitos, como rugosidade do súber, arquitetura da copa e a produção de substâncias alelopáticas (BENNETT 1987, BENZING 1990, GOTTSBERGER e MORAWETZ 1993, ZOTZ e VOLLRATH 2003). As características micro-ambientais também são importantes na determinação da distribuição das epífitas, dentre as quais podem ser destacados o gradiente de temperatura, luminosidade e umidade existente entre os estratos da floresta (BENNETT 1987, LARCHER 2004), o grau de exposição ao vento e a disponibilidade de matéria orgânica em decomposição sobre os forófitos, cuja composição é muito similar ao solo da floresta (MOFFETT 2000, PUTZ 2000, NIEDER e KRAUSE 2001). Outro fator importante na distribuição espacial das epífitas é a existência prévia de briófitas e líquens colonizando os forófitos, os quais oferecem melhores condições de umidade e disponibilidade de nutrientes às sementes das epífitas vasculares que venham a ser depositadas nesse local (BENNETT 1987, BENZING 1990, HIETZ e HIETZ-SEIFERT 1995, ZOTZ e VOLLRATH 2003).

A família Cactaceae se distribui predominantemente pelas regiões tropical e subtropical do continente americano e apresenta cerca de 115 espécies com hábito epifítico, distribuídas entre 18 gêneros (BARROSO 1978, CRONQUIST 1988, BENZING 1990). Uma exceção à distribuição geográfica da família é o gênero *Rhipsalis* Gärtner (1788), o único representante da família cuja distribuição geográfica ultrapassa os limites do continente americano, sendo encontrado também na África, Índia e Sri-Lanka, locais aos quais provavelmente chegou através da dispersão de suas sementes por aves frugívoras (BAKER 1972 *apud* MABERLEY 1975, VAN DER PIJL 1982, ANDRADE e NOBEL 1997). Barthlott e Taylor (1995) realizaram uma ampla revisão da sistemática da tribo Rhipsalideae da família Cactaceae e sugeriram adequações taxonômicas de algumas espécies, inclusive

dentro do gênero *Rhipsalis*. Atualmente, Calvente *et al.* e Buzato *et al.* estão trabalhando para obter uma sistemática mais precisa para o gênero *Rhipsalis*, em trabalhos envolvendo técnicas de filogenia molecular e experimentos de biologia floral. Lombardi (1991, 1995) registrou 21 espécies do gênero no estado de São Paulo, no entanto esse número não representa fielmente o cenário atual, frente às recentes alterações propostas para a taxonomia do gênero por Barthlott e Taylor (1995).

As espécies do gênero *Rhipsalis* são holoepífitas, ou seja, utilizam outras plantas apenas como substrato de fixação, mas também podem ser encontradas fixadas diretamente sobre rochas ou enraizadas no solo após se desprender do forófito (BENZING 1990, LOMBARDI 1991, 1995, *observação pessoal*). Morfologicamente, *Rhipsalis* em geral apresenta folhas reduzidas a escamas paleáceas diminutas ou ausentes, flores pequenas em relação às demais espécies da família e frutos do tipo bacáceo, com polpa sucosa e viscosa, contendo várias sementes pequenas (BARTHLOTT e TAYLOR 1995, LOMBARDI e MOTTA-JR. 1995). Suas raízes capturam os nutrientes necessários de forma mais ou menos contínua nas fissuras existentes no forófito ou no húmus suspenso e, apesar da grande tolerância à estiagem, segundo Benzing (1990) as espécies desse gênero nunca colonizam os galhos e troncos com exposições mais severas ao sol.

Apesar do grande volume de trabalhos taxonômicos sobre o gênero *Rhipsalis*, Nadkarni e Matelson (1989) destacam que existem poucos dados a respeito da fenologia dessa e de outras epífitas. A comparação da fenologia de diferentes espécies de uma mesma família, ocorrendo no mesmo hábitat, pode auxiliar na compreensão dos fatores reguladores dessas fenofases (MARTIN-GAJARDO e MORELLATO 2003, MORELLATO 2003). Além disso, esses estudos são fundamentais para avaliar quais, em que quantidade e quando os frutos estão disponíveis para os frugívoros em uma determinada área (GALETTI *et al.* 2004). Para a realização de trabalhos que enfocam aspectos ecológicos como a frugivoria, conhecer previamente a fenologia das espécies vegetais envolvidas é, portanto, indispensável, uma vez que a sincronia do ciclo reprodutivo das plantas afeta diretamente as espécies animais que dependem dos recursos que elas fornecem (NEWSTROM *et al.* 1994, WHEELWRIGHT 2000).

OBJETIVOS

Este capítulo tem como objetivo geral descrever os padrões fenológicos reprodutivos e o padrão de distribuição espacial de três espécies do gênero *Rhipsalis* ocorrentes no PEIC. Especificamente, este capítulo responde às seguintes questões:

- 1) Quando ocorre a floração e a frutificação das espécies de *Rhipsalis* no PEIC?
- 2) As fenofases reprodutivas das espécies são sazonais?
- 3) Há relação entre as variáveis climáticas (temperatura, precipitação e comprimento do dia) e as fenofases reprodutivas das espécies de *Rhipsalis*?
- 4) Existe sobreposição na frutificação de *Rhipsalis* e de seus forófitos?
- 5) Como os indivíduos de *Rhipsalis* estão distribuídos vertical e horizontalmente no PEIC?

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), localizado no extremo sul do litoral do estado de São Paulo, no município de Cananéia (25°03'S, 47°54'W). O PEIC possui cinco comunidades tradicionais (SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE 2008), cada qual compondo uma região núcleo do parque, que corresponde a uma ilha continental com regiões dominadas por floresta atlântica, dunas, mangues e restingas bastante preservadas, com uma área total aproximada de 22.500 ha (BARROS *et al.* 1991). A topografia do PEIC é bastante montanhosa, sendo a região central da ilha dominada por um maciço que atinge cerca de 750 m de altitude. Este estudo foi realizado no Núcleo Perequê, situado ao norte do parque, em uma área coberta por floresta de transição restinga-encosta (COUTO e CORDEIRO 2005).

O PEIC apresenta clima do tipo megatérmico, superúmido, sem estação seca definida e com grande quantidade de chuvas durante o verão (FUNARI *et al.* 1987). A figura 1 apresenta o climatograma de Walter para o do município de Cananéia (distante cerca de 8 Km da área de estudo) durante o período de 1956 a 1985 (dados obtidos pelo Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo e extraídos de STAGGEMEIER 2008). A figura 2 apresenta os dados climáticos do PEIC durante o período do estudo. Os dados foram obtidos por uma estação climatológica pertencente à Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo (ESALQ – USP, Projeto Parcelas Permanentes – Biota Fapesp) localizada na área de estudo e cedidos para este estudo pelo Professor Paulo C. Sentelhas desta mesma instituição.

A flora do PEIC já foi bastante estudada, com a produção de uma flora geral por Barros *et al.* (1991), guias de identificação das árvores da restinga por Couto e Cordeiro (2005) e por Sampaio *et al.* (2005) e com a produção de teses e dissertações enfocando fenologia, frugivoria e dispersão de sementes (CASTRO 2001, 2007, CAZETTA 2008, STAGGEMEIER 2008). A fauna da ilha apresenta diversas espécies de mamíferos de médio porte, sendo frequentes os registros de cachorros-do-mato (*Cerdocyon thous*), capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), queixadas (*Tayassu pecari*), cutias (*Dasyprocta azarae*) e bugios (*Alouatta fusca*). Além disso, várias espécies de aves ameaçadas de extinção vivem no parque, dentre as quais a jacutinga (*Aburria jacutinga*), o sabiá-pimenta (*Carpornis melanocephala*), a saíra-sapucaia (*Tangara peruviana*), o saí-de-pernas-pretas (*Dacnis nigripes*), a maria-da-restinga (*Phylloscartes kronei*) e o papagaio-da-cara-roxa (*Amazona brasiliensis*).

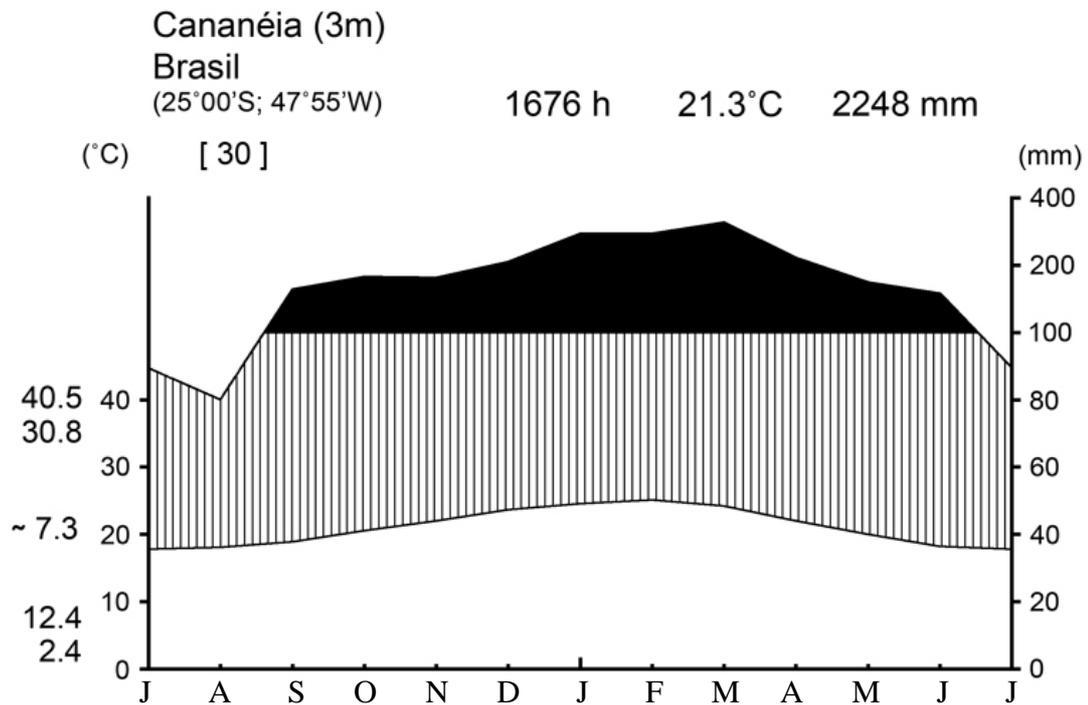


Figura 1. Climatograma de Walter para o município de Cananéia, referente ao período de 1956 a 1985 (extraído de Staggemeier 2008).

Fenologia

Para as observações fenológicas, foram marcados todos os indivíduos do gênero *Rhipsalis* encontrados ao longo de cerca de 2000 m de trilhas pré-existentes na área de estudo. Ao todo foram encontrados 178 indivíduos, distribuídos entre três espécies (figura 3): *R. pachyptera* (n=25), *R. teres* (n=59) e *R. baccifera* (n=94). O forófito de cada indivíduo de *Rhipsalis* (n=112) recebeu uma placa de alumínio numerada de identificação e, nos casos em que havia mais de um indivíduo de *Rhipsalis* sobre o mesmo forófito, cada epífita foi individualizada pela sua localização sobre a planta. Todos os indivíduos marcados e seus respectivos forófitos foram observados com binóculos 10x50 para o registro das seguintes fenofases reprodutivas: 1) botão floral; 2) flor em antese; 3) fruto verde; 4) fruto maduro. Para os indivíduos de *Rhipsalis*, a intensidade de cada fenofase foi obtida pela contagem direta da produção de cada indivíduo (CHAPMAN *et al.* 1992) e para os forófitos a metodologia utilizada foi a de presença ou ausência das fenofases (GALETTI *et al.* 2004). Todas as observações fenológicas foram realizadas mensalmente entre setembro de 2006 e fevereiro de 2008.

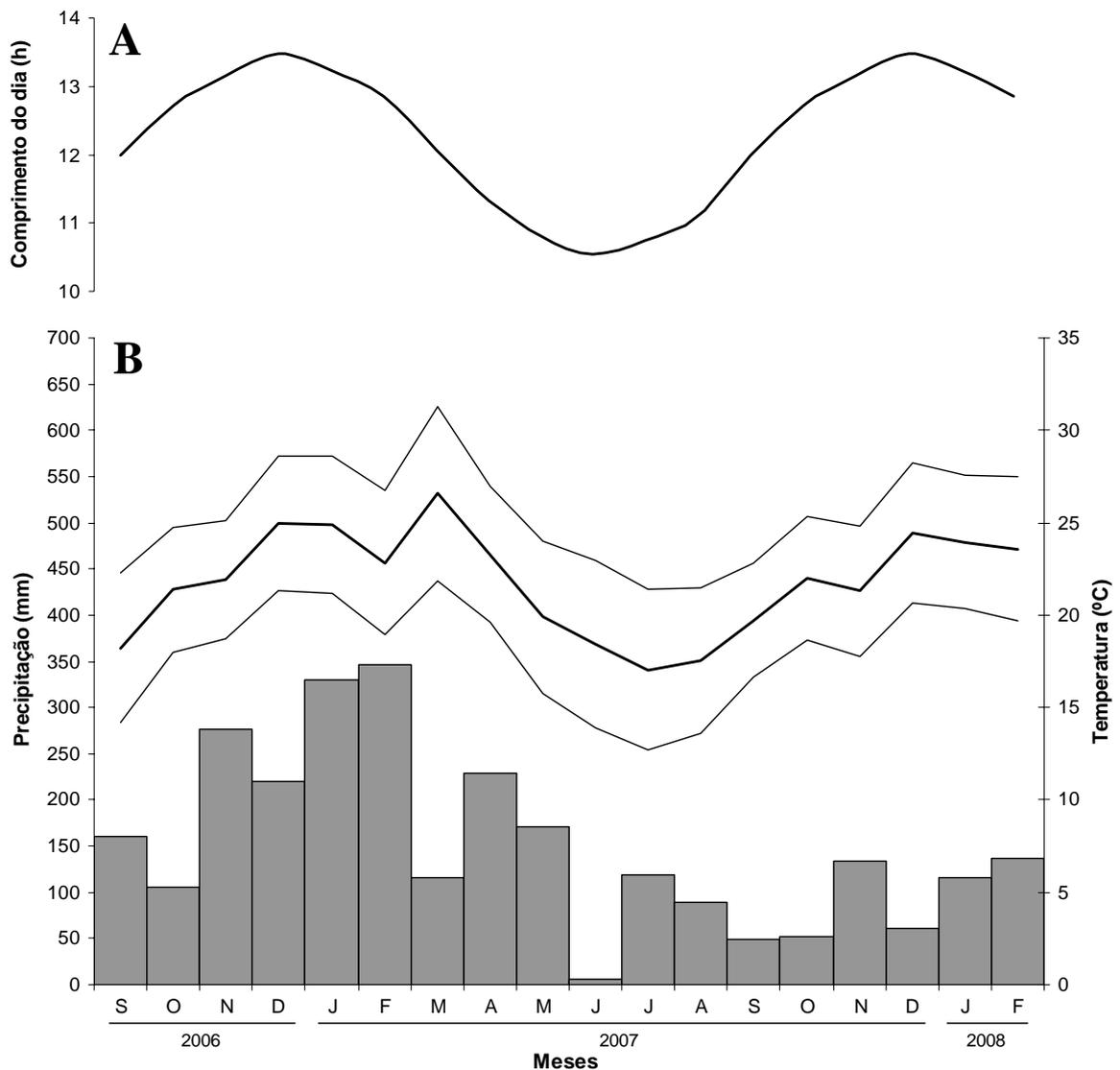


Figura 2. A) Diagrama de comprimento do dia ao longo do ano para a latitude 23° S. B) Precipitação total mensal (barras) e temperaturas mensais mínimas (linha superior), médias (linha central) e máximas (linha inferior) registradas no PEIC durante o período de setembro de 2006 a fevereiro de 2008 (Fonte: ESALQ-USP, cedidos por P. C. Sentelhas).

Distribuição espacial

Para caracterizar a distribuição dos indivíduos de *Rhipsalis* no PEIC, sempre que possível foram registradas cinco variáveis referentes aos forófitos e aos locais de estabelecimento de cada indivíduo: 1) altura estimada do forófito, em metros (n=156); 2) diâmetro em centímetros do forófito à altura do peito (DAP), obtido através do perímetro do tronco a 1,5 m de altura (n=108); 3) altura estimada do indivíduo de *Rhipsalis* em relação ao solo, em metros (n=160); 4) local de estabelecimento sobre o forófito (forquilha, galho, ou tronco; n=172); 5) presença ou ausência de outras epífitas vasculares no ponto de ancoragem

do indivíduo de *Rhipsalis* no forófito (n=84). Para os indivíduos de *Rhipsalis* também foi registrada a zona do forófito em que cada indivíduo de *Rhipsalis* se encontrava, baseado no esquema de Zonas de Johansson (1974) e adaptado por Zotz (2007). Os forófitos, árvores ou arbustos, foram divididos em zonas de condições ambientais semelhantes e pré-definidas (seguindo KRÖMER *et al.* 2007): 1) tronco do forófito (zona de menores variações de umidade e temperatura, porém com baixa incidência de luz solar; semelhante às zonas I e II de Johansson); 2) copa interna (zona com umidade e temperatura pouco variáveis e com grande incidência de luz solar indireta; zonas III e IV de Johansson); 3) copa externa (zona com umidade e temperaturas sujeitas a grandes variações diárias e exposta a grande intensidade de luz solar direta; zona V de Johansson).

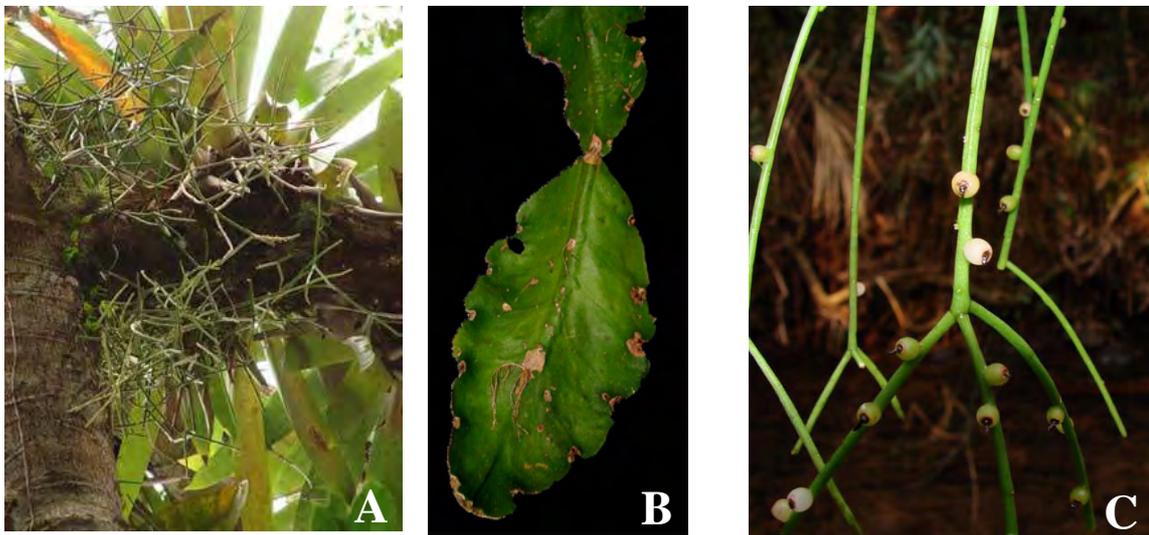


Figura 3. Espécies de *Rhipsalis* amostradas no PEIC. A) *R. baccifera*; B) *R. pachyptera*; C) *R. teres*.

