

## RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 31/12/2014.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Instituto de Biociências

Campus de Rio Claro

ELIANA GRESSLER

Tese de Doutorado

*Fenologia de espécies de floresta atlântica,  
Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da  
Serra do Mar, Estado de São Paulo:  
comparação entre estratos e influência de  
borda natural*

Rio Claro,

Estado de São Paulo - Brasil

Novembro de 2010

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA**

**Instituto de Biociências**

***Campus de Rio Claro***

**ELIANA GRESSLER**

***Fenologia de espécies de floresta atlântica,  
Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da  
Serra do Mar, Estado de São Paulo:  
comparação entre estratos e influência de  
borda natural***

Rio Claro

Estado de São Paulo – Brasil

Novembro de 2010

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Instituto de Biociências

*Campus* de Rio Claro

**ELIANA GRESSLER**

**FENOLOGIA DE ESPÉCIES DE FLORESTA ATLÂNTICA, NÚCLEO  
PICINGUABA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR, ESTADO DE  
SÃO PAULO: COMPARAÇÃO ENTRE ESTRATOS E INFLUÊNCIA DE  
BORDA NATURAL**

**Tese apresentada ao Instituto de  
Biociências do Campus de Rio Claro,  
Universidade Estadual Paulista, como  
parte dos requisitos para obtenção do título  
de Doutora em Ciências Biológicas – Área  
de Biologia Vegetal.**

Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Rio Claro

Estado de São Paulo – Brasil

Novembro de 2010

581.5 Gressler, Eliana  
G832f Fenologia de espécies de floresta atlântica, Núcleo  
Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São  
Paulo: comparação entre estratos e influência de borda natural  
/ Eliana Gressler. - Rio Claro : [s.n.], 2010  
262 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,  
Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientador: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

1. Ecologia vegetal. 2. Floresta tropical úmida. 3.  
Floração. 4. Frutificação. 5. Polinização. 6. Formas de vida. I.  
Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP  
Campus de Rio Claro/SP



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA**  
**CAMPUS DE RIO CLARO**  
**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE RIO CLARO**

**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

**TÍTULO:** Fenologia de espécies de floresta atlântica, Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo: comparação entre estratos e influência de borda natural

**AUTORA:** ELIANA GRESSLER

**ORIENTADORA:** Profa. Dra. LEONOR PATRÍCIA CERDEIRA MORELLATO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de DOUTOR EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

Profa. Dra. LEONOR PATRÍCIA CERDEIRA MORELLATO  
 Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro

Prof. Dr. MARCO AURELIO PIZO FERREIRA  
 Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro

Profa. Dra. MARIA ROSÂNGELA SIGRIST  
 Departamento de Biologia / Centro de Ciências Biológicas e da Saúde / Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Profa. Dra. MARCIA CRISTINA MENDES MARQUES  
 Departamento de Botânica / Universidade Federal do Paraná

Prof. Dr. LUCIANO ELSINOR LOPES  
 Centro de Ciências Biológicas e da Saúde / Universidade Federal de São Carlos

Data da realização: 30 de novembro de 2010.

**D**edico esta tese à minha família e à floresta mais bela que já conheci.

# Agradecimentos

Gostaria de agradecer a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste extenso e gratificante trabalho, seja através de apoio emocional, profissional ou material (tese grande também tem lista grande de colaboradores!):

À Universidade Estadual Paulista (UNESP/Campus de Rio Claro), através de seu Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, pela infra-estrutura e oportunidade de realizar um doutorado de qualidade.

À FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo) pela bolsa e auxílio financeiro concedidos (processos 2005/54267-1 e 2006/61759-0, respectivamente), que foram fundamentais para o desenvolvimento desta pesquisa no nível de detalhamento apresentado.

Ao Instituto Florestal de São Paulo pela permissão de trabalho no Parque Estadual da Serra do Mar, e à administração do Núcleo Picinguaba pelo apoio, especialmente no primeiro ano de trabalho de campo.

À Profa. Dra. L. Patrícia C. Morellato meu agradecimento muito especial pela orientação, confiança, compreensão e amizade, e pela maravilhosa oportunidade de trabalhar na floresta atlântica que foi minha motivação principal para vir morar no estado de São Paulo.

Aos membros da banca de doutorado, Luciano Elsinor Lopes, Márcia Cristina Mendes Marques, Marco Aurélio Pizo Ferreira e Maria Rosângela Sigrist, pelas valiosas sugestões e críticas.

Aos professores doutores do Departamento de Botânica da Unesp/Rio Claro, Alessandra I. Coan, Marco A. de Assis, Vera L. Scatena, Júlio A. Lombardi, Massanori Takaki, Adelita A. S. Paoli, Gustavo Habermann e Reinaldo Monteiro, pela ótima convivência diária e pelo apoio recebido, principalmente no último ano de doutorado.

Ao Prof. Dr. Pedro Jordano (Estação Ecológica Donaña – Espanha) pela gentileza e sugestões sempre valiosas para a minha pesquisa.

Aos professores Dr. Célio F. B. Haddad e Dr. Mauro Galetti, do Departamento de Zoologia e Ecologia da Unesp/Rio Claro, por permitirem a utilização dos veículos oficiais Land Rover e “Toyotinha” em algumas viagens de campo à Picinguaba. Ao Prof. Célio em especial, por todas as pequenas ajudas ao longo do doutorado e co-autoria na citação de nova ocorrência de uma espécie de anfíbio para o estado de São Paulo, encontrada em Picinguaba.

A todos os funcionários da Unesp/Rio Claro, em especial à querida secretária da Botânica, Celinha Hebling, sempre eficiente, prestativa e amiga, recebendo a todos com um lindo sorriso de bom dia! Obrigado especial também para Rosemary D.O.S. Cardoso, da Seção de Pós-graduação, Daniela O. Dinato, do Herbário e Lúcia B. Cavalca, do Departamento de Botânica!



Ao Prof. Dr. Marcos Sobral pela identificação das Myrtaceae, por toda a sua atenção e gentileza, e pela co-autoria na descrição de uma espécie nova de Myrtaceae que encontrei em Picinguaba.

Aos outros especialistas que gentilmente auxiliaram na identificação de diversas espécies de plantas deste estudo: Dra. Cíntia Kameyama (Acanthaceae), Dr. João Semir (Asteraceae), Dr. Marccus V.S. Alves (Cyperaceae), Dra. Inês Cordeiro (Euphorbiaceae), Dr. Edson Dias da Silva (Fabaceae), Msc. André S.B. Gil (Iridaceae), Dr. Pedro L.R. de Moraes (Lauraceae), Dr. Massimo G. Bovini (*Pavonia* – Malvaceae), Dra. Silvana Vieira (Marantaceae), Dr. Renato Goldenberg (Melastomataceae), Dra. Fiorella F.M. Capelo (Myrtaceae), Dr. Sérgio Romaniuc Neto (Moraceae), Dra. Kikyo Yamamoto (Ochnaceae), Dr. Pedro L. Viana (Poaceae), Dra. Daniela Zappi (Rubiaceae), Msc. Carla P. Bruniera (*Rudgea* – Rubiaceae), Dr. Jomar G. Jardim (*Faramea* – Rubiaceae), Dr. João R. Stehmann (Solanaceae), Biólogo André Luiz Gaglioti (Urticaceae), ao colega da Unicamp Msc. André L.C. Rochelle pela ajuda com algumas identificações, e aos professores do Departamento de Botânica da Unesp/Rio Claro, Dr. Marco A. de Assis e Dr. Júlio A. Lombardi pela atenção e auxílio na identificação de grande volume de coletas.

