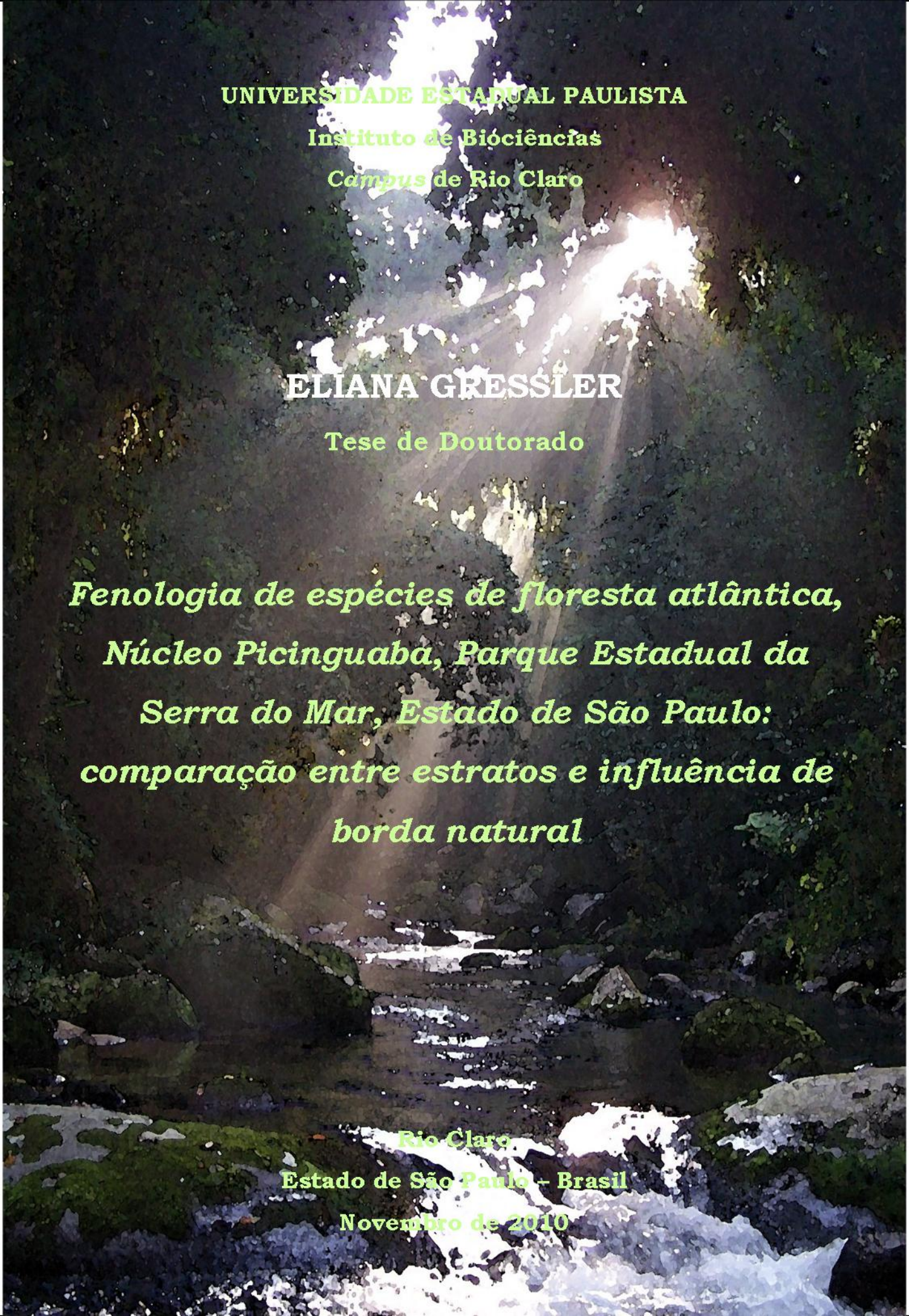




UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

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.

*A*gradecimentos

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 Joanice 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

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução Geral.....	5
Referências bibliográficas.....	10
CAPÍTULO 1: Fenologia reprodutiva e vegetativa de uma comunidade de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica.....	18
Resumo.....	19
Introdução.....	20
Material e métodos.....	22
Resultados.....	28
Discussão.....	35
Referências bibliográficas.....	40
Figuras.....	49
Tabelas.....	61
CAPÍTULO 2: Influência da borda natural de um rio na fenologia de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica.....	73
Resumo.....	74
Introdução.....	75
Material e métodos.....	78
Resultados.....	85
Discussão.....	97
Referências bibliográficas.....	103
Figuras.....	110
Tabelas.....	135
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.....	144
Resumo.....	145
Introdução.....	146
Material e métodos.....	148

Resultados.....	154
Discussão.....	161
Referências bibliográficas.....	168
Figuras.....	179
Tabelas.....	190

CAPÍTULO 4: Fenologia e ecologia reprodutiva de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* Zappi (Rubiaceae) em floresta atlântica: influência de borda natural e distilia.....195

Resumo.....	196
Introdução.....	197
Material e métodos.....	200
Resultados.....	207
Discussão.....	213
Referências bibliográficas.....	217
Figuras.....	228
Tabelas.....	242

Considerações Finais.....250

Referências bibliográficas.....	252
---------------------------------	-----

Apêndice 1.....254

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 freqüentemente 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, Herrerías-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).

Referências bibliográficas

- Aizen, M.A., Ashworth, L. & Galetto, L. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-341.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinator, and feral honey bees in Argentina "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Alberti, L.F. 2007. Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na floresta atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Alberti, L.F. & Morellato, L.P.C. 2008. Influência da abertura de trilhas antrópicas e clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 31(1): 53-59.
- Alberti, L.F. & Morellato, L.P.C. 2010. Variation on fruit production of *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) trees on the edge and interior of a semideciduous forest – a case study. *Naturalia* 33: 57-68.
- Athayde, E.A. 2007. Influência da borda e do isolamento na fenologia e no sucesso reprodutivo de *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. (Fabaceae) em uma região de cerrado *sensu stricto*, Itirapina, São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Augsburger, C.K. 1982. A cue for synchronous flowering. In: *The ecology of a tropical forest* (E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor, eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 133-150.
- Badeck, F-W., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J. & Sitch, S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162: 295-309.

- 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.
- Hammann, 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.

Capítulo 1

Fenologia reprodutiva e vegetativa de uma comunidade de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica



In: Eliana Gressler. 2010. 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 de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

Resumo

GRESSLER, E. Capítulo 1. **Fenologia reprodutiva e vegetativa de uma comunidade de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica.** A sazonalidade dos eventos fenológicos das plantas tem sido investigada principalmente em nível populacional, com relativamente poucos estudos abordando a fenologia das comunidades florestais tropicais. A fenologia reprodutiva e vegetativa de 2.531 indivíduos lenhosos e herbáceos, pertencentes a 259 espécies e 62 famílias botânicas, foi avaliada durante três anos (abril/2006 a março/2009) em intervalos mensais, em uma área de floresta atlântica de encosta no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, nordeste do estado de São Paulo, Brasil, buscando responder: i) os padrões fenológicos da comunidade são sazonais e constantes entre os anos?; ii) a fenologia está relacionada aos fatores climáticos e esta relação se repete entre os anos?; iii) como varia a contribuição das famílias mais ricas e abundantes para o padrão da comunidade?; iv) como varia a fenologia entre espécies de hábito lenhoso e herbáceo? A comunidade vegetal de Picinguaba apresentou as maiores porcentagens de espécies e indivíduos com botão, antese, fruto imaturo e brotamento durante a estação superúmida (outubro a abril) e tendência de aumento da queda foliar nesta estação e de fruto maduro na estação úmida (mais fria e menos chuvosa), embora estas duas fenofases tenham ocorrido bem distribuídas ao longo do ano. As fenofases reprodutivas e vegetativas ocorreram de forma levemente sazonal nos três anos estudados (exceto fruto maduro e queda foliar que não foram sazonais) e altamente correlacionadas aos fatores climáticos (comprimento do dia, precipitação e temperatura média). Os padrões fenológicos foram semelhantes entre os anos e diferenciados entre as espécies de hábito lenhoso e herbáceo. As plantas herbáceas iniciaram as fenofases de um a três meses antes das lenhosas, com maior sincronia nas fenofases reprodutivas, e frutificação correlacionada aos fatores climáticos. As famílias com o maior número de espécies e indivíduos no estudo, Myrtaceae e Rubiaceae, influenciaram as épocas de maior ocorrência das fenofases da comunidade, principalmente na frutificação. Os resultados demonstraram que as diferenças na fenologia são maiores dentro da floresta do que entre os anos, sendo que o padrão fenológico reprodutivo e vegetativo geral da comunidade de Picinguaba e sua relação com os fatores climáticos foram similares ao verificado por outros estudos na floresta atlântica. Este estudo demonstrou a importância da condução de estudos comparativos abordando diferentes formas de vida e mais de um ano de observações para melhor entendimento dos padrões fenológicos nas florestas tropicais.

Palavras-chave: floração, frutificação, brotamento, queda foliar, sazonalidade, floresta tropical úmida, fatores climáticos, formas de vida, hábitos, Rubiaceae, Myrtaceae.

Introdução

A fenologia estuda a época de ocorrência de eventos biológicos cíclicos (Lieth 1974) que nas plantas incluem processos vegetativos como o brotamento e a abscisão foliar e processos reprodutivos como a formação de botões e flores e a produção de frutos. A época e forma de ocorrência desses eventos podem ser críticas para a sobrevivência e o sucesso reprodutivo das plantas (Rathcke & Lacey 1985, Sakai 2001). O comportamento fenológico das plantas é afetado tanto por variações ambientais (Morellato *et al.* 1989, Wright & van Schaik 1994, Williams-Linera 1997, Morellato *et al.* 2000) como por interações com outros organismos da floresta, vegetais e animais (Augspurger 1981, Wheelwright 1985, van Schaik *et al.* 1993). Estes fatores abióticos e bióticos, através da seleção natural, determinam a época mais eficiente para o crescimento e reprodução (van Schaik *et al.* 1993). Muitas vezes as respostas fenológicas não são impulsionadas por um único fator, sendo provavelmente o resultado da associação entre a variedade de forças seletivas (Fenner 1998). Por outro lado, a fenologia das plantas pode afetar os animais que utilizam flores e frutos por meio de variações temporais na disponibilidade dos recursos (Heideman 1989, Smith-Ramirez & Armesto 1994, van Schaik *et al.* 1993). A periodicidade e a forma de ocorrência das fenofases reprodutivas e vegetativas ao longo do ano definem os padrões fenológicos das espécies, grupos de espécies ou comunidades, que, por muitas vezes, são complexos e de reconhecimento mais difícil em estudos de curto prazo para plantas tropicais (Newstrom *et al.* 1994a, Bencke & Morellato 2002, Bawa *et al.* 2003).

Diante da crescente exploração e fragmentação das florestas tropicais e conseqüentes alterações nos ecossistemas, estudos sobre os padrões fenológicos das comunidades vegetais tornam-se cada vez mais necessários e importantes, pois fornecem informações acerca da distribuição anual de tipos específicos de recursos e possibilitam a compreensão da dinâmica das florestas e das interações entre as espécies e respectivas respostas ecológicas em função do ambiente circundante. Em geral, os estudos fenológicos de comunidade compreendem apenas um ano de observações e envolvem quase sempre espécies arbóreas (Morellato 2003). Após os estudos de Croat (1975) e Al-Mufti *et al.* (1977) apenas recentemente tem sido abordada com mais detalhes a fenologia de comunidades abrangendo outros hábitos/formas de vida das plantas, como ervas, arbustos, lianas ou epífitas (Smith-Ramírez & Armesto 1994, Morellato & Leitão Filho 1996, Batalha & Mantovani 2000, Bhat & Murali 2001, Ramírez 2002, Castro-Díez *et al.* 2003, Krishnan 2004, Marques & Oliveira 2004, Marques *et al.* 2004, Golluscio *et al.* 2005, Selwyn & Parthasaraty 2007, Marques & Lemos Filho 2008, Rich *et al.* 2008, Lee *et al.* 2009, Liebsch & Mikich 2009). A maioria dos estudos citados encontrou diferenças no comportamento fenológico entre as formas de vida. Padrões fenológicos distintos entre as formas de vida têm sido atribuídos às diferenças quanto

aos regimes de luz em função da estratificação da floresta (Larcher 2000), sistemas radiculares, requerimento e capacidade de armazenagem de nutrientes, interações ecológicas e/ou adaptações morfológicas-fisiológicas das plantas (Sarmiento & Monasterio 1983, Larcher 2000, Castro-Díez *et al.* 2003, Marques *et al.* 2004).

A floresta atlântica brasileira é um *hotspot* global de espécies, compreendendo aproximadamente 20.000 espécies de plantas (cerca de 50% endêmicas) e altos níveis similares de diversidade para outros grupos biológicos (Murray-Smith *et al.* 2008). A forte pressão antrópica que a floresta atlântica vem sofrendo há mais de 500 anos desde a colonização européia do Brasil faz com que seja considerada uma das formações vegetais mais ricas e ameaçadas do planeta (Morellato & Haddad 2000, Myers *et al.* 2000). A região Sudeste do Brasil abriga um dos três grandes centros de endemismo da floresta atlântica úmida (floresta ombrófila densa), correspondendo às áreas de vegetação costeiras na cadeia de montanhas da Serra do Mar que se estendem do sul do estado de São Paulo até o norte do Rio de Janeiro (Thomas *et al.* 1998) e inclui diversos sítios prioritários para a conservação (Myers *et al.* 2000, Murray-Smith *et al.* 2008).

A fenologia das comunidades vegetais da floresta atlântica do Sudeste (floresta ombrófila densa) foi avaliada em poucos estudos e de forma mais detalhada somente na última década (Davis 1945, Veloso 1945, Jackson 1978, Takahashi 1998, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Zipparro 2004). Alguns estudos que abordaram a fenologia de comunidade selecionaram as espécies de acordo com o interesse econômico ou importância como fonte de recursos para a fauna (Costa *et al.* 1997, Mantovani *et al.* 2003, Engel & Martins 2005, Castro 2007, Pereira *et al.* 2008). A maioria destes estudos revelou padrões sazonais de floração e brotamento para as espécies arbóreas, com as fenofases ocorrendo principalmente durante a estação mais quente e úmida e relacionadas ao aumento no comprimento do dia e temperatura (Morellato 2003). A frutificação e queda foliar foram geralmente consideradas pouco sazonais e ocorrentes ao longo do ano (Morellato *et al.* 2000). Apesar de a fenologia ter variado pouco entre áreas e entre anos nas comunidades estudadas, podem ocorrer flutuações inter-anuais na intensidade, duração, época de ocorrência e sincronia das fenofases em nível de espécies (Engel 2001, Zipparro 2004).

Os estudos de comunidade citados para o Sudeste não incluem espécies arbustivas ou herbáceas, sendo que na floresta atlântica úmida brasileira, somente Marques & Oliveira (2004) consideraram estas formas de vida no estudo fenológico de duas comunidades de restinga no Paraná. Morellato *et al.* (2000) sugeriram que a contribuição de diferentes formas de vida, como epífitas, lianas e ervas, provavelmente é maior para as variações na fenologia do que a diferença na composição de espécies entre as diferentes áreas de floresta atlântica.

Dentro do contexto apresentado, este estudo teve como objetivo analisar a fenologia reprodutiva e vegetativa de espécies lenhosas e herbáceas de uma comunidade vegetal de floresta atlântica de encosta durante três anos, buscando responder às seguintes questões:

- 1) Os padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos da comunidade são sazonais e se repetem entre os anos? A fenologia está relacionada aos fatores climáticos e esta relação se repete entre os anos? Esperamos que a comunidade apresente padrão sazonal de floração relacionado ao comprimento do dia e à temperatura, e pouco sazonal de frutificação, fracamente relacionado aos fatores climáticos, como já observado para espécies arbóreas em outras áreas de floresta atlântica (Morellato *et al.* 2000). Também esperamos que os padrões fenológicos apresentem periodicidade e frequência similares entre anos (Corlett 1993, Newstrom *et al.* 1994b).
- 2) Como varia a contribuição das famílias botânicas com maior riqueza de espécies e abundância de indivíduos para o padrão fenológico da comunidade? Por serem dominantes na comunidade, esperamos que estas famílias influenciem/definam as épocas de ocorrência das fenofases ao longo do ano na comunidade (Morellato & Leitão-Filho 1996).
- 3) Como varia o comportamento fenológico entre as espécies lenhosas e herbáceas? Como a fenologia destes hábitos/formas de vida está correlacionada aos fatores climáticos? São esperados padrões fenológicos distintos entre as formas de vida, com respostas diferentes aos fatores climáticos, devido às diferenças que apresentam quanto à morfologia, fisiologia, ecologia e as características da luminosidade do ambiente circundante (Sarmiento & Monasterio 1983, Larcher 2000, Castro-Díez *et al.* 2003, Marques *et al.* 2004).

Material e métodos

Área de estudo – Este estudo foi desenvolvido em uma área de floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), Núcleo Picinguaba, bairro Fazenda da Caixa, município de Ubatuba, nordeste do estado de São Paulo, Brasil (Figura 1A). O PESM faz parte da Área de Proteção Ambiental da Serra do Mar e abrange uma área de 315.319 hectares, do norte do Estado de São Paulo até o litoral sul e Vale do Ribeira (São Paulo 1998). Dentre os 11-16% que restam da floresta atlântica, a Serra do Mar que se estende do sul do estado de São Paulo até o sul do Rio de Janeiro, englobando principalmente as montanhas ao longo da costa litorânea, é o maior fragmento remanescente do país (Ribeiro *et al.* 2009). O Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba (NDP; 23°22'S e 44°48'W) possui uma área aproximada de 7.850 hectares, recoberta por floresta primária, classificada como floresta ombrófila densa baixo montana, uma das formações que compõem a floresta atlântica brasileira (Veloso *et al.* 1991). A vegetação do NDP pode ser caracterizada, de

forma geral, como floresta pluvial costeira (Fernandes & Bezerra 1990) ou floresta atlântica senso estrito (Joly *et al.* 1991), abrangendo os vales e as encostas orientais da Serra do Mar e a planície litorânea.

A área escolhida para o desenvolvimento deste estudo localiza-se na floresta de encosta madura e relativamente pouco perturbada do vale formado pelo Morro do Cuscuzeiro e pelo Morro do Corisco, entre as coordenadas 23°20'02" - 23°20'17"S e 44°49'54" - 44°50'06"W, distante aproximadamente quatro quilômetros da beira da praia da Fazenda (Figura 1B). A floresta estudada fica próxima das margens do rio da Fazenda e da trilha do Corisco, que sai da Casa de Farinha e vai até o município de Paraty, estado do Rio de Janeiro (Figuras 2 e 3). A altitude na área estudada varia de 40 a 100 m acima do nível do mar, com relevo levemente inclinado na margem direita do rio da Fazenda (observando na direção do deslocamento das águas). A floresta apresenta uma estrutura vertical pouco definida, com as árvores do dossel atingindo entre 10 e 25 m de altura e emergentes acima de 25 m, sendo as famílias de plantas dominantes Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Lauraceae (Sanchez *et al.* 1999, Morellato *et al.* 2000, Campos 2008). O sub-bosque caracteriza-se por um estrato herbáceo, arbustos, arvoretas e indivíduos jovens das populações do dossel e de emergentes, rico em espécies de Rubiaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Amaranthaceae e Musaceae (Morellato *et al.* 2000). Há elevado número de epífitas, pteridófitas, lianas e espécies herbáceas na floresta. Segundo Sanchez *et al.* (1999), na margem do rio da Fazenda são características espécies como *Rollinia sericea* (Annonaceae), *Swartzia simplex* var. *grandiflora* (Fabaceae), *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae), *Guarea macrophylla* var. *tuberculata* (Meliaceae), *Marlierea obscura* (Myrtaceae), *Hyeronima alchorneoides* (Phyllanthaceae) e *Cecropia glaziovii* (Urticaceae).

O clima da região, conforme a classificação de Köppen (1948), é do tipo Af, que pode ser definido como clima de floresta tropical chuvosa, caracterizado pela temperatura média do mês mais frio do ano superior a 18°C e umidade constante decorrente de precipitação abundante em todos os meses. O clima médio de 30 anos para a região estudada (1979 a 2008; Figura 4) mostra a existência de duas estações: uma estação mais quente e superúmida, de outubro a abril, com maior temperatura média em fevereiro (26,2°C) e precipitação total média superior a 230 mm mensais, sendo janeiro o mês mais chuvoso (média mensal 327,4 mm) e uma estação mais fria e menos úmida de maio a setembro, com menor temperatura média em julho (18,3°C) e precipitação total média mensal de 70-180 mm, mas sem déficit hídrico, sendo agosto o mês menos chuvoso (média total mensal 77,2 mm). As duas estações, definidas como superúmida e úmida desde ponto em diante, foram anteriormente definidas por Morellato *et al.* (2000) para a mesma área de estudo. A precipitação total média anual do período de 30 anos foi de 2.512 mm e a temperatura média anual, 22,59°C. Segundo Wright & van Schaik (1994), florestas com média de pluviosidade total média

acima de 60 mm no mês mais seco podem ser definidas como fracamente sazonais. O comprimento do dia na latitude 23° varia de 10,56 horas/dia em junho a 13,43 horas/dia em dezembro, sem variação entre anos; os dias mais longos ocorrem na estação superúmida e os mais curtos na estação úmida (Figura 5A). Nos três anos do presente estudo (abril/2006 a março/2009) a ocorrência das estações seguiu o clima médio, mas foram observadas algumas variações (Figura 5B). A precipitação média anual total no período de estudo foi de 2.448 mm, sendo que os dois primeiros anos foram menos chuvosos e o terceiro ano foi mais chuvoso que a média de 30 anos. Com exceção dos meses de outubro e novembro, em que nos três anos estudados choveu de 53 mm a 222 mm a mais que o clima médio, na maioria dos outros meses do estudo a precipitação mensal total foi menor que a média de 30 anos. A ausência de precipitação no mês de julho/2008, fato não registrado em nenhum outro mês durante o período de 30 anos avaliado, caracterizou uma época seca rara na região do estudo (Figura 5B). Em geral, as temperaturas mínimas dos meses de estudo foram um pouco mais baixas que o clima médio, e as temperaturas médias e máximas mensais foram um pouco mais altas de junho a outubro, representando um inverno e início de primavera ligeiramente mais quentes que o verificado no clima médio, sendo o primeiro ano mais quente que os outros dois. A temperatura média mensal do período de estudo foi de 22,49°C, semelhante à média de 30 anos. As variáveis climáticas mensais – temperatura (°C), precipitação (mm) e comprimento do dia (horas) – foram obtidas junto ao Instituto Agronômico de Campinas (IAC/CIAGRO), coletadas na Estação Experimental de Ubatuba, SP, distante cerca de 26 km do local de estudo, e os dados de comprimento do dia para a latitude 23° foram obtidos de Pereira *et al.* (2001).