Parcelas de 20x10 m (n=30) foram construídas para descrever a distribuição horizontal dos indivíduos de *Rhipsalis* na área. As parcelas foram distribuídas perpendicularmente ao longo das trilhas de pesquisa, respeitando a distância mínima de 20 m para a trilha e de 50 m entre as parcelas. Durante cerca de 30 minutos e com o auxílio de binóculos 10x50, foi feita a busca ativa por indivíduos de *Rhipsalis* existentes em todas as árvores e os galhos localizados dentro da projeção da área das parcelas na copa da floresta. Todos os indivíduos de *Rhipsalis* encontrados foram identificados ao nível de espécie e tiveram suas distribuições caracterizadas pelas seis variáveis ambientais listadas acima, sempre que possível. O DAP de todas as árvores e arbustos existentes no interior da parcela e com altura superior a 3,0 m foi obtido como representação do DAP da comunidade.

Análise dos dados

Devido à duração efêmera da antese das flores de *Rhipsalis*, para a descrição da fenologia referente ao gênero e às espécies, as fenofases botão floral e antese floral foram agrupadas em uma nova fenofase, denominada floração. De acordo com a proporção de indivíduos em atividade reprodutiva, cada fenofase foi classificada como assincrônica (menos de 20% dos indivíduos em atividade no mês de pico da fenofase), pouco sincrônica (entre 20 e 60% dos indivíduos em atividade) ou altamente sincrônica (acima de 60% dos indivíduos), de acordo com o proposto por Bencke e Morellato (2002).

e de Métodos de análise estatística circular foram utilizados para obter as datas médias de início e pico de cada fenofase, para cada espécie e para o gênero. No caso específico dos forófitos, apenas as datas médias de início das fenofases foram calculadas. Para as análises, as datas de início e pico de cada fenofase, de cada indivíduo, foram transformadas em ângulos, sendo 0° equivalente ao dia 1° de janeiro e 360° equivalente ao dia 31 de dezembro. Para verificar a sazonalidade das fenofases foi utilizado o teste de distribuição circular Z de Rayleigh, como em Morellato *et al.* (2000). Para verificar a ocorrência de sobreposição na oferta de frutos de *Rhipsalis* e de seus forófitos aos frugívoros foi realizado o teste não-paramétrico U^2 de Watson utilizando os ângulos de início da fenofase fruto maduro desses dois grupos. Para este teste, foram considerados apenas os casos em que havia o registro da data de início da fenofase, tanto dos indivíduos de *Rhipsalis* quanto de seus respectivos forófitos e apenas os forófitos com síndrome de dispersão zoocórica (n=28). Todas as análises foram realizadas no programa Oriana v. 2.01 (KOVACH 2006).

Testes de correlação de Spearman foram realizados para verificar a relação entre as variáveis climáticas e a intensidade das fenofases reprodutivas de *Rhipsalis*. Uma vez que o comprimento do dia e a temperatura média mensal do período apresentaram correlação significativa e positiva entre si ($r^2=0,7277$; $p=0,0006$), apenas os valores de comprimento do dia e de precipitação mensal total foram utilizados nas correlações.

O índice de dispersão de Morisita padronizado (I_p) foi calculado para descrever o padrão de distribuição horizontal dos indivíduos de *Rhipsalis* nas 30 parcelas amostradas (KREBS 1999). O valor do índice varia de -1,0 a +1,0, com intervalo de confiança de 95% entre -0,5 e +0,5. O padrão de distribuição dos indivíduos é denominado aleatório quando I_p é igual a zero, agregado quando $I_p > 0$ e uniforme quando $I_p < 0$.

Para descrever a distribuição vertical dos indivíduos de *Rhipsalis* nos forófitos, de acordo com a distribuição e heterogeneidade das variâncias de cada grupo de dados, os seguintes testes estatísticos foram realizados para as variáveis mencionadas entre parênteses:

1) análise de variância (altura dos forófitos, agrupada por espécie de *Rhipsalis*); 2) Mann-Whitney (comparação entre o DAP dos forófitos e da comunidade); 3) Kruskal-Wallis (DAP dos forófitos, agrupados por espécie de *Rhipsalis*; altura dos *Rhipsalis* ao solo, também agrupada por espécie de *Rhipsalis*); 4) qui-quadrado (dependência com relação: à presença ou ausência de epífitas e às zonas de Johansson). Nos casos em que o teste de Kruskal-Wallis detectou diferenças significativas entre os grupos, o teste *a posteriori* de Dunn foi realizado para a comparação dos pares de grupos. Em situações em que existiam apenas dois grupos a serem comparados, foi utilizado o teste de Mann-Whitney. Todas as análises estatísticas seguiram o proposto por Zar (1999) e foram realizadas pelos pacotes estatísticos JMP v. 5.0.1.2 (SAS INSTITUTE INC. 2003) e SigmaStat v. 3.5.0.54 (SYSTAT SOFTWARE INC. 2006).

RESULTADOS

Padrões gerais

Apesar do curto período de acompanhamento fenológico (18 meses), grande parte dos indivíduos das três espécies de *Rhipsalis* apresentaram ciclo reprodutivo anual (78,7% em *R. baccifera*, 76,0% em *R. pachyptera* e 66,1% em *R. teres*), sendo que vários indivíduos não se reproduziram durante o período das observações (21,3% dos indivíduos de *R. baccifera*, 24,0% de *R. pachyptera* e 33,9% de *R. teres*). De modo geral, a reprodução dos forófitos foi assincrônica, contrastando com o padrão sincrônico de todas as fenofases de *Rhipsalis*. Neste quesito, *R. baccifera* se destacou, apresentando floração altamente sincrônica (68,48% dos indivíduos em atividade no mês de setembro; figura 5A). As fenofases reprodutivas de *Rhipsalis* foram significativamente sazonais. A tabela 1 apresenta as datas médias de início de cada fenofase dos forófitos e de início e pico de cada fenofase do gênero *Rhipsalis* e de suas espécies.

Floração

Apesar do teste de Rayleigh apontar sazonalidade na produção de botões florais e na antese floral dos forófitos, a figura 4A demonstra que há uma produção pequena, porém constante, dessas fenofases ao longo de todo o período do estudo, com leves picos nos meses de novembro e junho. Esse comportamento é refletido no pequeno valor do comprimento do vetor da data média (r), demonstrando que a sazonalidade dessas fenofases é extremamente pequena ou inexistente.

Os indivíduos do gênero *Rhipsalis* do PEIC iniciaram sua floração no mês de janeiro e atingiram o pico da fenofase em setembro (figura 4B), com duração média de $2,05 \pm 1,10$ mês. Embora alguns indivíduos de *R. baccifera* ($n=8$) tenham apresentado os primeiros botões florais e flores entre os meses de janeiro e junho, o início e o pico da floração dessa espécie ocorreram de maneira mais concentrada no mês de setembro (figura 5A). *R. pachyptera* iniciou sua floração em abril e atingiu o pico no mês de maio (figura 5A). Em *R. teres*, a floração teve início no mês de fevereiro e atingiu seu pico em junho (figura 5A).

A produção de botões florais e a antese das flores dos forófitos não apresentaram correlação com nenhum dos fatores climáticos considerados. Já com relação às epífitas, o comprimento do dia correlacionou-se negativa e significativamente com a intensidade da floração das três espécies e do gênero (tabela 2).

Tabela 1. Resultados das análises estatísticas circulares para as fenofases reprodutivas dos forófitos, do gênero *Rhipsalis* e das espécies *R. pachyptera*, *R. teres* e *R. baccifera* (**: $p < 0,05$)

	Botão Floral (início)	Antese Floral (início)	Fruto Verde (início)	Fruto Maduro (início)	
Tamanho amostral (n)	62	51	50	34	
Ângulo médio (μ)	316,425°	317,39°	332,55°	0,827°	
Comprimento do vetor médio (r)	0,47	0,365	0,339	0,437	
Desvio padrão circular	70,399°	81,339°	84,264°	73,711°	
Teste de Rayleigh (Z)	13,701**	6,797**	5,75**	6,497**	
Data média \pm desvio padrão (dias)	15/nov \pm 72	16/nov \pm 83	01/dez \pm 86	01/jan \pm 75	
	Floração (início)	Floração (pico)	Fruto Verde (início)	Fruto Maduro (início)	Fruto Maduro (pico)
Tamanho amostral (n)	123	123	112	112	79
Ângulo médio (μ)	184,191°	203,651°	222,648°	238,412°	335,755°
Comprimento do vetor médio (r)	0,567	0,0575	0,466	0,559	0,625
Desvio padrão circular	61,013°	60,284°	71,768°	61,817°	55,568°
Teste de Rayleigh (Z)	39,576**	40,657**	23,325*	34,969**	30,841**
Data média \pm desvio padrão (dias)	06/jul \pm 60	26/jul \pm 59	14/ago \pm 73	30/ago \pm 63	07/dez \pm 56
Tamanho amostral (n)	15	15	14	14	6
Ângulo médio (μ)	123,114°	128,465°	142,656°	164,390°	288,327°
Comprimento do vetor médio (r)	0,979	0,976	0,947	0,843	0,968
Desvio padrão circular	11,787°	12,544°	18,823°	33,466°	14,545°
Teste de Rayleigh (Z)	14,378**	14,298**	12,568**	9,953**	5,626**
Data média \pm desvio padrão (dias)	05/mai \pm 12	11,mai \pm 12	25,mai \pm 19	16/jun \pm 34	20/out \pm 15
Tamanho amostral (n)	31	31	30	30	17
Ângulo médio (μ)	118,873°	139,815°	141,349°	173,409°	224,915°
Comprimento do vetor médio (r)	0,741	0,792	0,765	0,814	0,680
Desvio padrão circular	44,334°	39,150°	41,920°	36,754°	50,276°
Teste de Rayleigh (Z)	17,035**	19,435**	17,565**	19,880**	7,871**
Data média \pm desvio padrão (dias)	01/mai \pm 43	22/mai \pm 38	24/mai \pm 43	25/jun \pm 37	16/ago \pm 51
Tamanho amostral (n)	77	77	68	68	56
Ângulo médio (μ)	216,633°	236,454°	260,910°	272,751°	352,694°
Comprimento do vetor médio (r)	0,817	0,868	0,849	0,873	0,925
Desvio padrão circular	36,461°	30,544°	32,776°	29,874°	22,647°
Teste de Rayleigh (Z)	51,359**	57,952**	49,022**	51,814**	47,900**
Data média \pm desvio padrão (dias)	08/ago \pm 36	28/ago \pm 30	22/set \pm 33	04/out \pm 30	24/dez \pm 23
					05/jan \pm 22

Frutos verdes

Assim como na floração, apesar da significância do teste de Rayleigh, o pequeno comprimento do vetor médio (r) indica que a produção de frutos verdes pelos forófitos é muito pouco sazonal. Os forófitos produziram frutos verdes continuamente e com baixa intensidade ao longo de todo o ano, com um ligeiro pico no mês de dezembro (figura 4A).

Com relação ao gênero *Rhipsalis*, os indivíduos iniciaram uma produção discreta de frutos verdes a partir do mês de março, atingindo o pico de atividade em outubro (figura 4B). Os indivíduos apresentaram esta fenofase, em média, por $3,38 \pm 1,65$ mês. Para as espécies, a produção de frutos verdes em *R. baccifera* teve início em abril e pico no mês de outubro (figura 5B). Em *R. pachyptera*, os primeiros frutos verdes foram observados em maio e o pico da produção ocorreu em junho (figura 5B) e, em *R. teres*, o início da produção ocorreu em março e o pico em julho (figura 5B).

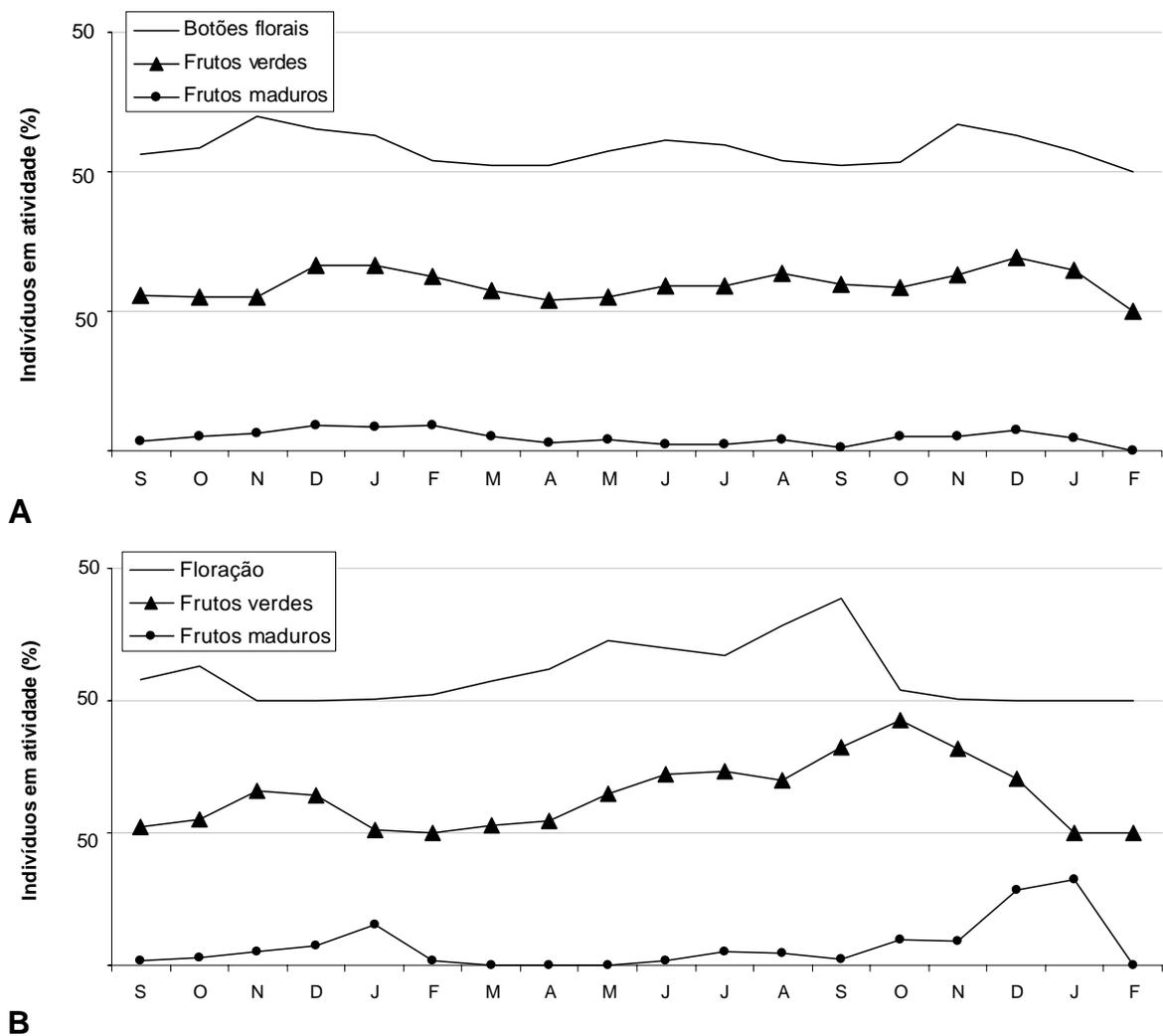


Figura 4. Diagrama das fenofases reprodutivas dos forófitos (A) e do gênero *Rhipsalis* (B).

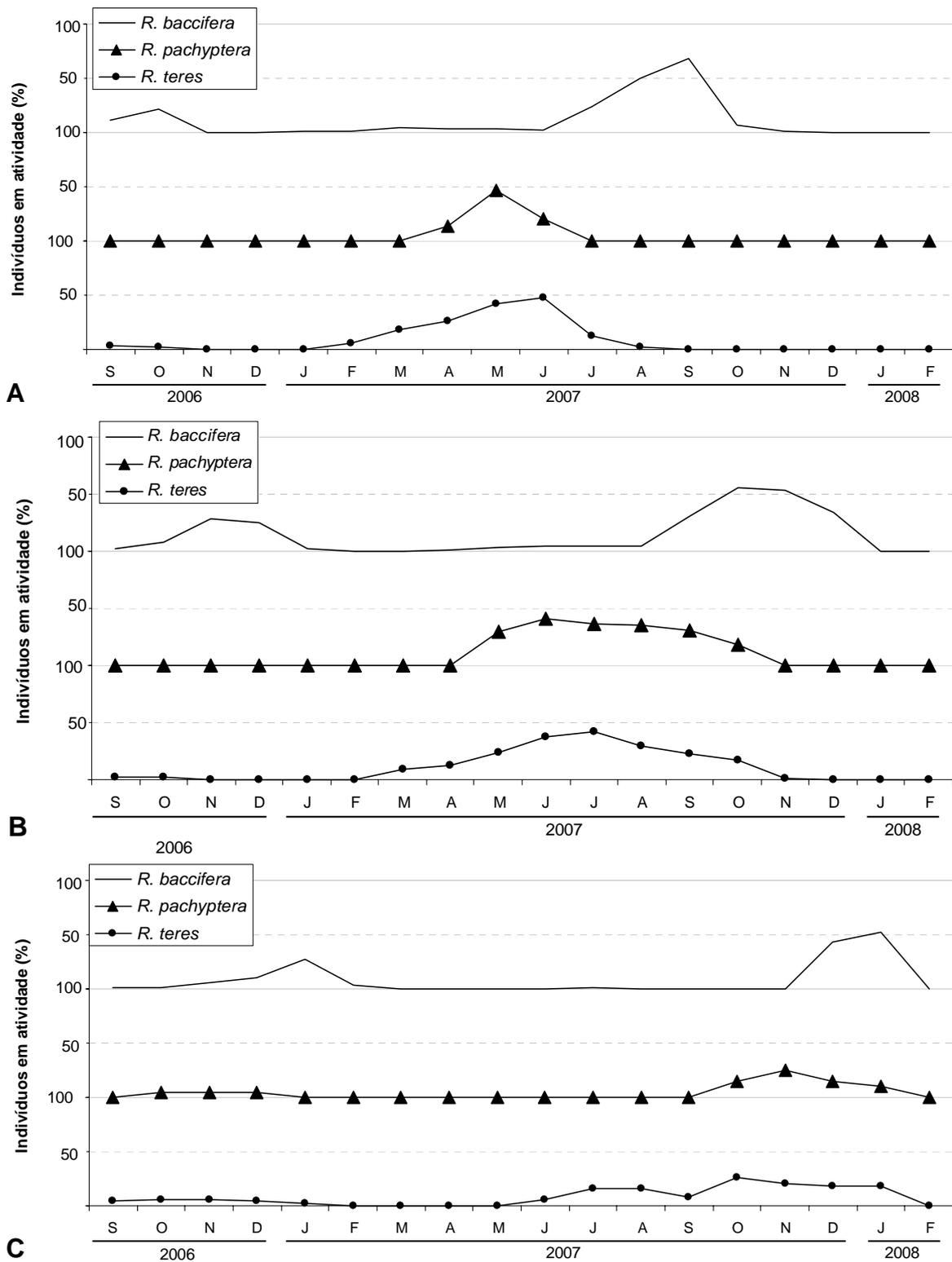


Figura 5. Diagrama das fenofases reprodutivas de três espécies de *Rhipsalis* no PEIC. A) Floração; B) Frutos verdes; C) Frutos maduros.

Não foram verificadas correlações entre a produção de frutos verdes pelos forófitos e as variáveis climáticas consideradas. Para o gênero *Rhipsalis* e para as espécies *R. pachyptera* e *R. teres*, a produção de frutos verdes foi maior durante os meses menos chuvosos, sendo que para as duas espécies o pico da fenofase também se relacionou com os períodos em que os dias são mais curtos. *R. baccifera* não apresentou correlação entre a fenofase fruto verde e as variáveis climáticas.