Ao Prof. Dr. Sionei R. Bonatto, pela atenção e eficiência nos procedimentos para a identificação das coletas e fotos dos insetos observados nas flores de *Gomidesia* e *Rudgea*, através da Científica Consultoria vinculada à UFPR, sendo os especialistas consultados: Dr. Gabriel A.R. Melo e Msc. Leandro M. Santos (abelhas), Dr. Rodney R. Cavichioli (hemípteros), Bióloga Jéssica P. Gillung e Dr. Sionei R. Bonatto (dípteros), Dr. Germano H. Rosado Neto e Dr. Edilson Caron (coleópteros) e Dr. Olaf H.H. Mielke (lepidópteros).

Agradeço a todas as pessoas que me ajudaram no trabalho de campo ao longo do doutorado, pela companhia e auxílio no trabalho, e pelos muitos momentos inesquecíveis compartilhados na floresta de Picinguaba. Em ordem cronológica de viagem ao campo: Luis F. Alberti e Joalice Cristo (dez/05), Bruno G. Luize (jan/06), Marcelo H. de Carvalho (fev/06, mar/06), Natália Guerin (abr/06), Flávia Colpas (mai/06), Valdir L. Guedes Júnior e Débora C. Rother (jun/06), Carolina M. Potascheff (jul/06), André P. Antunes “Pardal” e Luis F. Mania (set/06), Débora C. Rother e M. Bernadete F. Canela (out/06), Valesca B. Zipparro e M. Bernadete F. Canela (nov/06), Carolina M. Potascheff (dez/06), Joice I. Nogueira (jan/07), Valdir L. Guedes Júnior (fev/07), Andrea G. Aguirre (mar/07 a ago/07), Joselino V. dos Santos (ago/07 e set/07), André A. Vasconcelos “Santos” (set/07), Manuel V. de Assunção, Lisane Gressler e Adriano Pereira (out/07), Natália C. Soares (nov/07), Fernanda C. F. B. Rabelo (dez/07-jan/08), Daniel H. F. Silva, Joselino V. dos Santos, Denilson (fev/08), Bruna L. da Silva (mar/08), Natália C. Soares (abr/08 a jun/08), Nathália M. W. B. Rocha (jul/08), Natália C. Soares (ago/08 a mar/09), Miriam Gressler, João A. de Oliveira e Eduardo M. B. Prata (ago/09), João A. de Oliveira e Joice I. Nogueira (out/09), João A. de Oliveira (nov-dez/09). Muito obrigada pessoal, sem vocês este trabalho não teria sido possível!!

À Toyota Bandeirante do laboratório de fenologia, que me devolveu a confiança na direção e foi meu meio de transporte para Picinguaba no primeiro ano do doutorado. Ao meu querido carro (Branquinho), sonho concretizado durante o doutorado, que me levou para tantos lugares e me permitiu continuar o trabalho de campo em Ubatuba.

Meu sincero e profundo agradecimento à Natália C. Soares (Natalinha), colega de laboratório e querida e fiel escudeira/companheira no campo por mais de um ano, por toda a sua amizade, compreensão, auxílio no trabalho, força de vontade e esforço, agüentando firme comigo os longos dias de campo, muitos do nascer do dia até o pôr do sol... Obrigada especialmente pela tua imensa persistência, não desistindo mesmo após o perrengue que passamos no rio da Fazenda logo na sua primeira viagem à Picinguaba...

Ao João A. de Oliveira (Sertão do Puruba - Picinguaba), pelas conversas interessantes na floresta e pelo imenso auxílio na coleta e medições das plantas nos últimos campos, que provavelmente foram os mais longos, cansativos e trabalhosos...

Ao pessoal da Pousada Betânia em Ubatuba, que foi meu segundo lar por cerca de 388 dias ao longo de quatro anos (!!), Mayr, Edivaldo R. Pereira, Dos Anjos Pereira e muito especialmente Eliane, pela preocupação e amizade, pelas gentilezas e agrados que muitas vezes iluminaram os dias em Picinguaba, e pelo sempre pronto atendimento, fazendo de tudo para minha estadia ser a mais agradável diante de tanto trabalho de campo... Obrigada de coração!

Aos moradores do Bairro Fazenda da Caixa – Casa da Farinha em Picinguaba, e muito, muuuuuuuuito especialmente ao Senhor Zé Pedro Vieira pela imensa amizade, carinho, preocupação, ensinamentos e conversas descontraídas no início e fim dos dias de trabalho de campo, contando os causos da floresta ocorrentes ao longo de mais de 50 anos. Como ele próprio dizia, prevendo o encerramento de minhas viagens de campo, “meu coração vai doer eternamente de saudades”! Agradeço também aos seus familiares, esposa Dona Nadir, filhos e netos, que sempre foram muito gentis e atenciosos ao longo dos anos de trabalho em Picinguaba.

Aos amigos da Unicamp – Christiane E. Correa, Lorena C. N. da Fonseca, Valéria F. Martins e Rubem S. de Ávila Jr., entre tantos outros – companheiros de hospedagem na pousada Betânia e trabalho de campo em Picinguaba, pelos encontros na floresta e momentos descontraídos em Paraty. Chris, obrigada por compartilhar comigo a fama de “louca” entre os colegas de pesquisa, por trabalhar com número amostral superior à 3.000 indivíduos!!

Meu profundo e carinhoso agradecimento aos professores Dr. Ivan Sazima e Dra. Marlies Sazima, da Unicamp, por toda a sua amizade, amabilidade e companhia na pousada Betânia em inúmeros dias passados em Picinguaba... Obrigada Ivan, por todos os seus ensinamentos, pela identificação das incontáveis serpentes que cruzaram o meu caminho e também das diversas e lindas aves avistadas na floresta, e por compartilhar comigo o gosto e entusiasmo com os todos os pequenos e grandes acontecimentos na floresta!

A todos os colegas de pós-graduação da Unesp/Rio Claro, que já foram embora ou ainda permanecem, em especial Adriana T. Nakamura, Aline Oriani, Aloysio P. Teixeira, Ângela C. Bieras, Camila Kissmann, Débora C. Rother, Edson Simão, Ivone V. da Silva, Leonardo F. Cancian, Leonardo B. dos Santos, Leslie L.C. Miller, Mayra T. Eichenberg, Paulo R. Souza F. e Shirley M. Silva, entre tantos outros, por todos os ótimos momentos compartilhados! Imensas saudades dos meus queridos amigos Adriana, Ângela, Edson e Ivone, vocês fazem muita falta!!!

Aos meus colegas do Laboratório de Fenologia, que já foram embora ou permanecem, André C. Guaraldo, Eduardo A. Athayde, Bruna C. Alberton, Carolina M. Potascheff, Julieta Genini, Luis F. Alberti, M. Gabriela G. de Camargo (Gabi), Milene A.A. Eigenheer, Nara O. Vogado, Natália C. Soares, Nathália M.W.B. Rocha, Marcelo C. de Souza, Paula Reys Guimarães (e suas queridas filhas Lorena, Marcela e Marina), Polyhanna R.G. dos Santos e Vanessa G. Staggemeier, obrigada por todos os momentos compartilhados, companheirismo, respeito, auxílio no trabalho e amizade!!

Obrigado especial para Gabi e Julieta, pela amizade, parceria, auxílio em todas as horas, inúmeras conversas e momentos descontraídos!

Ao Alberti, pelas ajudas estatísticas, parceria no campo, conversas inimagináveis, alegria, amizade e pelo chimarrão de sabores diversos à qualquer hora do dia!