Amostragem dos indivíduos – A amostragem dos indivíduos foi feita utilizando o método de transecções (D'Eça-Neves & Morellato 2004), sendo demarcadas, ao todo, 15 transecções, cada uma medindo 60 m x 5 m (300 m²), com distância mínima de 40 m entre si (Figura 2). Visando incluir a variabilidade de ambientes da floresta de Picinguaba e verificar posteriormente a influência da borda natural do rio da Fazenda na fenologia, foram demarcadas oito transecções no interior da floresta e sete nas margens do rio (Figuras 2 e 3). As transecções da borda natural foram dispostas ao longo das margens do rio e as do interior de forma aproximadamente paralela às da borda e distantes no mínimo 50 m da margem do rio (Figuras 2 e 3). Na borda, cada uma das transecções foi dividida em duas partes, sendo 60 m x 2,5 m na margem direita (lado 1) e o mesmo tamanho na margem esquerda imediatamente oposta (lado 2, observando na direção do deslocamento das águas; Figura 2). Para evitar amostrar áreas no leito do rio, as transecções da borda natural foram demarcadas a partir do indivíduo lenhoso mais próximo da margem do rio seguindo para o interior da floresta até a largura limite de 2,5 m. Nas extremidades de cada uma das transecções foram

obtidas coordenadas com um aparelho de GPS, as quais foram inseridas no Google Earth[®] gerando a imagem da área de estudo apresentada.

Todos os indivíduos lenhosos ou herbáceos com altura igual ou superior a dois metros foram amostrados e, em cada transecção, foi sorteado um ponto e demarcada uma área menor de 5 m x 5 m, onde todos os indivíduos com altura inferior a dois metros foram amostrados. Não foram marcados indivíduos pertencentes a espécies hemiparasitas, lianas e epífitos, indivíduos jovens ou mortos confirmados, ou com copa de visualização impossibilitada. Algumas espécies herbáceas ocorreram em manchas agrupadas sobre o solo não sendo possível distinguir cada um dos indivíduos, de modo que nessas manchas foi marcada/observada a espécie e não o indivíduo (por exemplo, *Herpetacanthus rubiginosus* – Acanthaceae e *Calathea lindbergii* – Marantaceae). No caso das palmeiras arbustivas e com caules múltiplos, *Geonoma gamiova* e *Geonoma pauciflora*, cada aglomerado foi considerado um indivíduo, sendo marcados apenas os aglomerados a dois metros de distância de outros aglomerados, evitando assim marcar um mesmo indivíduo duas vezes. Durante os três anos de estudo alguns indivíduos novos cresceram dentro das transecções e quando atingiram a maturidade foram marcados e incluídos no estudo (de acordo com o critério de inclusão). Ao todo, 3.530 indivíduos foram amostrados neste estudo e 999 foram excluídos ao longo do estudo por motivos diversos: indivíduos jovens, mortos ou com visualização da copa impossibilitada. Os 2.531 indivíduos adultos restantes, pertencentes a 259 espécies e 62 famílias botânicas, foram utilizados nas análises deste estudo (Tabela 1). A classificação das espécies nas famílias botânicas segue a APG II (2003).

Para todos os indivíduos amostrados foi estimada/medida a altura do tronco principal, a altura atingida pela copa e medidos o perímetro basal (Pbasal – cerca de 10 cm acima do solo) e perímetro à altura do peito (PAP – 1,20 m de altura). Os dados de altura da copa foram utilizados na classificação dos indivíduos em três estratos: a) herbáceo/arbustivo – todas as ervas (independente da altura) e plantas lenhosas com até 1,0 m de altura da copa; b) sub-bosque – indivíduos lenhosos com altura da copa entre 1,1 e 9,0 m (inclui também indivíduos com altura do tronco maior que 10 m, mas que apresentam a copa inclinada atingindo altura inferior a 9,0 m do solo); e c) dossel e emergentes – indivíduos lenhosos com altura da copa superior a 9,0 m. O sub-bosque e herbáceo/arbustivo representam os estratos mais sombreados da floresta abaixo do dossel, enquanto o dossel representa o estrato mais contínuo em que as copas das árvores se tocam lateralmente e as espécies emergentes são aquelas cujas copas encontram-se totalmente expostas acima do dossel (Oliveira *et al.* 2004). O material botânico coletado de todas as espécies está depositado no acervo do Herbarium Rioclarense (HRCB) da Unesp de Rio Claro.

O sexo ou morfo floral dos indivíduos pode influenciar o padrão fenológico das espécies (no caso de amostragem com proporção diferente de 1:1 entre sexos ou morfos na população; veja

Bawa 1983, Newstrom *et al.* 1994a, Kang & Bawa 2003) e, por isso, o sistema sexual de cada espécie foi determinado através de consulta de literatura específica (livros, floras regionais, revisões taxonômicas, descrições de espécies e artigos sobre biologia floral e reprodutiva). As espécies foram classificadas de acordo com Bawa (1980) e Endress (1994), como: a) hermafroditas – flores bissexuais (monóclinas); b) monóicas – flores masculinas e femininas (díclinas) no mesmo indivíduo; e c) dióicas – flores masculinas e femininas em indivíduos separados. Espécies polígamas (com flores monóclinas e díclinas no mesmo indivíduo) e distílicas (flores longistilas e brevistilas em indivíduos separados) foram incluídas na classe hermafrodita.

Fenologia reprodutiva e vegetativa – As observações fenológicas foram realizadas mensalmente, com auxílio de um binóculo, durante três anos (abril/2006 a março/2009). Na análise dos padrões fenológicos, os anos foram denominados como ano 1 (abril/2006 a março/2007), ano 2 (abril/2007 a março/2008) e ano 3 (abril/2008 a março/2009). Para cada indivíduo foram observadas as fenofases reprodutivas: a) botão – período anterior à abertura floral; b) antese – presença de flores já abertas; c) frutificação, dividida em frutos imaturos – início da formação de frutos e frutos jovens; d) frutos maduros – presença de frutos prontos para serem dispersos (Morellato *et al.* 1989); e vegetativas: e) brotamento – emissão de folhas novas; e f) queda de folhas. O comportamento fenológico dos indivíduos foi avaliado através do método do percentual de intensidade de Fournier (1974), em que os valores são atribuídos em cada indivíduo através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4): 0 – ausência da fenofase; 1 – fenofase presente de 1 a 25% da copa; 2 – fenofase presente de 26 a 50% da copa; 3 – fenofase presente de 51 a 75% da copa, e 4 – fenofase presente de 76 a 100% da copa. Flores e frutos caídos foram usados como indicadores da atividade fenológica das árvores maiores ou com copa de difícil visualização.

Para caracterizar e comparar a fenologia das espécies entre os anos, foi calculada a data de início de cada fenofase para todos os indivíduos em cada ano estudado, representando o primeiro mês em que cada indivíduo apresentou determinada fenofase (veja procedimentos para definição em Morellato *et al.* 2000). A data de início foi utilizada para testar a sazonalidade (veja abaixo). A frequência anual da floração (botão/antese) e frutificação (fruto imaturo/maduro) das espécies no estudo foi classificada segundo Newstrom *et al.* (1994a,b): a) contínua – produção de botões e flores contínua interrompida apenas por curtos intervalos esporádicos; b) sub-anual – mais de um ciclo de floração por ano; c) anual – apenas um ciclo de floração por ano; e d) supra-anual – ciclos em intervalos maiores que um ano. Quando os indivíduos de uma espécie apresentaram variações entre si ao longo dos anos, a espécie foi classificada na categoria mais frequente observada nos seus indivíduos. Em algumas espécies foram utilizadas informações fenológicas complementares de indivíduos nas proximidades das transecções durante o período de estudo.

Análise dos dados – Todos os dados foram testados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias através dos testes de Shapiro-Wilk e teste de Bartlett (nível de significância $p < 0,05$), respectivamente, e como a maioria dos dados não apresentou distribuição normal e homogeneidade de variâncias, foram aplicados testes estatísticos não-paramétricos.

A ocorrência de padrão sazonal nas fenofases em cada um dos anos e hábitos foi testada utilizando a análise estatística circular conforme Zar (1996) e Morellato *et al.* (2000) com o programa Oriana versão 2.02 (Kovach 2004). Para o cálculo da data média ou ângulo médio de ocorrência das fenofases, a fenologia de cada um dos indivíduos foi convertida em variáveis numéricas simples: os meses foram convertidos em ângulos, de 1° (dia 01 de janeiro) a 360° (dia 31 de dezembro), conforme a data média de coleta no campo dos dados fenológicos (dia 20 de cada mês). A data média ou ângulo médio corresponde à época do ano ao redor da qual as datas de uma determinada fenofase ocorreram para a maioria das espécies ou indivíduos (Morellato *et al.* 1989). O teste de Rayleigh (p) determina a significância do ângulo médio (Zar 1996). As hipóteses testadas foram: H_0 = as datas estão uniformemente distribuídas ao redor do círculo ou ano; existe uniformidade circular ou nenhuma direção média; H_1 = as datas não estão uniformemente distribuídas ao redor do ano; há um ângulo médio significativo ou direção média. Se H_0 for rejeitada, a intensidade de concentração ao redor do ângulo médio, chamada de r , pode ser considerada como uma medida do "grau" de sincronia. O vetor r pode variar de 0 (quando a atividade fenológica é distribuída uniformemente ao longo do ano) até 1 (quando a atividade fenológica se concentra ao redor de uma única data ou época do ano). Somente as datas médias com $r > 0,24$ foram consideradas significativas após avaliação do histograma de distribuição circular para cada fenofase. Quando o ângulo médio foi significativo no teste de Rayleigh, o padrão foi considerado sazonal (Morellato *et al.* 2000), e o teste de Watson-Williams (F) foi aplicado para comparar o ângulo médio das fenofases e determinar se os anos ou hábitos exibem o mesmo padrão sazonal ou ângulo médio α (Zar 1996). As hipóteses testadas foram: H_0 = as amostras possuem o mesmo ângulo médio α ; H_1 = as amostras não possuem o mesmo ângulo médio. Em todos os testes para sazonalidade foram consideradas tanto as espécies com um ciclo a cada ano (anual) como também as espécies que apresentaram no máximo dois ciclos por ano (sub-anuais), visando verificar o padrão da comunidade como um todo, sem excluir espécies das análises. Além disto, quando a análise foi conduzida considerando os três anos combinados, foi considerada a soma das datas das espécies em todos os anos e não a média dos anos. Possivelmente devido a esta metodologia diferenciada da utilizada por Morellato *et al.* (2000), todas as datas médias calculadas no teste de Rayleigh apresentaram baixa concentração de espécies ao redor das mesmas e o teste de Watson-Williams apontou que todas as comparações entre anos ou hábitos podem ser irreais devido à baixa concentração (i.e. distribuição uniforme ao longo do ano).

Para testar a influência dos fatores climáticos (precipitação, temperatura média e comprimento do dia) nos padrões das fenofases em cada ano de estudo e nos hábitos lenhoso e herbáceo, a correlação de Spearman (r_s) relacionou a frequência de espécies nas fenofases aos fatores climáticos de até três meses anteriores à ocorrência do evento fenológico. A contribuição das duas famílias mais ricas e abundantes (Myrtaceae e Rubiaceae) para o padrão fenológico da comunidade foi avaliada através da média da fenologia dos três anos destas famílias em relação ao restante da comunidade, e a contribuição das mesmas foi comparada entre elas através do teste pareado de Wilcoxon. A correlação de Spearman foi utilizada para verificar se os padrões fenológicos das duas famílias são similares (correlações positivas significativas) aos do restante da comunidade, considerando a proporção média de espécies e indivíduos nas fenofases ao longo do estudo ($N = 12$ em todos os casos).

Resultados

A comunidade vegetal de Picinguaba – Os 2.531 indivíduos adultos da comunidade vegetal de Picinguaba foram identificados em 259 espécies, pertencentes a 62 famílias botânicas (veja a lista de espécies na Tabela 1 e imagens de 216 delas no Apêndice 1). As famílias com o maior número de espécies amostradas neste estudo foram Myrtaceae (46; 17,8%), Rubiaceae (28; 10,8%), Fabaceae (15; 5,8%), Euphorbiaceae (10; 3,9%), Lauraceae (9; 3,5%), Monimiaceae (9; 3,5%), Moraceae (9; 3,5%) e Melastomataceae (8; 3,1%), enquanto em número de indivíduos foram Rubiaceae (836; 33,0%), Myrtaceae (330; 13,0%), Arecaceae (111; 4,4%), Fabaceae (110; 4,3%), Ochnaceae (99; 3,9%), Nyctaginaceae (82; 3,2%), Sapotaceae (75; 3,0%) e Monimiaceae (74; 2,9%). As três famílias mais ricas, Rubiaceae, Myrtaceae e Fabaceae responderam juntas por 34,4% das espécies e 50,3% dos indivíduos da comunidade.

O número de indivíduos amostrados por espécie variou de 1 a 175, sendo que 83 (32,0%) foram representadas por apenas um indivíduo. Entre as espécies com os maiores números de indivíduos amostrados estão *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae, 175), *Faramea picinguabae* (Rubiaceae, 116), *Psychotria nuda* (Rubiaceae, 101), *Faramea involucellata* (Rubiaceae, 99), *Psychotria leitana* (Rubiaceae, 78), *Guapira nitida* (Nyctaginaceae, 72), *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae, 60), *Chrysophyllum flexuosum* (Sapotaceae, 56), *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* (Rubiaceae, 53), *Ouratea parviflora* (Ochnaceae, 51), *Geonoma pauciflora* (Arecaceae, 48), *Mollinedia schottiana* (Monimiaceae, 47), *Garcinia gardneriana* (Clusiaceae, 44), *Ouratea verticillata* (Ochnaceae, 43) e *Swartzia simplex* var. *grandiflora* (Fabaceae, 42) (Tabela 1). Devido à alta exploração ilegal de *Euterpe edulis* (Arecaceae) na área de estudo, poucos indivíduos adultos desta palmeira foram amostrados nas transecções. Nas margens

do rio da Fazenda foram encontrados muitos indivíduos de diversas espécies crescendo sobre as rochas em todas as transecções, e no interior da floresta em quatro das oito transecções ocorreram afloramentos rochosos sobre os quais também cresciam indivíduos.

O hábito lenhoso foi representado por 216 espécies deste estudo (83,4%) e o hábito herbáceo por 43 espécies (16,6%; Tabela 2). A copa da maioria dos indivíduos da comunidade ficou inserida no estrato intermediário da floresta, o sub-bosque (62,5%), enquanto 12,0% alcançaram o dossel, 3,8% apresentaram copa emergente e 21,6% formaram o estrato mais baixo da floresta, abrangendo ervas e arbustos com até um metro de altura da copa (Tabela 2). Das 259 espécies, 95 espécies (36,7%) ocorreram tanto nas margens do rio da Fazenda como no interior da floresta, 94 (36,3%) ocorreram exclusivamente na margem do rio e 70 (27,0%) ocorreram somente no interior (Tabela 1). Ao longo das margens do rio da Fazenda as espécies mais freqüentes foram *Cordia taguahyensis* (Boraginaceae), *Lamanonia ternata* (Cunnoniaceae) *Lonchocarpus cultratus* e *Swartzia simplex* var. *grandiflora* (Fabaceae), *Guarea macrophylla* var. *tuberculata* (Meliaceae), *Eugenia neoaustralis* e *Campomanesia guaviroba* (Myrtaceae), *Chrysophyllum flexuosum* (Sapotaceae), *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) e *Cecropia glaziovii* (Urticaceae). No interior da floresta foram freqüentes as espécies *Eugenia cereja*, *E. prasina* e *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae), *Guapira nitida* (Nyctaginaceae), *Ouratea verticillata* (Ochnaceae), *Bathysa mendoncaeii*, *Coussarea meridionalis* var. *porophylla*, *Psychotria leitana* e *Margaritopsis astrellantha* (Rubiaceae) e várias espécies herbáceas das famílias Piperaceae e Marantaceae.

Nosso levantamento da literatura classificou 173 espécies (66,8%) no sistema sexual hermafrodita, 23 (8,9%) como monóicas, 46 (17,8%) como dióicas, e para 17 espécies (6,6%) não foi possível determinar o sistema sexual. As espécies hermafroditas foram melhor representadas dentro das famílias Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Melastomataceae; as monóicas em Arecaceae, Moraceae, Sapindaceae e Euphorbiaceae e as dióicas em Monimiaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Moraceae e Urticaceae. Das 46 espécies dióicas, oito foram representadas somente por indivíduos masculinos e oito somente por indivíduos femininos, sendo que a maioria dessas espécies teve apenas um indivíduo amostrado na comunidade (Tabela 1). O sexo de 67% dos indivíduos pertencentes às espécies dióicas foi determinado, sendo 122 masculinos, 130 femininos e cinco que mudaram de sexo entre os anos (dois indivíduos de *Guapira nitida*, Nyctaginaceae) ou até mesmo dentro de uma mesma estação reprodutiva (três indivíduos de *Guapira opposita*, Nyctaginaceae).

Fenologia reprodutiva e vegetativa da comunidade – As fenofases reprodutivas e vegetativas na comunidade vegetal de Picinguaba ocorreram ao longo de todo o período estudado, havendo sempre espécies apresentando botões, flores, frutos, folhas novas e senescentes em cada mês, sendo

possível, no entanto, distinguir épocas do ano com mais espécies e indivíduos em cada fenofase. Botão, antese, fruto imaturo e brotamento ocorreram principalmente durante a estação superúmida, enquanto as fenofases fruto maduro e queda foliar ocorreram de forma irregular ao longo dos anos (Figura 6).

Botão – As maiores porcentagens de espécies em botão ocorreram de novembro a janeiro nos três anos estudados, enquanto a proporção de indivíduos ocorreu por um período mais estendido a cada ano, incluindo quase toda a estação superúmida, de outubro a fevereiro (Figura 6). As datas médias de início de botão foram levemente sazonais nos três anos, com baixa concentração de espécies em torno das datas ($r < 0,29$), sem diferença significativa entre os anos e ocorrendo sempre na última quinzena de novembro (Tabela 3, Figura 7). O número de espécies em botão apresentou correlação significativa positiva maior com o comprimento do dia e precipitação do mês de ocorrência da fenofase nos três anos de estudo (Tabela 4).

Antese – A antese apresentou curvas bem acentuadas de porcentagem de espécies, com pico em dezembro e janeiro nos três anos (Figura 6). Já nas curvas de porcentagem de indivíduos ocorreu apenas um aumento discreto nos primeiros cinco meses da estação superúmida em todos os anos estudados. As datas médias de início de antese foram levemente sazonais e ocorreram entre 15 e 25 de dezembro nos três anos estudados, apresentando baixa concentração interespecífica ao redor das datas ($r < 0,31$) e data de ocorrência similar entre os anos (Tabela 3, Figura 7). Assim como em botão, as maiores correlações do número de espécies com antese ocorreram com o comprimento do dia e precipitação do mês de ocorrência da fenofase, mostrando sempre relação positiva da fenologia com o clima (Tabela 4).

Em todos os anos ocorreu um pequeno aumento nas porcentagens de espécies e indivíduos com botões e flores em maio e junho, no início da estação úmida (Figura 6). Nesta época floresceram espécies arbóreas abundantes como *Eugenia cereja* (Myrtaceae) e *Chrysophyllum flexuosum* (Sapotaceae), e também várias espécies abundantes de arbustos, arvoretas e herbáceas, como *Geonoma pauciflora* (Arecaceae), *Citronella paniculata* (Cardiopteridaceae), *Salacia grandifolia* (Celastraceae), *Besleria longimucronata* (Gesneriaceae), *Mollinedia oligantha* (Monimiaceae), *Sorocea racemosa* (Moraceae), *Guapira nitida* (Nyctaginaceae), *Ouratea parviflora* (Ochnaceae), *Faramea pinguabae*, *Psychotria leitana* e *P. nuda* (Rubiaceae).

Durante o período de estudo, a frequência de floração (botão/antese) foi anual em 168 espécies (64,9%), sub-anual em nove (3,5%), contínua em 10 (3,9%), supra-anual em 24 (9,3%), em duas espécies dióicas foi diferente entre os sexos (anual nos indivíduos masculinos e supra-anual nos femininos, *Mollinedia oligantha* e *Sorocea bonplandii*) e 44 espécies (17,0%) não floresceram (Tabela 1).

Fruto imaturo – Ao longo do estudo, as maiores proporções de espécies e indivíduos com frutos imaturos ocorreram entre janeiro e abril, no final da estação superúmida (Figura 6). O teste de Rayleigh apontou que as datas médias de início de fruto imaturo foram levemente sazonais nos três anos, com baixa concentração de espécies ao redor das datas ($r < 0,30$; Tabela 3, Figura 7). Os anos não diferiram quanto ao início da fenofase, que ocorreu sempre na primeira quinzena de janeiro (Tabela 3). Nos três anos o número de espécies com frutos imaturos apresentou correlação significativa positiva maior com a temperatura média e precipitação de dois meses anteriores à ocorrência do evento fenológico e o comprimento do dia de três meses anteriores (Tabela 4).