Tabela 2. Resultados das correlações de Spearman entre as variáveis climáticas e a intensidade das fenofases dos forófitos, do gênero e de três espécies de *Rhipsalis* (CD: comprimento do dia; P: precipitação mensal total; as correlação significativa estão destacadas em negrito)

		Botão floral	Antese floral	Floração	Fruto verde	Fruto maduro
Forófitos	CD	0,0818 ^a (0,7469) ^b	-0,0332 (0,8959)	-	0,2779 (0,2642)	0,5537 (0,0171)
	P	-0,0361 (0,8868)	-0,1914 (0,4467)	-	0,0972 (0,7013)	0,3731 (0,1272)
Gênero	CD	-	-	-0,8536 (<0,0001)	-0,1110 (0,6610)	0,5281 (0,0243)
	P	-	-	-0,4335 (0,0723)	-0,516 (0,0284)	-0,2500 (0,3171)
<i>R. baccifera</i>	CD	-	-	-0,7588 (0,0003)	0,2066 (0,4109)	0,6691 (0,0024)
	P	-	-	-0,3461 (0,1594)	-0,3371 (0,1713)	0,3495 (0,1551)
<i>R. pachyptera</i>	CD	-	-	-0,5529 (0,0173)	-0,7139 (0,0009)	0,6598 (0,0029)
	P	-	-	0,0530 (0,8345)	-0,6035 (0,0080)	-0,1633 (0,5174)
<i>R. teres</i>	CD	-	-	-0,7863 (0,0001)	-0,7988 (<0,0001)	0,1496 (0,5536)
	P	-	-	-0,2891 (0,2447)	-0,5624 (0,0151)	-0,6017 (0,0082)

a: Valor do coeficiente de Spearman;

b: Valor de p ao nível de significância de 0,05.

Frutos maduros

Assim como nas demais fenofases descritas anteriormente, os forófitos apresentaram sazonalidade muito fraca, com frutos maduros presentes ao longo de todo o ano e com uma atividade pouco mais intensa nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro (figura 4A).

O gênero *Rhipsalis* apresentou os primeiros frutos maduros em junho e pico de atividade em janeiro (figura 4B). Em média, os indivíduos apresentaram frutos maduros por $2,26 \pm 1,50$ mês. Dentre as duas estações reprodutivas observadas para *R. baccifera*, a estação de 2006 teve início mais precoce (setembro), em relação à estação de 2007 (início em dezembro). No entanto, em ambas as estações, o pico de frutos maduros desta espécie ocorreu em janeiro (figura 5C). Em julho de 2007 alguns indivíduos da espécie apresentaram frutos maduros, provavelmente resultantes da polinização das poucas flores produzidas entre janeiro e junho, portanto fora do período de maior atividade da espécie. Frutos maduros foram registrados para *R. pachyptera* a partir do mês de outubro, com pico em novembro (figura 5C) e, para *R. teres* o início da fenofase ocorreu em junho e o pico em outubro (figura 5C).

Comparando as datas de início desta fenofase entre os indivíduos de *Rhipsalis* e seus forófitos, não houve um deslocamento temporal significativo entre eles (Watson $U^2=0,139$; g.l.=27 e 27; $p>0,10$). Os forófitos produziram mais frutos maduros nos meses com dias mais longos, mesmo padrão registrado para o gênero e para duas espécies – *R. baccifera* e *R. pachyptera*. *R. teres* apresentou um comportamento distinto das demais espécies, apresentando maior intensidade de frutos maduros no período do ano com dias mais curtos.

Distribuição espacial

A altura e o DAP dos forófitos considerados foram superiores à média da comunidade da área (altura: $U=116,66$; g.l.=1; $p<0,0001$; DAP: $U=112,08$; g.l.=1; $p<0,0001$). Os forófitos possuem, em média, $20,69 \pm 5,16$ m de altura, e não houve diferenças significativas entre as alturas dos forófitos de cada espécie de *Rhipsalis* ($F=1,2403$; g.l.=2; $p=0,2922$). No entanto, *R. baccifera* está estabelecida em forófitos com DAP significativamente maior do que *R. teres* (figura 6). Com relação à distribuição dos indivíduos ao longo do ambiente, o índice padronizado de Morisita (I_p) indica que os indivíduos apresentam padrão agregado de distribuição, tanto em nível genérico quanto em nível específico, com cerca de 95% de confiança ($I_p=0,535$ para o gênero; $I_p=0,548$ para *R. pachyptera* e $I_p=0,551$ para *R. baccifera* e $I_p=0,580$ para *R. baccifera*). Com relação à posição de estabelecimento dos indivíduos sobre os forófitos, não há diferenças significativas entre as espécies de *Rhipsalis*, quer seja com relação à altura do estabelecimento (média: $11,68 \pm 5,01$ m; $H=3,2532$; g.l.=2; $p=0,1966$) ou

ao local sobre o forófito (forquilha, galho ou tronco; $\chi^2=2,258$; g.l.=4; $p=0,688$). Entretanto, os indivíduos das três espécies ocorrem em maior número associados a outras epífitas (*R. baccifera*: $\chi^2=48,762$; g.l.=1; $p<0,0001$; *R. pachyptera*: $\chi^2=8,167$; g.l.=1; $p=0,004$; *R. teres*: $\chi^2=14,519$; g.l.=1; $p<0,0001$). Com exceção de *R. pachyptera*, cuja distribuição ocorre de modo semelhante entre o tronco e a copa interna dos forófitos ($\chi^2=0,2$; g.l.=1; $p=0,655$), os indivíduos das outras duas espécies são mais frequentes na copa interna (*R. baccifera*: $\chi^2=6,89$; g.l.=2; $p=0,034$; *R. teres*: $\chi^2=19,87$; g.l.=2; $p<0,0001$).

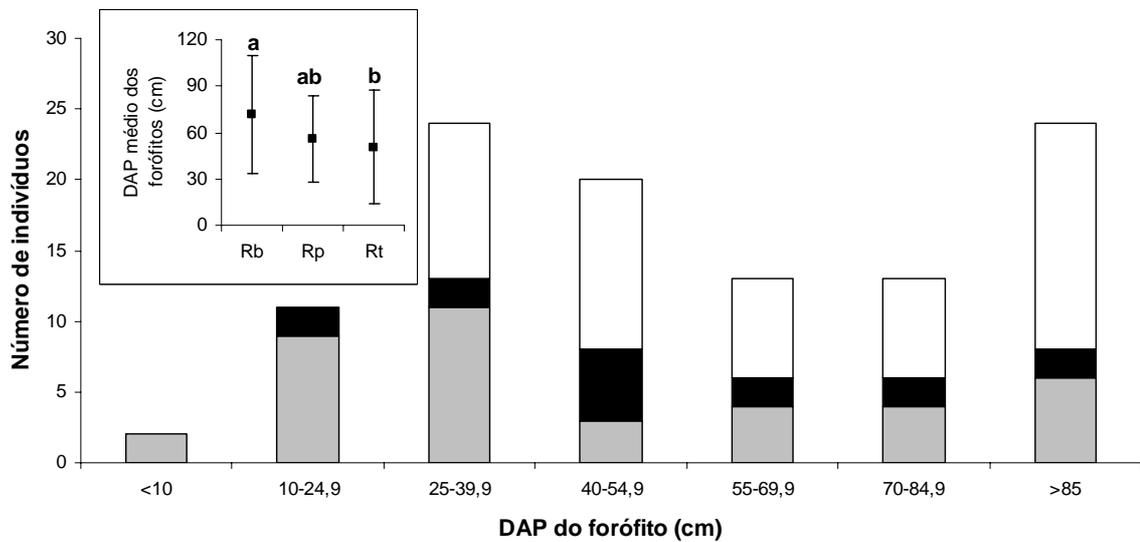


Figura 6. Distribuição das classes de DAP dos forófitos de *Rhipsalis* do PEIC divididos por espécie (*R. baccifera* em branco, *R. pachyptera* em preto e *R. teres* em cinza). No detalhe, o diâmetro médio (pontos) e desvio padrão (linhas verticais) do DAP dos forófitos de cada espécie (Rb: *R. baccifera*; Rp: *R. pachyptera*; Rt: *R. teres*). Letras distintas indicam tamanhos médios significativamente diferentes do DAP dos forófitos das espécies).

DISCUSSÃO

As espécies de *Rhipsalis* apresentaram fenofases sazonais e com certo grau de sincronia no período do estudo. Dentre as variáveis climáticas, o comprimento do dia apresentou a maior relação com a intensidade das fenofases de floração e frutificação das espécies. No entanto, cada espécie apresentou um padrão distinto de resposta a essa variável (correlação negativa ou positiva), de modo que frutos maduros do gênero foram produzidos em diferentes períodos do ano. Quanto à sua distribuição, os indivíduos de *Rhipsalis* do PEIC estão, em sua maioria, agrupados na porção interna da copa dos forófitos. Estes, por sua vez, são as árvores de maior porte da comunidade e geralmente também atuam como substrato para outras hemiepífitas e epífitas vasculares como, por exemplo, samambaias, orquídeas, bromélias, aráceas e figueiras.

Nas últimas décadas, diversos estudos fenológicos têm se preocupado em compreender a influência das variáveis climáticas sobre o ciclo de vida das plantas. Reconhecidamente, em ambientes pouco sazonais como o PEIC, o comprimento do dia é a única sinalização ambiental que apresenta o mesmo padrão de variação ano após ano (THOMAS e VINCE-PRUE 1997, RIVERA e BORCHERT 2001, BORCHERT *et al.* 2005). Além disso, desde os trabalhos pioneiros de Garner e Allard (1920, 1923), os estudos de fisiologia vegetal vêm demonstrando que as plantas podem detectar e responder às mínimas variações fotoperiódicas (LARCHER 2004, VAZ *et al.* 2008). O comportamento das fenofases reprodutivas de *Rhipsalis* acrescenta informações aos demais estudos fenológicos e fisiológicos realizados na região tropical, reforçando mais uma vez o comprimento do dia como o principal estímulo ambiental para a reprodução de grande parte das plantas que ocorrem nessas áreas de clima pouco variável (OPLER *et al.* 1980, MORELLATO *et al.* 2000, RIVERA *et al.* 2002, BOLLEN e DONATI 2005, CREPINSEK *et al.* 2006).

Em contraste com o padrão sazonal de reprodução das epífitas, os forófitos de *Rhipsalis* floresceram e frutificaram ao longo de todo o período do estudo. Esse padrão não-sazonal das fenofases do estrato arbóreo também foi observado no PEIC por Castro (2007), em outras áreas de Floresta Atlântica por Larcher (2004) e em uma área de clima pouco variável da Floresta Tropical da Colômbia por Hilty (1980). A produção contínua de flores e frutos pelos forófitos (ainda que pouco intensa) garante que os polinizadores e dispersores de sementes permaneçam na área, uma vez que há um suprimento contínuo de alimentos (néctar e frutos, JANZEN 1967, FENNER 1998, MORELLATO *et al.* 2000). Em contrapartida, a produção esparsa desses recursos pode diluir as visitas desses agentes polinizadores e dispersores, reduzindo assim a produção e a dispersão de sementes (ZIMMERMAN e

PLEASANTS 1982, ZIMMERMAN e GROSS 1984, RATHCKE e LACEY 1985).

Apesar de não terem sido detectadas influências das variáveis climáticas consideradas sobre a fenologia reprodutiva dos forófitos de *Rhipsalis*, a não-sazonalidade e baixa sincronia observada para esses indivíduos pode ser consequência do nível de abordagem (comunidade de forófitos de *Rhipsalis*) utilizado nas análises (NEWSTROM *et al.* 1994). Uma vez que cada espécie pode apresentar uma resposta fenológica distinta às características ambientais como a precipitação e a intensidade da radiação solar (VAN SCHAİK *et al.* 1993, MORELLATO e LEITÃO-FILHO 1996, FENNER 1998, ADLER e LAMBERT 2008), a influência dos fatores climáticos sobre a fenologia da comunidade de forófitos é, portanto, uma mescla das distintas influências desses fatores sobre cada espécie e indivíduo. Além disso, a fenologia dessa comunidade também é produto da filogenia das espécies consideradas na amostragem (KOCHMER e HANDEL 1986) e das diferentes pressões seletivas que vêm atuando sobre elas como, por exemplo, a atividade de polinizadores, herbívoros e de predadores de sementes (BRODY 1997).

Diferentemente das observações publicadas por Nadkarni e Matelson (1989) e Morellato e Leitão-Filho (1996) com relação à comunidade epifítica e de lianas, o período de frutificação das espécies de *Rhipsalis* do PEIC se sobrepõe ao de seus forófitos, o que poderia sugerir para alguns que este gênero não apresenta grande importância para a manutenção dos frugívoros do PEIC. No entanto, os frutos de algumas plantas possuem componentes nutricionais raramente encontrados em frutos, mas de grande importância para os frugívoros, como o cálcio, o fósforo, o ferro, o manganês e o zinco (JORDANO 2000, LEVEY e DEL RIO 2001). Uma vez que essas informações nutricionais ainda são inexistentes para as espécies de *Rhipsalis*, análises futuras podem verificar a hipótese de que seus frutos sejam fonte de nutrientes essenciais para os frugívoros, de modo que possam constituir importantes recursos para a sobrevivência desses frugívoros.

A fenologia das espécies não depende, no entanto, apenas da influência do clima sobre os indivíduos, mas também das características do microambiente em que os indivíduos estão fixados. É provável que aqueles indivíduos que se encontram fixados em locais restritivos com relação aos recursos necessários ao seu desenvolvimento (por exemplo, luz, umidade e nutrientes) pereçam antes de atingir a maturidade sexual (KRÖMER *et al.* 2007). Com relação ao ambiente epifítico das florestas tropicais, esses recursos geralmente estão distribuídos irregularmente tanto no plano horizontal quanto vertical (FREDEEN e FIELD 1996, LARCHER 2004). Além disso, fatores bióticos como a produção de substâncias alelopáticas pelos forófitos, o transporte das sementes por dispersores secundários, a ação de predadores

de sementes, a ação de patógenos e o número de sementes produzidas pela espécie de epífita também podem afetar negativa ou positivamente a germinação das sementes e o estabelecimento de novos indivíduos (WOLF 1994, KITAJIMA 1996, LARCHER 2004, CARDOSO 2008).

Com relação ao gênero *Rhipsalis*, no PEIC os indivíduos estão horizontalmente agregados e verticalmente estabelecidas principalmente sobre as árvores do dossel da floresta e com grandes valores de DAP. Frente às exigências ambientais das plantas para seu estabelecimento no ambiente e principalmente aos diferentes padrões de luminosidade, temperatura e umidade no interior das florestas tropicais, é esperado que as epífitas não se distribuam aleatoriamente pelo ambiente. De fato, esse padrão também foi registrado para outras espécies de epífitas por Bennett (1987) e Gottsberger e Morawetz (1993). Essas árvores de grande porte são provavelmente as mais antigas da área, de modo que também estão expostas por mais tempo à colonização por epífitas do que as demais árvores (GOTTSBERGER e MORAWETZ 1993, MEHLTRETER *et al.* 2005, ZOTZ 2007). Ao nível de espécie, os resultados mostram que *R. baccifera* está estabelecida em forófitos com maiores DAP em relação a *R. teres*. As árvores com troncos mais largos apresentam, em geral, maior superfície disponível para o acúmulo de matéria orgânica e, caso *R. baccifera* e *R. teres* apresentem necessidades nutricionais distintas para seu estabelecimento, a quantidade de matéria orgânica acumulada sobre o forófito pode ser um fator determinante do padrão de distribuição dessas espécies entre os forófitos. Para verificar esta hipótese, no entanto, são necessários estudos futuros enfocando a fisiologia dessas espécies.

Sobre os forófitos, os indivíduos de *Rhipsalis* encontram-se com maior frequência estabelecidos junto a outras espécies de epífitas, principalmente na região interna da copa (zona IV de Johansson). Estudos de longo prazo devem ser feitos para determinar se os indivíduos de *Rhipsalis* se estabelecem em locais já ocupados por outras epífitas ou se a presença de *Rhipsalis* é o fator que permite a fixação das demais epífitas. É reconhecido, no entanto, que na região interna da copa dos forófitos os indivíduos estão protegidos contra a exposição direta aos raios solares (JOHANSSON 1974, GOTTSBERGER e MORAWETZ 1993), confirmando a observação de Benzing (1990) para o gênero. Ainda assim, nessa região os indivíduos recebem grande quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) através da difusão da luz solar pelas folhas dos forófitos (LARCHER 2004, MANZANO 2008). Na Floresta Atlântica, onde as árvores e arbustos apresentam copas com folhas grandes e dispostas paralelamente ao solo, abaixo da copa do dossel a RFA decresce rapidamente, sendo

que grande parte dessa radiação é absorvida pelas folhas do dossel e subdossel (LARCHER 2004).

Em um estudo envolvendo a fisiologia da germinação e fotossíntese, Manzano (2008) afirma que “*Rhipsalis baccifera* tem potencial para se estabelecer com êxito sobre galhos com diferentes graus de sombreamento e, assim, explorar diferentes microambientes do dossel da floresta mesófila de altitude em Veracruz, México”, desde que a umidade do substrato não represente um fator limitante (ZOTZ e HIETZ 2001), principalmente à germinação das sementes (MANZANO 2008). Mesmo no PEIC, onde a precipitação é sempre elevada, a umidade do ar e a disponibilidade de água nos substratos distribuem-se em um gradiente, sendo maiores próximo ao solo e menores no dossel. Desse modo, assumindo que as demais espécies de *Rhipsalis* apresentam fisiologia semelhante à *R. baccifera*, a abundância de luz no interior das copas do dossel, associada ao menor estresse hídrico (em relação à região externa da copa), justificam a maior frequência de indivíduos de *Rhipsalis* nessa região das copas do dossel. Além disso, as forquilhas, galhos e cavidades existentes no súber das árvores e forófitos são locais onde frequentemente ocorre acúmulo de matéria orgânica em decomposição, cujas características nutricionais e fisicoquímicas são extremamente importantes para a fixação e estabelecimento das epífitas neste ambiente restritivo (BOHLMAN *et al.* 1995, NADKARNI *et al.* 2002).

Os resultados deste trabalho atingiram os objetivos propostos, ampliando os conhecimentos sobre a fenologia e a distribuição espacial de algumas espécies de *Rhipsalis*. Em adição aos novos dados fenológicos apresentados para as três espécies de *Rhipsalis* do PEIC, os dados deste capítulo evidenciam a fenologia como uma importante ferramenta para a diferenciação de duas espécies morfológicamente semelhantes de *Rhipsalis*: *R. teres* e *R. baccifera*. Apesar da floração e da produção de frutos verdes ocorrerem simultaneamente em ambas espécies, *R. teres* apresenta frutos maduros no período menos chuvoso (junho), muito antes de *R. baccifera*, cujos frutos iniciam sua maturação apenas na estação mais chuvosa (dezembro). Ainda que os indivíduos de *Rhipsalis* sejam mais frequentes na região interna da copa das árvores do dossel, o gênero revelou grande plasticidade com relação ao gradiente de luz, umidade e amplitude térmica, de modo que seus indivíduos podem se estabelecer desde a extremidade das árvores do dossel até a base do tronco das árvores do subbosque.