À Valesca B. Zipparro, grande amiga, meu eterno agradecimento pela amizade, apoio em todas as horas, por alegrar a todos com o seu bom humor característico, pelo auxílio e conselhos, e por ser um exemplo de sinceridade e ética na profissão e vida pessoal. Tu tens um coração do tamanho do mundo Valê! Obrigada pelo carinho também dona Maria Elza!

À minha querida amiga Bete Canela, pelos ótimos momentos passados em Picinguaba e Paraty (RJ) ao longo de todo o meu doutorado, pelas longas e animadíssimas conversas, pela sinceridade acima de tudo, conselhos e preocupação comigo, e por me mostrar como as atitudes de uma única pessoa podem fazer diferença para o meio ambiente e para a vida das pessoas!

À Débora C. Rother, pela amizade sempre calorosa e sincera, pela alegria e entusiasmo pela vida, por estar sempre disposta a ouvir, conversar, incentivar e aconselhar, e por tantos momentos legais juntas!

A todos os meus familiares, que sempre me apoiaram e incentivaram mesmo à distância... Agradeço especialmente aos meus queridos avós Arnaldo e Zenilda Rick, meus tios Ezildo e Janete Rick, Nilton e Elisete Rick, Cláudio e Nadir Gressler e meus primos Caroline, Christiane e Cassiano Rick, Vanessa e Andréa Gressler, pelo carinho, preocupação e momentos especiais!! Obrigada também por fazerem parte da minha vida meus pequeninos doces Gabrielzinho, Ana Letícia e afilhado Gustavinho que está por vir!

Aos meus amados e queridos pais, Valdir e Lisane Gressler, por tudo o que sempre fizeram e ainda fazem por mim, dando-me o apoio emocional necessário e me auxiliando financeiramente também, pelos seus ensinamentos, incentivo, compreensão pela minha ausência em tantos momentos importantes, por muitas vezes acreditarem mais que eu no doutorado, e, sobretudo, por todo o imenso amor de vocês!!! Não é clichê dizer que esta conquista também é de vocês!! Mãezinha, obrigada pelo apoio fundamental nestes momentos finais da tese e, paizinho, obrigada por me deixar roubar a mãe um pouco...

À minha mana querida Miriam, sempre disposta e me escutar, pelos momentos e gostos compartilhados, confidências, por ser um exemplo de pessoa determinada, dedicada e com grande capacidade para amar, pelo apoio e companheirismo em todas as horas... Agradeço também ao Vinícius, pelo apoio e por fazer a minha irmã feliz!!

Ao meu adorável e amado companheiro em metade desta jornada, Gabriel Mueller, pelo imenso carinho e paciência comigo, por me ensinar a manter o foco e por compreender o quanto este trabalho é importante para mim... Obrigada por tudo meu lindo!! Também agradeço à toda sua família, especialmente Lígia, Lúcio e Vicente, que sempre me receberam com muito carinho e pelos momentos agradáveis aonde quer que estivéssemos.

Aos meus queridos bichinhos de estimação, Cota, Missi e Mel, que sempre me proporcionam muita alegria, alento e descontração mesmo nas horas mais difíceis!

À exuberante floresta atlântica de encosta em Picinguaba, que me proporcionou momentos inesquecíveis, maravilhosos, muitas vezes cansativos mas imensamente gratificantes através das belas coisas que observei, como as lindíssimas aves e plantas e as margens do rio da Fazenda, despertando cada vez mais meu interesse no estudo de sua diversidade...

À Deus, que sempre me protegeu, especialmente em alguns momentos preocupantes e delicados na floresta, e que me permitiu a persistência e força de vontade necessárias tanto na vida pessoal como no trabalho...

**Valeu muito a pena!**

**N**os fatos mais simples da floresta  
residem as mais espetaculares e interessantes criações da natureza,  
basta observar...

**Ivan Sazima**

Professor Doutor e Pesquisador da Unicamp

**L**ugar mais belo não há para se viver,  
tem que ser cuidado com o coração e a alma...

**Senhor Zé Pedro Vieira**

Morador há mais de 50 anos na Casa da Farinha

## SUMÁRIO

|  |     |
|--|-----|
| <b>Resumo</b> .....  | 1   |
| <b>Abstract</b> .....  | 3   |
| <b>Introdução Geral</b> .....  | 5   |
| Referências bibliográficas.....  | 10  |
| <b>CAPÍTULO 1: Fenologia reprodutiva e vegetativa de uma comunidade de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica</b> .....   | 18  |
| Resumo.....  | 19  |
| Introdução.....  | 20  |
| Material e métodos.....  | 22  |
| Resultados.....  | 28  |
| Discussão.....   | 35  |
| Referências bibliográficas.....  | 40  |
| Figuras.....   | 49  |
| Tabelas.....   | 61  |
| <b>CAPÍTULO 2: Influência da borda natural de um rio na fenologia de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica</b> .....   | 73  |
| Resumo.....  | 74  |
| Introdução.....  | 75  |
| Material e métodos.....  | 78  |
| Resultados.....  | 85  |
| Discussão.....   | 97  |
| Referências bibliográficas.....  | 103 |
| Figuras.....   | 110 |
| Tabelas.....   | 135 |
| <b>CAPÍTULO 3: Influência da borda natural de um rio na fenologia, produtividade, polinização e sucesso reprodutivo de <i>Gomidesia blanchetiana</i> O. Berg (Myrtaceae) em floresta atlântica</b> ..... | 144 |
| Resumo.....  | 145 |
| Introdução.....  | 146 |
| Material e métodos.....  | 148 |

|   |            |
|---|------------|
| Resultados.....   | 154        |
| Discussão.....  | 161        |
| Referências bibliográficas.....   | 168        |
| Figuras.....  | 179        |
| Tabelas.....  | 190        |
| <br>  |            |
| <b>CAPÍTULO 4: Fenologia e ecologia reprodutiva de <i>Rudgea jasminoides</i> subsp. <i>micrantha</i> Zappi (Rubiaceae) em floresta atlântica: influência de borda natural e distília.....</b> | <b>195</b> |
| Resumo.....   | 196        |
| Introdução.....   | 197        |
| Material e métodos.....   | 200        |
| Resultados.....   | 207        |
| Discussão.....  | 213        |
| Referências bibliográficas.....   | 217        |
| Figuras.....  | 228        |
| Tabelas.....  | 242        |
| <br>  |            |
| <b>Considerações Finais.....</b>  | <b>250</b> |
| Referências bibliográficas.....   | 252        |
| <br>  |            |
| <b>Apêndice 1.....</b>  | <b>254</b> |