Fruto maduro – A fenofase fruto maduro ocorreu bem distribuída ao longo dos anos com leve tendência de aumento nas porcentagens de espécies durante a estação úmida, e nas porcentagens de indivíduos no final da estação superúmida, variando entre os anos estudados (Figura 6). Em nenhum dos anos a data média de início da fenofase foi significativa segundo o teste de Rayleigh (Tabela 3, Figura 7). O ano 3 foi o único a apresentar correlação significativa da produção de frutos maduros nas espécies com os fatores climáticos, sendo esta relação negativa com a precipitação, temperatura média e comprimento do dia do mês de ocorrência da fenofase (Tabela 4).

Durante o período de estudo, a frequência de frutificação (fruto imaturo/maduro) foi anual em 143 espécies (55,2%), sub-anual em seis (2,3%), contínua em oito (3,1%), supra-anual em 42 (16,2%) e 57 espécies (22,0%) não frutificaram (das quais oito são representadas somente por indivíduos masculinos; Tabela 1).

Brotamento – As maiores porcentagens de espécies e indivíduos produzindo folhas novas ocorreram principalmente entre novembro e janeiro, no início da estação superúmida, com datas médias de início sazonais nos três anos de estudo e concentração maior de espécies ao redor da data média no ano 1 (Figuras 6 e 8, Tabela 3). O teste de Watson-Williams não apontou diferença significativa entre as datas médias dos anos que ocorreram sempre nos últimos dez dias de outubro (Tabela 3). O número de espécies com brotamento se correlacionou alta e positivamente com a precipitação, temperatura média e comprimento do dia do mês de ocorrência da fenofase nos três anos estudados (Tabela 4).

Queda foliar – A comunidade vegetal de Picinguaba manteve a aparência sempre verde ao longo do ano, com poucas espécies semi-decíduas ou decíduas perdendo parcial ou totalmente as folhas em épocas específicas do ano para cada uma, entre elas *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae), *Campomanesia guaviroba* (Myrtaceae), *Dahlstedtia pinnata* (Fabaceae), *Sapium glandulosum* (Euphorbiaceae), *Senna multijuga* (Fabaceae) e *Vitex* cf. *cymosa* (Lamiaceae). A queda foliar ocorreu de forma bastante irregular ao longo do período de observação, com dois aumentos nas porcentagens de espécies e indivíduos no ano 1, um na estação úmida e um na estação

superúmida, e com pequenos aumentos na porcentagem de espécies e indivíduos na estação superúmida nos anos 2 e 3 (Figura 6). Em nenhum dos anos a data média de início da fenofase foi significativa no teste de Rayleigh (Tabela 3, Figura 8). Somente no ano 3 o número de espécies com queda foliar se correlacionou positivamente com o comprimento do dia, temperatura média e precipitação do mês de ocorrência da fenofase (Tabela 4).

Em pouco mais de quatro anos de visitas mensais ao local de estudo, foi observado que algumas inundações do rio da Fazenda causaram grande impacto na vegetação ao longo das margens, especialmente devido à velocidade da correnteza das águas. As inundações do rio duraram poucas horas, ocorrendo rápida drenagem e ótima aeração dos solos (pela grande quantidade de rochas e areia) mesmo após a ocorrência de chuvas torrenciais. Relativamente poucos dos indivíduos amostrados foram afetados por estas inundações, pois foi tomado o cuidado de não marcar indivíduos nas margens rochosas muito próximas do leito do rio. Os indivíduos mais afetados foram os herbáceos e arbustivos crescendo nas margens mais baixas do rio e também alguns indivíduos maiores com galhos baixos ou copa inclinada sobre o leito do rio. O efeito dessas inundações na fenologia variou entre as espécies, alguns indivíduos perderam estruturas reprodutivas e outros tiveram a produção de botões, frutos ou folhas estimulada após a desfolha parcial ou total da copa pela correnteza das águas. A maioria dos indivíduos recuperou a copa rapidamente após o dano; somente 30 morreram em decorrência do efeito do rio ao longo dos anos, sendo quase todos herbáceos. A perda de indivíduos na comunidade esteve mais relacionada a alguns eventos de forte ventania (no mês de novembro em dois anos), que derrubaram árvores e abriram novas clareiras no interior da floresta.

Contribuição relativa de Myrtaceae e Rubiaceae para o padrão fenológico da comunidade – As duas famílias com maior número de espécies e indivíduos do estudo, Myrtaceae e Rubiaceae, contribuíram de maneira diferenciada para os padrões fenológicos da comunidade vegetal de Picinguaba ao longo dos meses. Nas curvas médias de porcentagem de indivíduos nas fenofases dos três anos, a família Rubiaceae sempre contribuiu mais que Myrtaceae para o padrão fenológico da comunidade (teste pareado de Wilcoxon, botão, fruto imaturo, fruto maduro, brotamento e queda foliar: $Z = 3,06$ e $p < 0,01$; antese: $Z = 2,82$ e $p < 0,01$), enquanto nas curvas de porcentagem de espécies Myrtaceae contribuiu mais para fruto imaturo, brotamento e queda foliar (fruto imaturo: $Z = 2,27$ e $p = 0,02$; brotamento e queda foliar: $Z = 3,06$ e $p < 0,01$) e nas fenofases restantes as famílias não diferiram significativamente entre si quanto à contribuição (botão: $Z = 0,31$ e $p = 0,75$; antese: $Z = 0,86$ e $p = 0,39$; fruto maduro: $Z = 1,65$ e $p = 0,10$; Figuras 9 e 10).

Ao longo do ano, Myrtaceae representou de 6-27% e Rubiaceae de 9-31% das espécies nas fenofases reprodutivas e vegetativas da comunidade (Figura 9). Em geral, Myrtaceae apresentou

maior contribuição relativa para a fenofase fruto imaturo e Rubiaceae para fruto maduro na comunidade. Myrtaceae representou cerca de 25% das espécies produzindo botões em dezembro, flores em janeiro, frutos imaturos de junho-agosto, frutos maduros de julho-setembro, folhas novas em abril e perdendo folhas de novembro-janeiro. Já Rubiaceae representou até 20% das espécies com botão em dezembro/janeiro, com antese em maio, com fruto imaturo de maio-julho, com brotamento e queda foliar em julho e cerca de 30% das espécies com fruto maduro em abril/maio. Os padrões fenológicos de botão e brotamento foram semelhantes e os de fruto imaturo e maduro diferiram significativamente entre as duas famílias e o restante da comunidade, enquanto os padrões de antese e queda foliar foram semelhantes somente entre Rubiaceae e a comunidade (Tabela 5). Sem as duas famílias, as maiores porcentagens de espécies com botões e flores na comunidade ocorreriam cerca de um mês antes, a fenofase fruto imaturo se distribuiria ao longo do ano todo, embora ainda com tendência de pico na estação superúmida, e fruto maduro passaria a apresentar aumento de espécies na estação superúmida em vez da estação úmida (Figura 9).

A família Myrtaceae representou de 2-27% e Rubiaceae de 8-65% dos indivíduos nas fenofases reprodutivas e vegetativas da comunidade ao longo do ano (Figura 10). Em geral, Myrtaceae apresentou maior contribuição relativa para o brotamento e Rubiaceae para fruto imaturo na comunidade. Cerca de 27% dos indivíduos produzindo flores em janeiro e frutos maduros em agosto, e até 20% dos indivíduos com botões em dezembro/janeiro, frutos imaturos em abril/maio, folhas novas de abril-junho e queda foliar de novembro-janeiro pertencia à família Myrtaceae. Já Rubiaceae correspondeu a 47% dos indivíduos da comunidade com botão em duas épocas distintas do ano, em setembro e abril, 61% com antese – novamente em duas épocas do ano, em outubro e abril, 56% com fruto imaturo em novembro, 65% com fruto maduro em abril/maio, 36% com brotamento de dezembro-fevereiro e 25% com queda foliar em outubro. Os padrões fenológicos vegetativos foram semelhantes entre as duas famílias e o restante da comunidade, com todos os indivíduos aumentando o brotamento e a queda foliar na mesma época do ano, enquanto os padrões de antese foram semelhantes somente entre Myrtaceae e a comunidade, e os de fruto imaturo entre Rubiaceae e a comunidade (Tabela 5). Os padrões de fruto maduro diferiram entre as famílias e a comunidade, com Myrtaceae apresentando relação significativa negativa com a comunidade (Tabela 5). Excluindo as duas famílias, a comunidade apresentaria as fenofases botão e fruto imaturo menos concentradas na estação superúmida, a antese passaria a ser mais concentrada no meio da estação superúmida e a fenofase fruto maduro ocorreria ainda mais distribuída ao longo do ano, sem a tendência para aumento de indivíduos no final da estação superúmida e início da estação úmida, antes impulsionada principalmente por indivíduos de Rubiaceae (Figura 10).

Comparação da fenologia entre espécies lenhosas e herbáceas – As épocas de ocorrência de todas as fenofases variaram entre as espécies lenhosas e herbáceas da comunidade vegetal de Picinguaba, tanto considerando as porcentagens de espécies como as de indivíduos (Figuras 11 e 12). As plantas lenhosas mostraram padrões fenológicos idênticos aos verificados para a comunidade, certamente por representarem 83,4% das espécies e 89,5% dos indivíduos da mesma.

As maiores porcentagens de espécies e indivíduos de hábito lenhoso produzindo botões ocorreram sempre no meio da estação superúmida, entre outubro e janeiro, enquanto nas herbáceas os picos da fenofase foram bem marcados em setembro e outubro para os indivíduos, e ocorrentes ao longo da estação superúmida para as espécies (Figuras 11 e 12). Na fenofase antese, as maiores proporções de espécies lenhosas ocorreram entre dezembro e janeiro e de herbáceas ao longo da estação superúmida, enquanto as maiores proporções de indivíduos lenhosos ocorreram nos primeiros meses da estação superúmida e de herbáceos sempre no mês de outubro (Figuras 11 e 12). As datas médias de início de botão e antese foram levemente sazonais para os dois hábitos e significativamente diferentes entre os mesmos, com as espécies herbáceas iniciando as fenofases cerca de um mês antes das lenhosas (Tabela 6). Os dois hábitos apresentaram as maiores correlações com o comprimento do dia e a precipitação de até um mês anterior à ocorrência de botão e antese, sendo esta relação sempre positiva e com as herbáceas apresentando sempre menores valores de correlação (Tabela 7).

A frequência de floração foi anual em 146 espécies lenhosas (67,6% das lenhosas) e 22 herbáceas (51,2% das herbáceas), sub-anual em cinco lenhosas (2,3%) e quatro herbáceas (9,3%), contínua em duas lenhosas (0,9%) e oito herbáceas (18,6%), supra-anual em 22 lenhosas (10,2%) e duas herbáceas (4,6%) e não floresceram durante o estudo 38 lenhosas (17,6%) e seis herbáceas (13,9%; Tabela 1).

Na frutificação, as maiores porcentagens de espécies e indivíduos com frutos imaturos ocorreram entre janeiro e março para o hábito lenhoso, e entre novembro e janeiro para o hábito herbáceo, sempre na estação superúmida (Figuras 11 e 12). A produção de frutos maduros ocorreu melhor distribuída ao longo dos anos para as espécies e indivíduos lenhosos, com tendência de aumento no final da estação superúmida e durante a estação úmida. Já nas espécies e indivíduos herbáceos, a produção de frutos maduros foi bem marcada entre janeiro e abril, na metade final da superúmida (Figuras 11 e 12). Os dois hábitos apresentaram datas de início de fruto imaturo levemente sazonais e significativamente diferentes, com o hábito herbáceo iniciando a fenofase dois meses antes do lenhoso (Tabela 6). Somente as herbáceas apresentaram data média significativa de fruto maduro (Tabela 6). O número de espécies herbáceas produzindo frutos imaturos se correlacionou alta e positivamente com o comprimento do dia, precipitação e temperatura média de até um mês anterior à ocorrência da fenofase, enquanto as espécies lenhosas apresentaram

correlações significativas positivas com os três fatores climáticos com atraso de dois a três meses (Tabela 7). A fenofase fruto maduro apresentou somente correlações baixas e negativas com o número de espécies lenhosas de até um mês anterior, e, nas espécies herbáceas, apresentou as maiores correlações com o comprimento do dia e precipitação de um a três meses anteriores à fenofase, sendo as relações sempre positivas (Tabela 7).

A frequência de frutificação foi anual em 120 espécies lenhosas (55,5% das lenhosas) e 23 herbáceas (53,5% das herbáceas), sub-anual em quatro lenhosas (1,8%) e duas herbáceas (4,6%), contínua somente em oito herbáceas (18,6%), supra-anual em 40 lenhosas (18,5%) e duas herbáceas (4,6%) e não frutificaram durante o estudo 50 lenhosas (23,1% – oito espécies representadas somente por indivíduos masculinos) e sete herbáceas (16,3%; Tabela 1).

O brotamento das espécies e indivíduos herbáceos geralmente ocorreu de forma contínua ao longo do ano, com tendência de aumento nas porcentagens entre setembro e janeiro, enquanto no hábito lenhoso as maiores porcentagens de espécies e indivíduos ocorreram principalmente entre novembro e fevereiro nos três anos de estudo (Figuras 11 e 12). A queda foliar ocorreu de forma irregular entre os anos nos dois hábitos, em especial no herbáceo, com leve aumento nas porcentagens de espécies e indivíduos perdendo folhas durante a estação superúmida (Figuras 11 e 12). A data média de início de brotamento foi levemente sazonal somente para as lenhosas, que iniciaram a produção de folhas novas no final de outubro, e nenhum dos hábitos apresentou data média de início de queda foliar sazonal (Tabela 6). O brotamento das espécies lenhosas se correlacionou alta e positivamente com o comprimento do dia e precipitação de até um mês anterior e temperatura média do mês de ocorrência da fenofase, enquanto o das espécies herbáceas apresentou apenas correlação baixa e positiva com o comprimento do dia e precipitação do mês da fenofase (Tabela 7). Com a irregularidade da queda foliar nos dois hábitos, a fenofase só apresentou uma correlação baixa e positiva com o comprimento do dia para as lenhosas e nenhuma correlação para as espécies herbáceas (Tabela 7).

Discussão

A comunidade vegetal de Picinguaba

Todas as famílias com os maiores números de indivíduos e espécies citadas neste estudo, com exceção de Ochnaceae e Moraceae, estão relacionadas entre as mais abundantes na maioria dos levantamentos realizados na floresta atlântica (Sanchez *et al.* 1999, Tabarelli & Mantovani 1999, Ivanauskas *et al.* 2001, Guilherme *et al.* 2004, Peixoto *et al.* 2004, Zipparro *et al.* 2005, Carvalho *et al.* 2006, Guedes-Bruni *et al.* 2006, entre outros). As pequenas variações encontradas quanto à riqueza das famílias em relação aos estudos de Sanchez *et al.* (1999) e Campos (2008)

desenvolvidos na mesma área do presente estudo, podem ser explicadas pelas diferenças nos métodos de amostragem e critério de inclusão utilizado.

A importância ecológica de Myrtaceae tem sido amplamente reconhecida na floresta atlântica (Mori *et al.* 1983, Peixoto & Gentry 1990, Oliveira-Filho & Fontes 2000, Murray-Smith *et al.* 2008), sendo quase sempre referida como uma das famílias mais ricas em número de espécies e/ou de indivíduos. Entretanto, como no presente estudo foram amostradas espécies arbustivas e herbáceas além das arbóreas, Myrtaceae apresentou o maior número de espécies, mas Rubiaceae foi a família com a maior abundância de indivíduos, evidenciando a alta representatividade de Rubiaceae especialmente no sub-bosque das florestas tropicais (Gentry & Emmons 1987). Dentre as 15 espécies mais abundantes do estudo, 12 ocorrem no sub-bosque da floresta, demonstrando que este estrato é o que mais contribui para o padrão de distribuição dos indivíduos neste estudo. A maior riqueza e abundância de espécies e indivíduos no sub-bosque em relação aos outros estratos da floresta corroboram a enorme diversidade encontrada no grupo de plantas não-arbóreas presentes nos estratos inferiores das florestas tropicais (Prance 1989, Andreata *et al.* 1997, Bhat & Murali 2001, Kozera *et al.* 2009).

Várias das espécies que ocorreram exclusivamente ou mais comumente nas margens do rio da Fazenda são citadas na literatura como preferenciais de habitats com solos mais úmidos, margens de rios e riachos na floresta atlântica (Sanchez *et al.* 1999 e referências inclusas). A quantidade de espécies raras representadas por apenas um indivíduo foi alta (32,0%), sendo o valor similar ao encontrado em outras áreas de floresta atlântica no estado de São Paulo (Guilherme *et al.* 2004 – 23,8%; Oliveira *et al.* 2001 – 31,7%). Lepsch-Cunha *et al.* (2001) destacam que independente da variação espacial na abundância das populações, 30 a 40% das espécies arbóreas nas florestas tropicais são raras, ou seja, apresentam um indivíduo ou menos por hectare. Em estudo recente Caiafa & Martins (2010) constataram que 59% das espécies arbóreas da floresta atlântica são raras e com o impacto das atividades humanas podem ter suas populações reduzidas ou mesmo extintas. A alta exploração de *Euterpe edulis* em Picinguaba limitou a amostragem de indivíduos adultos desta palmeira, o que evidencia a necessidade de ações imediatas de preservação não só quanto à esta espécie, mas para a comunidade como um todo. A ocorrência de afloramentos rochosos que ocupam parte da superfície é bastante freqüente na floresta ombrófila densa do litoral norte de São Paulo e no Rio de Janeiro (Campos 2008) e o fato de muitos indivíduos deste estudo crescerem sobre as rochas pode ser um ponto interessante a ser avaliado quanto à sua fenologia em estudos futuros.

A predominância de espécies hermafroditas (66,0%) em relação às monóicas (7,7%) e dióicas (17,8%) encontrada na comunidade vegetal de Picinguaba é padrão referido para as espécies de angiospermas em formações vegetais tropicais (Bullock 1985, Bawa *et al.* 1985, Richards 1986, Renner & Ricklefs 1995). A representação da dioicia em Picinguaba foi superior à porcentagem

estimada para as angiospermas como um todo (6-7%, Renner & Rickfles 1995), porém, ocorreu dentro da amplitude comumente registrada para espécies arbóreas nos trópicos (3-26%, Zapata & Arroyo, 1978, Bawa 1980, Richards 1986, Silva *et al.* 1997, Scarano 2005). O fato de 34,8% das espécies dióicas estarem representadas por apenas um dos sexos foi reflexo de sua raridade na floresta, com a maioria apresentando apenas um indivíduo amostrado nos 4.500 m² deste estudo. Segundo Newstrom *et al.* (1994a), quanto mais soubermos sobre os sistemas sexuais mais seremos capazes de relacionar as estratégias reprodutivas das plantas com a evolução dos seus padrões fenológicos.

Padrões fenológicos da comunidade

A comunidade vegetal de Picinguaba apresentou padrões fenológicos similares entre os anos e semelhantes aos verificados nas demais formações atlânticas do Sudeste brasileiro sob condições climáticas pouco sazonais, com mais espécies apresentando botões, flores, frutos imaturos e brotamento durante a estação mais quente e chuvosa e frutos maduros e perda de folhas distribuídas ao longo do ano (Morellato *et al.* 2000, Morellato 2003). A fraca sazonalidade verificada para as fenofases reprodutivas e vegetativas em Picinguaba pode ser explicada pelo grande número de espécies avaliadas na comunidade e pela alta diversidade e complexidade dos padrões fenológicos apresentados pelas espécies em florestas tropicais (Borchert 1983, Rathcke & Lacey 1985, Newstrom *et al.* 1994a,b). Esta diversidade fenológica é considerada fator importante para a manutenção da alta riqueza de espécies nestas comunidades (Gentry 1974, Wright 1996). Na mesma floresta de encosta do presente estudo e em floresta de planície distante 4 km da mesma, Morellato *et al.* (2000) e Talora & Morellato (2000) também verificaram padrões fenológicos levemente sazonais para a comunidade de espécies arbóreas.

O florescimento de mais espécies durante a estação mais chuvosa tem sido relacionado a algumas características favoráveis como as maiores temperaturas e índices pluviométricos, que acarretam aumento na decomposição da serapilheira e nos teores de nutrientes disponíveis para as plantas (Morellato 1992), a variação na irradiação e comprimento do dia como fatores próximos para iniciar e sincronizar o florescimento (Wright & van Schaik 1994, Adler & Kielpinski 2000, Morellato *et al.* 2000) e o aumento nas populações e atividade dos animais polinizadores durante este período (Wikander 1984, Sakai 2001). Embora a comunidade de Picinguaba tenha concentrado a floração na estação superúmida, também ocorreu pequeno aumento no número de espécies/indivíduos florescendo durante a estação úmida, impulsionado principalmente por espécies de sub-bosque e com hábitos/formas de vida não avaliados em outros estudos fenológicos de comunidade em floresta atlântica.

A correlação alta e positiva do comprimento do dia, precipitação e temperatura média do mês de ocorrência das fenofases com o número de espécies da comunidade de Picinguaba produzindo botões, flores e folhas novas, demonstra relação próxima entre a fenologia e os fatores climáticos do mesmo período. Outros estudos em floresta atlântica (ombrófila densa) ressaltam a correlação entre floração, brotação e o aumento no comprimento do dia e temperatura (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Marques & Oliveira 2004, Zipparro 2004). Esse padrão confirma a importância da luz como desencadeadora destas fenofases nas florestas tropicais (van Schaik *et al.* 1993, Wright & van Schaik 1994, Morellato *et al.* 2000, Marques *et al.* 2004, Borchert *et al.* 2005, Stevenson *et al.* 2008). A precipitação foi o segundo fator climático que mais apresentou correlações com a fenologia em Picinguaba, diferente do verificado por Morellato *et al.* (2000) na mesma floresta de encosta dez anos antes do presente estudo, porém só investigando as espécies arbóreas.