REFERÊNCIAS

- Adler, G. H.; Lambert, T. D. Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. **Plant Species Biology**, v. 23, p. 9-17. 2008
- Andrade, J. L.; Nobel, P. S. Microhabitats and Water Relations of Epiphytic Cacti and Ferns in a Lowland Neotropical Forest. **Biotropica**, v. 29, p. 261-270. 1997
- Barros, F. *et al.* **Flora fanefogâmica da Ilha do Cardoso - caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes**. São Paulo: Instituto de Botânica, 1991. 184 p.
- Barroso, G. M. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. São Paulo: LTC/EDUSP, 1978. 255 p.
- Barthlott, W.; Taylor, N. P. Notes towards a monograph of Rhipsalideae (Cactaceae). **Bradleya**, v. 13, p. 43-79. 1995
- Benke, C. S. C.; Morellato, L. P. C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 269-275. 2002
- Bennett, B. C. Spatial Distribution of *Catopsis* and *Guzmania* (Bromeliaceae) in Southern Florida. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 114, p. 265-271. 1987
- Benzing, D. H. **Vascular epiphytes**. New York: Cambridge University Press, 1990. 354 p.
- Bohlman, S. A.; Matelson, T. J.; Nadkarni, N. M. Moisture and Temperature Patterns of Canopy Humus and Forest Floor Soil of a Montane Cloud Forest, Costa Rica. **Biotropica**, v. 27, p. 13-19. 1995
- Bollen, A.; Donati, G. Phenology of the Littoral Forest of Sainte Luce, Southeastern Madagascar. **Biotropica**, v. 37, p. 32-43. 2005
- Borchert, R. *et al.* Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, v. 433, p. 627-629. 2005
- Brody, A. K. Effects of Pollinators, Herbivores, and Seed Predators on Flowering Phenology. **Ecology**, v. 78, p. 1624-1631. 1997
- Cardoso, V. J. M. Germinação. In: G. B. Kerbauy (Org.). **Fisiologia Vegetal**. 2. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. p. 431.
- Castro, E. R. **Variação espaço-temporal na frugivoria do palmito jussara *Euterpe edulis***. 2001. 183 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.
- Castro, E. R. **Variação espaço temporal na produção de frutos carnosos e abundância de aves frugívoras em um gradiente altitudinal na Mata Atlântica**. 2007. f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2007.
- Catling, P. M.; Brownell, V. R.; Lefkovitch, L. P. Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: distribution, colonization and association. **Lindleyana**, v. 1, p. 194-202. 1986
- Cazetta, E. **Variação morfológica e química dos frutos na escolha dos animais frugívoros na Mata Atlântica**. 2008. f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2008.
- Chapman, C. A. *et al.* Estimators of Fruit Abundance of Tropical Trees. **Biotropica**, v. 24, p. 527-531. 1992
- Couto, O. S.; Cordeiro, R. M. S. **Manual de reconhecimento das espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo**. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção dos Recursos Naturais - DEPRN, 2005. p.
- Crepinsek, Z.; Kajfez-Bogataj, L.; Bergant, K. Modeling of weather variability effect on fitophenology. **Ecological Modelling**, v. p. 256-265. 2006

- Croat, T. B. Phenological Behavior of Habit and Habitat Classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). **Biotropica**, v. 7, p. 270-277. 1975
- Cronquist, A. **The evolution and classification of flowering plants**. New York: New York Botanical Garden, 1988. 555 p.
- Fenner, M. The phenology of growth and reproduction in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, p. 78-91. 1998
- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; Opler, P. A. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. **The Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-919. 1974
- Fredeen, A. L.; Field, C. B. Ecophysiological constraints on the distribution of *Piper* species. In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith (Org.). **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman & Hall, 1996. p. 675.
- Funari, F. L.; Struffaldi-de-Vuono, Y.; Salum, S. T. Balanço hídrico de duas áreas de Mata Atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo). In: Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo, 6, 1987, São Paulo. **Balanço hídrico de duas áreas de Mata Atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo)**. São Paulo.: Anais... 1987.
- Galetti, M.; Pizo, M. A.; Morellato, L. P. C. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: L. Cullen Jr., R. Rudran and C. Valladares-Padua (Org.). **Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. Curitiba: Ed. da UFPR, 2004. p. 395-422.
- Garner, W. W.; Allard, H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. **Monthly Weather Review**, v. p. 415-415. 1920
- Garner, W. W.; Allard, H. A. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. **Journal of Agricultural Research**, v. 23, p. 871-920. 1923
- Gottsberger, G.; Morawetz, W. Development and distribution of the epiphytic flora in an amazonian savanna in Brazil. **Flora**, v. 188, p. 145-151. 1993
- Hietz, P.; Hietz-Seifert, U. Structure and Ecology of Epiphyte Communities of a Cloud Forest in Central Veracruz, Mexico. **Journal of Vegetation Science**, v. 6, p. 719-728. 1995
- Hilty, S. L. Flowering and Fruiting Periodicity in a Premontane Rain Forest in Pacific Colombia. **Biotropica**, v. 12, p. 292-306. 1980
- Janzen, D. H. Synchronization of Sexual Reproduction of Trees Within the Dry Season in Central America. **Evolution**, v. 21, p. 620-637. 1967
- Johansson, D. R. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. **Acta Phytogeog. Suecica**, v. p. 1-129. 1974
- Jordano, P. Fruits and frugivory. In: M. Fenner (Org.). **Seeds - the ecology of regeneration in plant communities**. New York: CABI Publishing, 2000. p. 125-165.
- Kitajima, K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith (Org.). **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman & Hall, 1996. p.
- Kochmer, J. P.; Handel, S. N. Constraints and Competition in the Evolution of Flowering Phenology. **Ecological Monographs**, v. 56, p. 303-325. 1986
- Kovach, W. L. **Oriana - circular statistics for Windows, ver. 2.0**. Pentraeth: Kovach Computing Services, 2006. p.
- Krebs, C. J. **Ecological Methodology**. 2. New York: A. Wesley Longman, 1999. 624 p.

- Krömer, T.; Kessler, M.; Gradstein, S. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. **Plant Ecology**, v. 189, p. 261-278. 2007
- Larcher, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa, 2004. 531 p.
- Levey, D. J.; Del Rio, C. M. It takes guts (and more) to eat fruit: lessons from avian nutritional ecology. **The Auk**, v. p. 819-831. 2001
- Lombardi, J. A. O gênero *Rhipsalis* Gärtner (Cactaceae) no estado de São Paulo I. Espécies com ramos cilíndricos ou subcilíndricos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 5, p. 53-76. 1991
- Lombardi, J. A. O gênero *Rhipsalis* Gärtner (Cactaceae) no estado de São Paulo II. Espécies com ramos aplanados. **Acta Botanica Brasilica**, v. 9, p. 151-161. 1995
- Lombardi, J. A.; Motta-Jr., J. C. Possibilidade de dispersão endoornitocórica das sementes de *Rhipsalis* (Cactaceae). **Ararajuba**, v. 3, p. 61-62. 1995
- Maberley, D. J. The giant lobelias: pachycauly, biogeography, ornitophily and continental drift. **New Phytologists**, v. 74, p. 365-374. 1975
- Majerowicz, N. Fotossíntese. In: G. B. Kerbauy (Org.). **Fisiologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. p. 365-374.
- Manzano, E. R. **Efecto de la luz y el agua en la germinación y fotosíntesis del cacto epífito *Rhipsalis baccifera* (J. S. Miller) Stearn del bosque nublado**. 2008. 116 f. Mestrado - Instituto de Ecología, Universidad de Xalapa, Veracruz, 2008.
- 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
- Mehltreter, K.; Flores-Palacios, A.; García-Franco, J. G. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 651-660. 2005
- Moffett, M. W. What's Up? A Critical Look at the Basic Terms of Canopy Biology. **Biotropica**, v. p. 569-596. 2000
- Monasterio, M.; Sarmiento, G. Phenological Strategies of Plant Species in the Tropical Savanna and the Semi-Deciduous Forest of the Venezuelan Llanos. **Journal of Biogeography**, v. 3, p. 325-355. 1976
- Morellato, L. P. C. South America. In: M. D. Schwartz (Org.). **Phenology: an integrative environmental science**. Netherland: Kluwer Academic Press, 2003. p. 75-92.
- Morellato, L. P. C.; Haddad, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 32, p. 786-792. 2000
- Morellato, L. P. C. *et al.* Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-823. 2000
- Morellato, P. C.; Leitão-Filho, H. F. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. **Biotropica**, v. 28, p. 180-191. 1996
- Murfet, I. C. Environmental Interaction and The Genetics of Flowering. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 253-278. 1977
- Nadkarni, N. M. *et al.* Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest, Monteverde, Costa Rica. **Pedobiologia**, v. 46, p. 24-33. 2002
- Nadkarni, N. M.; Matelson, T. J. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. **The Condor**, v. 91, p. 891-907. 1989
- 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
- Nieder, J.; Krause, P. Spatial structure of epiphyte-phanophyte systems. In: J. Nieder and W. Barthlott (Org.). **Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador)**

- **results of the Bonn-Quito epiphyte project**. Berlin: Volkswagen Foundation, 2001. p. 179-188.
- Opler, P. A.; Frankie, G. W.; Baker, H. G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **The Journal of Ecology**, v. 68, p. 167-188. 1980
- Putz, F. E. Trees on trees. In: N. M. Nadkarni and N. T. Wheelwright (Org.). **Monteverde - ecology and conservation of a tropical cloud forest**. Oxford: Oxford University Press, 2000. p. 70.
- Rathcke, B.; Lacey, E. P. Phenological Patterns of Terrestrial Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 179-214. 1985
- Rivera, F. *et al.* Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees - Struct. Funct.**, v. 16, p. 445-456. 2002
- Rivera, G.; Borchert, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. v. 21, p. 201-212. 2001
- Sampaio, D. *et al.* **Árvores da restinga - guia de identificação**. São Paulo: Ed. Neotrópica, 2005. p.
- SAS. **JMP v. 5.0.1.2**. Cary: SAS Institute Inc., 2003
- Secretaria do Meio Ambiente. **PE Ilha do Cardoso**. Disponível em:
<http://www.iflorestal.sp.gov.br/unidades_conservacao/informacoes.asp?cod=6>. Acesso em: 23 jan. 2009.
- Smith-Ramirez, C.; Armesto, J. J. Flowering and Fruiting Patterns in the Temperate Rainforest of Chiloe, Chile--Ecologies and Climatic Constraints. **The Journal of Ecology**, v. 82, p. 353-365. 1994
- Staggemeier, V. G. **Padrões reprodutivos em Myrtaceae: uma abordagem ecológica e filogenética**. 2008. 125 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2008.
- Systat. **SygnStat v. 3.5.0.54**. San Jose: Systat Software Inc., 2006
- Thomas, B.; Vince-Prue, D. **Photoperiodism in Plants**. 2. San Diego: Academic Press, 1997. 428 p.
- van der Pijl, L. **Principles of dispersal in higher plants**. New York: Springer-Verlag, 1982. 215 p.
- van Schaik, C. P.; 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
- Vaz, A. P. A.; Santos, H. P.; Zaidan, L. B. P. Floração. In: G. B. Kerbauy (Org.). **Fisiologia Vegetal**. 2. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. p. 431.
- Wheelwright, N. T. A hypothesis about the timing of flowering and fruiting in competing tropical trees. In: N. M. Nadkarni and N. T. Wheelwright (Org.). **Monteverde - ecology and conservation of a tropical cloud forest**. New York: Oxford University Press, 2000. p. 281-283.
- Widén, B. Phenotypic Selection on Flowering Phenology in *Senecio integrifolius*, a Perennial Herb. **Oikos**, v. 61, p. 205-215. 1991
- Wolf, J. H. D. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. **Plant Ecology**, v. 112, p. 15-28. 1994
- Wright, S. J.; Schaik, C. P. v. Light and the Phenology of Tropical Trees. **The American Naturalist**, v. 143, p. 192-199. 1994
- Yeang, H.-Y. Synchronous flowering of the rubber tree (*Hevea brasiliensis*) induced by high solar radiation intensity. **New Phytologist**, v. 175, p. 283-289. 2007

-
- Zar, J. H. **Biostatistical analysis**. 4. New Jersey: Prentice Hall, 1999. 663 p.
- Zimmerman, M.; Gross, R. S. The Relationship Between Flowering Phenology and Seed Set in an Herbaceous Perennial Plant, *Polemonium foliosissimum* Gray. **American Midland Naturalist**, v. 111, p. 185-191. 1984
- Zimmerman, M.; Pleasants, J. M. Competition among Pollinators: Quantification of Available Resources. **Oikos**, v. 38, p. 381-383. 1982
- Zotz, G. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. **Journal of Vegetation Science**, v. p. 123-130. 2007
- Zotz, G.; Hietz, P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. **J. Exp. Bot.**, v. 52, p. 2067-2078. 2001
- Zotz, G.; Vollrath, B. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 81-90. 2003

CAPÍTULO 2

FRUGIVORIA E DISPERSÃO DE SEMENTES DE *Rhipsalis*: UM SISTEMA DE DISPERSÃO ESPECIALISTA

INTRODUÇÃO

O transporte (ativo ou passivo) das sementes por um agente biótico ou abiótico é denominado dispersão de sementes, processo crucial para o sucesso reprodutivo das plantas, pois permite o recrutamento populacional, levando eventualmente à ocupação de novos habitats e à consequente expansão de distribuição espacial (WILSON e TRAVESET 2000). Muitas plantas produzem frutos com polpas que recobrem as sementes e, por serem ricas em nutrientes e/ou energia, são ativamente consumidas por vertebrados frugívoros (HOWE 1986, STILES 2000). Ao se alimentarem desses frutos, esses animais acabam consumindo ativa ou passivamente as suas sementes (STILES 2000). Para muitas espécies de plantas, o processo de digestão das sementes que ocorre no trato digestório dos animais frugívoros é essencial para a quebra da dormência das sementes devido à remoção da polpa e/ou à escarificação das sementes, consequentemente facilitando a sua embebição (TRAVESET 1998). No entanto, a principal vantagem que as plantas recebem ao terem suas sementes ingeridas pelos frugívoros está associada à mobilidade desses animais (STILES 2000). Após se alimentarem dos frutos de uma planta, o frugívoro pode se deslocar grandes distâncias em busca, por exemplo, de outras fontes de alimento. Assim, quando finalizada a digestão, as sementes ingeridas têm maior probabilidade de serem defecadas ou regurgitadas longe da planta-mãe, local em que é provável que existam poucas sementes da mesma espécie e, consequentemente, menores taxas de predação, competição por recursos, herbivoria das plântulas e menor risco de ataque por patógenos (STILES 2000). Caso a semente dispersada tenha sucesso em sua germinação e produza um indivíduo que atinja a maturidade reprodutiva, o agente que a dispersou é denominado dispersor efetivo dessa semente (SCHUPP 1993).

Levando em consideração a assembléia e o comportamento dos frugívoros que visitam determinado gênero ou espécie de planta, é possível inferir sobre o posicionamento do sistema de dispersão das sementes dessa planta dentro do *continuum* generalista/especialista sintetizado por Howe (1993). Segundo este autor, o extremo generalista é composto por plantas que apresentam uma frutificação grande e concentrada em um determinado período do ano, frutos ricos em água e

carboidratos e sementes pequenas com baixas taxas de remoção e por aves de pequeno porte, com população abundante e dieta generalista. Já o extremo especialista envolve plantas com frutificação discreta e persistente por longos períodos, frutos ricos em lipídios e sementes grandes e com altas taxas de remoção e aves de grande porte, fortemente dependentes de frutos para sua sobrevivência e com populações pequenas.

No entanto, posicionar as características do sistema de dispersão de sementes de algumas espécies ao longo desse *continuum* pode ser bastante complexo. Dentre as epífitas, por exemplo, muitas espécies produzem frutos carnosos, cujas sementes são dispersas por formigas e aves (BENZING 1990). Com relação às espécies zoocóricas, as plantas das famílias Santalaceae (=Viscaceae) e Loranthaceae, hemiparasitas popularmente conhecidas como ervas-de-passarinho, estão entre as mais bem estudadas. Apesar da assembléia de dispersores desses frutos incluírem aves de cerca de 66 famílias, 30 famílias de mamíferos e uma espécie de peixe, muitos destes animais atuam como consumidores ocasionais e outros como predadores de sementes (WATSON 2001). Na região neotropical, as principais dispersoras de sementes das Loranthaceae são as aves da família Tyrannidae, cuja dieta é composta tanto por frutos quanto por insetos, e por uma única espécie de marsupial (*Dromiciops gliroides*) endêmico da Argentina (WALSBERG 1975, BUEN e ORNELAS 2001, AUKEMA 2003, SIGRIST 2005, ARRUDA *et al.* 2008, AMICO *et al.* 2009). Já as Santalaceae (=Viscaceae) são dispersas principalmente pelas aves dos gêneros *Euphonia* e *Chlorophonia*, cuja dieta é quase exclusivamente composta por frutos (ISLER e ISLER 1999, RESTREPO *et al.* 2002, SIGRIST 2005). Desse modo, cada família de planta apresenta características típicas de ambos os sistemas de dispersão de sementes. Entre as características do sistema generalista, por exemplo, está a dieta generalista das aves dispersoras das sementes de Loranthaceae e, no caso das Santalaceae (=Viscaceae), destacam-se os frutos ricos em carboidratos e água, as sementes pequenas e o pequeno porte dos principais frugívoros que ingerem seus frutos (RESTREPO *et al.* 2002, ARRUDA *et al.* 2008). Por outro lado, as ervas-de-passarinho apresentam uma assembléia restrita de dispersores de suas sementes, característica do sistema especialista de dispersão de sementes (RESTREPO *et al.* 2002, ARRUDA *et al.* 2008). Essa dicotomia reforça a idéia inicial da complexidade de se caracterizar o sistema de dispersão de um grupo ou de uma espécie de planta, mas analisando o conjunto como um todo, o sistema de dispersão de sementes das ervas-de-passarinho pode ser posicionado

mais próximo do extremo especialista, principalmente devido à restrita assembléia de dispersores de suas sementes.

Os frutos das Santalaceae (=Viscaceae) apresentam morfologia bastante semelhante aos de *Rhipsalis*, um gênero de epífitas da família Cactaceae (BREGMAN 1988). No primeiro caso, os frutos apresentam dimensão reduzida e sementes pequenas, recobertas por uma camada bastante viscosa, envolvida externamente por uma camada rígida e cutinizada (BENZING 1990). Em *Rhipsalis*, os frutos apresentam pequeno tamanho, contendo em seu interior uma grande quantidade de diminutas sementes e uma polpa rica em água e bastante viscosa (CABRAL 2002). A viscosidade da polpa dos frutos das ervas-de-passarinho permite que as sementes dessas epífitas se fixem nos galhos dos forófitos (REID 1989, ARRUDA *et al.* 2008), provável função também no caso de *Rhipsalis*. Segundo Bregman (1988) e Benzing (1990), as sementes de *Rhipsalis* e das ervas-de-passarinho apresentam tegumentos muito delicados e certamente não suportariam a passagem pelo trato digestório de um frugívoro, a não ser que este apresentasse adaptações que garantissem um processamento cuidadoso das sementes.

Dentre os dispersores das sementes das ervas-de-passarinho, as aves do gênero *Euphonia* se destacam por apresentar um trato digestório adaptado a uma dieta composta quase exclusivamente por frutos (WETMORE 1914, SARGENT 1993, ISLER e ISLER 1999) e que permite que as sementes ingeridas sejam, em geral, defecadas sem danos ao embrião (MAUSETH *et al.* 2002). Devido à baixa qualidade nutricional da maior parte dos frutos, as *Euphonia* enfrentam limitações na aquisição de alguns elementos nutricionais essenciais, como proteínas e minerais (O'BRIEN *et al.* 1998, JORDANO 2000). Assim, a presença de uma moela vestigial no trato digestório dessas aves permite uma rápida absorção dos nutrientes e uma passagem mais rápida do alimento pelo trato digestório da ave, devido à ausência de uma etapa mecânica no processo de digestão (WETMORE 1914). Assim, as *Euphonia* podem ingerir uma maior quantidade diária de frutos e garantir a obtenção dos níveis necessários de nutrientes à sua sobrevivência.