## RESUMO GERAL

GRESSLER, E. **Fenologia de espécies de floresta atlântica, Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo: comparação entre estratos e influência de borda natural.** A sazonalidade na floração, frutificação e renovação foliar das plantas tropicais tem sido investigada em diferentes níveis de organização, de populações a comunidade, revelando grande diversidade fenológica como resposta à heterogeneidade ambiental das florestas tropicais. A crescente degradação destas florestas, especialmente da floresta atlântica brasileira, reforça a importância de estudos fenológicos, em especial quanto aos efeitos das bordas naturais ou antrópicas, que podem subsidiar ações apropriadas de recuperação e conservação. Nas bordas geralmente ocorrem variações abióticas e bióticas que podem afetar a fenologia das plantas, sendo as espécies do sub-bosque e as de sistemas reprodutivos mais especializados as mais suscetíveis a variações. Em floresta atlântica de encosta no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, estado de São Paulo, Brasil, a fenologia reprodutiva e vegetativa de 259 espécies lenhosas e herbáceas (62 famílias) foi acompanhada mensalmente durante três anos (abril/2006 a março/2009), objetivando avaliar se a borda natural do rio da Fazenda influencia a fenologia das espécies. Os padrões fenológicos e sazonalidade foram investigados: (i) para a comunidade, sua periodicidade e relação com o clima, comparando os hábitos lenhoso e herbáceo e a contribuição das famílias mais ricas e abundantes, Myrtaceae e Rubiaceae; (ii) comparativamente para 95 espécies comuns à borda natural e interior, considerando inclusive os estratos verticais da floresta (herbáceo/arbustivo, sub-bosque, dossel/emergentes), e analisando quantitativamente 16 espécies; e (iii) para duas espécies de sub-bosque, *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae) e *Rudgea jasminoides* (Rubiaceae), comparando borda natural e interior quanto à fenologia e ecologia reprodutiva. Botão, antese, fruto imaturo e brotamento da comunidade ocorreram na estação superúmida, com padrões fenológicos levemente sazonais e semelhantes entre anos, correlacionados positivamente com comprimento do dia e precipitação; fruto maduro e queda foliar não foram sazonais. Os hábitos lenhoso e herbáceo diferiram quanto à fenologia e relações com o clima, com as herbáceas iniciando as fenofases cerca de um mês antes das lenhosas. Myrtaceae e Rubiaceae influenciaram as épocas de pico das fenofases da comunidade, principalmente na frutificação. A borda natural do rio da Fazenda apresentou maior abertura do dossel, mas as características edáficas pouco diferiram em relação ao interior. Nas 95 espécies comuns, a fenologia e datas de início não diferiram entre os ambientes e os três estratos. Na maioria das 16 espécies analisadas quantitativamente, a quantidade média de estruturas reprodutivas produzidas foi maior nos indivíduos da borda natural. A fenologia de *Gomidesia* e *Rudgea* foi similar entre ambientes, mas com datas de início e pico ocorrendo até 20 dias antes no interior que na borda natural. Em *Gomidesia* os indivíduos do interior apresentaram



inflorescências e duração da antese maiores, e a borda natural as maiores flores, frutos maduros e sementes. Em *Rudgea*, os indivíduos da borda apresentaram flores e inflorescências maiores e o interior maior duração de antese. A produção de estruturas reprodutivas por indivíduo foi maior no interior em *Rudgea*, mas não diferiu entre ambientes em *Gomidesia*. Em ambas as espécies o sucesso reprodutivo por indivíduo não diferiu entre borda e interior, mas o sucesso por inflorescência diferiu entre ambientes em *Rudgea*. A borda natural apresentou maior riqueza e abundância de visitantes florais nas duas espécies, com mais polinizadores efetivos em *Gomidesia* e sem diferença entre os ambientes em *Rudgea*. Três espécies de abelhas foram consideradas polinizadores efetivos de *Gomidesia*, e cinco abelhas e quatro lepidópteros de *Rudgea*. A fenologia da comunidade foi similar à observada para outras áreas de floresta atlântica do Sudeste. A fenologia distinta entre hábitos mostrou a importância de estudos envolvendo diferentes formas de vida. O ambiente de borda natural pouco influenciou o padrão fenológico das espécies, mas afetou a produção de estruturas reprodutivas. Concluímos que a borda natural estudada exerce influência discreta à acentuada na fenologia e reprodução das espécies, dependendo do nível de abordagem e fase do ciclo de vida considerado. Portanto, a heterogeneidade natural das florestas tropicais deve ser considerada em futuros estudos fenológicos e de ecologia reprodutiva.

Palavras-chave: floração, frutificação, floresta tropical úmida, clima pouco sazonal, comunidade, lenhosas, herbáceas, dossel, sub-bosque, formas de vida, efeito de borda, Myrtaceae, Rubiaceae, polinização, sucesso reprodutivo, ecologia reprodutiva.

## ABSTRACT

GRESSLER, E. **Phenology of species of Atlantic forest, Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo State: a comparison between strata and the influence of natural edge.** The seasonality in flowering, fruiting and leafing of tropical plants has been investigated at different levels of organization, from populations to the community, showing great diversity of phenological responses to the environmental heterogeneity of tropical forests. The increasing degradation of tropical forests, especially the Brazilian Atlantic forest, reinforces the importance of phenological studies, especially regarding the effects of natural or anthropogenic edges, to guide actions towards its recovery and conservation. Edges usually change abiotic and biotic factors that may affect plant phenology. The species of the forest understory and the one with more specialized reproductive systems are the most susceptible to those changes. We monitored monthly the vegetative and reproductive phenology of 259 herbaceous and woody species (62 families) in the Atlantic forest at Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, São Paulo State, Brazil, during three years (April/2006 to March/2009). We aim to investigate whether the natural edge of the Fazenda River influences the phenology of species, affecting the phenological patterns and seasonality at different levels, as follow: (i) to the community, affecting the frequency and relation to climate, comparing woody and herbaceous habit and evaluation the relative contribution of the species rich and abundant families, Myrtaceae and Rubiaceae; (ii) comparing the phenology of the 95 species that co-occur in the natural edge and forest interior, considering their vertical position in the forest strata (herbaceous/shrub, understory, canopy/emergent), we also analyzed quantitatively the phenology of 16 species; and (iii) for two species of understory, *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae) and *Rudgea jasminoides* (Rubiaceae), we compared natural edge and forest interior regarding their phenology and reproductive ecology. Flower buds, anthesis, and immature fruit occurred mainly in the rainy season in the community, with slightly seasonal patterns, quite similar between years, and positively correlated with day length and precipitation; the ripe fruiting and leaf fall were not seasonal. Woody and herbaceous plants differed in their phenology and relations with climate. Phenology of herbaceous plants started about a month before the woody plants. Myrtaceae and Rubiaceae influenced the peak season of phenophases in the community, especially fruiting. The natural edge showed greater canopy openness, but soil characteristics was just slightly differed than the forest interior. In the 95 common species, phenology patterns and start dates did not differ between edge and interior and among strata. In the most of the 16 species analyzed quantitatively, the median quantity of reproductive structures was bigger in the natural edge individuals. Phenology of *Gomidesia* and *Rudgea* was similar between edge and interior, but with dates of onset and peak occurring about 20 days early in the natural edge. In the interior *Gomidesia* presented

larger inflorescences and flower duration, while natural edge presented the largest flowers, ripe fruits and seeds. In *Rudgea*, the edge presented larger flowers and inflorescences than interior, while in the interior the flower duration was longer than in the edge. The production of *Rudgea* reproductive structures per individual was greater in the interior, but not differed among edge and interior in *Gomidesia*. In both species, the reproductive success per individual did not differ between natural edge and interior, but the reproductive success per inflorescence in *Rudgea* differed among environments. The natural edge presented the highest richness and abundance of floral visitors in both species, with more effective pollinators in *Gomidesia* and without ambient difference in *Rudgea*. Three bee species were considered as the effective pollinators of *Gomidesia*, and five bees and four butterflies the effective pollinators of *Rudgea*. The phenology of the community was similar to that observed for other areas of Atlantic forest in the Southeast Brazil. The different phenology between habits showed the importance of studies involving different life forms. The natural edge had little influence on the phenological patterns of the species, but affected the production of reproductive structures. We conclude that natural edges may have a slight to marked influence on the phenology and reproduction of species, depending on the level of approach and the phase of the life cycle considered. Therefore, the natural heterogeneity of tropical forests should be considered in future studies of phenology and reproductive ecology.