A produção de frutos ocorreu distribuída ao longo do ano na comunidade, mas a fenofase fruto imaturo apresentou leve sazonalidade na estação mais úmida, relacionada ao comprimento do dia e precipitação de dois a três meses anteriores à fenologia, padrão também verificado em outras áreas de floresta atlântica (Morellato *et al.* 2000, e Talora & Morellato 2000, Marques & Oliveira 2004, Zipparro 2004, Castro 2008). Morellato *et al.* (2000) e Talora & Morellato (2000) sugeriram que a baixa sazonalidade climática da região do estudo, sem estação seca nem deficiência hídrica, oferece poucas restrições para o desenvolvimento e amadurecimento dos frutos durante o ano todo. A produção de frutos maduros de forma distribuída ao longo do ano mantém contínua a oferta de recursos aos animais frugívoros, pois cerca de 71% das espécies observadas no presente estudo são dispersas por animais, dentro dos limites esperados para as florestas tropicais, entre 50 e 80% de espécies zoocóricas (Howe & Smallwood 1982, Morellato & Leitão-Filho 1992, Tabarelli *et al.* 1999).

Em florestas com disponibilidade hídrica constante, como a deste estudo, seria vantajosa a ocorrência contínua do brotamento e queda foliar, permitindo translocação de nutrientes e taxa fotossintética constantes durante todo o ano (Jackson 1978, Zalamea & González 2008). Entretanto, a leve sazonalidade do brotamento e a tendência de mais espécies com queda foliar na estação mais úmida na mesma época da produção de botões e flores em Picinguaba, pode ser interpretada como uma otimização no gasto de energia pelas plantas, pois a transferência da energia assimilada direto dos órgãos de crescimento para as estruturas reprodutivas é menos dispendiosa que a estocagem para translocação posterior (van Schaik *et al.* 1993, Wright 1996). A baixa proporção de espécies decíduas na área de estudo era esperada, já que essa proporção é geralmente inferior a 10% na região atlântica (Costa *et al.* 1997, Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000) e em outras florestas tropicais úmidas (Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Richards 1996). Espécies perenifólias

perdem poucas folhas ao longo do ano, podendo intensificar a perda na época em que estão emitindo folhas novas, sendo este ecótipo característico dos trópicos úmidos (Tomlinson & Longman 1981).

A maioria das espécies de Picinguaba mostrou padrões anuais de floração e frutificação, resultado comum nas florestas tropicais (Newstrom *et al.* 1994a, Bawa *et al.* 2003) onde a maior parte das espécies é polinizada e dispersa por vetores animais (Kelly & Sork 2002). As associações entre os hábitos e a frequência de floração foram similares aos verificados em outros estudos, com maior proporção de herbáceas apresentando padrões contínuos ou sub-anuais em relação às plantas lenhosas, nelas inclusas árvores, arbustos e arvoretas (Croat 1975, Rathcke & Lacey 1985, Ramírez 2002, Bawa *et al.* 2003, Marques *et al.* 2004, Stevenson *et al.* 2008).

As plantas lenhosas e herbáceas da comunidade de Picinguaba apresentaram padrões fenológicos distintos entre si, sendo que as herbáceas concentraram a atividade reprodutiva durante a estação mais úmida e iniciaram as fenofases cerca de um mês antes das lenhosas, resultados também encontrados em diferentes formações vegetais e geralmente explicados pela limitação na umidade do habitat (Croat 1975, Monasterio e Sarmiento 1976, Seres & Ramírez 1993, Ramírez 2002, Seghieri *et al.* 1995). De maneira geral, a floração e frutificação de espécies pertencentes a diferentes formas de vida apresentam padrões fenológicos e relações com o clima diferenciadas entre si (Croat 1975, Opler *et al.* 1980, Morellato & Leitão-Filho 1996, Batalha & Mantovani 2000, Mikich & Silva 2001, Spina *et al.* 2001, Ramírez 2002, Marques & Oliveira 2004, Marques *et al.* 2004, Rich *et al.* 2008). As interpretações para as diferenças entre os hábitos/formas de vida apresentadas nos estudos se referem aos regimes de luz na floresta, sistemas radiculares, requerimento e capacidade de armazenagem de nutrientes, interações ecológicas e fisiologia das plantas (Sarmiento & Monasterio 1983, Larcher 2000, Castro-Díez *et al.* 2003, Marques *et al.* 2004). Entretanto, poucos estudos testaram efetivamente a influência das variáveis citadas na fenologia das espécies, especialmente quanto à fisiologia interna das plantas, permanecendo a lacuna no conhecimento das respostas fenológicas das plantas relacionadas aos fatores endógenos. Segundo Opler *et al.* (1980), a diferença nos padrões entre hábitos/formas de vida é importante para a manutenção das populações de animais polinizadores e dispersores, através da disponibilidade de recursos ao longo do ano.

As famílias Myrtaceae e Rubiaceae influenciaram a sazonalidade e os padrões fenológicos reprodutivos da comunidade de Picinguaba, principalmente nas fenofases da frutificação; somente os padrões de botão e brotamento para as espécies, e as fenofases vegetativas para os indivíduos permanecem os mesmos quando as duas famílias são excluídas da comunidade. Em uma floresta semidecídua do estado de São Paulo, Morellato & Leitão-Filho (1996) encontraram forte influência das famílias mais ricas na floração de uma comunidade de lianas, sugerindo que os padrões

fenológicos podem ser dependentes da composição de espécies; mas para as árvores e arvoretas na mesma floresta, a contribuição das famílias mais ricas não foi evidente (Morellato 1991). Ao longo de 10 anos em uma floresta úmida na Indonésia, Brearley *et al.* (2007) verificaram que o padrão de floração da família mais abundante, Dipterocarpaceae, foi similar ao restante da comunidade, e esta família representou entre 46-68% dos indivíduos a cada evento de floração na comunidade. Apesar da constatada contribuição das famílias mais ricas/abundantes na fenologia das comunidades vegetais, esta pode variar entre as fenofases e florestas avaliadas e, portanto, os estudos fenológicos de comunidade devem considerar amostragens amplas contemplando tanto espécies raras como abundantes, pois todas contribuem para os padrões da comunidade. No sentido de elucidar os padrões fenológicos em nível de comunidade, Sakai *et al.* (1999) salientaram que a exclusão de espécies pouco abundantes ou raras em estudos fenológicos em nível de comunidade nas florestas tropicais pode levar a conclusões errôneas em florestas com diversidade extremamente alta, como é o caso da floresta de Picinguaba. As espécies raras requerem áreas muito extensas para a manutenção de sua população, onde uma espécie com abundância de um indivíduo adulto por hectare exige cerca de 500 ha para representar uma população mínima viável (Kageyama *et al.* 1993). Além disso, as espécies com populações pequenas são extremamente afetadas e as primeiras a serem comprometidas pela fragmentação (Zhu *et al.* 2004, Caiafa & Martins 2010), particularmente na floresta atlântica em que há uma alta ocorrência de espécies raras e endêmicas.

Referências bibliográficas

- Adler, G.H. & Kielpinski, K.A. 2000. Reproductive phenology of a tropical canopy tree, *Spondias mombim*. Biotropica 32: 686-692.
- Al-Mufti, M.M., Sydes, C.L., Furness, S.B., Grime, J.P. & Band, S.R. (1977) A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. Journal of Ecology 65: 759-791.
- Andreatta, R.H.P., Gomes, M. & Baumgratz, J.F.A. 1997. Plantas herbáceo-arbustivas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica (H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni, eds.). Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pp. 139-152.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society 141: 399-436.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). Ecology 62 (3): 775-788.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. Revista Brasileira de Biologia 60: 129-145.

- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. *In: Handbook of experimental pollination biology* (C.E. Jones & R.J. Little, eds.). Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 394-410.
- 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. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72(3): 331-345.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 269-275.
- Bhat, D.M. & Murali, K.S. 2001. Phenology of understorey species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in South India. *Current Science* 81(7): 799-805.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15:81-89.
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L. & Spichiger, R. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near Equator. *Nature* 433: 627-629.
- Brearley, F.Q., Proctor, J., Nagy, S.L., Dalrymple, G. & Voysey, B.C. 2007. Reproductive phenology over 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology* 95: 828-839.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest. *Biotropica* 17(4): 287-301.
- Caiafa, A. & Martins, F. 2010. Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and Conservation* 19(9): 2597-2618.
- Campos, M.C.R. 2008. Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Carvalho, G.H., Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A. 2010. Plantminer: a web tool for checking and gathering plant species taxonomic information. <http://www.plantminer.com>. *Environmental Modelling and Software* 25: 815-816.
- Carvalho, F.A., Nascimento, M.T. & Braga, J.M.A. 2006. Composição e riqueza florística do componente arbóreo da floresta atlântica submontana na região de Imbaú, Município de Silva Jardim, RJ. *Acta Botanica Brasilica* 20(3): 727-740.
- Castro, E.R. 2007. Fenologia reprodutiva do palmito *Euterpe edulis* (Arecaceae) e sua influência na abundância de aves frugívoras na floresta atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Castro, E.R. 2008. Variação espaço-temporal na fenologia e frugivoria do palmito juçara *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em três tipos de floresta atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Castro-Díez, P., Montserrat-Martí, G., Cornelissen, J.H.C. 2003. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecology* 166:117-129.

- Corlett, R.T. 1993. Reproductive phenology of Hong Kong shrubland. *Journal of Tropical Ecology* 9: 501-510.
- Costa, M.L.M.N., Andrade, A.C.S. & Pereira, T.S. 1997. Fenologia de espécies arbóreas em Floresta Montana na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. *In: Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica* (H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni, eds.). Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 169-186.
- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habitat and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277.
- Davis, D.E. 1945. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds, and mammals in two Brazilian forests. *Ecological Monographs* 15: 243-295.
- D'Eça-Neves, F. F. & Morellato, L.P.C. 2004. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. *Acta Botanica Brasilica* 18(1): 99-108.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-511.
- Engel, V.L. 2001. Estudo fenológico de espécies arbóreas de uma floresta tropical em Linhares, ES. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Engel, V.L. & Martins, F.R. 2005. Reproductive phenology of atlantic forest tree species in Brazil: an eleven year study. *Tropical Ecology* 46: 1-17.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:78-91.
- Fernandes, A. & Bezerra, P. 1990. *Estudo fitogeográfico do Brasil*. Stylus Comunicações, Fortaleza, 205 p.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- 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.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gentry, A.H. & Emmons, L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19: 216-227.
- Golluscio, R.A., Oesterheld, M. & Aguiar, M.R. 2005. Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species. *Ecography* 28: 273-282.
- Guedes-Bruni, R.R., Silva Neto, S.J., Morim, M.P. & Mantovani, W. 2006. Composição florística e estrutura de trecho de floresta ombrófila densa atlântica aluvial na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57(3): 413-428.
- Guilherme, F.A.G., Morellato, L.P.C. & Assis, M. A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4): 725-737.
- Heideman, P.D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059-1079.

- Hilty, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12(4): 298-306.
- Howe, H.F. & Smallwood, I. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Ivanauskas, N.M., Monteiro, R. & Rodrigues, R.R. 2001. Levantamento florístico de trecho de floresta atlântica em Pariquera-Açu, São Paulo, Brasil. *Naturalia* 26: 97-129.
- Jackson, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in Brazilian Subtropical Lower Montane Moist Forest. *Biotropica* 10: 38-42.
- Joly, C.A., Leitão-Filho, H.F. & Silva, S.M. 1991. O patrimônio florístico. *In: Mata Atlântica* (Fundação SOS Mata Atlântica, org.). Editora Index, Rio de Janeiro, pp. 97-107.
- Kageyama, P.Y., Gandara, F.B. & Souza, L.M.I. 1998. Conseqüências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. *Série Técnica IPEF* 12: 65-70.
- 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.
- Kelly, D. & Sork, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- Köppen, W. 1948. *Climatología – con un estudio de los climas de la Tierra*. México: Fondo de Cultura Económica, 478 p.
- 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.
- Kovach, W.L. 2004. *Oriana for Windows – version 2.02*. Kovach Computer Services, Wales, U.K..
- Kozera, C., Rodrigues, R.R. & Dittrich, V.A.O. 2009. Composição florística do sub-bosque de uma floresta ombrófila densa montana, Morretes, PR, Brasil. *Floresta* 39(2): 323-334.
- Krishnan, R.M. 2004. Reproductive phenology of endemic understory assemblage in a wet forest of the Western Ghats, south India. *Flora* 199: 351-359.
- Larcher W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. Rima, São Carlos, 531 p.
- Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica* 29(1): 29-37.
- Lee, P-H., Lin, T-T. & Chiou, W-L. 2009. Phenology of 16 species of ferns in a subtropical forest of northeastern Taiwan. *Journal of Plant Research* 122: 61-67.
- Lepsch-Cunha, N., Gascon, C. & Kageyama, P. 2001. The genetics of rare tropical forests: implications for conservation of a demographically heterogeneous group. *In: Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest* (R.O. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy & R.C.G. Mesquita, eds.). Yale University Press, New Haven & London, pp. 79-95.
- 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, Berlim, pp. 3-19.

- Longman, K. A. & Jeník, J. 1987. Tropical forest and its environment. 2nd. ed. Longman Scientific & Technical, Nova York, 347 p.
- Mantovani, M., Ruschel, A.R., Reis, M.S., Pulchalski, A. & Nodari, R.O. 2003. Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária de floresta atlântica. *Revista Árvore* 27: 451-458.
- Marques, A.R. & Lemos Filho, J.P. 2008. Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 413-420.
- 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.
- 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.
- 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. 1991. Fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Morellato, L.P.C. 1992. Sazonalidade e dinâmica dos ecossistemas florestais na Serra do Japi. *In: História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp, Campinas, pp. 98-109.
- 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. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. *In: História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil* (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, pp. 112-140.
- 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., Boom, B.M., Carvalho, A.M. & Santos, T.S. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian wet forest. *Biotropica* 15: 68-70.

- 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.
- 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.
- Oliveira, M. A., Grillo, A. S. & Tabarelli, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.
- Oliveira, R.J., Mantovani, W. & Melo, M.M.R.F. 2001 Structure of the tree and shrub component of the Atlantic rain forest, Peruíbe, SP. *Acta Botanica Brasilica* 15(3): 391-412.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- 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.
- Peixoto, A.L. & Gentry, A. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 13: 19-25.
- Peixoto, G.L., Martins, S.V., Silva, A.F. & Silva, E. 2004. Composição florística do componente arbóreo de um trecho de Floresta Atlântica na Área de Proteção Ambiental da Serra da Capoeira Grande, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(1): 151-160.
- Pereira, A.R., Angelocci, L.R. & Sentelhas, P.C. 2001. *Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas*. Ed. Agropecuária, Guaíba, 478 p.
- Pereira, T.S., Costa, M.L.M.N., Moraes, L.F. & Luchiari, C. 2008. Fenologia de espécies arbóreas em Floresta Atlântica da Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Iheringia* 63(2): 329-339.
- Prance, G.T. 1989. American tropical forest. In: *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies* (H. Lieth & M.A.J. Werger, eds.). Elsevier, Amsterdam, pp. 99-136.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* 89 (5): 836-842.
- Rathcke, B. & Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Renner, S.S & Ricklefs, R.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.

- 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.
- Rich, P.M., Breshears, D.D. & White, A.B. 2008. Phenology of mixed woody-herbaceous ecosystems following extreme events: net and differential responses. *Ecology* 89(2): 342-352.
- Richards, A.J. 1986. Plant breeding systems. Allen & Unwin, London, 528 p.
- Richards, P.W. 1996. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press, Cambridge, England, 575 p.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43(1): 77-86.
- 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(10): 1414-1436.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H.F. & César, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22(1):31-42. São Paulo. 1998. Plano de manejo das unidades de conservação: Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia/ Natividade da Serra. Secretaria do Meio Ambiente/ Coordenadoria de Educação Ambiental, São Paulo, 199 p.
- Sarmiento, G., Monasterio, M., 1983. Life-forms and phenology. *In: Ecosystems of the World: Tropical Savannas* (F. Bourliere, ed.). Elsevier, Amsterdam, pp. 79-108.
- Scarano, F.R. 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* 92(9):1513-1519.
- Seghieri, J., Floret, C. & Pontanier, R. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savanna 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.
- Seres, A. & Ramírez, N. 1993. Floración y fructificación de monocotiledóneas en un bosque nublado Venezolano. *Revista de Biología Tropical* 41: 27-36.
- Silva, A.G., Guedes-Bruni, R.R. & Lima, M.P.M. 1997. Sistemas sexuais e recursos florais do componente arbustivo-arbóreo em mata preservada na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. *In: Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica* (H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni, eds.). Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 187-211.
- Smith, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35(supl. 1): 111-118.
- Smith-Ramirez, C. & Armesto, J.J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile – ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365.
- Spina, P.A., Ferreira, W.M. & Leitão-Filho, H.F. 2001. Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). *Acta Botanica Brasilica* 15: 349-368.

- Stevenson, P.R., Castellanos, M.C., Cortés, A.I. & Link, A. 2008. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazônia. *Biotropica* 40(5): 559-567.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no estado de São Paulo (Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 22(2): 217-223.
- Tabarelli, M., Mantovani, W. & Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlântica forest of southeastern Brazil. *Biológica Conservation* 91: 119-127.
- Takahasi, A. 1998. Fenologia de espécies arbóreas de uma floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- 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.
- Thomas, W.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J. & Arbeláez, A.L. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 7: 311-322.
- Tomlinson, P.B. & Longman, K.A. 1981. Growth phenology of tropical trees in relation to cambial activity. *In: Age and growth rate of tropical trees: new directions for research* (F.H. Borman & G. Berlyn, eds.). Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, Bull. n° 94, pp. 7-19.
- 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.
- Veloso, H.P. 1945. As comunidades e as estações botânicas de Teresópolis, estado do Rio de Janeiro (com um ensaio de uma chave dendrológica). *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Série Botânica* 3: 1-95.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, 124 p.
- Walter, H. 1986. *Vegetação e Zonas climáticas : tratado da ecologia global*. EPU, São Paulo.
- Wheelwright, N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44(3): 465-477.
- Wikander, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16: 276-283.
- Williams-Linera, G. 1997. Phenology of deciduous and broad leaf evergreen tree species in a Mexican tropical lower montane forest. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 115-127.
- 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. & 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.

- Zapata, T.R. & Arroyo, M.T.K., 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 662 p.
- Zhu, H., Xu, Z.F., Wang, H. & Li, B.G. 2004. Tropical rain forest fragmentation and its ecological and species diversity changes in southern Yunnan. *Biodiversity and Conservation* 13: 1355-1372.
- 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.
- Zipparro, V.B., Guilherme, F.A.G., Almeida-Scabbia, R.J. & Morellato, L.P.C. 2005. Levantamento florístico de floresta atlântica no sul do Estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, Base Saibadela. *Biota Neotropica* 5(1): 127-144.

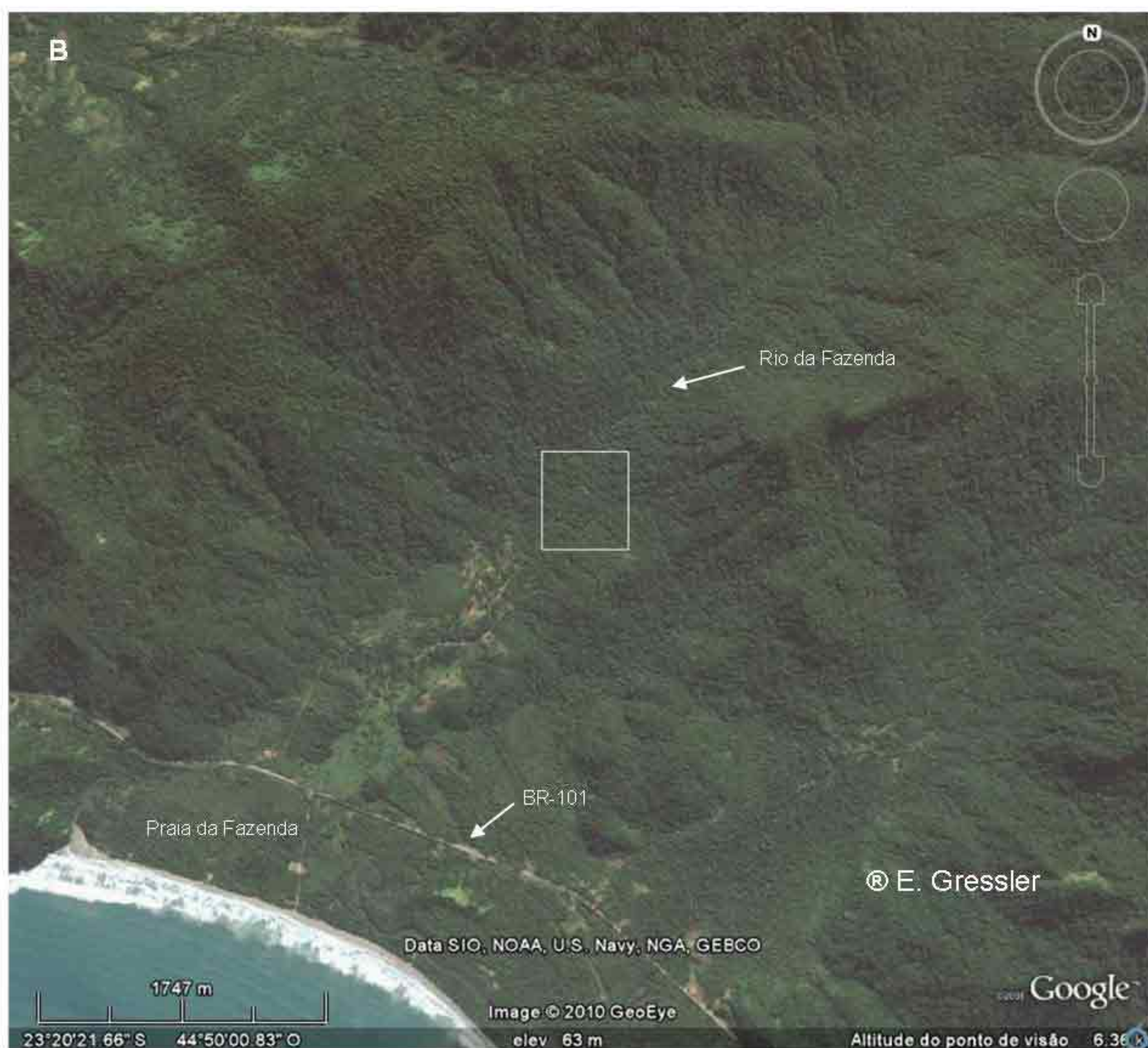


Figura 1. A. Localização da área de estudo no Estado de São Paulo. B. A parte marcada no mapa representa a área da floresta de encosta próxima ao rio da Fazenda em que foram demarcados as transecções do presente estudo (entre as coordenadas 23°20'02" - 23°20'17"S e 44°49'54" - 44°50'06"W).