Os processos que envolvem a dispersão de sementes de *Rhipsalis* permanecem pouco claros na literatura. Diferentemente do proposto por Bregman (1988), Lombardi e Motta-Jr. (1995) mostraram em estudos laboratoriais que a passagem das sementes de *Rhipsalis* pelo trato digestório de uma espécie de sabiá (*Turdus*) não impossibilita sua germinação. Adicionalmente, algumas espécies de *Rhipsalis* podem não necessitar da ação de frugívoros para germinar, uma

vez que a suas sementes germinam mesmo em contato com a polpa, isto é, ainda dentro dos frutos (LOMBARDI 1993, COTA-SÁNCHEZ 2004). Este comportamento, no entanto, é raro e só foi registrado para indivíduos cultivados em casas de vegetação, cujos frutos permaneceram aderidos à planta-mãe por longos períodos.

Diversos autores publicaram registros esparsos de animais consumindo os frutos de *Rhipsalis* na natureza (SNOW e SNOW 1971, VOSS e SANDER 1981, FERRARI *et al.* 1996, MARTINS e SETZ 2000, PIZO *et al.* 2002), com destaque para as espécies do gênero *Euphonia*. Considerando essas observações e as demais semelhanças morfológicas entre *Rhipsalis* e Santalaceae (=Viscaceae), este estudo testou a hipótese de que as espécies do gênero *Rhipsalis* apresentam um sistema especialista de dispersão de sementes, semelhante a Santalaceae (=Viscaceae), sendo as *Euphonia* os principais frugívoros envolvidos neste processo.

OBJETIVOS

O objetivo geral deste capítulo é descrever a frugivoria e o sistema de dispersão das sementes do gênero *Rhipsalis*, além de descrever e comparar a morfologia dos frutos e sementes de algumas espécies de *Rhipsalis*. Para tanto, foram respondidas às seguintes questões específicas:

- 1) Quantas e quais são as espécies que se alimentam dos frutos de *Rhipsalis*? Com que frequência eles realizam visitas aos indivíduos de *Rhipsalis* em busca de seus frutos?
- 2) Existe especialização na dispersão de sementes de *Rhipsalis* pelas aves do gênero *Euphonia*?
- 3) As sementes de *Rhipsalis* passam pelo trato digestório simplificado de *Euphonia* spp. mais rapidamente do que em outros frugívoros?
- 4) A passagem dos frutos de *Rhipsalis* pelo sistema digestório dos frugívoros tem efeitos positivos sobre sua germinação?

MATERIAIS E MÉTODOS

Áreas de estudo

As observações de frugivoria deste trabalho foram realizadas em quatro áreas distintas no estado de São Paulo:

Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Cananéia). As observações de frugivoria foram feitas na área de vegetação de transição restinga-encosta do parque (sensu COUTO e CORDEIRO 2005). A vegetação e fauna dessa área estão descritas em detalhes no Capítulo 1 (página 25).

Parque do Zizo (São Miguel Arcanjo/Tapiraí). O parque é uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) e está situada próximo às porções mais altas da Serra de Paranapiacaba, com altitudes variando entre 500 e 800 m acima do nível do mar (PIANCA 2004). Possui cerca de 400 ha, encravados em um dos maiores contínuos de Mata Atlântica preservada do país, formada pelo Parque Estadual Carlos Botelho, Parque Estadual de Intervales, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira e Parque Estadual de Jacupiranga. A área é totalmente recoberta por vegetação nativa de Mata Atlântica e apresenta grande abundância de epífitas (*observação pessoal*). A fauna local inclui cerca de 24 espécies confirmadas de mamíferos, incluindo a onça-parda (*Puma concolor*), o veado-mateiro (*Mazama americana*), a anta (*Tapirus terrestris*) e três espécies de primatas – o macaco-prego (*Cebus nigrifrons*), o bugio (*Allouata fusca*) e o mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides*). A avifauna local é composta por cerca de 206 espécies (PARQUE DO ZIZO 2009, observações pessoais), dentre elas o caburé-acanelado (*Aegolius harrisii*), a jacutinga (*Aburria jacutinga*), o gavião-pombo-grande (*Leucopternis polionotus*), o sabiá-cica (*Trichilaria malachitacea*) e o pavó (*Pyroderus scutatus*).

Reserva Ecológica do Vuna (Atibaia). A reserva possui cerca de 330 ha de vegetação preservada da Floresta Atlântica de Altitude, compreendendo regiões com altitude mínima de cerca de 1000 m acima do nível do mar e cercadas por áreas de pasto e de reflorestamento de *Eucalyptus* spp. e *Pinus* spp.. A fauna da área conta com grandes mamíferos como a onça-parda (*P. concolor*), o veado-mateiro (*M. americana*) e o macaco-prego (*C. nigrifrons*), além de diversas espécies de aves como o gavião-pegamacaco (*Spizaetus tyrannus*), o tucano-de-bico-verde (*Ramphastos dicolorus*), a araponga (*Procnias nudicollis*), o tangará (*Chiroxiphia caudata*) e a saíra-lagarta (*Tangara desmaresti*) (*observações pessoais*).

Parque Portugal (Campinas). O Parque Portugal é uma área sob a administração da Prefeitura Municipal de Campinas com cerca de 64,9 ha localizados em meio à área urbana. Sua vegetação é composta por 94 espécies nativas da Floresta Atlântica, como *Cedrela fissilis*, *Copaifera langsdorfii* e *Hymenaea courbaril*, e cerca de 32 espécies exóticas, como *Eucalyptus* spp., *Bauhinia variegata* e *Cassia fistula* (IKEMOTO 2007). A avifauna local é composta por cerca de 40 espécies de aves (*observação pessoal*), principalmente aquelas adaptadas à áreas urbanas como a cambacica (*Coereba flaveola*), o bem-te-vi (*Pitangus sulphuratus*) e o sanhaço (*Thraupis sayaca*), além de aves aquáticas como o biguá (*Phalacrocorax brasilianus*), o martim-pescador-grande (*Megaceryle torquata*) e o maguari (*Ardea cocoi*).

Praça pública (Cananéia). Uma praça pública localizada no município de Cananéia foi utilizada para duas sessões de observações focais. A área possui uma grande figueira, sobre a qual estão estabelecidos inúmeros indivíduos de epífitas, incluindo *Rhipsalis pachyptera*. Ao redor da praça existe uma grande área desabitada e uma pequena vegetação às margens de um manguezal. Distante cerca de 500 m, há o Morro de São João, recoberto por grande área de Floresta Atlântica preservada. A avifauna local é composta principalmente por aves adaptadas à cidade, mas também conta com algumas espécies típicas da Floresta Atlântica devido à proximidade ao Morro de São João.

Frugivoria

Para o registro das aves frugívoras consumindo os frutos de *Rhipsalis*, diferentes metodologias foram utilizadas. O método de observação focal foi utilizado em Cananéia, no PEIC e no Parque Portugal devido à baixa densidade de indivíduos de *Rhipsalis* contendo frutos maduros simultaneamente (GALLETI *et al.* 2004). Entre seis e sete horas ininterruptas de observações foram realizadas por dia de amostragem em cada indivíduo de *Rhipsalis*, com início ao amanhecer, por volta de 6:00 h, em um total de 106:20 h de observações. Para cada visita observada foi registrada a espécie do frugívoro visitante, o número de frutos consumidos e, sempre que possível, a distância do deslocamento pós-alimentar do animal até o poleiro mais próximo. Para realizar inferências sobre o potencial dispersor dos frugívoros também foi registrado o modo como os animais se alimentaram dos frutos: ingerindo o fruto inteiro, ingerindo apenas a polpa ou carregando o fruto no bico para longe da planta-mãe.

Provavelmente devido à grande abundância de indivíduos de *Rhipsalis* com frutos no Parque do Zizo, nenhum evento de frugivoria foi registrado em 12 h de observações focais preliminares. Assim, os registros de frugivoria para esta área foram feitos pelo método de transecções (GALLETI *et al.* 2004). Este método consiste em percorrer lentamente as trilhas existentes na área, entre o nascer do Sol e o entardecer, registrando todos os eventos de frugivoria em *Rhipsalis*.

Adicionalmente, nove trabalhos envolvendo o consumo de frutos de *Rhipsalis* por frugívoros foram selecionados a partir de uma revisão de bibliografia (SNOW e SNOW 1971, VOSS e SANDER 1981, PIZO *et al.* 1995, FERRARI *et al.* 1996, ATSALIS 1999, MARTINS e SETZ 2000, PIZO *et al.* 2002, COELHO *et al.* 2003, SIGRIST 2005, CARRANO 2006), somados aos dados não publicados cedidos por B. BOENI, C. CESTARI, C. O. A. GUSSONI, B. LIMA, S. PIVELLI, M. A. PIZO, V. B. ZIPARRO e W. R. SILVA (apêndice A).

A taxonomia e os nomes populares das aves mencionadas neste trabalho seguem o proposto pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2008).

Tempo de passagem das sementes

Frutos maduros de cinco espécies de *Rhipsalis* e uma espécie de *Ossaea* foram fornecidos a aves dos gêneros *Euphonia* (*E. pectoralis*, *E. violacea* e *E. cyanocephala*) e *Tangara* (*T. seledon*), todas previamente mantidas em cativeiro a mais de um ano por criadores amadores de passeriformes. Frutos de *Ossaea retropila* (Melastomataceae) também foram fornecidos às aves para contrastar com o tempo de passagem das sementes de *Rhipsalis*. Essa espécie foi escolhida por já ter sido registrada na dieta dos frugívoros utilizados nestes testes (*observação pessoal*), além de apresentar frutos com sementes de tamanho muito semelhantes a *Rhipsalis*.

Cada ave utilizada para os testes foi isolada em um viveiro com dimensões aproximadas de 50 x 30 x 45 cm, onde recebeu a dieta a que estava acostumada e água *ad libitum*. Cerca de três a quatro frutos de uma mesma espécie *Rhipsalis* ou de *O. retropila* foram fornecidos para as aves a cada dia de testes, os quais foram divididos em turnos de alimentação com início no momento da ingestão do primeiro fruto e término 30 minutos após a defecação da última semente. O tempo de passagem das sementes pelo trato digestório das aves foi considerado como sendo o intervalo entre a ingestão do primeiro fruto até a defecação da primeira semente. Para cada espécie de ave e de fruto foram realizadas tantas repetições quanto possíveis, sendo o

número de frutos maduros disponíveis e o comportamento e disponibilidade das aves nos criadores os principais fatores limitantes do experimento.

Testes de germinação

Para atingir os objetivos propostos com relação à germinação das sementes de *Rhipsalis* foram coletados frutos maduros de ao menos cinco indivíduos de cinco espécies do gênero – *R. teres*, *R. pachyptera*, *R. baccifera*, *R. burchelli* e *R. puniceodiscus*.

Os testes de germinação foram realizados com base no protocolo estabelecido após a realização de testes-piloto com frutos e sementes de *R. teres*. Cada réplica foi realizada em uma placa de Petri de 5,0 cm de diâmetro, devidamente identificada pelo número da réplica e do tratamento e forrada com duas folhas de papel filtro umedecidas com 1,5 mL de água destilada. Os testes foram realizados entre julho de 2007 e dezembro de 2008, na mesma câmara de germinação, sob temperatura média de $25 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$, fotoperíodo de 12 horas e duração de 30 dias. Os resultados dos testes-piloto demonstraram que não houve diferença significativa nas taxas de germinação das sementes de réplicas posicionadas em diferentes prateleiras da estufa (ANOVA em Blocos: $F=1,267$; g.l.=9; $p=0,299$), de modo que a posição das placas de Petri em cada uma das cinco prateleiras da câmara de germinação foi definida por sorteios. As placas foram dispostas duas a duas no interior de caixas de germinação transparentes (*gerbox*), como mostra a figura 1.



Figura 1. Disposição das réplicas dos experimentos de germinação de sementes de *Rhipsalis* na câmara de germinação.

O número de sementes germinadas e fungadas em cada réplica foi registrado em intervalos de dois ou três dias, quando as placas também receberam quantidades iguais de água destilada (cerca de 0,5 mL) sempre que necessário. Todas as sementes germinadas foram removidas da réplica evitando a recontagem nas observações futuras, além de evitar possíveis influências sobre a germinação das demais sementes, por exemplo, devido à competição por água e luz ou à produção de compostos alelopáticos pelas plântulas. Uma vez que algumas sementes germinaram mesmo estando recobertas por hifas, uma semente atacada só foi removida da placa quando o fungo que a recobria estava muito desenvolvido e ameaçava entrar em contato direto com as sementes vizinhas.

Em cada réplica foram colocadas entre 20 e 50 sementes, de acordo com a disponibilidade de sementes de cada espécie para cada tratamento. Devido a limitações logísticas, não foi possível submeter todas as cinco espécies de *Rhipsalis* a cada um dos cinco tratamentos a seguir.

I. Frutos inteiros: Para verificar a influência da polpa sobre a germinação das sementes foram realizadas réplicas, cada uma contendo cinco frutos maduros. Ao final do tratamento, os frutos de cada réplica foram despulpados para o registro do número de sementes germinadas por réplica.

II. Controle: Para excluir a influência da ação da polpa sobre a germinação, as réplicas deste tratamento consistiram de sementes removidas manualmente de frutos maduros de *Rhipsalis* e limpas de todo vestígio de polpa com papel absorvente macio.

III. Euphonia: Para determinar a ação do trato digestório das aves do gênero *Euphonia* sobre a germinação das sementes de *Rhipsalis*, frutos maduros foram fornecidos para indivíduos mantidos em cativeiro de *E. violacea*, *E. cyanocephala* e *E. pectoralis*. Após a ingestão dos frutos, as sementes eliminadas nas fezes das aves eram recolhidas e, com papel absorvente, suavemente limpas de restos de polpa e/ou conteúdo fecal que estivessem aderidos a elas. Somente em seguida as sementes foram colocadas nas placas de Petri.

IV. Tangara: Frutos maduros foram fornecidos a aves da espécie *T. seledon* seguindo o protocolo do tratamento III.

V. Turdus: Frutos maduros foram fornecidos a aves do gênero *Turdus* (*T. leucomelas* e *T. albicollis*), seguindo o mesmo protocolo dos tratamentos III e IV.

Morfologia dos frutos e sementes

Para descrever os frutos de *Rhipsalis* foram utilizados frutos maduros de três espécies – *R. baccifera*, *R. pachyptera* e *R. teres* – coletados de ao menos três indivíduos diferentes. Para cada fruto foi obtido o diâmetro, o comprimento e o peso fresco com o uso de paquímetro digital (precisão: 0,01 mm) e balança analítica de precisão (precisão: 0,1 mg). Após realizadas as medições, cada fruto foi seccionado com lâmina de bisturi para a contagem das sementes. Para a descrição das sementes, foi medido o comprimento e a largura de uma semente de cada fruto.

Análise dos dados

Frugivoria

Para listar as espécies que se alimentam de frutos de *Rhipsalis*, os dados das observações focais e os registros eventuais de frugivoria em *Rhipsalis* realizados neste estudo foram somados aos registros feitos por outros pesquisadores (B. Boeni, C. Cestari, C.O.A. Gussoni, B. Lima, S. Pivelli, M.A. Pizo, W.R. Silva e V.B. Zipparro; apêndice A) e aos dados pré-existentes em literatura (SNOW e SNOW 1971, VOSS e SANDER 1981, PIZO *et al.* 1995, FERRARI *et al.* 1996, ATSALIS 1999, MARTINS e SETZ 2000, PIZO *et al.* 2002, COELHO *et al.* 2003, SIGRIST 2005, CARRANO 2006). Uma vez que o objetivo destes trabalhos publicados, exceto

Voss e Sander (1981), Coelho *et al.* (2003), Sigrist (2005) e Carrano (2006), é a compreensão dos aspectos da dieta de um grupo restrito de frugívoros como as saíras (Snow e Snow 1971), de aves da família Psittacidae (Pizo *et al.* 1995) e Cotingidae (Pizo *et al.* 2002) ou de determinadas espécies de primatas (Martins *et al.* 1996; Atsalis 1999; Martins e Setz 2000), estes registros não foram considerados para as análises descritas a seguir a fim de evitar qualquer tendenciosidade nos resultados.

O número de visitas de cada espécie de frugívoro a indivíduos de *Rhipsalis* foi obtido a partir dos registros das observações focais e dos registros esporádicos cedidos por outros pesquisadores. A partir desses dados foi calculada a proporção de visitas realizadas por cada espécie de frugívoro, as quais foram posteriormente plotadas em um gráfico para melhor interpretação dos resultados. Finalmente, para verificar a especialização no consumo dos frutos de *Rhipsalis* por aves do gênero *Euphonia*, a proporção de todas as visitas registradas foi dividida em duas categorias (*Euphonia* spp. e Demais aves), as quais foram comparadas graficamente.

Tempo de passagem das sementes

Para cada turno de alimentação foi calculado o tempo de passagem das sementes pelo trato digestório do frugívoro (T), obtido pela diferença entre o horário da defecação da primeira semente e o horário de ingestão do primeiro fruto (*Euphonia*: n=18; *Tangara*: n=5; *Turdus*: n=2). Devido ao pequeno tamanho amostral obtido para *Turdus*, os dados deste tratamento não foram incluídos nas análises descritas a seguir.

Um teste t foi realizado para verificar diferenças no tempo de passagem das sementes pelo trato digestório das aves do gênero *Euphonia* e *Tangara*. Também foram realizados dois testes de Mann-Whitney para comparar os tempos de passagem dos frutos de *Rhipsalis* e *Ossaesa* por aves (1) do gênero *Euphonia* e (2) do gênero *Tangara*.

Testes de germinação

Os dados dos testes de germinação foram organizados em uma tabela contendo a taxa de germinação das sementes em cada réplica (n=215), isto é, uma tabela composta pelos valores cumulativos da proporção de sementes germinadas a cada dia de observação, sendo cada réplica representada por uma coluna. Em seguida, foi calculada a proporção média de sementes germinadas em um mesmo dia de observações para as réplicas de cada tratamento. Esse processo

originou a uma nova tabela com apenas 17 colunas, cada qual representando um tratamento. A partir desses dados foram plotadas as curvas de germinação de cada tratamento, separadas por espécie de *Rhipsalis*. Uma vez que os valores das taxas de germinação não atenderam aos pré-requisitos necessários para a realização de testes paramétricos, esses dados foram comparados entre os tratamentos de cada espécie pelo teste de Friedman para medidas repetidas (para as espécies com mais de dois tratamentos) ou pelo teste de Wilcoxon para amostras pareadas (para as situações envolvendo apenas dois tratamentos), assim como sugerido por Traveset *et al.* (2001). Em caso de significância do teste de Friedman, as médias dos tratamentos foram comparadas ao Controle pelo teste *a posteriori* de Dunn.

Para cada réplica foi calculada a germinabilidade (%G), isto é, a proporção máxima de sementes germinadas ao final dos 30 dias de observações (Ferreira e Borghetti 2004). Em seguida esses valores foram agrupados por tratamento, de modo a permitir a comparação entre os tratamentos para cada espécie de *Rhipsalis*. De acordo com as características dos dados, os casos envolvendo apenas dois tratamentos foram analisados por teste t ou pelo teste de Mann-Whitney. Nos casos com mais de dois tratamentos, as análises foram feitas por Análise de Variância de um fator (ANOVA) ou pelo teste de Kruskal-Wallis e, em caso de significância, as médias dos tratamentos foram comparadas ao controle, respectivamente, pelo método *a posteriori* de Holm-Sidak ou pelo teste de Dunn.