Key-words: flowering, fruiting, tropical rainforest, weakly seasonal climate, woody species, community, herbaceous species, canopy, understory, life forms, edge effects, Myrtaceae, Rubiaceae, pollination, reproductive success, reproductive ecology.

## INTRODUÇÃO GERAL

O estudo dos ritmos sazonais da floração, frutificação e renovação foliar das plantas é fundamental para entender a ecologia, evolução e interações das espécies, bem como a distribuição temporal dos recursos e dinâmica das comunidades vegetais nos mais variados ecossistemas do planeta (Lieth 1974, Morellato & Leitão-Filho 1996, Newstrom *et al.* 1994a,b). Cada evento do ciclo de vida das plantas pode ser estudado em diferentes níveis de organização, desde um único indivíduo, população de uma espécie, grupo de espécies de uma mesma família botânica, guilda de espécies que compartilham polinizadores ou dispersores de sementes, formas de vida (ervas, arbustos, árvores, lianas), estratos verticais da floresta (sub-bosque, dossel), até toda a comunidade de plantas em uma determinada área (Newstrom *et al.* 1994a,b, Fenner 1998). Em cada nível estudado são variáveis as restrições e forças seletivas que influenciam os padrões fenológicos (definidos pela época, duração e frequência das fenofases) (Fenner 1998, Selwyn & Parthasarathy 2007).

Nas florestas tropicais as épocas de ocorrência das fenofases das plantas têm sido frequentemente associadas a (i) fatores abióticos, como a precipitação, temperatura, comprimento do dia, umidade relativa do ar e solos (Croat 1975, Opler *et al.* 1976, Augspurger 1982, Foster 1982, Rathcke & Lacey 1985, Wright & Cornejo 1990, van Schaik *et al.* 1993, Wright & van Schaik 1994, Seghieri *et al.* 1995, Wright 1996, Sperens 1997, Sakai *et al.* 1999, Morellato *et al.* 2000, Wielgolaski 2001, Brun *et al.* 2003, Hammann 2004, Borchert *et al.* 2005a, Bendix *et al.* 2006, Boulter *et al.* 2006, Günter *et al.* 2008, Liebsch & Mikich 2009); (ii) fatores bióticos, que incluem as interações com microorganismos e animais polinizadores, dispersores de sementes e herbívoros (Snow 1965, Janzen 1967, Smythe 1970, Frankie *et al.* 1974, Stiles 1978, Rathcke & Lacey 1985, Wheelwright 1985, van Schaik *et al.* 1993, Brody 1997, Sakai *et al.* 1999, Mikich & Silva 2001, Kang & Bawa 2003, Boulter *et al.* 2006); e (iii) restrições filogenéticas (Kochmer & Handel 1986, Wright & Calderón 1995, Smith-Ramírez *et al.* 1998, Boulter *et al.* 2006). Ao mesmo tempo, características da história de vida das plantas ou ecológicas podem afetar a fenologia incluindo formas de vida (Croat 1975, Sarmiento & Monasterio 1983, Sakai *et al.* 1999, Ramírez 2002, Marques *et al.* 2004), grupos fisionômicos das plantas – decíduas, perenifólias (Bhat 1992, Funch *et al.* 2002), estrutura da floresta (Newstrom *et al.* 1994b, Marques & Oliveira 2004) e sistemas sexuais das plantas (Bawa *et al.* 1985, Kang & Bawa 2003, Ramírez 2005).

Muitas vezes as respostas fenológicas não são impulsionadas por um único fator, sendo provavelmente resultado da associação entre a variedade de forças seletivas (Fenner 1998), sendo que os mecanismos por trás destas ações ainda permanecem ambíguos (Selwyn & Parthasarathy 2007). Os fatores climáticos são os mais relacionados ao comportamento fenológico das plantas,

atuando como indutores das fenofases em diversos ecossistemas florestais (Reich & Borchert 1984, van Schaik *et al.* 1993, Wright & van Schaik 1994, Morellato *et al.* 2000, Borchert *et al.* 2005a). A atividade dos animais polinizadores, dispersores de sementes e herbívoros também é altamente influenciada pelas condições climáticas (Bendix *et al.* 2006). Alguns estudos sugeriram que mesmo pequenas oscilações na disponibilidade de água em florestas úmidas podem afetar as respostas fenológicas de algumas espécies (Newstrom *et al.* 1994b, Borchert *et al.* 2005b, Cardoso 2009), sendo que a disponibilidade de água no solo (nível do lençol freático) pode influenciar a ocorrência e intensidade das fenofases (Reich & Borchert 1984). Em estudo na floresta atlântica no Paraná, Cardoso (2009) considerou o nível do lençol freático como fator secundário no desencadeamento das fenofases das espécies estudadas sugerindo menor importância deste fator nas florestas úmidas. Ainda são escassas as evidências sobre a influência das propriedades físicas e nutricionais do solo na fenologia, especialmente através de estudos experimentais, mas geralmente os efeitos encontrados são menores se comparados aos efeitos da temperatura e comprimento do dia (Sparks *et al.* 1997, Sperens 1997, Cardoso 2009).

Baseados na bem conhecida variação da fenologia das plantas com o ciclo anual dos fatores climáticos, Badeck *et al.* (2004) sugeriram que a fenologia pode ser uma das características mais sensíveis e facilmente observáveis na natureza que variam em resposta ao clima. As mudanças nos eventos fenológicos podem sinalizar variações climáticas importantes de um ano para outro ou até mesmo mudanças climáticas globais, e estas tendências na fenologia podem ter importantes impactos na produtividade, competição entre as plantas e interações com organismos heterotróficos (Badeck *et al.* 2004, Menzel *et al.* 2006, Miller-Rushing & Primack 2008).

Em geral, as florestas sob clima sazonal, como as regiões temperadas ou tropicais com estação seca definida, apresentam maior periodicidade em relação às fenofases, sendo a alternância entre as estações seca e úmida apontada como o principal fator envolvido no desencadeamento das mesmas (Frankie *et al.* 1974, Monasterio e Sarmiento 1976, Foster 1982, van Schaik *et al.* 1993, Murali & Sukumar 1994, Morellato & Leitão-Filho 1996, Morellato *et al.* 1989, Wright & Calderón 1995, Mikich & Silva 2001). Nas florestas tropicais úmidas, onde as estações climáticas são menos pronunciadas e os animais polinizadores e dispersores de sementes estão presentes o ano todo, as fenofases reprodutivas apresentam sazonalidade menos acentuada e podem ocorrer muitas vezes ou continuamente ao longo do ano (Putz 1979, Hilty 1980, Opler *et al.* 1980, Koptur *et al.* 1988, Newstrom *et al.* 1994a, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Marques & Oliveira 2004, Bollen & Donati 2005), sendo a floração o evento geralmente mais sazonal (Berlin *et al.* 2000, Morellato *et al.* 2000, Zipparro 2004). Nessas florestas, seria esperada a ocorrência contínua do brotamento e queda foliar, por permitir a translocação de nutrientes e taxa fotossintética constantes ao longo do ano (Jackson 1978, Zalamea & González 2008). Entretanto, diversos estudos

mostraram padrões sazonais para as fenofases vegetativas induzidos pela complexa interação entre os fatores climáticos e os fatores fisiológicos/filogenéticos das plantas (Medway 1972, Frankie *et al.* 1974, Longman & Jenik 1974, Lowman 1988, van Schaik *et al.* 1993, Xiao *et al.* 2006, Zalamea & González 2008).