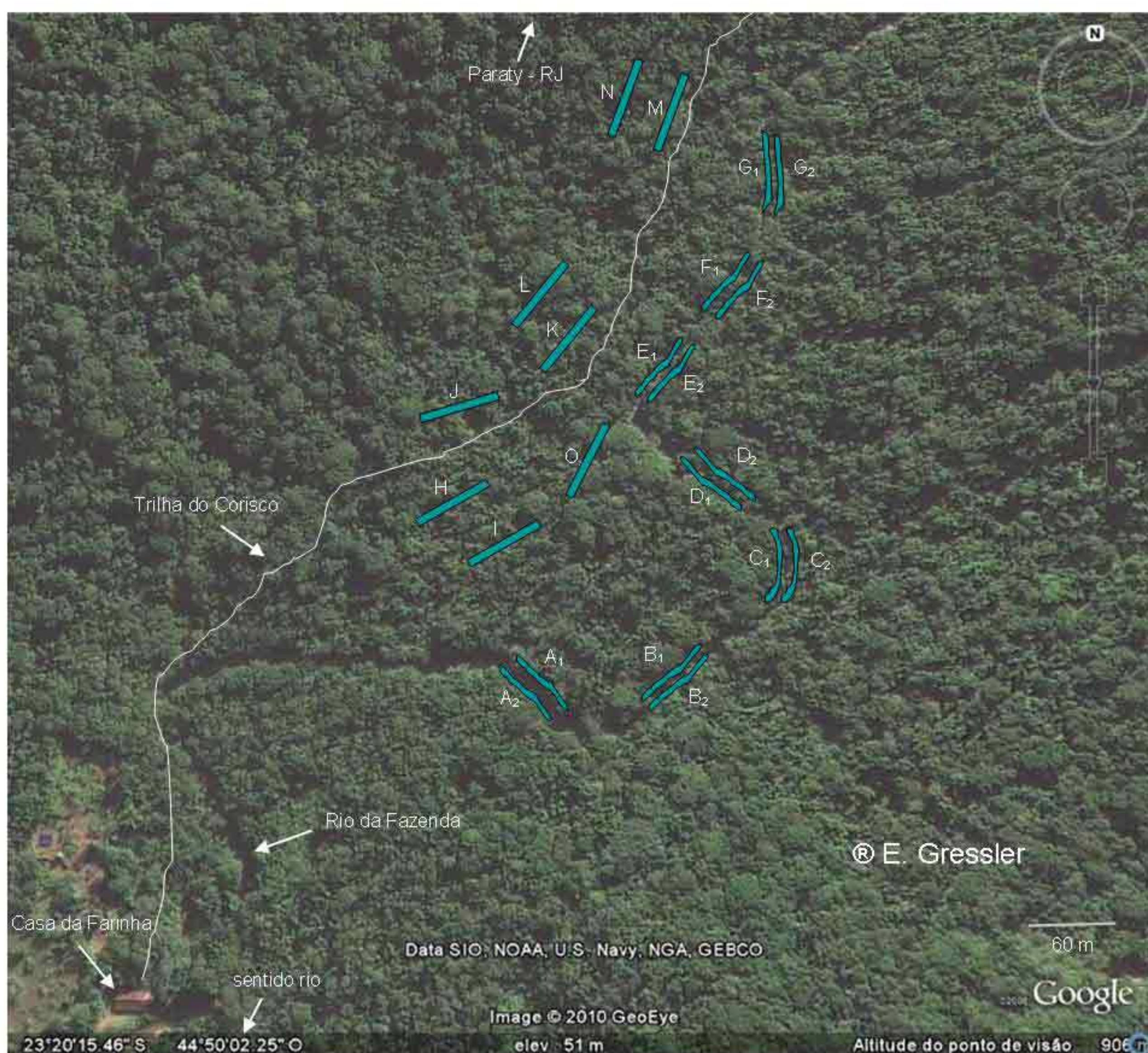


Figura 2. Disposição das transecções do estudo na floresta de encosta próxima da Casa da Farinha, no Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Os retângulos representam as transecções de 60 m de comprimento, com largura de 2,5 m em cada margem do rio da Fazenda e nomeadas de A a G (sete transecções; margem direita do rio – lado 1, margem esquerda do rio – lado 2) e com largura de 5 m no interior da floresta e nomeadas de H a O (oito transecções).

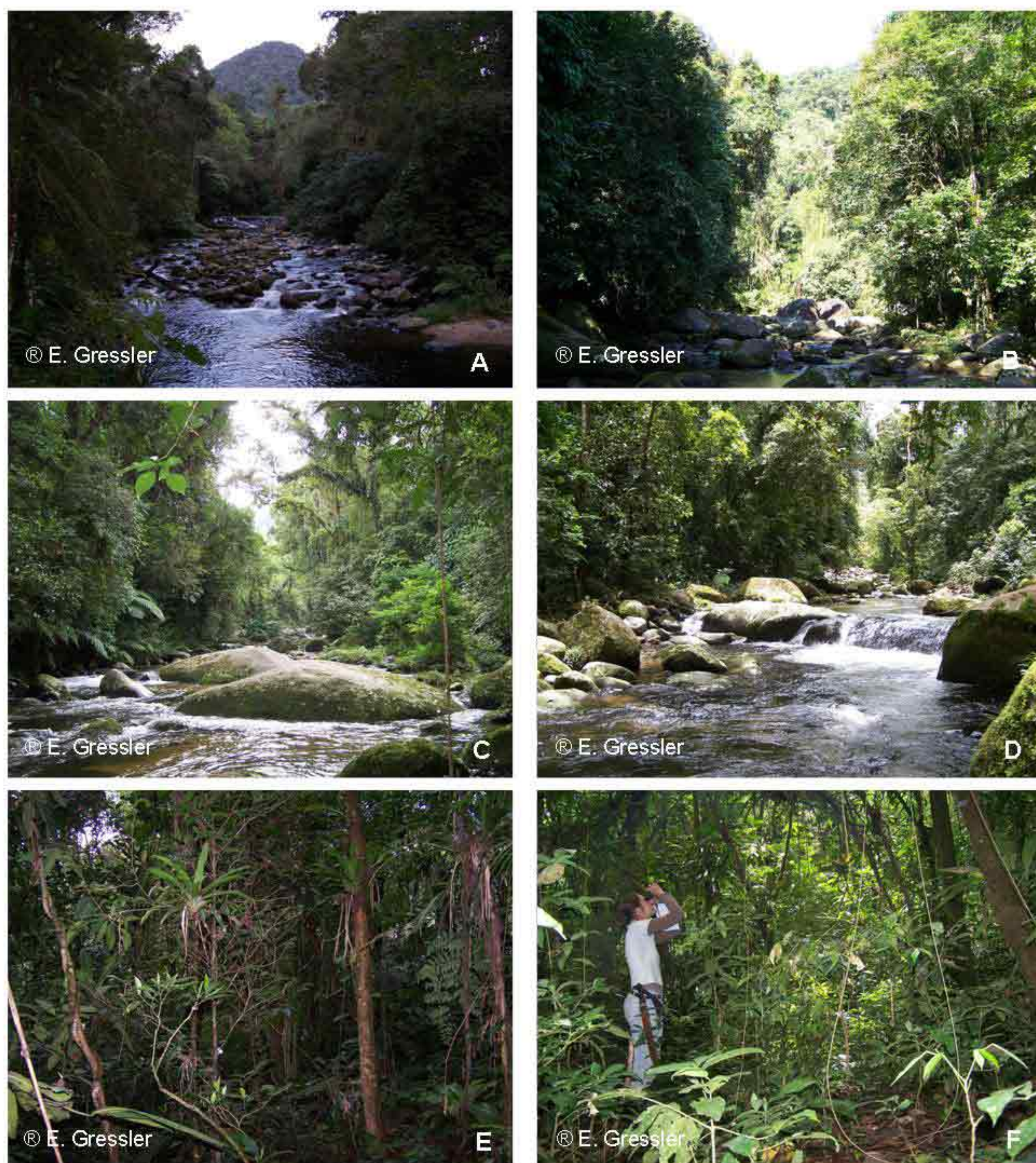


Figura 3. Imagens da área de estudo nas margens do rio da Fazenda (A-D) e interior da floresta (E-F) em Picinguaba, Ubatuba, SP. **A.** Vista da cachoeira da Casa da Farinha ao fundo (cerca de 300 m rio abaixo antes do início dos transecções). **B.** Transecção A₁ (esquerda sombreada) e A₂ (direita ensolarada). **C.** Transecção D₁ (esquerda) e D₂ (direita). **D.** Transecção F₁ (esquerda) e F₂ (direita). **E.** Transecção J. **F.** Proximidades da transecção K.

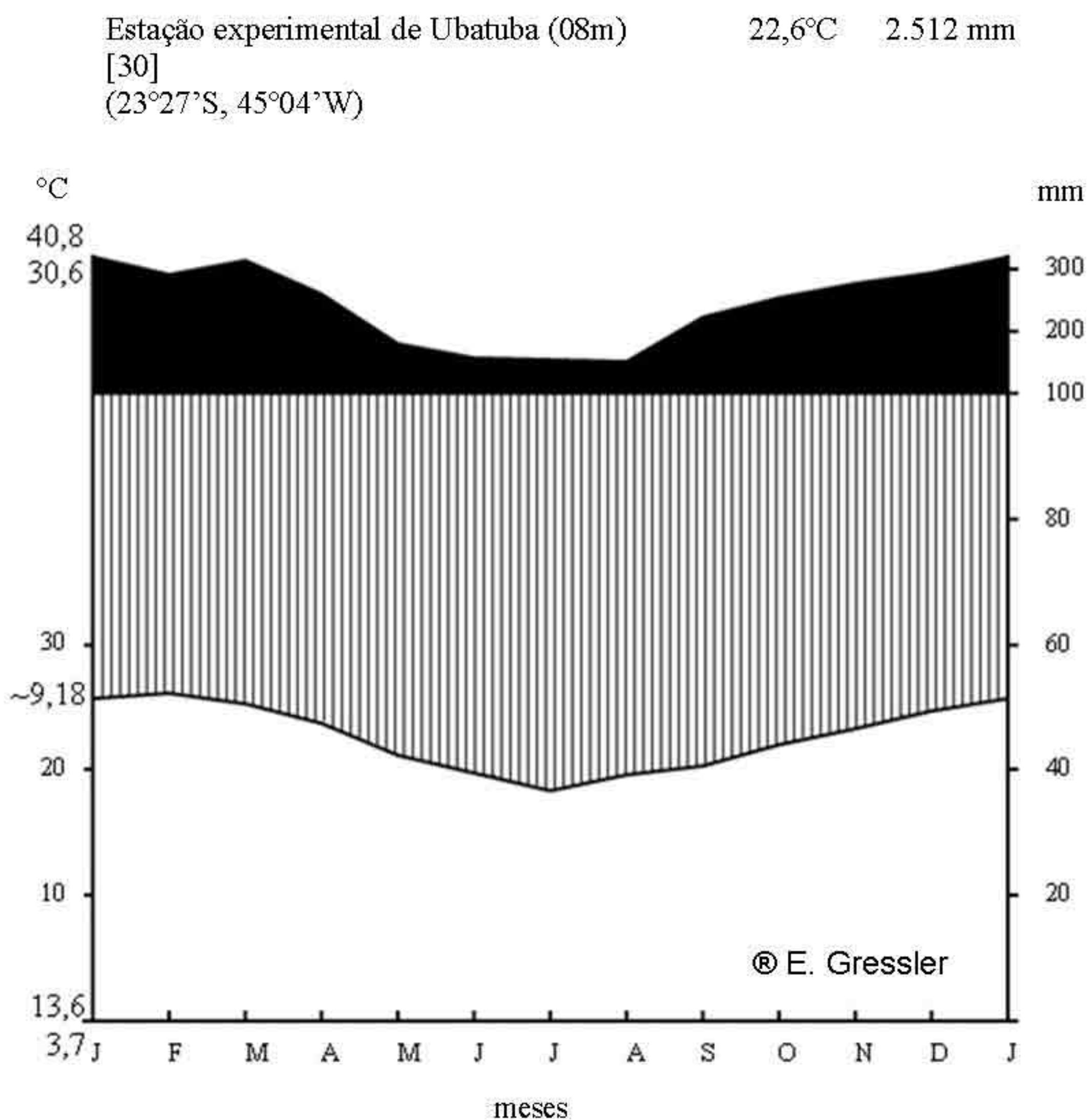


Figura 4. Diagrama climático (1979 a 2008) para a região do município de Ubatuba, estado de São Paulo, Brasil, construído segundo Walter (1986) e Longman & Jenik (1987). A curva inferior do climatograma mostra a variação da temperatura média mensal e a curva superior a variação da precipitação média mensal total. A zona preta indica períodos super-úmidos, com precipitação maior que 100 mm por mês e a zona com traços indica o período úmido. Temperaturas à esquerda, lidas a partir do topo, são: máxima absoluta, média das máximas do mês mais quente, variação diária de temperatura, média das mínimas para o mês mais frio e mínima absoluta. Acima, no gráfico, são demonstradas a altitude, temperatura média anual e precipitação total anual média (mm). Fonte: IAC/CIAGRO – Estação Experimental de Ubatuba, SP.

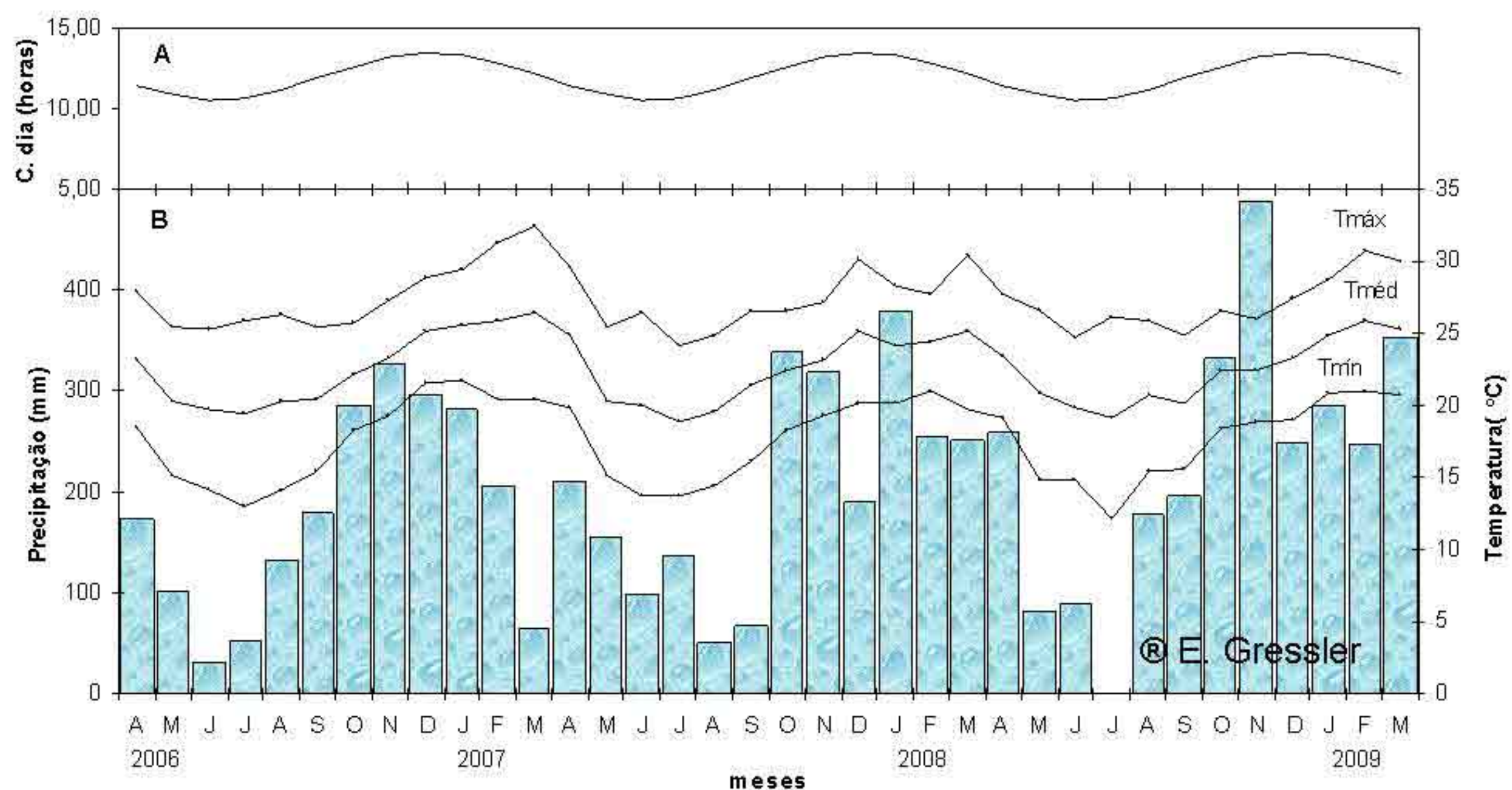


Figura 5. Dados climáticos do período de estudo (abril/2006 a março/2009) no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, estado de São Paulo, Brasil. A. Comprimento do dia na latitude 23°. Fonte: Pereira *et al.* (2001). B. Variações de temperatura e precipitação; Tmín: temperatura mínima, Tméd: temperatura média, Tmáx: temperatura máxima. Fonte: IAC/CIIAGRO – Estação Experimental de Ubatuba, SP.

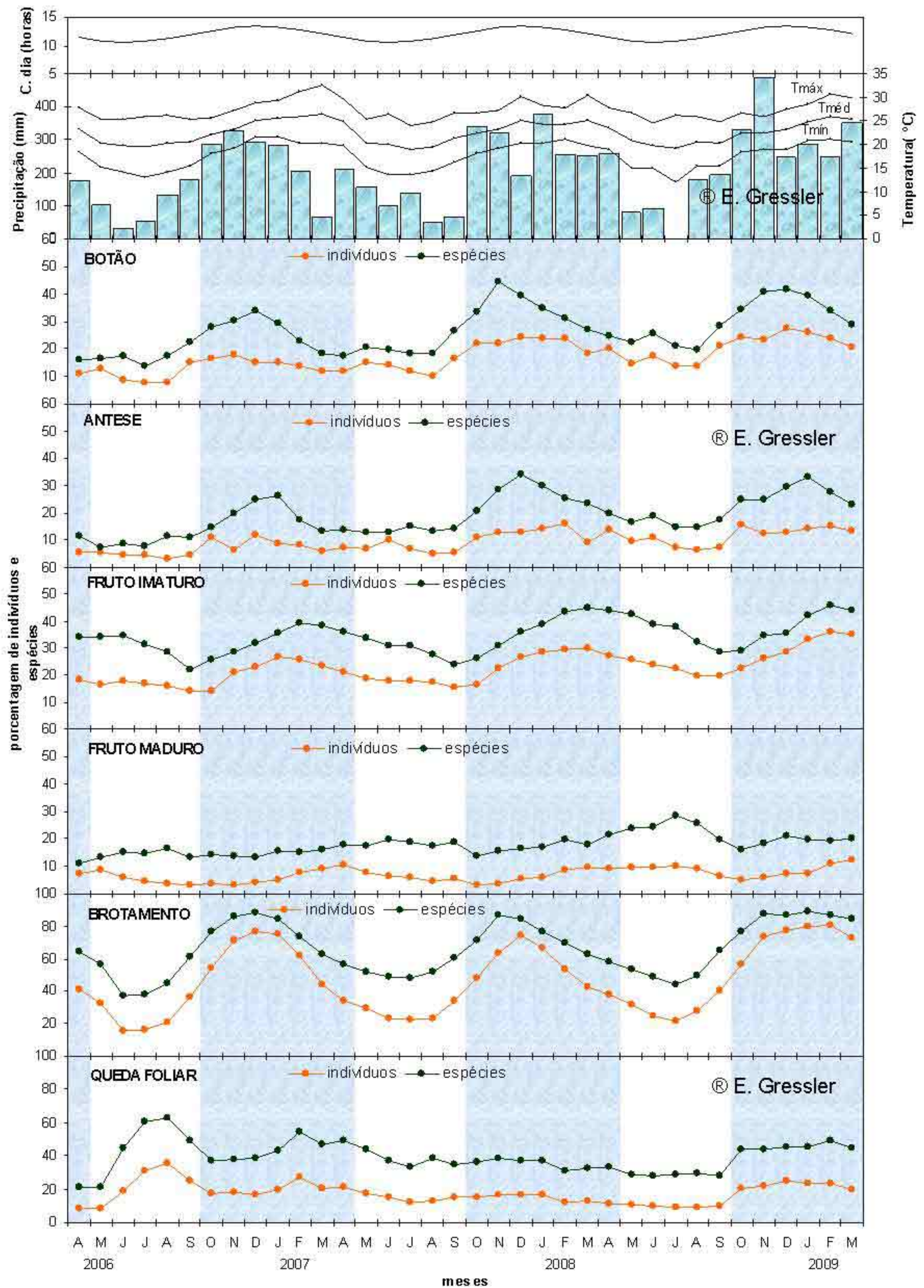


Figura 6. Dados climáticos e porcentagem de indivíduos e espécies nas fenofases reprodutivas e vegetativas da comunidade vegetal de Picinguaba (259 espécies, 2.531 indivíduos) durante o período de estudo (abril/2006 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