Para cada tratamento foi calculado o tempo médio em dias desde a semeadura até o início da germinação das sementes entre as réplicas (T-0). De acordo com as características dos dados, os valores médios de T-0 dos tratamentos de cada espécie foram comparados entre si por ANOVA de um fator, testes de Kruskal-Wallis ou testes de Mann-Whitney, seguidos pelas comparações *a posteriori* pelo método de Holm-Sidak ou pelo teste de Dunn.

Todas as análises seguiram Zar (1999) e foram realizadas no software estatístico SigmaStat v. 3.5 (SYSTAT Software Inc. 2006)

Morfologia dos frutos e sementes

A partir das medidas obtidas para cada fruto, foram calculados os valores médios e os desvios padrões de cada variável, ao nível de gênero e separadas por espécies.

Devido à não normalidade dos dados, um teste de Kruskal-Wallis seguido do teste *a posteriori* de Dunn foram realizados para verificar diferenças significativas entre as dimensões dos frutos e sementes e entre o número de sementes existentes nos frutos de cada espécie.

RESULTADOS

Frugivoria

Os dados obtidos a partir dos registros realizados neste estudo e por diversos outros autores indicam que 31 espécies de animais se alimentam dos frutos de *Rhipsalis*, sendo três primatas (apêndice A).

Durante as 106:20 h de observações focais realizadas, foram registrados 10 eventos de frugivoria (tabela 1). Nesse período, foram registradas, em média, uma única visita de frugívoro a cada cinco horas de observações focais, e uma taxa média de remoção de cerca de quatro frutos a cada nove horas de observações. Do total de visitas observadas (n=33), 63,63% (n=21) foram feitas por aves do gênero *Euphonia*, 30,30% (n=10) por *Coereba flaveola*, 3,03% (n=1) por *Cyanoloxia brissonii* e 3,03% (n=1) por *Turdus rufiventris*. As visitas duraram em média $6,27 \pm 5,40$ min. A cada visita, as aves ingeriram entre 1 e 30 frutos (média 7 ± 6 frutos). Em geral, os frugívoros capturaram os frutos de *Rhipsalis* após pousar sobre a planta e, em seguida, mandibularam os frutos de modo a ingerir apenas a polpa viscosa e as diminutas sementes que ficam aderidas a ela, descartando o exocarpo (figura 2). Nenhuma ave foi observada defecando durante as visitas aos indivíduos de *Rhipsalis*. Em apenas um evento, durante uma sessão de observação focal em indivíduos de *R. pachyptera* no município de Cananéia (SP), uma fêmea de *Euphonia pectoralis* capturou um fruto e voou carregando-o no bico. Após sair da epífita, a ave sobrevoou uma área desabitada que margeia um manguezal, cruzou o curso d'água ali existente e pousou em um agrupamento de árvores de uma praça distante cerca de 300 m da planta-mãe.

Tabela 1. Registros de frugivoria em *Rhipsalis* obtidos durante as 106:20 h de observações focais (nas situações em que foram registrados mais de um evento de frugivoria, os valores apresentam a média \pm desvio padrão das variáveis em questão)

Frugívoro	Espécie de <i>Rhipsalis</i>	Número de visitas	Duração da visita (s)	Número de frutos consumidos por visita
<i>Coereba flaveola</i>	<i>R. teres</i>	1	1	1
<i>Euphonia chlorotica</i>	<i>R. teres</i>	1	145	6
<i>Euphonia pectoralis</i>	<i>R. baccifera</i>	2	$15,5 \pm 2,12$	$1,5 \pm 0,71$
	<i>R. pachyptera</i>	5	$23 \pm 17,18$	$3 \pm 1,58$
	<i>R. teres</i>	1	132	23



Figura 2. A) Fêmea de *Euphonia pectoralis* durante visita a um indivíduo de *R. teres* (a seta indica um exocarpo sendo descartado após a ingestão da polpa juntamente com as sementes). B) Exocarpo de *R. teres* descartado após o consumo por um indivíduo de *Euphonia pectoralis*.

Considerando todos os registros de frugivoria deste estudo, aqueles existentes na literatura e os dados cedidos por outros pesquisadores ($n=99$), as análises mostraram que as aves do gênero *Euphonia* realizaram cerca de 40% mais visitas aos indivíduos de *Rhipsalis* em relação às demais 20 espécies (*Euphonia*: $n=58$ visitas; Demais aves: $n=41$ visitas). Ao nível de espécie, a proporção das visitas dos frugívoros foi nitidamente diferente (figura 3), destacando-se como principais visitantes *E. pectoralis* (44,40% dos registros), seguida por *C. flaveola* (13,13%) e *E. violacea* (9,09%). A duração da visita dos frugívoros foi, em média, de $6,27 \pm 5,40$ minutos, com um consumo médio de $6,91 \pm 6,27$ frutos.

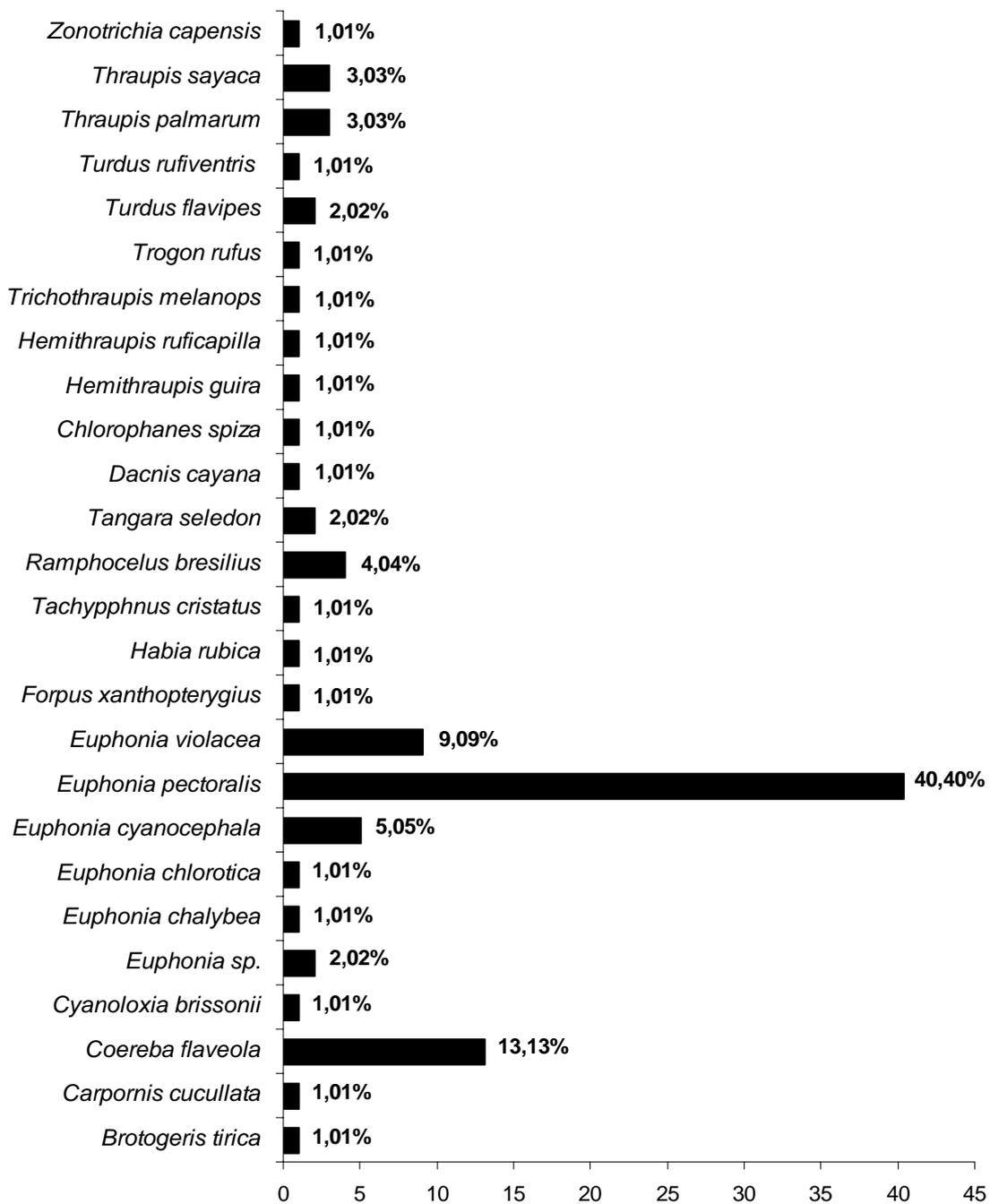


Figura 3. Porcentagem de visitas a indivíduos de *Rhipsalis* registradas para cada espécie de frugívoro, obtidas a partir dos registros de frugivoria deste estudo, somados aos registros compilados a partir de Coelho *et al* (2003), Sigrist (2005) e Carrano (2006), além de dados não-publicados cedidos por B. Boeni, C. Cestari, C. O. A. Gussoni, M. A. Pizo, S. Pivelli, W. R. Silva e V. B. Zipparro (N=99 registros).

Tempo de passagem das sementes

Os testes realizados com as aves em cativeiro demonstraram que as sementes de *Rhipsalis* passam pelo trato digestório de *Euphonia* cerca de 2,3 vezes mais rapidamente em comparação com *Tangara* ($t=-5,351$; g.l.=21; $p<0,001$; tabela 2). Para o gênero *Euphonia*, as sementes de *Rhipsalis* e *O. retropila* apresentaram tempos de passagem semelhantes ($U=28,000$; g.l.=2, 18; $p=0,231$), mas foram significativamente diferentes para *Tangara* ($U=15,000$; g.l.=3, 5; $p=0,036$). Ao defecar as sementes de *Rhipsalis*, as *Euphonia* em geral esfregavam repetidas vezes sua cloaca no poleiro enquanto davam pequenos passos laterais. Desse modo, as aves se livravam das sementes aderidas à cloaca, fixando as sementes sobre ou na lateral do poleiro. As *Tangara* apresentaram grande dificuldade para excretar as sementes de *Rhipsalis*. Ao tentar defecar, em mais de um evento as aves foram observadas expondo apenas parte do bolo fecal para fora da cloaca, mas devido à viscosidade, e após um período de cerca de dois minutos, a ave cessou o comportamento de defecação, relaxando a musculatura da cloaca. Nesse momento, todo o volume de polpa e sementes que já se encontrava para fora do animal sofreu um refluxo. Após algumas tentativas, as *Tangara* finalmente conseguiam defecar, deixando todas as sementes caírem no fundo do viveiro. Em nenhum evento de defecação as *Tangara* utilizaram os poleiros para se livrar da polpa aderida à cloaca como fizeram as *Euphonia*. Para a defecação de *O. retropila*, provavelmente devido à grande concentração de água, nenhuma das aves apresentou problemas para defecar as sementes, as quais sempre caíram diretamente no chão do viveiro.

Tabela 2. Tempo de passagem das sementes de *Rhipsalis* spp. e *Osseae retropila* após a ingestão dos frutos por aves do gênero *Euphonia* e *Tangara* (n: tamanho amostral; T: tempo médio de passagem, em segundos; DP: desvio padrão)

	<i>Euphonia</i>		<i>Tangara</i>	
	n	T ± DP (s)	n	T ± DP (s)
<i>Rhipsalis</i> spp.	18	728,7 ± 298,6	5	1631,8 ± 454,2
<i>Osseae retropila</i>	2	492,5	3	990,3 ± 61,6

Testes de germinação

As espécies de *Rhipsalis* testadas apresentaram germinabilidade superior a 40% em todos os casos, exceto em alguns tratamentos de *R. pachyptera* e *R. burchelli* (tabela 3), e taxas de germinação bastante elevadas, como mostram as curvas da figura 4. A seguir os resultados dos testes de germinação serão apresentados em detalhes para cada espécie de *Rhipsalis*.

Tabela 3. Resultados dos testes de germinação de cinco espécies de *Rhipsalis* (%G: valores médios da germinabilidade; T-0: número médio de dias para o início da germinação; Para cada espécie, os tratamentos com letras diferentes apresentam diferenças significativas entre si)

Rhipsalis	Tratamento	Número de réplicas	Sementes por réplica	%G ± DP (%)		T-0 ± DP (dias)	
<i>R. baccifera</i>	Controle ¹	20	30	57,16 ± 43,15	a	5,11 ± 1,79	a
	<i>Euphonia</i>	15	30	99,11 ± 1,98	b	3,2 ± 1,01	b
	<i>Tangara</i>	8	30	99,17 ± 2,36	b	3,5 ± 0,93	a b
<i>R. burchelli</i>	Controle ¹	15	20	28,33 ± 11,29	a	6,13 ± 3,36	a
	<i>Euphonia</i>	10	20	41,5 ± 19,44	b	5,5 ± 1,27	a
	<i>Turdus</i>	6	20	72,5 ± 11,73	c	3 ± 0	b
<i>R. pachyptera</i>	Controle ¹	10	20	16,5 ± 12,48	a c	6,9 ± 1,2	a b c
	Fruto inteiro	10	10	-	-	-	-
	<i>Euphonia</i>	10	20	52,39 ± 22,76	b	4,5 ± 1,9	a d
	<i>Tangara</i>	10	20	28 ± 12,29	b c	6,4 ± 1,26	d e c
	<i>Turdus</i>	9	30	3,54 ± 4,12	a	8 ± 2,12	b e
<i>R. puniceodiscus</i>	Controle ¹	15	20	72,67 ± 17,41	a	4,47 ± 1,41	a
	Fruto inteiro	3	5	-	-	-	-
	<i>Euphonia</i>	10	20	88 ± 10,59	b	2,4 ± 1,26	b
<i>R. teres</i>	Controle ¹	10	20	62,07 ± 39,01	a	8,6 ± 6,24	a
	Fruto inteiro	5	10	-	-	-	-
	<i>Euphonia</i>	10	20	65,67 ± 21,65	a	6 ± 1,05	a

¹: sementes despulpadas manualmente.

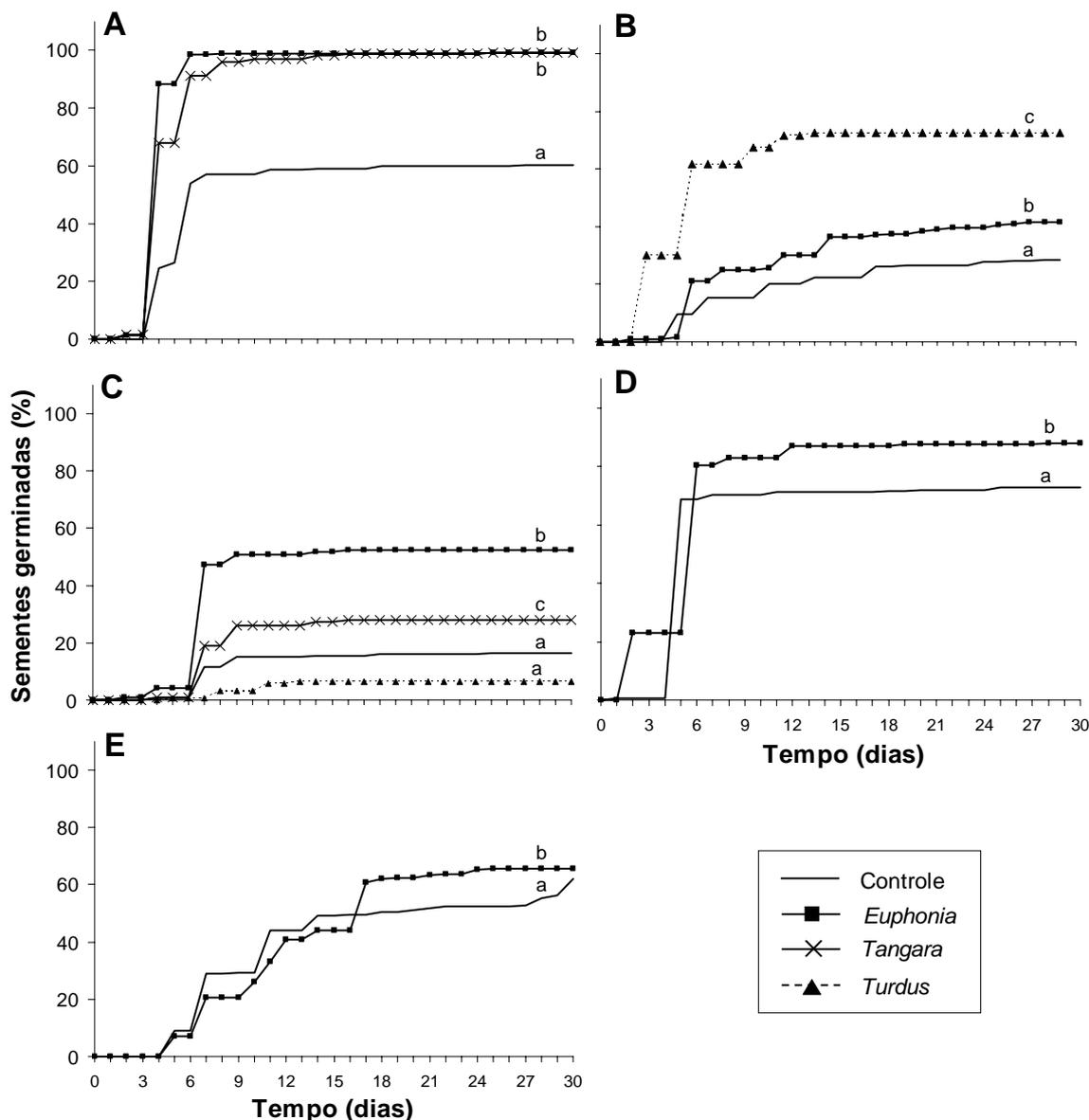


Figura 4. Germinação cumulativa das sementes de cinco espécies de *Rhipsalis* submetidas a diferentes tratamentos por um período de 30 dias. A) *R. baccifera*; B) *R. burchelli*; C) *R. pachyptera*; D) *R. puniceodiscus*; E) *R. teres*. Para cada espécie de *Rhipsalis*, letras diferentes indicam taxas de germinação significativamente diferentes.

O resultado do tratamento Frutos inteiros demonstrou que todas as espécies testadas não apresentam viviparidade, isto é, as sementes não germinam quando mantidas no interior dos frutos.

Rhipsalis baccifera. A passagem pelo trato digestório dos frugívoros acelerou a taxa de germinação das sementes dessa espécie ($r^2=0,46,414$; g.l.=2; $p<0,001$) e culminou em uma maior germinabilidade ao término do experimento ($H=13,011$; g.l.=2; $p=0,001$). Ainda, as sementes

processadas por *Euphonia* começaram a germinar significativamente antes em relação aos demais tratamentos e ao controle.

Rhipsalis burchelli. Assim como na espécie anterior, as sementes processadas pelos frugívoros apresentaram germinação mais rápida em relação ao Controle ($\chi^2=52,609$; g.l.=2; $p<0,001$) e maior germinabilidade ($F=19,932$; g.l.=2; $p<0,001$). O tempo para o início da germinação das sementes foi significativamente reduzido apenas para o tratamento *Turdus*.

Rhipsalis pachyptera. As sementes dessa espécie germinaram mais rapidamente após sua passagem pelo trato digestório dos frugívoros ($\chi^2=82,574$; g.l.=3; $p<0,001$), exceto no caso do tratamento *Turdus*, onde a taxa de germinação apresentou padrão semelhante ao Controle. O tratamento *Euphonia* conferiu às sementes os maiores índices de germinabilidade, mas o tempo para o início da germinação das sementes desse tratamento foi significativamente diferente e maior apenas em relação ao tratamento *Turdus*.