As espécies das florestas tropicais apresentam uma grande variedade de estratégias fenológicas, atribuídas principalmente à alta diversidade de formas de vida ou hábitos e condições climáticas geralmente constantes (Gentry 1974, Newstrom *et al.* 1994a,b e referências inclusas, Bawa *et al.* 2003). Os estudos fenológicos nestas florestas tradicionalmente enfocam as espécies arbóreas dos estratos superiores (dossel e emergentes) e pouco tem sido discutido a respeito dos estratos inferiores e outras formas de vida – por exemplo, ervas, arbustos e lianas (Morellato & Leitão-Filho 1996, Morellato 2003). É sabido que as espécies que ocupam os estratos superiores de uma floresta estão sujeitas à maior variação microclimática ao longo do dia e das estações do ano, principalmente referente à insolação, enquanto as espécies do sub-bosque geralmente ocupam um habitat exposto a menores variações microclimáticas, com baixa disponibilidade de luz, alta umidade relativa e estabilidade da temperatura do ar (Kato 1996). Essas diferenças microclimáticas entre os estratos influenciam os padrões fenológicos das espécies (Opler *et al.* 1980, Marques *et al.* 2004) e conseqüentemente a atividade dos polinizadores, dispersores de sementes e herbívoros que dependem da disponibilidade dos recursos nas plantas (Frankie *et al.* 1974).

A floresta atlântica brasileira foi uma das maiores florestas úmidas das Américas, originalmente ocupando cerca de 150 milhões de hectares em condições ambientais altamente heterogêneas (Ribeiro *et al.* 2009). Sua ocorrência em ampla escala latitudinal e também altitudinal favoreceu a elevada diversidade e endemismo de espécies de plantas e animais, incluindo de 1-8% do total de espécies no mundo (Silva & Casteleti 2005). Após mais de 500 anos de exploração e perturbação ininterruptas, a floresta atlântica encontra-se muito reduzida e alterada em praticamente toda a sua extensão (Mori 1988, Morellato & Haddad 2000), restando de 11-16% da área original, incluindo florestas secundárias e pequenos fragmentos (Ribeiro *et al.* 2009). Muitas das áreas remanescentes existem em fragmentos pequenos e isolados, freqüentemente compostos por florestas secundárias em estágio inicial ou médio de sucessão (Ribeiro *et al.* 2009 e referências inclusas). Do total de áreas florestais remanescentes, 73% ocorrem a menos de 250 m de qualquer outra área não florestal e 46% estão a menos de 100 m da borda (Ribeiro *et al.* 2009), aumentando assim a proporção de bordas, as quais trazem conseqüências deletérias para a maior parte da biota nativa (Lovejoy *et al.* 1986, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995, Burgess *et al.* 2006). A substituição de grandes áreas de vegetação nativa através do desmatamento, além de reduzir a área total ocupada pela floresta, pode resultar na extinção de espécies pois expõe os organismos a condições bióticas e

abióticas de um ecossistema circundante diferente e, conseqüentemente, ao que tem sido chamado de “efeito de borda” (Lovejoy *et al.* 1986, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995).

O efeito de borda é resultado da interação entre dois ambientes adjacentes, quando são separados por uma transição abrupta (Murcia 1995). Muitas bordas são naturais e decorrentes de características/eventos na própria floresta, como as margens de rios, córregos e lagos, deslizamentos de terra nas encostas e clareiras formadas com a queda de árvores (Matlack 1994, Ramos & Santos 2005, 2006). Outras bordas são decorrentes de ações antrópicas, como a implantação de pastagens, culturas agrícolas e edificações. Segundo Murcia (1995), os efeitos de borda podem ser divididos em três tipos: a) efeitos abióticos ou físicos, que envolvem mudanças nas condições ambientais como umidade, radiação solar e vento; b) efeitos biológicos diretos, que envolvem mudanças na abundância e na distribuição de espécies provocadas diretamente pelas condições físicas nas proximidades das bordas e determinadas pela tolerância fisiológica das espécies às condições na borda; e c) efeitos biológicos indiretos, que envolvem mudanças nas interações entre espécies, como predação, parasitismo, competição, herbivoria, polinização biótica e dispersão de sementes.

A intensidade do efeito de borda tem sido comumente medida como o quanto as alterações bióticas e abióticas penetram para dentro do habitat à medida que se distanciam da borda (Murcia 1995). No caso dos efeitos abióticos, a diferença microclimática entre a borda e o interior da floresta cria um gradiente de temperatura, insolação, umidade, exposição aos ventos e luminosidade para dentro da floresta perpendicular à borda, que pode ser praticamente inexistente após os primeiros 50 metros (Kapos 1989, Matlack 1993). Muitos fatores são moduladores potenciais da intensidade dos efeitos de borda, entre eles, a idade da borda, fisionomia, orientação cardinal e história de manejo da floresta (Ranney *et al.* 1981, Lovejoy *et al.* 1986, Kapos 1989, Williams-Linera 1990, 1993, Matlack 1993, 1994).

As mudanças causadas no ambiente, na estrutura da floresta e interações entre as espécies nas proximidades da borda podem não ter efeito (neutras) ou afetar, de forma positiva ou negativa, uma ou mais fases do ciclo de vida das plantas e também as atividades dos animais polinizadores, dispersores de sementes e herbívoros (veja revisões sobre os efeitos de borda em Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995, 1996, Debinski *et al.* 2000, Burgess *et al.* 2006, Laurance 2008). Um aspecto amplamente negligenciado nos estudos sobre os efeitos de borda é o fato de que existem bordas naturais e bordas menos evidentes do que uma floresta circundada por áreas abertas (veja Ramos & Santos 2005, 2006). Estas bordas também podem influenciar as plantas e animais nas suas proximidades, e seu estudo pode auxiliar na compreensão das respostas das espécies aos diferentes ambientes nas florestas e bordas antrópicas.

As interações das plantas com os polinizadores têm recebido maior atenção nos estudos sobre os efeitos de borda, pois elas afetam diretamente o sucesso reprodutivo das plantas (Aizen &

Feinsinger 1994a,b, Murcia 1996, Aizen *et al.* 2002, Donaldson *et al.* 2002, Murren 2002, Smith-Ramirez & Armesto 2003, Harris & Johnson 2004, Quesada *et al.* 2004, Burgess *et al.* 2006, Ramos & Santos 2006). Em florestas tropicais as espécies dos estratos inferiores e com sistemas reprodutivos especializados (como a distília) foram referidas como as mais suscetíveis à modificação dos ambientes pelo processo de fragmentação e formação de bordas (Aizen & Feinsinger 1994a, Silva 2007). Embora o tema da fragmentação de florestas e a influência das bordas sobre a dinâmica das florestas sejam bastante abordados, a investigação das respostas fenológicas a esses efeitos ainda é inexpressiva, permanecendo pouco compreendidas (D'Eça-Neves 2003). Dos raros estudos que compararam a fenologia entre borda e interior, a maioria foi realizada em nível de população (Cunningham 2000, Landenberger & Ostergren 2002, Fuchs *et al.* 2003, Laurance *et al.* 2003, Williams-Linera 2003, Ramos & Santos 2005, Herréras-Diego *et al.* 2006, Alberti 2007, Athayde 2007, Quevedo 2007, Silva 2007, Alberti & Morellato 2008, 2010, Castro 2008) e somente cinco estudos em nível de comunidade foram encontrados na literatura (Heinrich 1976, D'Eça-Neves 2003, Cara 2006, Camargo 2008, Reys 2008). A maioria dos estudos de comunidade citados revelou poucas variações nos padrões fenológicos das espécies em comum entre borda e interior e maior produção de flores e frutos na borda, embora com sucesso reprodutivo não diferenciado entre os ambientes.