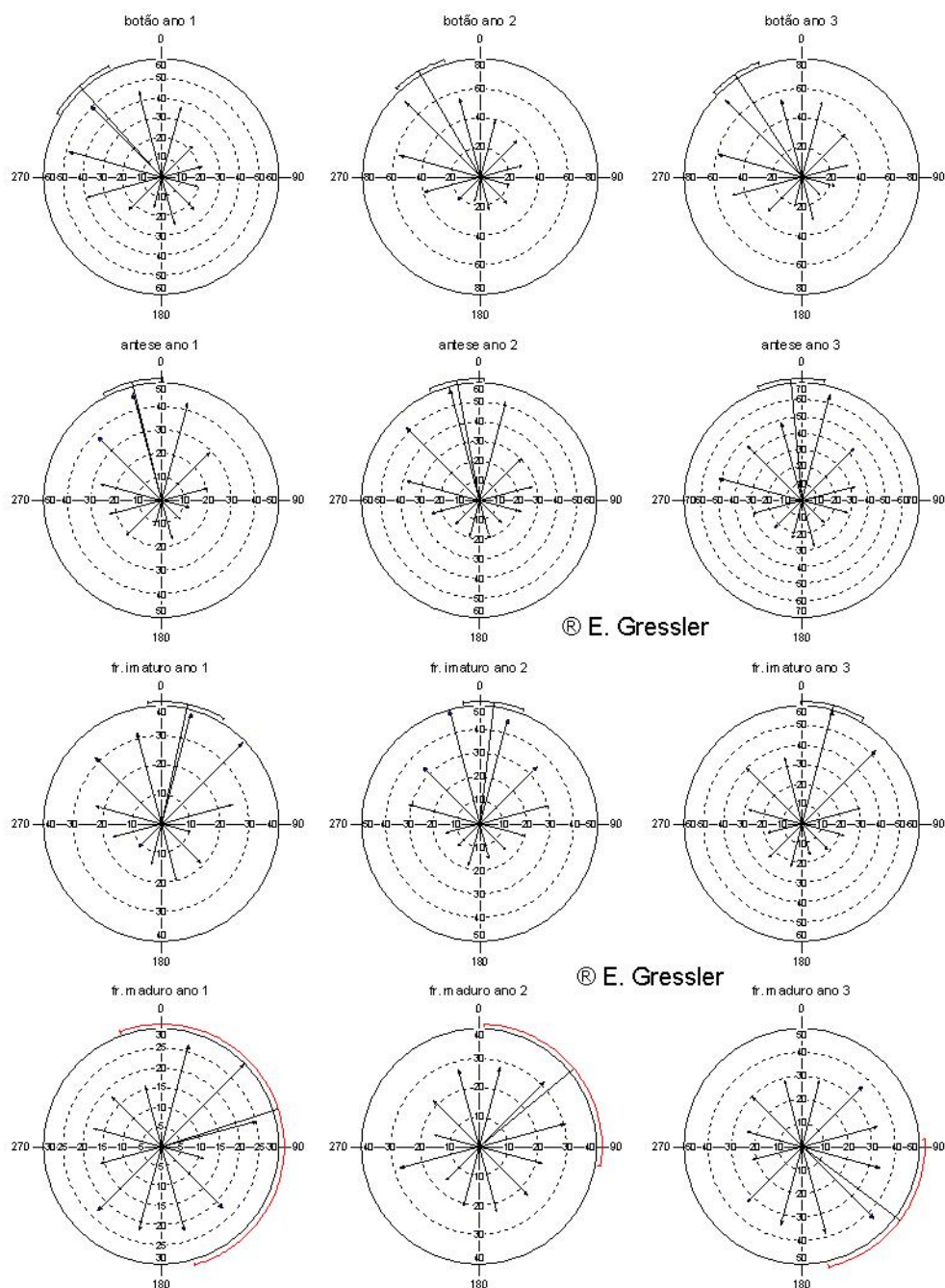


Figura 7. Histogramas circulares da frequência mensal de espécies com início das fenofases reprodutivas nos três anos do estudo fenológico da comunidade vegetal de Picinguaba. Os círculos concêntricos representam incrementos na frequência de 0,1. As setas menores indicam a concentração de espécies da comunidade em início de fenofase a cada mês do ano (comprimento do vetor r). A seta maior aponta o ângulo médio (data média de início) calculado para a fenofase correspondente, e respectivo desvio padrão circular.

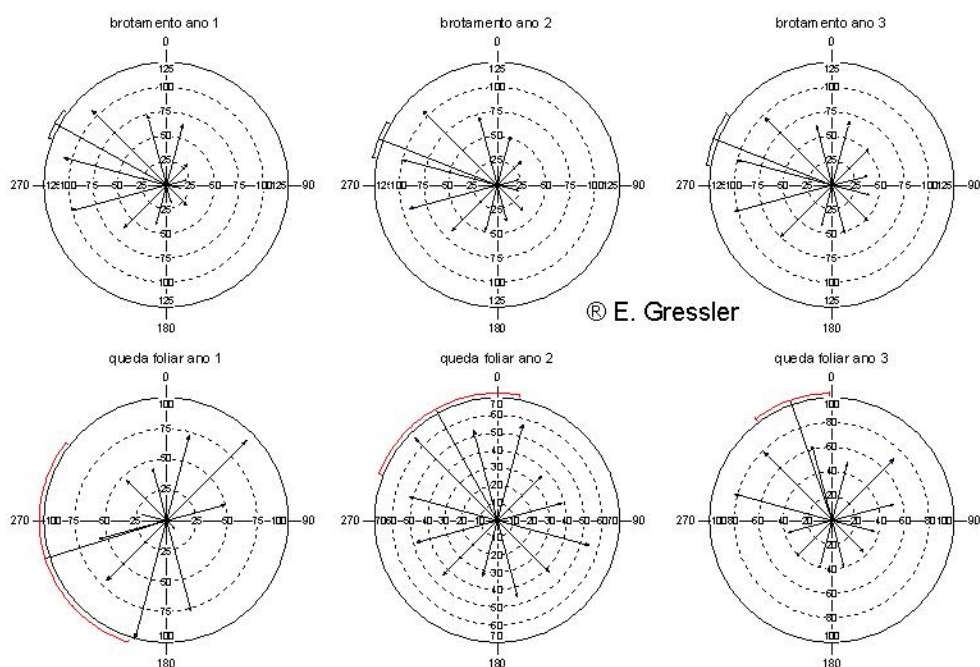


Figura 8. Histogramas circulares da frequência mensal de espécies com início das fenofases vegetativas nos três anos do estudo fenológico da comunidade vegetal de Picinguaba. Os círculos concêntricos representam incrementos na frequência de 0,1. As setas menores indicam a concentração de espécies da comunidade em início de fenofase a cada mês do ano (comprimento do vetor r). A seta maior aponta o ângulo médio (data média de início) calculado para a fenofase correspondente, e respectivo desvio padrão circular.

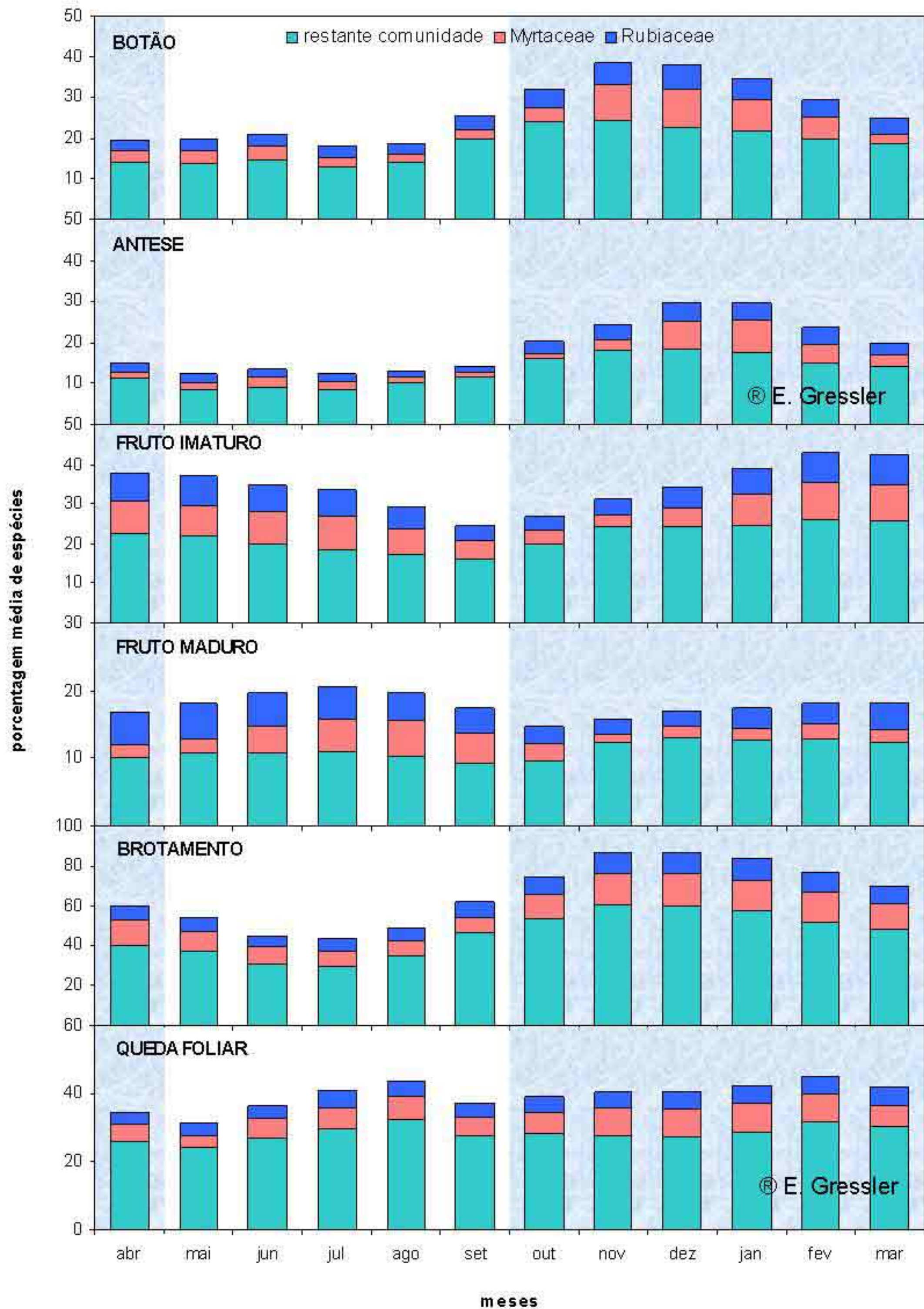


Figura 9. Contribuição média mensal proporcional da família Myrtaceae (46 espécies), da família Rubiaceae (28 espécies) e do restante da comunidade (185 espécies) para o padrão fenológico geral da comunidade vegetal de Picinguaba para os três anos de estudo analisados conjuntamente. O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

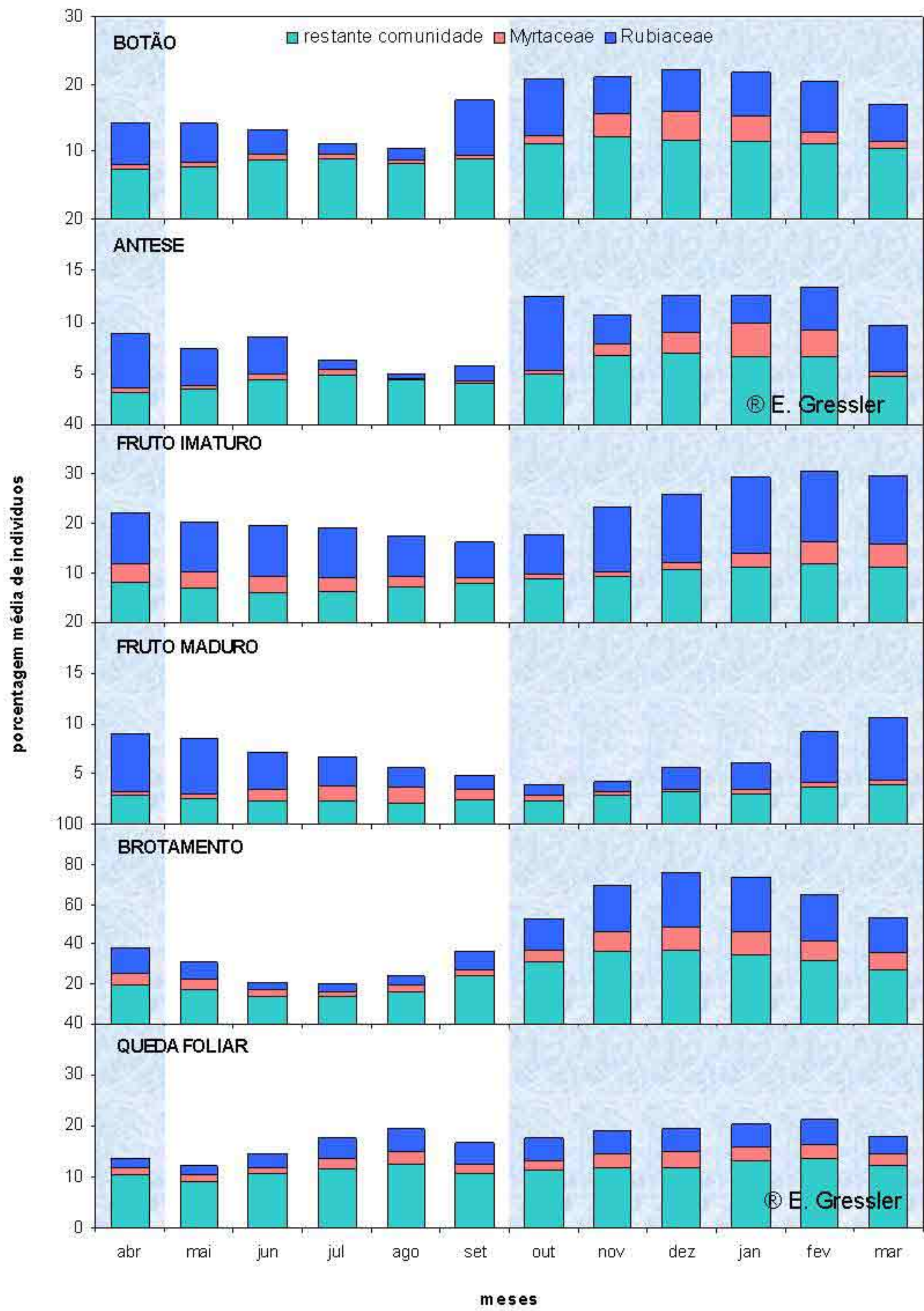


Figura 10. Contribuição média mensal proporcional da família Myrtaceae (330 indivíduos), da família Rubiaceae (836 indivíduos) e do restante da comunidade (1.365 indivíduos) para o padrão fenológico geral da comunidade vegetal de Picinguaba para os três anos de estudo analisados conjuntamente. O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

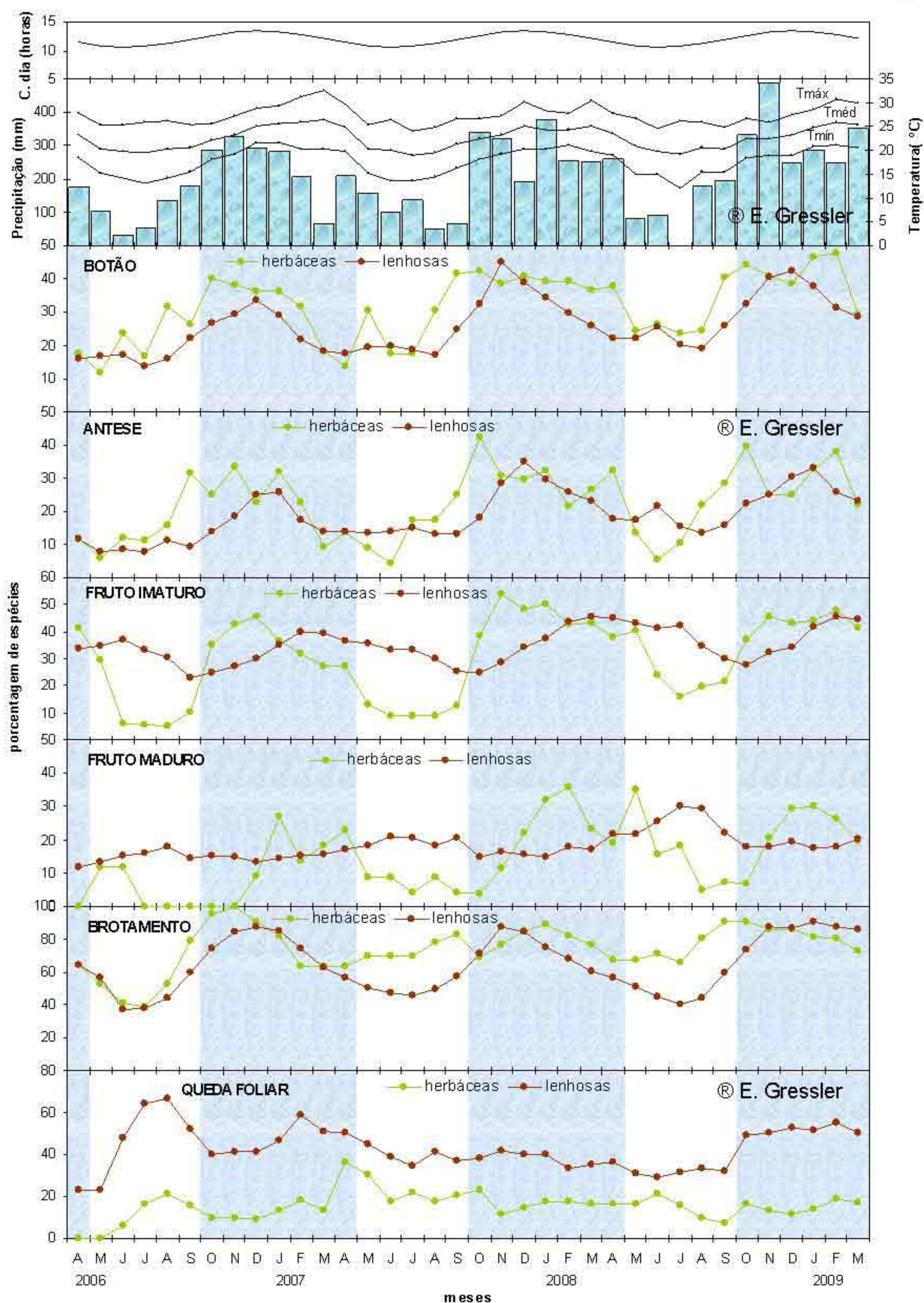


Figura 11. Dados climáticos e porcentagem de espécies lenhosas e herbáceas nas fenofases reprodutivas e vegetativas durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

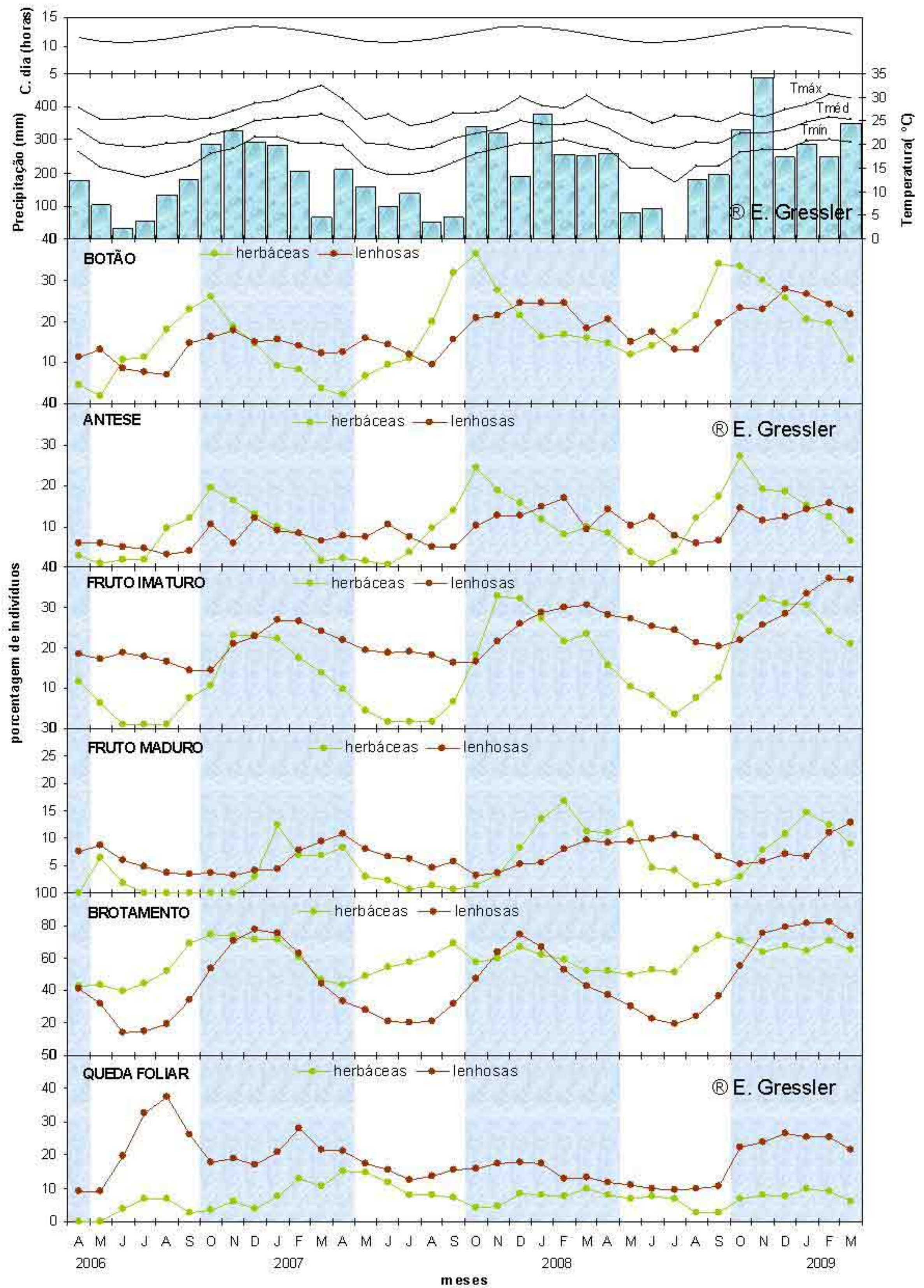


Figura 12. Dados climáticos e porcentagem de indivíduos lenhosos e herbáceos nas fenofases reprodutivas e vegetativas durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

Tabela 1. Lista das 259 espécies, pertencentes a 62 famílias botânicas, amostradas para o estudo fenológico da comunidade vegetal de Picinguaba. Sistema sexual das espécies (segundo literatura): hermafr. – hermafrodita; flores hermafroditas no mesmo indivíduo (inclui polígamas e distílicas); monóica – flores masculinas e femininas no mesmo indivíduo; dióica – flores masculinas e femininas em indivíduos separados; indet. – sistema sexual indeterminado. N: número de indivíduos amostrados/ambiente. Hábito: erva – herbácea; arb. – arbusto; eta – arvoreta; árv. – árvore. Estrato: ocorrência dos indivíduos das espécies nos estratos considerados; herb – herbáceo/arbustivo; sub – sub-bosque; dos – dossel/emergentes. Floração/frutificação: frequência anual segundo Newstrom *et al.* (1994b); contínua – interrompida somente por pequenas pausas; sub-anual – mais de um ciclo por ano; anual – um ciclo por ano; supra-anual – ciclos em período maior que um ano; sem flor./sem fr. – espécie não floresceu/frutificou; indet. – frequência indeterminada. A autoria, grafia dos nomes científicos e a atualização das famílias foram conferidas através do software Plantminer desenvolvido por Carvalho *et al.* (2010) e segundo o site da APG (Angiosperm Phylogeny Group).