Rhipsalis puniceodiscus. As sementes processadas por *Euphonia* apresentaram alterações significativas em todos os aspectos considerados em relação ao Controle. Houve um aumento na taxa de germinação ($Z=-4,153$; $p<0,001$) e na germinabilidade ($t=2,485$; g.l.=23; $p=0,021$) de cada réplica. O tempo para o início da germinação das sementes foi significativamente menor no tratamento *Euphonia* ($U=117,0$; g.l.=10 e 15; $p=0,011$).

Rhipsalis teres. A taxa de germinação das sementes do tratamento *Euphonia* foi significativamente maior do que o Controle ($Z=-2,248$; $p=0,025$), mas não houve alteração na porcentagem final de sementes germinadas ($U=78,0$; g.l.=10 e 15; $p=0,889$) e no valor de T-0 ($U=82,5$; g.l.= 10 e 15; $p=0,669$).

Morfologia dos frutos

As análises mostraram que existem diferenças significativas entre as espécies com relação às dimensões dos frutos e sementes e no número de sementes por fruto (tabela 4). Os frutos de *R. pachyptera* são significativamente maiores em relação aos demais, exceto pelo comprimento semelhante aos frutos de *R. baccifera*. Os frutos de *R. pachyptera* também apresentam o maior número de sementes e maior peso fresco, seguidos por *R. baccifera* e *R. teres*. As sementes de *R. pachyptera* e *R. teres* apresentam larguras ligeiramente diferentes entre si e somente as sementes de *R. baccifera* apresentam menor comprimento em relação às demais.

Tabela 4. Morfologia dos frutos e sementes de três espécies de *Rhipsalis* utilizadas nos testes de germinação (média \pm desvio padrão; letras diferentes indicam valores significativamente diferentes entre as espécies)

		Valor das Estatísticas	<i>R. baccifera</i> (n=15)	<i>R. pachyptera</i> (n=30)	<i>R. teres</i> (n=80)
Frutos	Comprimento (mm)	H=76,620 ¹	6,53 \pm 1,09 a	7,62 \pm 0,53 a	4,51 \pm 1,06 b
	Diâmetro (mm)	H=78,865	6,25 \pm 1,19 a	8,63 \pm 0,60 b	4,49 \pm 0,88 c
	Número de sementes	H=73,813	28 \pm 15 a	93 \pm 14 b	14 \pm 13 c
	Peso fresco (mg)	H=58,885	0,18 \pm 0,09 a	0,33 \pm 0,06 a	0,07 \pm 0,04 b
Sementes	Comprimento (mm)	H=19,276	0,85 \pm 0,19 b	1,05 \pm 0,12 a	1,02 \pm 0,08 a
	Diâmetro (mm)	F=12,276 ²	0,44 \pm 0,08 a	0,52 \pm 0,09 b	0,56 \pm 0,09 c

¹: Teste de Kruskal-Wallis

²: ANOVA para um fator

DISCUSSÃO

Até o momento, 26 espécies de aves já foram registradas alimentando-se dos frutos de *Rhipsalis* na natureza. A maior diversidade de frugívoros foi registrada em áreas de vegetação alterada e/ou perturbada pela ação do homem e as espécies mais frequentemente observadas alimentando-se dos frutos dessas epífitas foram as aves do gênero *Euphonia*. O trato digestório modificado dessas aves permitiu a passagem dos frutos ingeridos em um tempo significativamente menor em relação ao gênero *Tangara*. No entanto, esse processamento diferenciado das sementes pelas aves não apresentou reflexos na dinâmica da germinação dessas sementes: tanto as sementes processadas por *Euphonia* quanto por *Tangara* apresentaram taxas de germinação superiores ao Controle. De maneira geral, as sementes ingeridas pelas aves dos gêneros *Euphonia*, *Tangara* ou *Turdus* apresentam maiores taxas de germinação, maior germinabilidade e começam a germinar em menos tempo. A exceção a esse padrão foi observado para as sementes de *R. pachyptera* processadas por *Turdus*, cujas taxas de germinação e germinabilidade não diferiram do Controle.

O processo de dispersão de sementes, no caso das espécies zoocóricas, compreende desde a apresentação dos frutos e a sua captura acidental ou intencional por um animal e culmina com a deposição das sementes em um sítio propício à germinação e ao estabelecimento de um novo indivíduo (VAN DER PIJL 1982, SCHUPP 1993). No caso das espécies ornitocóricas, a ingestão dos frutos é limitada pela relação existente entre o tamanho do fruto (largura e comprimento) e a abertura de bico das aves (WHEELWRIGHT 1985), exceto nos casos em que a dispersão ocorre por epizocoria. Uma vez que apresentam pequenas dimensões, os frutos de *Rhipsalis* não representam limitações para seu consumo por uma ampla gama de aves frugívoras (PRATT e STILES 1985, WHEELWRIGHT 1985, JORDANO 2000). No entanto, em relação a outras espécies que possuem frutos carnosos e dimensões semelhantes (PIZO 2002, MANHÃES *et al.* 2003, STAGGEMEIER 2008), as espécies de *Rhipsalis* compreendidas neste estudo apresentaram baixas taxas de visitação e consumo de frutos pelos frugívoros.

Os resultados dos testes de germinação demonstram que a presença da polpa inibe a germinação das sementes de *Rhipsalis*, característica também registrada para outras espécies de plantas (IZHAKI e SAFRIEL 1990, YAGIHASHI *et al.* 1998, SAMUELS e LEVEY 2005). Uma vez ingerido pela ave frugívora, o fruto sofre um processamento mecânico pelo bico e/ou moela, além da ação de enzimas digestivas, o que aparentemente reduz (talvez até anule) a influência da

polpa sobre as sementes, permitindo o início do processo de germinação. Adicionalmente, a ingestão das sementes pelos frugívoros permite a escarificação química do seu tegumento, facilitando sua embebição e acelerando a reativação do metabolismo do embrião (TRAVESET 1998, CASTRO *et al.* 2004, TRAVESET *et al.* 2008). Desse modo, a ingestão dos frutos de *Rhipsalis* pelas aves frugívoras é essencial para o sucesso reprodutivo dessas plantas e culminam em um incremento na taxa de germinação e na germinabilidade das sementes em relação ao Controle, demonstrando que a epizocoria não é o único modo de dispersão das sementes de *Rhipsalis* como sugerido por Bregman (1988). A única exceção a esse padrão foi observada para as sementes de *R. pachyptera* ingeridas por *Turdus*. Talvez a associação da moela bem desenvolvida dos *Turdus* com o grande número de sementes existentes nos frutos de *R. pachyptera* em relação às demais possa ser um fator responsável pelas baixas taxas de germinação e germinabilidade dessas sementes em relação aos demais tratamentos. Durante o processo digestório, a passagem simultânea de muitas sementes pela moela dessas aves pode provocar uma escarificação mecânica excessiva de seu tegumento e até mesmo causar danos ao embrião. Assim, é natural que essas sementes apresentem taxas de germinação e germinabilidade inferiores às do Controle, como já foi verificado em estudos semelhantes (TRAVESET 1998, ROBERTSON *et al.* 2006). A confirmação dessa hipótese, no entanto, só poderá ser feita após estudos que enfoquem especificamente a ação do processo digestório dos frugívoros sobre a estrutura do tegumento das sementes de *Rhipsalis*, semelhante ao realizado por Barnea *et al.* (1990), Traveset *et al.* (2001) e Restrepo *et al.* (2008).

O cenário de frugivoria em *Rhipsalis*, associado aos testes de germinação das suas sementes, permite concluir claramente que as aves do gênero *Euphonia* não são apenas as principais consumidoras dos frutos dessa epífita. Essas aves também são dispersoras efetivas de suas sementes, uma vez que não danificam o embrião ao ingerir as sementes e provavelmente depositarem as sementes ingeridas longe da planta-mãe, uma vez que jamais foram observadas defecando durante o consumo dos frutos de *Rhipsalis*. As adaptações do trato digestório das *Euphonia*, no entanto, não provocam melhoras significativas na germinação das sementes de *Rhipsalis* em comparação a outros frugívoros de mesmo porte como as *Tangara*. Desse modo, a maior velocidade de passagem das sementes pelo trato digestório de *Euphonia* aparentemente não representa uma especialização dessas aves à dispersão de sementes de *Rhipsalis*, mas uma adaptação morfofisiológica que permite a ingestão de maior quantidade diária de frutos e uma

maior taxa de assimilação dos escassos nutrientes presentes nesse tipo de dieta, como já descrito por Wetmore (1914) e Sutton (1951). Essas aves, inclusive, são um dos poucos exemplos de frugívoros estritos, segundo a definição de Morton (1973) uma vez que tanto a dieta dos adultos quanto dos filhotes consiste quase que exclusivamente de frutos (SARGENT 1993). Em relação às aves do gênero *Tangara*, *Euphonia* apresentaram adaptações comportamentais para a defecação das sementes, utilizando os poleiros para se livrar do bolo fecal que permanecia aderido à cloaca. O desempenho desse comportamento é fundamental para o sucesso na dispersão das sementes de *Rhipsalis*, pois garante a sua fixação sobre os galhos e troncos das árvores, onde podem germinar e estabelecer novos indivíduos. Considerando ainda que as *Euphonia* possuem populações geralmente pequenas e são consideradas raras na Floresta Atlântica (GUSSONI 2007, observação pessoal), os padrões de frugivoria observados no presente estudo permitem posicionar o sistema de dispersão de *Rhipsalis* próximo ao extremo especialista do *continuum* proposto por Howe (1993). Trata-se, portanto, de um novo caso de sistema de dispersão de sementes especialista, no qual as aves do gênero *Euphonia* atuam como as principais dispersoras, com destaque para *E. pectoralis* na Floresta Atlântica.

Na literatura, são raros os casos de relações de frugivoria envolvendo um gênero ou espécie de planta e algumas poucas espécies de aves. Dentre eles, as ervas-de-passarinho das famílias Santalaceae (=Viscaceae) e Loranthaceae são as mais citadas e melhor documentadas (SUTTON 1951, SKUTCH 1980, ISLER e ISLER 1999, BUEN e ORNELAS 2001, WATSON 2001, RESTREPO *et al.* 2002, SOTO-GAMBOA e BOZINOVIC 2002, AUKEMA 2003, CAZETTA e GALETTI 2007, ROXBURGH 2007, ARRUDA *et al.* 2008). No entanto, as semelhanças entre *Rhipsalis* e as ervas-de-passarinho da família Santalaceae (=Viscaceae) vão além do sistema especialista de dispersão de sementes. Os dois grupos de plantas apresentam frutos com características semelhantes, com destaque para a polpa viscosa que garante a fixação das sementes sobre os galhos dos forófitos após sua dispersão. Sabe-se que os frutos dessas ervas-de-passarinho são ricos em carboidratos e água (BENZING 1990), característica que também deve ser encontrada em análises nutricionais a serem realizadas para a polpa dos frutos de *Rhipsalis*. Análises mais detalhadas também deverão ser feitas para verificar possíveis semelhanças com relação à presença e à concentração de micronutrientes raramente encontrados em frutos, como o cálcio, o fósforo, o manganês, o zinco e o ferro (JORDANO 2000). Com relação ao modo de dispersão, tanto *Rhipsalis* quanto as Santalaceae apresentam dispersão por

epi ou endozoocoria, dependendo especialmente das aves do gênero *Euphonia* para carregar suas sementes e depositá-las em um sítio propício à germinação (BREGMAN 1988, LOMBARDI e MOTTA-JR. 1995, RESTREPO *et al.* 2002). Conforme demonstrado no capítulo 1 (página 35), os indivíduos de *Rhipsalis* apresentam distribuição espacial agregada, com a maioria dos indivíduos estabelecidos na copa interna das árvores de maior porte da comunidade. Curiosamente, as Santalaceae (=Viscaceae) também apresentam um padrão agregado de distribuição espacial. No entanto, essas plantas hemiparasitas reconhecidamente apresentam especificidade com relação aos hospedeiros e aos locais de deposição das sementes sobre ele (e.g. SARGENT 1995). Assim, os dados disponíveis até o momento indicam que as semelhanças no padrão de distribuição das ervas-de-passarinho e de *Rhipsalis* pode envolver, além das características ambientais específicas para a germinação e estabelecimento de novos indivíduos, as características comportamentais dos agentes dispersores comum aos dois grupos de plantas.

Diversos estudos foram realizados para explicar os motivos que levam à relação específica de frugivoria entre as Santalaceae (=Viscaceae) e as aves do gênero *Euphonia*, abordando desde o próprio processo de dispersão e o padrão de deposição de sementes nos hospedeiros, até as características nutricionais dos frutos e fisiologia dos frugívoros envolvidos (e.g. WALSBURG 1975, HOLTHUIJZEN e ADKISSON 1984, SARGENT 1995, WATSON 2001, RESTREPO *et al.* 2002, CARLO e AUKEMA 2005, GUERRA 2005, PINTO 2005, CAZETTA e GALETTI 2007). No entanto, os fatores que originaram e mantêm esta aparente relação de especialização na dispersão das sementes das ervas-de-passarinho ainda não são totalmente compreendidos.

As informações obtidas neste estudo para *Rhipsalis* são de grande valor para a compreensão do seu sistema de dispersão de sementes. A análise destas informações em conjunto com a composição química e nutricional dos frutos de *Rhipsalis* já se encontra em andamento e pode ser uma abordagem bem sucedida para o início da compreensão desta relação especialista com as *Euphonia*. Segundo Carlo *et al.* (2003), “é intrigante que algumas aves em particular possam marcadamente preferir alguns frutos (...) mas a morfologia e fisiologia singulares de cada espécie de ave são, provavelmente, os fatores determinantes”. Dessa forma, para determinar os fatores primeiros que levaram *Rhipsalis* a apresentar um sistema especialista de dispersão de sementes, também é necessário compreender desde a biogeografia dessas plantas e das *Euphonia*, até a fisiologia e história natural desses impressionantes frugívoros.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amico, G. C.; Rodríguez-Cabal, M. A.; Aizen, M. A. The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. **Acta Oecologica**, v. 35, p. 8-13. 2009
- Arruda, R. *et al.* **Natural history and ecology of neotropical mistletoes**. Oxford: Eolss Publishers, 2008. p.
- Atsalis, S. Diet of the Brown Mouse Lemur *Microcebus rufus* in Ranomafana National Park, Madagascar. **International Journal of Primatology**, v. 20, p. 193-229. 1999
- Aukema, J. E. Vectors, viscin, and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists, and resources. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, p. 212-219. 2003
- Barnea, A.; Yom-Tov, Y.; Friedman, J. Differential Germination of Two Closely Related Species of *Solanum* in Response to Bird Ingestion. **Oikos**, v. 57, p. 222-228. 1990
- Benzing, D. H. **Vascular epiphytes**. New York: Cambridge University Press, 1990. 354 p.
- Bregman, R. Forms of seed dispersal in Cactaceae. **Acta Bot. Neerl**, v. 3, p. 395-402. 1988
- Buen, L. L.; Ornelas, J. F. Seed dispersal of the mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* by birds in central Veracruz, Mexico. **Biotropica**, v. 33, p. 487-494. 2001
- Cabral, E. L. Las plantas epífitas del macrosistema Iberá. In: M. M. Arbo and S. G. Tressens (Org.). **Flora del Iberá**. Corrientes: U.N.NE./CONICET, 2002. p. 613.
- Carlo, T.; Collazo, J.; Groom, M. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. **Oecologia**, v. 134, p. 119-131. 2003
- Carlo, T. A.; Aukema, J. E. Female-directed dispersal and facilitation between a tropical mistletoe and a dioecious host. **Ecology**, v. 86, p. 3245-3251. 2005
- Carrano, E. **Composição e conservação da avifauna na Floresta Estadual do Palmito, município de Paranaguá, Paraná**. 2006. 125 f. Mestrado - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.
- Castro, R. D.; Bradford, K. J.; Hilhorst, H. W. M. Embebição e reativação do metabolismo. In: A. G. Ferreira and F. Borghetti (Org.). **Germinação do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed, 2004. p. 323.
- Cazetta, E.; Galetti, M. Frugivoria e especificidade por hospedeiros na erva-de-passarinho *Phoradendron rubrum* (L.) Griseb. (Viscaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, p. 345-351. 2007
- Coelho, E. P.; Pinheiro, T. R.; Laps, R. R. 2003. **Epífitas como fonte de recursos para aves na Serra do Teimoso, Jussari, Bahia**. Disponível em <http://www.ib.unicamp.br/profs/fsantos/relatorios/ne313-11.pdf>. Acesso em 01 dez 2008. Disponível em: Acesso em:
- Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2008). **Listas das aves do Brasil. Versão 05/10/2008**. Disponível em: <http://www.cbro.org.br>. Acesso em: 20 jan 2008.
- Cota-Sánchez, J. H. Vivipary in the Cactaceae: Its taxonomic occurrence and biological significance. **Flora**, v. 199, p. 481-490. 2004
- Couto, O. S.; Cordeiro, R. M. S. **Manual de reconhecimento das espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo**. São Paulo: 2005. p.
- Ferrari, S. F.; Corrêa, H. K. M.; Coutinho, P. E. G. Ecology of the “southern” marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*): How different, how similar? In: M. A. Norconk, A. L. Rosenberger and P. A. Garber (Org.). **Adaptative Radiation in Neotropical Primates**. New York: Plenum Press, 1996. p. 157-171.

- Galleti, M.; Pizo, M. A.; Morellato, L. P. C. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: R. Rudran (Org.). **Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. Curitiba: Ed. da UFPR, 2004. p. 665.
- Guerra, T. J. **Componentes quantitativos e qualitativos da dispersão de sementes de *Struthanthus flexicaulis* (Loranthaceae) em uma área de campo rupestre do sudeste brasileiro**. 2005. 52 f. Mestrado - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2005.
- Gussoni, C. O. A. **Abundância de aves nas Serras do Mar e de Paranapiacaba**. 2007. 54 f. Trabalho de Conclusão de Curso - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2007.
- Holthuijzen, A. M. A.; Adkisson, C. S. Passage Rate, Energetics, and Utilization Efficiency of the Cedar Waxwing. **The Wilson Bulletin**, v. 96, p. 680-684. 1984
- Howe, H. F. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: D. R. Murray (Org.). **Seed dispersal**. Sydney: Academic Press, 1986. p. 123-190.
- Howe, H. F. Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand? **Vegetatio**, v. 107/108, p. 3-13. 1993
- Ikemoto, E. **Espécies arbóreas, arbustivas e herbáceas do Parque Taquaral (Campinas, SP) - subsídios para atividades de ensino não-formal de botânica**. 2007. f. Tese (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2007.
- Isler, M. L.; Isler, P. R. **The tanagers: natural history, distribution, and identification**. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1999. 406 p.
- Izhaki, I.; Safriel, U. N. The Effect of Some Mediterranean Scrubland Frugivores Upon Germination Patterns. **The Journal of Ecology**, v. 78, p. 56-65. 1990
- Jordano, P. Fruits and frugivory. In: M. Fenner (Org.). **Seeds - the ecology of regeneration in plant communities**. New York: CABI Publishing, 2000. p. 125-165.
- Lombardi, J. A. Viviparity in *Rhipsalis pilocarpa* Loefgren (Cactaceae). **Ciência e Cultura**, v. 45, p. 407. 1993
- Lombardi, J. A.; Motta-Jr., J. C. Possibilidade de dispersão endoornitocórica das sementes de *Rhipsalis* (Cactaceae). **Ararajuba**, v. 3, p. 61-62. 1995
- Manhães, M. A.; Assis, L. C. S.; Castro, R. M. Frugivoria e dispersão de sementes de *Miconia urophylla* (Melastomataceae) por aves em um fragmento de Mata Atlântica secundária em Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. **Ararajuba**, v. 11, p. 173-180. 2003
- Martins, M. M.; Setz, E. Z. F. Diet of buffy tufted-eared marmosets (*Callithrix aurita*) in a forest fragment in southeastern Brazil. **International Journal of Primatology**, v. 21, p. 467-476. 2000
- Mauseth, J. D.; Kiesling, R.; Ostolaza, C. **A cactus odyssey: journeys in the wilds of Bolivia, Peru and Argentina**. Oregon: Timber Press, Inc., 2002. 320 p.
- Morton, E. S. On the Evolutionary Advantages and Disadvantages of Fruit Eating in Tropical Birds. **The American Naturalist**, v. 107, p. 8. 1973
- O'Brien, T. G. *et al.* What's so special about figs? v. 392, p. 668. 1998
- Parque do Zizo. **Parque do Zizo**. Disponível em: <<http://www.parquedoZizo.com.br>>. Acesso em: 20 jan. 2009.
- Pianca, C. C. **A caça e seus efeitos sobre a ocorrência de mamíferos de médio e grande porte em áreas preservadas de Mata Atlântica na Serra de Paranapiacaba (SP)**. 2004. 74 f. Tese (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2004.