Mesmo sendo considerada uma das formações vegetais mais ricas e ameaçadas do planeta (Morellato & Haddad 2000, Myers *et al.* 2000, Murray-Smith *et al.* 2008, Ribeiro *et al.* 2009), o conhecimento atual sobre a flora e a fauna da floresta atlântica brasileira ainda é pequeno diante de sua biodiversidade e complexidade, especialmente quanto aos seus padrões sazonais e os efeitos da fragmentação nas espécies. Tendo em vista a ampla heterogeneidade ambiental, a alta diversidade de espécies e a crescente degradação e fragmentação da floresta atlântica, fica clara a importância do desenvolvimento de mais estudos fenológicos em diferentes níveis de organização e que incluam diferentes formas de vida, para que se possa caracterizar e compreender a dinâmica da floresta fornecendo informações para ações apropriadas de preservação dos remanescentes e recuperação das áreas degradadas. Segundo Morellato (2003), ainda carecem estudos fenológicos de longo prazo, quantitativos e que incluam diferentes formas de vida na floresta atlântica.

Dentro do contexto apresentado, o presente estudo teve como objetivos (i) caracterizar e avaliar a comunidade vegetal (composta por ervas, arbustos, arvoretas e árvores) de uma área de floresta atlântica de encosta no Sudeste do Brasil quanto aos padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos durante três anos; e (ii) analisar a influência da borda natural de um rio nos padrões fenológicos da comunidade, dos estratos verticais da floresta (herbáceo/arbustivo, sub-bosque, dossel/emergentes) e de 18 populações, e também na ecologia reprodutiva e polinização de duas populações. O primeiro capítulo desta tese teve como propósito averiguar a sazonalidade das



fenofases reprodutivas e vegetativas da comunidade vegetal de Picinguaba (Ubatuba, SP) verificando se os padrões fenológicos se repetem entre os anos, se diferem entre os hábitos lenhoso e herbáceo, como se relacionam com os fatores climáticos e como as famílias mais ricas e abundantes contribuem para a definição destes padrões. O segundo capítulo avaliou como variam as respostas fenológicas das plantas às condições ambientais da borda natural em nível de comunidade, de estratos verticais e de 16 populações. Nessas populações, além da fenologia, borda natural e interior foram comparados quanto à produção de botões, flores, frutos imaturos e maduros. No terceiro e quarto capítulos, de forma comparativa entre borda natural e interior, foram avaliados os padrões fenológicos, a sazonalidade das fenofases, a frequência de visitas de polinizadores, o sucesso reprodutivo e a morfologia de flores e frutos em duas espécies de sub-bosque abundantes na área de estudo, *Gomidesia blanchetiana* O. Berg (Myrtaceae) e *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* Zappi (Rubiaceae).

- Bawa, K.S., Kang, H. & Grayum, M.H. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90(6): 877-887.
- Bawa, K.S., Perry, D.R. & Beach, J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72: 331-345.
- Bendix, J., Homeier, E., Ortiz, E.C. & Emck, P. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *Internacional Journal of Biometeorology* 50: 370-384.
- Berlin, K.E., Pratt, T.K., Simon, J.C. & Kowalsky, J.R. 2000. Plant phenology in a cloud forests on the Island of Maui, Hawaii. *Biotropica* 32(1): 90-99.
- Bhat, D.M. 1992. Phenology of the species of tropical moist forest of Uttara Kanada district, Karnataka, India. *Journal of Biosciences* 17: 325-352.
- Bollen, A. & Donati, G. Phenology of the litoral forest of Sainte Luce, southeastern Madagascar. *Biotropica* 37(1): 32-43.
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L. & Spichiger, R. 2005a. Photoperiodic induction of synchronous flowering near Equator. *Nature* 433: 627-629.
- Borchert, R., Robertson, K., Schwartz, M.D. & Williams-Linera, G. 2005b. Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* 50: 57-65
- Boulter, S.L., Kitching, R.L. & Howlett, B.G. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *Journal of Ecology* 94: 369-382.
- Brody, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78(6): 1624-1631.
- Brun, L.A., Corff, J.L. & Maillet, J. 2003. Effects of elevated soil copper on phenology, growth and reproduction of five ruderal plant species. *Environmental Pollution* 122: 361-368.
- Burgess, V.J., Kelly, D., Robertson, A.W. & Ladley, J. 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30(2): 179-190.
- Camargo, M.G.G. 2008. Influência da borda na frutificação e nas síndromes de dispersão de sementes em uma área de cerrado *sensu stricto*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Cara, P.A.A. 2006. Efeito de borda sobre a fenologia, as síndromes de polinização e a dispersão de sementes de uma comunidade arbórea na floresta atlântica ao norte do Rio São Francisco. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Cardoso, F.C.G. 2009. Variações fenológicas de árvores da floresta atlântica, em diferentes condições de solo. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- Castro, D.M. 2008. Efeitos de borda em ecossistemas florestais: síntese bibliográfica e estudo de caso em fragmentos de cerrado, na região nordeste do estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habitat and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277.

- Cunningham, S.A. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Malee Woodland. *Conservation Biology* 14(3): 758-768.
- Debinski, D.M. & Holt, R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14(2): 342-355.
- D'Eça-Neves F.F. 2003. Estudo fenológico comparativo em duas áreas de Floresta Semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, SP: avaliação do uso de diferentes métodos de amostragem e análise. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Donaldson, J., Nanni, I., Zachariades, C., Kemper, J. & Thompson, J.D. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 78-91.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. *In: The ecology of a tropical forest* (E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 151-172.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62(3): 881-919.
- Fuchs, E.J., Lobo, J.A. & Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17(1): 149-157.
- Funch, L.S., Funch, R. & Barroso, G.M. 2002. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica* 34: 40-50.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Günter, S., Stimm, B., Cabrera, M., Diaz, M.L., Lojan, M., Ordoñez, E., Richter, M. & Weber, M. 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24: 247-258.
- Hamann, A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology* 92: 24-31.
- Harris, L.F. & Johnson, S.D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *Internacional Journal of Tropical Insect Science* 24: 29-43.
- Heinrich, B. 1976. Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology* 57: 890-899.
- Herrerías-Diego, Y., Quesada, M., Stoner, K.E. & Lobo, J.A. 2006. Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology* 20(4): 1111-1120.
- Hilty, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12(4): 298-306.
- Jackson, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica* 10: 38-42.

- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-627.
- Kang, H. & Bawa, K.S. 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 865-876.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation in the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- Kato, M. 1996. Plant-pollinator interactions in the understory of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 83(6): 732-743.
- Kochmer, J.P. & Handel, S. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303-325.
- Koptur, S., Haber, W.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 323-346.
- Landenberger, R.E. & Ostergren, D.A. 2002. *Eupatorium rugosum* (Asteraceae) flowering as an indicator of edge effect from clearcutting in mixed-mesophytic forest. *Forest Ecology and Management* 155: 55-68.
- Laurance, W.F. 2008. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation* 141: 1731-1744.
- Laurance, W.F., Merona, J.M.R., Andrade, A., Laurance, S.G., D'Angelo, S., Lovejoy, T.E. & Vasconcelos, H.L. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology* 19: 343-347.
- Liebsch, D. & Mikich, S.B. 2009. Fenologia reprodutiva de espécies vegetais da Floresta Ombrófila Mista do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32(2): 375-391.
- Lieth, H. 1974. Introduction to phenology and modelling of seasonality. *In: Phenology and seasonality modelling* (H. Lieth, ed.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 3-19.
- Longman, K.A. & Jenik, J. 1974. *Tropical forest and its environment*. Longman Group Limited, London, UK.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr, R.O., Rylands, A.B., Malcom, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown Jr, K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N, Schubart, H.O.R. & Hays, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *In: Conservation biology – the science of scarcity and diversity* (M.E. Soulé, ed.). Sinauer Associates, Sunderland, pp. 257-285.
- Lowman, M. 1988. Litterfall and leaf decay in three Australian rainforest formations. *Journal of Ecology* 76: 451-465.
- Marques, M.C.M. & Oliveira, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4): 713-723.
- Marques, M.C.M., Roper, J.J. & Salvalaggio, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life forms in a Subtropical Forest in Southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203-213.
- Matlack, G.R. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66: 185-194.
- Matlack, G.R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge-trends in space and successional time. *Journal of Tropical Ecology* 82: 113-123.