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Freq. floração	Freq. frutificação
<i>Aphelandra ornata</i> T. Anderson	Acanthaceae	hermafr.	1	0	erva	herb	sem flor.	sem fr.
<i>Aphelandra prismatica</i> (Vell.) Hieron.	Acanthaceae	hermafr.	0	1	erva	herb	anual	anual
<i>Herpetacanthus rubiginosus</i> Nees	Acanthaceae	hermafr.	1	6	erva	herb	anual	anual
<i>Justicia meyeniana</i> (Nees) Lindau	Acanthaceae	hermafr.	1	0	erva	herb	anual	anual
<i>Lepidagathis</i> sp.	Acanthaceae	hermafr.	4	0	erva	herb	sem flor.	sem fr.
<i>Celosia corymbifera</i> Didr.	Amaranthaceae	hermafr.	1	0	erva	herb	anual	anual
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl. ♂	Anacardiaceae	dióica	0	1	árv.	dos	supra	sem fr.
<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	Annonaceae	hermafr.	6	0	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.	Annonaceae	hermafr.	4	3	árv.	dos	anual	anual
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	Apocynaceae	hermafr.	2	9	eta	sub	anual	supra
<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	Araliaceae	dióica	1	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	Arecaceae	monóica	4	1	árv.	sub/dos	anual	supra
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Arecaceae	monóica	11	21	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Geonoma gamiova</i> Barb.Rodr.	Arecaceae	monóica	17	3	arb.	sub	anual	supra
<i>Geonoma pauciflora</i> Mart.	Arecaceae	monóica	28	20	arb.	sub/herb	sub	sub
<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman	Arecaceae	monóica	3	3	árv.	dos	anual	anual
<i>Adenostemma lavenia</i> (L.) Kuntze	Asteraceae	hermafr.	1	0	erva	herb	contínua	contínua
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Asteraceae	monóica	5	0	erva	herb	anual	anual
<i>Impatiens</i> sp.	Balsaminaceae	hermafr.	13	0	erva	herb	contínua	contínua
<i>Begonia hookerana</i> Garner	Begoniaceae	monóica	0	1	erva	herb	anual	anual
<i>Cordia taguhyensis</i> Vell.	Boraginaceae	hermafr.	39	2	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	Cardiopteridaceae	hermafr.	8	4	eta/árv.	sub	anual	supra
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C. Sm.	Celastraceae	hermafr.	0	5	eta/árv.	sub	anual	supra
<i>Maytenus ardisiaefolia</i> Reissek	Celastraceae	dióica	3	1	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Salacia grandifolia</i> (Mart.) G. Don	Celastraceae	hermafr.	0	14	eta/árv.	sub	contínua	supra
<i>Couepia</i> sp.	Chrysobalanaceae	hermafr.	0	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Couepia venosa</i> Prance	Chrysobalanaceae	hermafr.	14	1	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	Chrysobalanaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	Clusiaceae	dióica	12	32	eta/árv.	sub/dos	anual	supra
<i>Kielmeyera decipiens</i> Saddi	Clusiaceae	hermafr.	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Buchenavia kleinii</i> Exell	Combretaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Dichorisandra thyrsiflora</i> J.C.Mikan	Commelinaceae	monóica	1	21	erva	herb	anual	anual
<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	Commelinaceae	hermafr.	2	0	erva	herb	anual	anual
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	Cunoniaceae	hermafr.	5	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Asplundia rivularis</i> (Lindm.) Harling	Cyclanthaceae	monóica	2	0	erva	herb	anual	anual
<i>Eleocharis seticulmis</i> Boeck.	Cyperaceae	hermafr.	8	0	erva	herb	contínua	contínua

Tabela 1. Cont.

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Freq. floração	Freq. frutificação
<i>Hypolytrum schraderianum</i> Nees	Cyperaceae	monóica	8	3	erva	herb	supra	supra
<i>Pleurostachys puberula</i> Boeck.	Cyperaceae	hermafr.	10	0	erva	herb	anual	anual
<i>Stephanopodium estrellense</i> Baill.	Dichapetalaceae	hermafr.	0	2	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	hermafr.	10	2	árv.	dos	supra	supra
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	Elaeocarpaceae	hermafr.	7	0	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.	Erythroxylaceae	hermafr.	5	0	eta	sub	anual	anual
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.)	Euphorbiaceae	monóica	14	16	eta	sub/herb	anual	anual
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. ♂	Euphorbiaceae	dióica	0	1	árv.	dos	anual	sem fr.
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	dióica	4	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Aparisthium cordatum</i> (A.Juss.) Baill. ♀	Euphorbiaceae	dióica	1	0	árv.	dos	supra	supra
<i>Caryodendron janeirense</i> Müll. Arg. ♂	Euphorbiaceae	dióica	0	1	árv.	dos	anual	sem fr.
<i>Mabea piriri</i> Aubl.	Euphorbiaceae	monóica	6	6	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.	Euphorbiaceae	dióica	0	8	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Euphorbiaceae	monóica	5	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	Euphorbiaceae	monóica	0	1	árv.	dos	supra	sem fr.
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. ♀	Euphorbiaceae	dióica	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Fabaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	supra	supra
<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	Fabaceae	hermafr.	14	10	eta/árv.	sub	supra	supra
<i>Inga striata</i> (Benth.)	Fabaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G. Azevedo & H.C. Lima	Fabaceae	hermafr.	26	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Fabaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	anual	supra
<i>Pithecellobium lasiopus</i> Benth.	Fabaceae	hermafr.	0	1	eta	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Platymiscium floribundum</i> Vog.	Fabaceae	hermafr.	2	0	árv.	sub/dos	anual	supra
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Fabaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Swartzia oblata</i> R.S. Cowan	Fabaceae	hermafr.	3	1	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i> (Raddi) R.S. Cowan	Fabaceae	hermafr.	39	3	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Tachigali multijuga</i> Benth.	Fabaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	Fabaceae	hermafr.	0	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 1 (Fabaceae)	Fabaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	supra	sem fr.
sp. indeterminada 2 (Fabaceae)	Fabaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Besleria longimucronata</i> Hoehne	Gesneriaceae	hermafr.	17	5	erva	herb	anual	anual
<i>Napeanthus primulifolius</i> (Raddi) Sandwith	Gesneriaceae	hermafr.	3	0	erva	herb	anual	anual
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	Hypoxidaceae	hermafr.	3	0	erva	herb	contínua	contínua
<i>Neomarica decora</i> (Ravenna) A. Gil	Iridaceae	hermafr.	0	1	erva	herb	anual	anual
<i>Scutellaria uliginosa</i> A. St.-Hil. ex Benth.	Lamiaceae	hermafr.	5	0	erva	herb	contínua	contínua
<i>Scutellaria</i> sp.	Lamiaceae	hermafr.	1	0	erva	herb	contínua	contínua
<i>Vitex</i> cf. <i>cymosa</i> Bertero ex Spreng.	Lamiaceae	hermafr.	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Aniba viridis</i> Mez	Lauraceae	dióica	3	0	árv.	sub	anual	anual
<i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn	Lauraceae	hermafr.	3	3	árv.	dos	anual	anual
<i>Cryptocarya saligna</i> Mez	Lauraceae	hermafr.	6	3	árv.	dos	anual	anual
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	Lauraceae	dióica	3	0	árv.	sub	anual	anual
<i>Licaria armeniaca</i> (Nees) Kosterm. ♀	Lauraceae	dióica	0	1	árv.	dos	supra	supra
<i>Ocotea</i> cf. <i>brachybotrya</i> (Meisn.) Mez ♂	Lauraceae	dióica	0	1	árv.	dos	anual	sem fr.
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	dióica	5	6	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Ocotea divaricata</i> (Nees) Mez ♂	Lauraceae	dióica	1	0	eta	sub	contínua	sem fr.
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	dióica	2	1	árv.	sub	anual	anual

Tabela 1. Cont.

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Freq. floração	Freq. frutificação
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Lecythidaceae	hermafr.	2	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Spigelia</i> aff. <i>amplexicaulis</i> Guimaraes & Fontella	Loganiaceae	hermafr.	0	2	erva	herb	anual	anual
<i>Spigelia beyrichiana</i> Cham. & Schldtl.	Loganiaceae	hermafr.	4	0	erva	herb	contínua	contínua
<i>Spigelia pusilla</i> Mart.	Loganiaceae	hermafr.	7	0	erva	herb	sub	sub
<i>Strychnos atlantica</i> Krukoff & Barneby	Loganiaceae	hermafr.	5	0	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Cuphea calophylla</i> Cham. & Schldtl.	Lythraceae	hermafr.	10	0	erva	herb	contínua	contínua
<i>Magnolia ovata</i> (A.St.-Hil.) Spreng.	Magnoliaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell.) A. Robyns	Malvaceae	hermafr.	1	3	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Pavonia schiedeana</i> Steudel	Malvaceae	hermafr.	1	0	erva	herb	anual	anual
<i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir.	Malvaceae	hermafr.	0	6	eta	sub	anual	anual
<i>Calathea lindbergii</i> Petersen	Marantaceae	hermafr.	0	8	erva	herb	anual	anual
<i>Calathea</i> aff. <i>monophylla</i> (Vell.) Körn.	Marantaceae	hermafr.	0	1	erva	herb	sem flor.	sem fr.
<i>Calathea</i> sp.	Marantaceae	hermafr.	0	9	erva	herb	anual	anual
<i>Maranta bicolor</i> Ker Gawl.	Marantaceae	hermafr.	2	0	erva	herb	sub	sem fr.
<i>Maranta gibba</i> Sm. in A.Rees	Marantaceae	hermafr.	1	0	erva	herb	anual	anual
<i>Stromanthe tonckat</i> (Aubl.) Eichler	Marantaceae	hermafr.	0	1	erva	herb	sub	sub
<i>Henrietta glabra</i> (Vell.) Cogn.	Melastomataceae	hermafr.	0	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Leandra acutifolia</i> (Naudin) Cogn.	Melastomataceae	hermafr.	1	0	arb.	sub	supra	supra
<i>Leandra dasytricha</i> (A. Gray) Cogn.	Melastomataceae	hermafr.	6	1	arb.	sub/herb	supra	supra
<i>Leandra reversa</i> (DC.) Cogn.	Melastomataceae	hermafr.	1	0	arb.	sub	anual	supra
<i>Miconia centrodesma</i> Naudin	Melastomataceae	hermafr.	7	0	arb.	sub	anual	anual
<i>Miconia</i> sp.	Melastomataceae	hermafr.	1	0	erva	herb	sem flor.	sem fr.
<i>Ossaea sanguinea</i> Cogn.	Melastomataceae	hermafr.	1	0	arb.	sub	anual	anual
<i>Tibouchina mutabilis</i> (Vell.) Cogn.	Melastomataceae	hermafr.	1	0	árv.	sub	anual	anual
<i>Cabrlea canjerana</i> subsp. <i>canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	dióica	26	2	eta/árv.	sub	anual	supra
<i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>tuberculata</i> (Vell.) T.D. Penn.	Meliaceae	hermafr.	8	2	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Trichilia lepidota</i> subsp. <i>schumanniana</i> (Harms) T.D. Penn.	Meliaceae	dióica	0	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	Meliaceae	hermafr.	2	8	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Trichilia</i> sp.	Meliaceae	indet.	1	0	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Mouriri chamissoana</i> Cogn.	Memecylaceae	hermafr.	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Mollinedia</i> cf. <i>engleriana</i> Perkins	Monimiaceae	dióica	2	1	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Mollinedia</i> cf. <i>lamprophylla</i> Perkins ♂	Monimiaceae	dióica	0	1	árv.	dos	anual	sem fr.
<i>Mollinedia oligantha</i> Perkins	Monimiaceae	dióica	8	6	eta	sub	M-anual, F-supra	supra
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	Monimiaceae	dióica	33	14	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Mollinedia triflora</i> (Spreng.) Tul. ♀	Monimiaceae	dióica	0	1	árv.	sub	anual	supra
<i>Mollinedia uleana</i> Perkins	Monimiaceae	dióica	0	3	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Mollinedia</i> sp. 1 ♂	Monimiaceae	dióica	1	0	árv.	sub	anual	sem fr.
<i>Mollinedia</i> sp. 2 ♂	Monimiaceae	dióica	1	0	árv.	sub	anual	sem fr.
<i>Mollinedia</i> sp. 3	Monimiaceae	dióica	0	3	eta	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Brosimum glaziovii</i> Taub.	Moraceae	monóica	0	4	árv.	sub/dos	supra	supra
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae	monóica	1	5	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	Moraceae	dióica	0	2	árv.	dos	anual	indet.
<i>Ficus gomelleira</i> Kunth & C.D. Bouchão	Moraceae	monóica	2	1	árv.	dos	supra	supra
<i>Ficus insipida</i> Willd.	Moraceae	monóica	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Ficus pulchella</i> Schott	Moraceae	monóica	0	1	árv.	dos	indet.	indet.

Tabela 1. Cont.

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Freq. floração	Freq. frutificação
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer	Moraceae	dióica	5	2	árv.	sub/dos	M-anual, F-supra	supra
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	Moraceae	dióica	1	1	árv.	sub/dos	sem flor.	sem fr.
<i>Sorocea racemosa</i> Gaudich	Moraceae	dióica	26	14	eta	sub/herb	sub	sub
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	Myristicaceae	dióica	8	4	árv.	dos	anual	anual
<i>Ardisia martiana</i> Miq.	Myrsinaceae	hermafr.	1	2	árv.	sub	anual	anual
<i>Cybianthus</i> sp.	Myrsinaceae	dióica	4	1	erva	herb	sem flor.	sem fr.
<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci) M.F.Freitas & Kin.-Gouv. ♀	Myrsinaceae	dióica	0	1	árv.	dos	anual	supra
<i>Calyptanthes</i> cf. <i>grandifolia</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Calyptanthes</i> cf. <i>lucida</i> Mart. ex DC.	Myrtaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Calyptanthes lanceolata</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	0	4	eta	sub	anual	supra
<i>Calyptanthes strigipes</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Calyptanthes</i> sp.	Myrtaceae	hermafr.	0	3	eta	sub	anual	supra
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	Myrtaceae	hermafr.	11	0	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.	Myrtaceae	hermafr.	2	1	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Eugenia cereja</i> D.Legrand	Myrtaceae	hermafr.	1	20	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Eugenia copacabanensis</i> Kiaersk.	Myrtaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Eugenia excelsa</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	0	1	árv.	sub	anual	anual
<i>Eugenia fusca</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	4	2	árv.	sub	supra	supra
<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	Myrtaceae	hermafr.	1	1	eta/árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Eugenia longipetiolata</i> Mattos	Myrtaceae	hermafr.	0	3	árv.	dos	anual	anual
<i>Eugenia magnibracteolata</i> Mattos & D.Legrand	Myrtaceae	hermafr.	8	8	eta/árv.	sub	anual	supra
<i>Eugenia magnifica</i> (= <i>mosenii</i>) Spring ex Mart.	Myrtaceae	hermafr.	2	4	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Eugenia monosperma</i> Vell.	Myrtaceae	hermafr.	7	4	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Eugenia neoaustralis</i> Sobral	Myrtaceae	hermafr.	13	0	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Eugenia oblongata</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	0	6	árv.	sub/dos	supra	supra
<i>Eugenia plicata</i> Nied.	Myrtaceae	hermafr.	10	0	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Eugenia prasina</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	6	21	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Eugenia subavenia</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	8	4	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Eugenia xiriricana</i> Mattos	Myrtaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Eugenia</i> sp. 1 (<i>umbellatae</i>)	Myrtaceae	hermafr.	0	2	árv.	dos	anual	anual
<i>Eugenia</i> sp. 2 (aff. <i>mosenii</i>)	Myrtaceae	hermafr.	1	0	árv.	sub	anual	anual
<i>Eugenia</i> sp. 3	Myrtaceae	hermafr.	2	11	eta/árv.	sub	sub	sub
<i>Eugenia</i> sp. 4	Myrtaceae	hermafr.	0	2	árv.	sub	anual	anual
<i>Gomidesia blanchetiana</i> O. Berg	Myrtaceae	hermafr.	15	45	eta	sub	anual	anual
<i>Marlierea excoriata</i> Mart.	Myrtaceae	hermafr.	0	1	eta	sub	anual	anual
<i>Marlierea</i> cf. <i>involucrata</i> (O.Berg) Nied.	Myrtaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Marlierea obscura</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	6	11	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Marlierea suaveolens</i> Cambess.	Myrtaceae	hermafr.	0	2	eta	sub	anual	supra
<i>Marlierea</i> sp. 1	Myrtaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Marlierea</i> sp. 2	Myrtaceae	hermafr.	0	3	árv.	sub/dos	sem flor.	sem fr.
<i>Marlierea</i> sp. 3	Myrtaceae	hermafr.	1	4	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Myrcia aethusa</i> (O.Berg) N.Silveira	Myrtaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	supra	supra
<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	Myrtaceae	hermafr.	4	0	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	Myrtaceae	hermafr.	6	8	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Myrcia tenuivenosa</i> Kiaersk.	Myrtaceae	hermafr.	11	0	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	Myrtaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	anual	anual

Tabela 1. Cont.

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Freq. floração	Freq. frutificação
<i>Myrcia</i> sp	Myrtaceae	hermafr.	2	0	árv.	sub	anual	sem fr.
<i>Myrcia</i> sp. nov. Gressler & Sobral	Myrtaceae	hermafr.	2	2	eta	sub	anual	anual
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	13	0	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Myrciaria</i> sp.	Myrtaceae	hermafr.	0	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Neomitranthes glomerata</i> (D.Legrand) Govaerts	Myrtaceae	hermafr.	5	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral	Myrtaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Guapira nitida</i> (Schmidt) Lundell	Nyctaginaceae	dióica	22	50	eta/árv.	sub/herb	sub	anual
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	dióica	3	7	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Ouratea multiflora</i> Pohl	Ochnaceae	hermafr.	0	5	eta	sub	supra	supra
<i>Ouratea parviflora</i> Baill.	Ochnaceae	hermafr.	26	25	eta	sub/herb	anual	anual
<i>Ouratea verticillata</i> Engl.	Ochnaceae	hermafr.	9	34	arb.	sub/herb	anual	anual
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	Olacaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Tetrastylidium grandifolium</i> (Baill.) Sleumer	Olacaceae	hermafr.	0	5	árv.	sub/dos	sem flor.	sem fr.
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	Phyllanthaceae	dióica	9	5	árv.	dos	anual	anual
<i>Ottonia leptostachya</i> Kunth	Piperaceae	hermafr.	2	18	erva	herb	supra	supra
<i>Piper cernuum</i> Vell.	Piperaceae	hermafr.	3	0	eta	sub	anual	supra
<i>Piper</i> cf. <i>permucronatum</i> Yunc.	Piperaceae	hermafr.	21	15	erva	herb	anual	anual
<i>Piper</i> sp. 1	Piperaceae	hermafr.	1	1	arb.	sub	anual	anual
<i>Piper</i> sp. 2	Piperaceae	hermafr.	3	2	erva	herb	sub	anual
<i>Piper</i> sp. 3	Piperaceae	hermafr.	3	0	erva	herb	sem flor.	sem fr.
<i>Ichnanthus pallens</i> (Sw.) Munro ex Benth.	Poaceae	hermafr.	6	0	erva	herb	anual	anual
<i>Panicum pilosum</i> Sw.	Poaceae	hermafr.	2	0	erva	herb	anual	anual
cf. <i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Polygonaceae	dióica	2	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	Proteaceae	hermafr.	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Alseis floribunda</i> Schott	Rubiaceae	hermafr.	2	0	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Amaioua</i> sp.	Rubiaceae	indet.	0	2	eta	sub	supra	supra
<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.	Rubiaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Bathysa</i> cf. <i>cuspidata</i> (A.St.-Hil.) Hook.f. ex K.Schum.	Rubiaceae	hermafr.	0	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
<i>Bathysa mendoncae</i> K. Schum.	Rubiaceae	hermafr.	3	15	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Coccocypselum hasslerianum</i> Chodat	Rubiaceae	hermafr.	1	0	erva	herb	indet.	indet.
<i>Cordia myrciifolia</i> (K.Schum.) Perss. & Delprete	Rubiaceae	hermafr.	27	0	eta/árv.	sub/herb	anual	anual
<i>Coussarea accedens</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	19	18	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Coussarea meridionalis</i> var. <i>porophylla</i> (Vell.) M. Gomes	Rubiaceae	hermafr.	17	36	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Faramea involucellata</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	99	0	arb.	herb	anual	anual
<i>Faramea pachyantha</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	1	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Faramea pinguabae</i> M.Gomes	Rubiaceae	hermafr.	41	75	eta/árv.	sub	sub	sub
<i>Ixora heterodoxa</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	0	5	eta	sub	anual	anual
<i>Ixora</i> sp.	Rubiaceae	hermafr.	3	0	arb.	sub	anual	sem fr.
<i>Margaritopsis astrellantha</i> (Wernham) L.Andersson	Rubiaceae	hermafr.	4	36	arb.	sub/herb	anual	anual
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	Rubiaceae	hermafr.	9	2	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Psychotria brachypoda</i> (Müll. Arg.) Britton	Rubiaceae	hermafr.	4	1	arb.	sub/herb	anual	anual
<i>Psychotria deflexa</i> DC.	Rubiaceae	hermafr.	1	1	arb.	herb	supra	supra
<i>Psychotria fluminensis</i> Vell.	Rubiaceae	hermafr.	4	0	eta	sub	anual	anual
<i>Psychotria leitana</i> C.M.Taylor	Rubiaceae	hermafr.	24	54	arb.	sub/herb	anual	anual
<i>Psychotria nemorosa</i> Gardner	Rubiaceae	hermafr.	4	11	arb.	sub/herb	anual	anual

Tabela 1. Cont.