- Pinto, M. M. **Studies of the population ecology of the mistletoe *Phoradendron anceps* (Viscaceae) and its host *Pisonia albida* (Nyctaginaceae) in the guánica forest reserve, Puerto Rico.** 2005. 88 f. Master - University of Puerto Rico, Mayagüez, 2005.
- Pizo, M. A. The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. In: D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (Org.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.** London: CABI Publishing, 2002. p. 129-143.
- Pizo, M. A. *et al.* Frugivory in cotingas of the Atlantic Forest of southeast Brazil. **Ararajuba**, v. 10, p. 177-185. 2002
- Pizo, M. A.; Simão, I.; Galetti, M. Diet and flock size of sympatric parrots in the Atlantic Forest of Brazil. **Ornitologia Neotropical**, v. 6, p. 87-95. 1995
- Pratt, T. K.; Stiles, E. W. The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. **Biotropica**, v. 17, p. 314-321. 1985
- Reid, N. Dispersal of Mistletoes by Honeyeaters and Flowerpeckers: Components of Seed Dispersal Quality. **Ecology**, v. 70, p. 137-145. 1989
- Restrepo, C. *et al.* The role of vertebrates in the diversification of New World mistletoes. In: D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (Org.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.** London: CABI Publishing, 2002. p. 83-98.
- Robertson, A. W. *et al.* Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. **Functional Ecology**, v. 20, p. 58-66. 2006
- Roxburgh, L. The effect of gut processing on the quality of mistletoe seed dispersal. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, p. 377-380. 2007
- Samuels, I. A.; Levey, D. J. Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? **Functional Ecology**, v. 19, p. 365-368. 2005
- Sargent, S. Nesting biology of the Yellow-throated Euphonia: large clutch size in a neotropical frugivore. **Wilson Bulletin**, v. 105, p. 285-300. 1993
- Sargent, S. Seed Fate in a Tropical Mistletoe: The Importance of Host Twig Size. **Functional Ecology**, v. 9, p. 197-204. 1995
- Schupp, E. W. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Plant Ecology**, v. 107-108, p. 15-29. 1993
- Sigrist, T. **Aves do Brasil uma visão artística.** Vinhedo: Tomas Sigrist, 2005. 672 p.
- Skutch, A. F. Arils as Food of Tropical American Birds. **The Condor**, v. 82, p. 31-42. 1980
- Snow, B. K.; Snow, D. W. The Feeding Ecology of Tanagers and Honeycreepers in Trinidad. **The Auk**, v. 88, p. 291-322. 1971
- Soto-Gamboa, M.; Bozinovic, F. Fruit-disperser interaction in a mistletoe-bird system: a comparison of two mechanisms of fruits processing on seed germination. **Plant Ecology**, v. 159, p. 171-174. 2002
- Staggemeier, V. G. **Padrões reprodutivos em Myrtaceae: uma abordagem ecológica e filogenética.** 2008. 125 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2008.
- Stiles, E. W. Animals as seed dispersers. In: M. Fenner (Org.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.** New York: CABI Publishing, 2000. p. 111-124.
- Sutton, G. M. Dispersal of Mistletoe by Birds. **The Wilson Bulletin**, v. 63, p. 235-237. 1951
- Systat. **SygnStat v. 3.5.0.54.** San Jose: Systat Software Inc., 2006
- Traveset, A. Effect of seed passage through vertebrate frugivores guts on germination: a review. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, p. 151-190. 1998
- Traveset, A.; Riera, N.; Mas, R. E. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. **Functional Ecology**, v. 15, p. 669-675. 2001

- Traveset, A.; Rodriguez-Perez, J.; Pias, B. Seed trait changes in dispersers' guts and consequences for germination and seedling growth. **Ecology**, v. 89, p. 95-106. 2008
- van der Pijl, L. **Principles of dispersal in higher plants**. New York: Springer-Verlag, 1982. 215 p.
- Voss, W. A.; Sander, M. Frutos e sementes vários na alimentação das aves livres. **Trigo e Soja**, v. 58, p. 28-31. 1981
- Walsberg, G. E. Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of mistletoe berries. **The Condor**, v. 77, p. 169-174. 1975
- Watson, D. M. Mistletoe: a keystone resource in forests and woodlands worldwide. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, p. 219-249. 2001
- Wetmore, A. The development of the stomach in the euphonias. **The Auk**, v. 31, p. 458-461. 1914
- Wheelwright, N. T. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology**, v. 66, p. 808-818. 1985
- Wilson, M. F.; Traveset, A. The ecology of seed dispersal. In: M. Fenner (Org.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. New York: CABI Publishing, 2000. p. 85-111.
- Yagihashi, T.; Hayashida, M.; Miyamoto, T. Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. **Oecologia**, v. 114, p. 209-212. 1998
- Zar, J. H. **Biostatistical analysis**. 4. New Jersey: Prentice Hall, 1999. 663 p.

Apêndice A. Listagem detalhada dos registros de frugivoria em *Rhipsalis*. Referências marcadas com * foram utilizadas apenas para descrever as espécies que se alimentam dos frutos de *Rhipsalis*

Frugívoro	Espécie de <i>Rhipsalis</i>	Número de visitas	Local	Autor
Primates				
<i>Callithrix aurita</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	Litoral de SP	Ferrari <i>et al.</i> 1996 *
	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	Minas Gerais	Martins e Setz 2000 *
<i>Cebus apella</i>	<i>R. teres</i>	-	PE Intervalos, SP	W.R. Silva *
<i>Microcebus rufus</i>	<i>R. baccifera</i>	5	Ranomafana National Park, Madagascar	Atsalis 1999 *
Aves				
<i>Pirrhura frontalis</i>	<i>Rhipsalis</i> spp.	9	PE Intervalos	Pizo <i>et al.</i> 1995 *
<i>Forpus xanthopterygius</i>	<i>Rhipsalis</i> spp.	5	PE Intervalos	Pizo <i>et al.</i> 1995 *
	<i>Rhipsalis</i> spp.	1	Santos, SP	S. Pivelli
<i>Brotogeris tirica</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	-	M.A. Pizo
	<i>Rhipsalis</i> spp.	26	PE Intervalos, SP	Pizo <i>et al.</i> 1995 *
<i>Trogon rufus</i>	<i>R. campos-portoana</i>	1	PE Intervalos	W.R. Silva
<i>Carpornis cucullata</i>	<i>R. teres</i>	-	PE Intervalos, SP	Pizo <i>et al.</i> 2002 *
	<i>R. teres</i>	-	PE Intervalos, SP	W.R. Silva
<i>Turdus flavipes</i>	<i>R. campos-portoana</i>	1	PE Intervalos	W.R. Silva
<i>Turdus ruiventris</i>	<i>R. teres</i>	1	PE Itapuã, Viamão, RS	B. Boeni
<i>Coereba flaveola</i>	<i>R. teres</i>	9	PE Itapuã, Viamão, RS	B. Boeni
	<i>Rhipsalis</i> spp.	6	Trinidad	Snow e Snow 1971 *
	<i>Rhipsalis</i> spp.	3	Santos, SP	S. Pivelli
	<i>R. teres</i>	1	Parque Portugal, Campinas, SP	Este estudo
<i>Trichothraupis melanops</i>	<i>R. teres</i>	1	PE Intervalos	W.R. Silva

Apêndice A (continuação). Listagem detalhada dos registros de frugivoria em *Rhipsalis*. Referências marcadas com * foram utilizadas apenas para descrever as espécies que se alimentam dos frutos de *Rhipsalis* (PE: Parque Estadual; FE: Floresta Estadual)

Frugívoro	Espécie de <i>Rhipsalis</i>	Número de visitas	Local	Autor
<i>Habia rubica</i>	<i>R. campos-portoana</i>	1	PE Intervales	W.R. Silva
<i>Tachyphonus cristatus</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
<i>Ramphocelus bresilius</i>	<i>Rhipsalis</i> spp.	4	Santos, SP	S. Pivelli
<i>Thraupis sayaca</i>	<i>Rhipsalis</i> spp.	3	Santos, SP	S. Pivelli
<i>Thraupis palmarum</i>	<i>Rhipsalis</i> spp.	3	Santos, SP	S. Pivelli
<i>Rhipsalis</i> sp.	<i>Rhipsalis</i> sp.	1	Trinidad	Snow e Snow 1971 *
<i>Tangara mexicana</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	2	Trinidad	Snow e Snow 1971 *
<i>Tangara seledon</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
	<i>Rhipsalis pulvinigera</i>	-	Serra do Teimoso, Jussari, BA	Coelho et al. (dados não publicados)
	<i>R. baccifera</i>	1	PE Ilha do Cardoso, Cananéia, SP	Este estudo
<i>Dacnis cayana</i>	<i>Rhipsalis</i> isp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
<i>Chlorophanes spiza</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
<i>Hemithraupis guira</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
<i>Zonotrichia capensis</i>	<i>R. baccifera</i>	1	Reserva do Vuna, Atibaia, SP	Este estudo
<i>Cyanoloxia brissonii</i>	<i>R. teres</i>	1	PE Itapuá, Viamão, RS	B.Boeni
<i>Euphonia</i> sp1.	<i>Rhipsalis pulvinigera</i>	-	Serra do Teimoso, Jussari, BA	Coelho et al. (dados não publicados)
<i>Euphonia</i> sp2.	<i>Rhipsalis</i> sp.	1	PE Intervales	M.A. Pizo
<i>Euphonia chlorotica</i>	<i>R. myosorus</i>	-	-	Voss e Sander 1981
	<i>R. teres</i>	1	Parque Portugal, Campinas, SP	Este estudo
<i>Euphonia violacea</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	Guaratuba, PR	C. Cestari

Apêndice A (continuação). Listagem detalhada dos registros de frugivoria em *Rhipsalis*. Referências marcadas com * foram utilizadas apenas para descrever as espécies que se alimentam dos frutos de *Rhipsalis* (PE: Parque Estadual; FE: Floresta Estadual)

Frugívoro	Espécie de <i>Rhipsalis</i>	Número de visitas	Local	Autor
<i>Euphonia violacea</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	32	Trinidade	Snow e Snow 1971 *
	<i>Rhipsalis</i> spp.	2	Santos, SP	S. Pivelli
	<i>Rhipsalis</i> sp.	1	Santos, SP	C.O.A. Gussoni
	<i>R. paradoxa</i>	1	PE Intervales	W.R. Silva
<i>Euphonia chalybea</i>	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	Juquiá, SP	Sigrist 2005
	<i>R. myosorus</i>	-	-	Voss e Sander 1981
<i>Euphonia cyanocephala</i>	<i>R. myosorus</i>	-	-	Voss e Sander 1981
	<i>R. teres</i>	2	PE Itapua, Viamão, RS	B. Boeni
	<i>R. puniceodiscus</i>	2	Reserva do Vuna, Atibaia, SP	Este estudo
	<i>Rhipsalis</i> sp.	1	PE Intervales	V.B. Ziparro
	<i>Rhipsalis</i> sp.	-	FE do Palmito, Paranaguá, PR	Carrano 2006
<i>Euphonia pectoralis</i>	<i>R. myosorus</i>	-	-	Voss e Sander 1981
	<i>R. teres</i>	10	PE Itapua, Viamão, RS	B. Boeni
	<i>R. pachyptera</i>	5	Cananéia, SP	Este estudo
	<i>Rhipsalis</i> sp.	5	PE Turístico do Alto Ribeira, SP	C.O.A. Gussoni
	<i>R. teres</i>	3	PE Ilha do Cardoso, Cananéia, SP	Este estudo
	<i>R. teres</i>	2	Parque do Zizo, São Miguel Arcanjo, SP	Este estudo
	<i>R. teres</i>	2	PE Itapua, Viamão, RS	C.O.A. Gussoni
	<i>Rhipsalis</i> sp.	2	PE Intervales	M.A. Pizo
	<i>Rhipsalis</i> spp.	2	Santos, SP	S. Pivelli
	<i>R. campos-portoana</i>	2	PE Intervales	W.R. Silva
<i>Rhipsalis</i> sp.	2	PE Intervales	W.R. Silva	

Apêndice A (continuação). Listagem detalhada dos registros de frugivoria em *Rhipsalis*. Referências marcadas com * foram utilizadas apenas para descrever as espécies que se alimentam dos frutos de *Rhipsalis* (PE: Parque Estadual; FE: Floresta Estadual)

Frugívoro	Espécie de <i>Rhipsalis</i>	Número de visitas	Local	Autor
<i>Euphonia pectoralis</i>	<i>R. baccifera</i>	1	PE Ilha do Cardoso, Cananéia, SP	Este estudo
	<i>Rhipsalis</i> cf. <i>lindbergiana</i>	1	PE Intervales	M.A. Pizo
	<i>R. elliptica</i>	1	PE Intervales	W.R. Silva
	<i>R. teres</i>	1	PE Intervales	W.R. Silva

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar da pouca variação climática anual no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, as fenofases reprodutivas de *Rhipsalis* foram significativamente sazonais. Além disso, cada uma das três espécies estudadas apresentou um padrão fenológico próprio, com distintas respostas à variação anual do comprimento do dia. Assim, este estudo é mais um exemplo de que o comprimento do dia pode ser a principal variável ambiental responsável pelo desencadeamento das fenofases reprodutivas das espécies que habitam ambientes pouco sazonais, como já previsto por outros autores (THOMAS e VINCE-PRUE 1997, RIVERA e BORCHERT 2001, BORCHERT *et al.* 2005). Esse comportamento diferenciado das espécies frente à variação no comprimento do dia ao longo do ano fez com que indivíduos de *Rhipsalis* fossem encontrados se reproduzindo durante todo o período do estudo.

Especificamente com relação à frutificação, Nadkarni e Matelson (1989) e Morellato e Leitão-Filho (1996) afirmam que as epífitas podem produzir recursos à fauna local em períodos distintos do restante da comunidade vegetal. No entanto, as observações fenológicas realizadas demonstraram a ocorrência de sobreposição na produção de frutos maduros entre os indivíduos de *Rhipsalis* e seus respectivos forófitos. Determinar os fatores causadores desse processo e avaliar suas consequências na dispersão das sementes de *Rhipsalis* e de seus forófitos é um campo ainda a ser abordado.

Confirmando as observações de Benzing (1990), os indivíduos de *Rhipsalis* apresentam-se estabelecidos principalmente na região interna da copa dos forófitos, protegidos da exposição excessiva ao sol. Com relação aos forófitos, a maioria dos indivíduos de *Rhipsalis* estão estabelecidos sobre as maiores árvores da comunidade, as quais provavelmente apresentam idade mais avançada e maior superfície em relação ao restante da comunidade. Desse modo, considerando a superfície disponível e o tempo de exposição aos eventos de dispersão, as árvores de maior porte possuem uma maior chance de receber sementes de *Rhipsalis* e de outras epífitas, justificando o padrão de distribuição observado. No entanto, não deve ser desconsiderada a possibilidade de que a germinação e o estabelecimento dos indivíduos dessas epífitas também esteja condicionada às características do micro-ambiente em que suas sementes foram depositadas. A necessidade de árvores longevas e o ritmo lento de crescimento dos *Rhipsalis* imposto pelo metabolismo do tipo CAM (BENZING 1990) representam uma grande fragilidade

das populações dessas epífitas frente a perturbações antrópicas como a exploração madeireira das árvores de grande porte. Portanto, é de grande importância a compreensão dos fatores que determinam o padrão de distribuição espacial de *Rhipsalis*, resultado que somente será alcançado através da realização de testes de germinação *in situ* que avaliem o impacto das diferentes condições de iluminação, umidade, temperatura e disponibilidade de nutrientes nas diferentes regiões da copa das árvores e nos diferentes estratos da floresta.

Este estudo confirmou a endoornitocoria como o principal modo de dispersão das sementes do gênero *Rhipsalis*, confirmando o proposto por Lombardi e Motta-Jr. (1995). Trabalhos futuros, no entanto, devem verificar a mamaliocoria como outro possível modo de dispersão dessas sementes, uma vez que existem registros de consumo dos frutos de *Rhipsalis* por primatas.

Vinte e oito espécies de aves frugívoras foram registradas ingerindo os frutos de *Rhipsalis*, com destaque para as aves do gênero *Euphonia*. As visitas de *Euphonia* foram geralmente rápidas, raramente excedendo o tempo de passagem das sementes pelo seu trato digestório. Devido à morfologia adaptada ao consumo de frutos, as sementes de *Rhipsalis* ingeridas pelas *Euphonia* não sofreram danos e, inclusive, apresentaram um incremento significativo nas taxas de germinação e germinabilidade. Desse modo, as *Euphonia* podem ser definidas como as principais dispersoras e dispersoras efetivas das sementes de *Rhipsalis*, caracterizando essa relação ave-epífita como um sistema especialista de dispersão de sementes. Um caso semelhante de especialização descrito na literatura envolve estas mesmas aves e as epífitas da família Santalaceae (=Viscaceae), popularmente conhecidas como ervas-de-passarinho (e.g. RESTREPO *et al.* 2002). Análises mais detalhadas a respeito da composição química e nutricional dos frutos de *Rhipsalis* e sua comparação com os dados já existentes para as ervas-de-passarinho já se encontram em andamento e podem abrir novos horizontes a respeito dos fatores que originaram e mantêm estes sistemas especialistas de dispersão de sementes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Benzing, D. H. **Vascular epiphytes**. New York: Cambridge University Press, 1990. 354 p.
- Borchert, R. *et al.* Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, v. 433, p. 627-629. 2005
- Lombardi, J. A.; Motta-Jr., J. C. Possibilidade de dispersão endornitocórica das sementes de *Rhipsalis* (Cactaceae). **Ararajuba**, v. 3, p. 61-62. 1995
- Morellato, P. C.; Leitão-Filho, H. F. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. **Biotropica**, v. 28, p. 180-191. 1996
- Nadkarni, N. M.; Matelson, T. J. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. **The Condor**, v. 91, p. 891-907. 1989
- Restrepo, C. *et al.* The role of vertebrates in the diversification of New World mistletoes. In: D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (Org.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. London: CABI Publishing, 2002. p. 83-98.
- Rivera, G.; Borchert, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. v. 21, p. 201-212. 2001
- Thomas, B.; Vince-Prue, D. **Photoperiodism in Plants**. 2. San Diego: Academic Press, 1997. 428 p.