- Medway, L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society* 4(2): 117-146.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remisová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A., Wielgolaski, F., Zach, S. & Züst, A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Change Biol.* 12:1969-1976.
- Mikich, S.B. & Silva, S.M. 2001. Composição florística e fenológica das espécies zoocóricas de remanescentes de floresta estacional semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 15: 89-113.
- Miller-Rushing, A.J. & Primack, R.B. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology* 89(2): 332-341.
- Monasterio, M. & Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- Morellato, L.P.C. 2003. South America. *In: Phenology – an integrative environmental science* (M.D. Schwartz, ed.). Kluwer Academic Publishers, Holanda, pp. 75-92.
- Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. 2000. Introduction – the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32(4B): 786-792.
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão-Filho, H.H. & Joly, A.C. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 85-98.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees – a comparative study. *Biotropica* 32(4B): 811-823.
- Mori, S.A. 1988. Eastern, extra-amazonian Brazil. *In: Floristic inventory of tropical countries* (D.G. Campbell & H.D. Hammond, eds.). New York Botanical Garden, New York, pp. 428-454.
- Murali, K.S. & Sukumar, R. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology* 82: 759-767.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests – implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 58-62.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. *In: Forest patches in tropical landscapes* (J. Schellas & R. Greenberg, eds.). Island Press, Washington, pp. 19-36.
- Murray-Smith, C., Brummitt, N.A., Oliveira-Filho, A.T., Bachman, S., Moat, J., Nic Lughada, E.M. & Lucas, E.J. 2008. Plant diversity hotspots in the Atlantic Coastal Forests of Brazil. *Conservation Biology* 23(1): 151-163.
- Murren, C.J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology* 90: 100-107.

- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G. Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G. & Colwell, R.K. 1994a. Diversity of long-term flowering patterns. *In: La Selva – ecology and natural history of a neotropical rain forest* (L.E. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn, eds.). University of Chicago Press, Chicago, pp. 142-160.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994b. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Opler, P.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*. 3: 231-236.
- Opler, P.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68(1): 167-188.
- Putz, F.E. 1979. Aseasonality in Malaysia tree phenology. *The Malaysian Forester* 42: 1-24.
- Quesada, M., Stoner, K.E., Lobo, J.A., Herrerias-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguia-Rosas, M.A., Salazar, K.A.O. & Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Quevedo, A.E.A. 2007. Reproductive phenology and fruit set of *Attalea geraensis* and *Syagrus petraea* (Arecaceae) on the edge and interior of a cerrado fragment. *Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.*
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* 89(5): 836-842.
- Ramírez, N. 2005. Plant sexual systems, dichogamy, and herkogamy in the Venezuelan Central Plain. *Flora* 200: 30-48.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments: fragment and habitat scales. *Canadian Journal of Botany* 83: 1305-1316.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2006. Microclimate of Atlantic forest fragments: regional and local scale heterogeneity. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(6): 935-944.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C. & Levenson, J.B. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. *In: Forest island dynamics in man-dominated landscapes* (R. Burgess & D. Sharpe, eds.). New York, Springer.
- Rathcke, B. & Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Reys, P.A.N. 2008. Estrutura e fenológica da vegetação de borda e interior em um fragmento de cerrado *sensu stricto* no Sudeste do Brasil (Itirapina, São Paulo). *Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.*

- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- Sakai, S., Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Hamid, A.A. & Nakashizuka, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland Dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany* 86: 1414-1436.
- Sarmiento, G. & Monasterio, M., 1983. Life-forms and phenology. *In: Ecosystems of the World: Tropical Savannas* (F. Bourliere, ed.). Elsevier, Amsterdam, pp. 79-108.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation – a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Seghier, J., Floret, C.H. & Pontanier, R. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11: 237- 254.
- Selwyn, M.A. & Parthasarathy, N. 2007. Fruiting phenology in a tropical dry evergreen forest on the Coromandel coast of India in relation to plant life-forms, physiognomic groups, dispersal modes, and climatic constraints. *Flora* 202(5): 371-382.
- Silva, C.A. 2007. Biologia reprodutiva de três espécies distílicas de *Psychotria* L. e efeitos da fragmentação florestal no sucesso reprodutivo e na diversidade genética de *Psychotria hastisepala* Müll. Arg. (Rubiaceae). Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- Silva, J.M.C. & Casteleti, C.H.M. 2005. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. *In: The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook* (C. Galindo-Leal & I.G. Câmara, eds.). CABS & Island Press, Washington, pp. 43-59.
- Smith-Ramirez, C. & Armesto, J.J. 2003. Foraging behavior of bird pollinators on *Embothrium coccineum* (Proteaceae) trees in forest fragments and pastures in southern Chile. *Austral Ecology* 28: 53-60.
- Smith-Ramírez, C., Armesto, J.J. & Figueroa, J. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology* 136: 119-131.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 104: 25-35.
- Snow, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- Sparks, T.H., Carey, P.D. & Combes, J. 1997. First leafing dates of trees in Surrey between 1947 and 1996. *London Naturalist* 76: 15-20.
- Sperens, U. 1997. Long-term variation in, and effects of fertiliser addition on, flower, fruit and seed production in the tree *Sorbus aucuparia* (Rosaceae) *Ecography* 20(6): 521-534.
- Stiles, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- Talora, D.C. & Morellato, L.P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 13-26.

- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Xiao, X., Hagen, S., Zhang, Q., Keller, M. & Moore III, B. 2006. Detecting leaf phenology of seasonally moist forests in South America with multi-temporal MODIS images. *Remote Sensing Environment* 103: 465-473.
- Wheelwright, N.T. 1985. Competition for disperser, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- Wielgolaski, F.E. 2001. Phenological modifications in plants by various edaphic factors. *International Journal of Biometeorology* 45: 196-202.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 78: 356-373.
- Williams-Linera, G. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the Eastern United States. *Biological Conservation* 66: 185-194.
- Williams-Linera, G. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica* 35(1): 28-36.
- Wright, S.J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. *In: Tropical forest plant ecophysiology* (S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, & A.P. Smith, eds.). Chapman & Hall, New York, pp. 440-460.
- Wright, S.J. & Calderón, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83(6): 937-948.
- Wright, S.J. & Cornejo, F.H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71: 1165-1175.
- Wright, S.J. & van Schaik, P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143(1): 192-199.
- Zalamea, M. & González, G. 2008. Leaf fall phenology in a subtropical wet forest in Puerto Rico: from species to community patterns. *Biotropica* 40(3): 295-304.
- Zipparro, V.B. 2004. Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea em floresta atlântica no Parque Estadual Intervales, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.