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Freq. floração	Freq. frutificação
<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	Rubiaceae	hermafr.	38	63	arb.	sub/herb	anual	anual
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC. ♀	Rubiaceae	dióica	0	1	eta	sub	supra	supra
<i>Rudgea francavillana</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	0	2	arb.	herb	anual	anual
<i>Rudgea jasminoides</i> subsp. <i>micrantha</i> Zappi	Rubiaceae	hermafr.	158	17	arb./eta	sub/herb	anual	anual
<i>Rudgea vellerea</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	2	1	eta/árv.	sub	anual	anual
<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Schltdl.) Klotzsch	Rubiaceae	hermafr.	14	13	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Sabicea</i> sp.	Rubiaceae	hermafr.	1	4	arb.	sub/herb	anual	anual
<i>Conchocarpus fontanesianus</i> (A. St.-Hil.) Kallunki & Pirani	Rutaceae	hermafr.	4	0	arb.	sub/herb	anual	supra
sp. indeterminada 1 (Salicaceae)	Salicaceae	indet.	1	0	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Allophylus petiululatus</i> Radlk.	Sapindaceae	monóica	1	0	eta	sub	anual	anual
<i>Cupania furfuracea</i> Radlk.	Sapindaceae	monóica	1	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	Sapindaceae	monóica	2	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Matayba</i> cf. <i>elaeagnoides</i> Radlk.	Sapindaceae	monóica	0	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.	Sapotaceae	hermafr.	47	9	eta/árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	Sapotaceae	hermafr.	4	4	árv.	dos	anual	anual
<i>Micropholis crassipedicellata</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Pierre	Sapotaceae	indet.	2	0	árv.	sub/dos	sem flor.	sem fr.
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	Sapotaceae	hermafr.	1	0	árv.	dos	anual	anual
<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	Sapotaceae	hermafr.	5	3	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Picramnia ramiflora</i> Planch.	Simaroubaceae	dióica	0	6	eta	sub	supra	supra
<i>Siparuna brasiliensis</i> (Spreng.) A.DC.	Siparunaceae	dióica	0	1	eta	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Cestrum schlechtendalii</i> G. Don	Solanaceae	hermafr.	1	0	arb.	sub	supra	supra
<i>Solanum stipulatum</i> Vell.	Solanaceae	hermafr.	14	2	erva	herb	anual	anual
<i>Clavija spinosa</i> (Vell.) Mez	Theophrastaceae	dióica	0	1	arb.	sub	sem flor.	sem fr.
<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	Urticaceae	dióica	5	0	árv.	sub/dos	anual	anual
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl. ♀	Urticaceae	dióica	3	1	árv.	dos	anual	anual
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb. ♀	Urticaceae	dióica	1	0	arb.	sub	anual	anual
sp. indeterminada 1	indeterminada	indet.	0	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 2	indeterminada	indet.	0	2	eta	sub	anual	anual
sp. indeterminada 3	indeterminada	indet.	1	0	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 4	indeterminada	indet.	0	1	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 5	indeterminada	indet.	0	1	eta	sub	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 6	indeterminada	indet.	0	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 7	indeterminada	indet.	1	0	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 8	indeterminada	indet.	0	1	eta	sub	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 9	indeterminada	indet.	0	1	árv.	sub	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 10	indeterminada	indet.	1	0	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 11	indeterminada	indet.	1	0	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 12	indeterminada	indet.	1	0	árv.	dos	sem flor.	sem fr.
sp. indeterminada 13	indeterminada	indet.	1	0	eta	sub	supra	supra

Tabela 2. Distribuição dos indivíduos e espécies incluídos no estudo fenológico da comunidade vegetal de Picinguaba entre os ambientes, estratos e hábitos (N = número).

Ambiente/estrato/hábito	N indivíduos	N espécies
Comunidade vegetal de Picinguaba	2.531	259
Estrato dossel/emergentes	401	115
Estrato sub-bosque	1.583	139
Estrato herbáceo/arbustivo	547	62
Hábito herbáceo	266	43
Hábito lenhoso	2.265	216
Borda natural do rio da Fazenda	1.439	189
Estrato dossel/emergentes	251	79
Estrato sub-bosque	817	100
Estrato herbáceo/arbustivo	371	48
Hábito herbáceo	169	35
Hábito lenhoso	1.270	154
Interior da floresta	1.092	165
Estrato dossel/emergentes	150	72
Estrato sub-bosque	766	98
Estrato herbáceo/arbustivo	176	30
Hábito herbáceo	97	17
Hábito lenhoso	995	148

Tabela 3. A. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases na comunidade vegetal de Picinguaba, considerando a frequência de espécies em início de fenofase nos três anos de estudo. A data média foi calculada somente para os valores estatisticamente significativos no teste de Rayleigh ($p < 0,05$). NS: valores considerados não significativos. **B.** Resultados da comparação múltipla entre os três anos de estudo (p ; teste de Watson-Williams) para as datas de início das fenofases; o resultado é significativo quando $p < 0,05$, indicando diferença entre as variáveis comparadas. O teste foi aplicado somente para os resultados significativos no teste de Rayleigh (A).

A. Início das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Ano 1						
Observações (N)	370	299	281	250	670	639
Ângulo médio (μ)	317,85°	345,95°	12,42°	72,13°	298,87°	252,59°
Data média	18/nov	16/dez	12/jan	-	30/out	-
Desvio padrão circular	95,62°	87,20°	94,76°	137,94°	75,71°	136,84°
Comprimento vetor médio (r)	0,25	0,31	0,26	0,06	0,42	0,06
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,47 (NS)	0,00	0,12 (NS)
Ano 2						
Observações (N)	433	379	320	287	690	569
Ângulo médio (μ)	329,56°	349,20°	6,49°	50,48°	291,24°	330,94°
Data média	30/nov	20/dez	06/jan	-	22/out	-
Desvio padrão circular	89,90°	88,34°	88,42°	123,50°	83,70°	127,08°
Comprimento vetor médio (r)	0,29	0,31	0,30	0,10	0,34	0,09
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,06 (NS)	0,00	0,02* (NS)
Ano 3						
Observações (N)	486	437	367	385	779	624
Ângulo médio (μ)	326,41°	354,61°	14,82°	126,93°	291,58°	340,84°
Data média	26/nov	25/dez	15/jan	-	22/out	-
Desvio padrão circular	91,48°	97,04°	92,90°	122,68°	98,46°	106,27°
Comprimento vetor médio (r)	0,28	0,24	0,27	0,10	0,24	0,18
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,02* (NS)	0,00	0,00* (NS)
B. Comparação entre anos	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Datas de início das fenofases	0,27* (NS)	0,52* (NS)	0,54* (NS)	-	0,20* (NS)	-

* Dados podem não ser confiáveis devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme): após verificação da distribuição dos vetores nos histogramas circulares, apenas os resultados com $r \geq 0,24$ e $p < 0,05$ foram considerados significativos.

Tabela 4. Resultados das correlações de Spearman ($p < 0,05$) entre as variáveis climáticas do mês de ocorrência do evento fenológico (0), do mês anterior ao do evento (1), de dois meses anteriores (2) e de três meses anteriores (3) e o número de espécies da comunidade vegetal de Picinguaba em cada fenofase por ano de estudo (abril/2006 a março/2009). Legenda: Precip (precipitação), Tméd (temperatura média), C. dia (comprimento do dia). São apresentados os valores do coeficiente de Spearman (r_s) significativos, sendo assinalados com asterisco (*) os valores de $p < 0,001$.

Fenofase		Clima 0			Clima 1			Clima 2			Clima 3		
		Precip	Tméd	C. dia	Precip	Tméd	C. dia	Precip	Tméd	C. dia	Precip	Tméd	C. dia
Botão	ano 1	0,86*	0,63	0,91*	0,76	-	0,69	-	-	-	-	-	-
	ano 2	0,66	-	0,86*	0,60	-	0,70	-	-	-	-	-	-
	ano 3	0,72	-	0,90*	0,66	-	0,78	-	-	-	-	-	-
Antese	ano 1	0,80	0,77	0,94*	0,82	-	0,80	-	-	-	-	-	-
	ano 2	0,67	0,65	0,92*	-	-	0,77	-	-	-	-	-	-
	ano 3	0,70	0,76	0,89*	0,65	-	0,92*	0,63	-	0,67	-	-	-
Fr. imaturo	ano 1	-	-	-	-	0,68	-	0,80	0,80	0,86*	0,96*	0,73	0,90*
	ano 2	-	0,72	-	0,69	0,77	0,78	0,67	0,68	0,95*	-	-	0,87*
	ano 3	-	0,64	-	-	0,82*	-	0,61	0,82	0,87*	0,85*	0,65	0,97*
Fr. maduro	ano 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ano 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ano 3	-0,77	-0,55	-0,68	-	-	-0,62	-	-	-	-	-	-
Brotamento	ano 1	0,90*	0,77	0,97*	0,92*	-	0,83*	0,60	-	-	-	-	-
	ano 2	0,73	0,70	0,96*	-	-	0,80	-	-	-	-	-0,61	-
	ano 3	0,78	0,74	0,96*	0,71	-	0,91*	-	-	0,59	-	-	-
Queda foliar	ano 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ano 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ano 3	0,63	0,85*	0,87*	0,64	-	0,87*	-	-	0,69	-	-	-

Tabela 5. Relação entre os padrões fenológicos das famílias Myrtaceae (46 espécies, 330 indivíduos) e Rubiaceae (28 espécies, 836 indivíduos) com o restante da comunidade (185 espécies, 1.365 indivíduos). São apresentados os valores do coeficiente de Spearman (r_s) e os valores de p (significância < 0,05), sendo assinalados com asterisco (*) os valores significativos.

% espécies	comunidade x Myrtaceae/Rubiaceae		comunidade x Myrtaceae		comunidade x Rubiaceae	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p
Botão	0,80	0,002*	0,69	0,013*	0,90	< 0,001*
Antese	0,73	0,007*	0,55	0,067	0,79	0,002*
Fruto imaturo	0,41	0,191	0,37	0,236	0,44	0,152
Fruto maduro	-0,52	0,080	-0,50	0,101	-0,44	0,152
Brotamento	0,97	< 0,001*	0,87	< 0,001*	0,98	< 0,001*
Queda foliar	0,59	0,054	0,47	0,124	0,80	0,002*

% indivíduos	comunidade x Myrtaceae/Rubiaceae		comunidade x Myrtaceae		comunidade x Rubiaceae	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p
Botão	0,72	0,008*	0,79	0,002*	0,30	0,342
Antese	0,39	0,208	0,72	0,008*	0,03	0,931
Fruto imaturo	0,72	0,008*	0,19	0,557	0,66	0,018*
Fruto maduro	0,19	0,557	-0,80	0,002*	0,37	0,236
Brotamento	0,94	< 0,001*	0,85	< 0,001*	0,96	0,001*
Queda foliar	0,80	0,002*	0,90	< 0,001*	0,74	0,006*

Tabela 6. A. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases das espécies com hábito lenhoso e herbáceo, considerando a frequência de espécies em início de fenofase nos três anos de estudo em conjunto. A data média foi calculada somente para os valores estatisticamente significativos no teste de Rayleigh ($p < 0,05$). NS: valores considerados não significativos. **B.** Resultados da comparação par a par entre os dois hábitos (p ; teste de Watson-Williams) para as datas de início das fenofases; o resultado é significativo quando $p < 0,05$, indicando diferença entre as variáveis comparadas. O teste foi aplicado somente para os resultados significativos no teste de Rayleigh (A).

A. Início das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Hábito lenhoso						
Observações (N)	1120	977	836	820	1878	1734
Ângulo médio (μ)	329,47°	357,73°	21,06°	135,44°	296,34°	320,01°
Data média	30/nov	28/dez	21/jan	-	27/out	-
Desvio padrão circular	92,27°	91,94°	93,84°	133,97°	83,88°	123,95°
Comprimento vetor médio (r)	0,27	0,28	0,26	0,07	0,34	0,10
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,03* (NS)	0,00	0,00* (NS)
Hábito herbáceo						
Observações (N)	169	138	132	102	261	98
Ângulo médio (μ)	298,34°	309,38°	333,31°	37,08°	267,57°	60,03°
Data média	29/out	09/nov	03/dez	06/fev	-	-
Desvio padrão circular	90,21°	77,31°	70,92°	72,26°	105,24°	111,16°
Comprimento vetor médio (r)	0,29	0,40	0,47	0,45	0,19	0,15
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,10 (NS)
B. Comparação entre hábitos	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Datas de início das fenofases	0,00*	0,00*	0,00*	-	0,00*	-

* Dados podem não ser confiáveis devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme): após verificação da distribuição dos vetores nos histogramas circulares, apenas os resultados com $r \geq 0,24$ e $p < 0,05$ foram considerados significativos.

Tabela 7. Resultados das correlações de Spearman ($p < 0,05$) entre as variáveis climáticas do mês de ocorrência do evento fenológico (0), do mês anterior ao do evento (1), de dois meses anteriores (2) e de três meses anteriores (3) e o número de espécies do hábito lenhoso e herbáceo nas fenofases durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). Legenda: Precip (precipitação), Tméd (temperatura média), C. dia (comprimento do dia). Entre parênteses é apresentado o valor do coeficiente de Spearman (r_s), sendo assinalados com asterisco (*) os valores de $p < 0,001$.

Fenofase		Clima 0		Clima 1		Clima 2		Clima 3	
		lenhoso	herbáceo	lenhoso	herbáceo	lenhoso	herbáceo	lenhoso	herbáceo
Botão	Precip	0,76*	0,59*	0,64*	0,41	-	-	-	-
	Tméd	0,49	0,35	-	-	-	-	-0,54*	-0,46
	C. dia	0,81*	0,55*	0,66	0,45	-	-	-	-
Antese	Precip	0,68*	0,71*	0,70*	0,38	0,54*	-	-	-
	Tméd	0,61*	0,43	-	-	-	-0,36	-	-0,61*
	C. dia	0,67*	0,65*	0,76*	0,48	0,55*	-	-	-
Fr. imaturo	Precip	-	0,71*	-	0,66*	0,56*	0,48	0,80*	-
	Tméd	0,36	0,58*	0,55*	0,43	0,66*	-	0,64*	-
	C. dia	-	0,66*	0,34	0,68*	0,68*	0,52	0,82*	-
Fr. maduro	Precip	-	-	-	0,52	-	0,57*	-	0,60*
	Tméd	-0,34	0,45	-	0,47	-	0,37	-	-
	C. dia	-0,38	0,35	-0,39	0,56*	-	0,61*	-	0,50
Brotamento	Precip	0,80*	0,47	0,76*	-	0,48	-	-	-
	Tméd	0,76*	-	0,49	-	-	-	-0,41	-0,37
	C. dia	0,82*	0,40	0,86*	-	0,56*	-	-	-
Queda foliar	Precip	-	-	-	-	-	-	-	-
	Tméd	-	-	-	-	-	-	-	-
	C. dia	0,35	-	-	-	-	-	-	-

Capítulo 2

Influência da borda natural de um rio na fenologia de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica



In: Eliana Gressler. 2010. 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 de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

Resumo

GRESSLER, E. Capítulo 2. **Influência da borda natural de um rio na fenologia de espécies lenhosas e herbáceas em floresta atlântica.** As florestas tropicais abrangem uma ampla heterogeneidade ambiental, resultante da diversidade de interações entre os fatores ambientais e as respectivas respostas das espécies. Nas bordas florestais geralmente ocorrem variações abióticas e bióticas que podem afetar o comportamento fenológico das espécies. Poucos estudos avaliaram a influência de borda natural na fenologia das plantas em florestas tropicais, em particular na floresta atlântica, e nenhum estudo verificou se o efeito varia em diferentes níveis de abordagem (comunidade, população ou estratos verticais da floresta). Este estudo teve por objetivo verificar como varia a fenologia vegetativa e reprodutiva entre borda e interior de floresta em nível de comunidade, estratos e populações em uma área de floresta atlântica madura e pouco perturbada no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, nordeste do estado de São Paulo, Brasil. Ao longo de 15 transecções (oito no interior e sete nas margens do rio da Fazenda – representando a borda natural da floresta), foram amostradas 95 espécies lenhosas e herbáceas comuns aos dois ambientes, perfazendo um total de 1.929 indivíduos adultos e 35 famílias botânicas. O acompanhamento fenológico foi realizado mensalmente durante três anos (abril/2006 a março/2009) e também foi feita a contagem mensal total de estruturas reprodutivas por indivíduo em 16 espécies (botões, flores, frutos imaturos e maduros) durante 18 a 24 meses, dependendo da espécie. As transecções da borda natural apresentaram maior abertura do dossel e várias diferenças quanto às características edáficas em relação ao interior da floresta, não sendo possível, no entanto, apontar o ambiente com solo mais fértil. Os padrões fenológicos e datas de início das fenofases da comunidade e dos estratos verticais (herbáceo/arbustivo, sub-bosque e dossel/emergentes) não diferiram entre os ambientes. Entretanto, a cada mês, a borda natural apresentou significativa maior proporção de espécies nas fenofases que o interior, exceto no brotamento e no estrato herbáceo/arbustivo. Nas plantas do estrato herbáceo/arbustivo a fenologia não foi sazonal na maioria das fenofases na borda natural, mas todas foram sazonais no interior. As 16 espécies avaliadas detalhadamente apresentaram padrões fenológicos e proporções de indivíduos nas fenofases predominantemente similares entre os ambientes, com algumas diferenças detectadas em fruto imaturo/maduro, brotamento e queda foliar. Na maioria destas espécies, a quantidade média de estruturas reprodutivas produzidas por mês e por ciclo reprodutivo foi maior na borda natural. As poucas variações nos padrões fenológicos encontradas entre a borda natural e interior tanto nas análises em nível de comunidade, de estratos como de populações, sugerem que as condições ambientais diferenciadas nas margens do rio da Fazenda exercem influência discreta e em diferentes escalas na fenologia e na quantidade de botões, flores e frutos produzidos pelas espécies. Os

resultados encontrados evidenciam a importância da condução de estudos comparativos detalhados e quantitativos, abrangendo espécies de todos os estratos, para o melhor entendimento das respostas fenológicas à diversidade ambiental natural das florestas tropicais.

Palavras-chave: floração, frutificação, brotamento, queda foliar, floresta tropical úmida, sub-bosque, dossel, herbáceas, populações, produção de flores e frutos.

Introdução

As florestas tropicais abrangem ampla heterogeneidade ambiental, resultante da diversidade de interações entre os fatores ambientais e as respectivas respostas das espécies, determinando a formação de um mosaico de habitats cujos componentes podem se repetir no espaço e no tempo (Machado *et al.* 2008). Os limites entre os habitats podem ser transições gradativas das características bióticas e abióticas entre os mesmos ou ser definidos de forma mais abrupta, as assim chamadas bordas. 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 2006a,b). Outras bordas são decorrentes de ações antrópicas, como a implantação de pastagens, culturas agrícolas e edificações.

Nas bordas florestais os organismos podem ser expostos a condições abióticas e bióticas distintas do interior da floresta (Lovejoy *et al.* 1986, Corbet 1990, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995). Em geral, as bordas naturais e antrópicas apresentam maior disponibilidade de luz, insolação, temperatura e exposição aos ventos, e menor umidade relativa que o interior da floresta (Lovejoy *et al.* 1986, Williams-Linera 1990, Matlack 1993, Meiners *et al.* 2002); podem ocorrer também alterações nas propriedades químicas e físicas dos solos (Johnson & Wedin 1997, James *et al.* 2003, Castro 2008). A dinâmica das florestas pode ser afetada através de alterações na mortalidade de árvores (Mesquita *et al.* 1999), estrutura da floresta e produção de serapilheira (Vasconcelos & Luizão 2004, Vidal *et al.* 2007, Schessl *et al.* 2008) e, consequentemente, o estabelecimento de plântulas, podendo gerar densidades populacionais diferenciadas entre os ambientes da floresta.

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 perto dela; e c) efeitos

biológicos indiretos, que envolvem mudanças nas interações entre espécies, como a predação, parasitismo, competição, herbivoria, polinização biótica e dispersão de sementes.

Através dos processos diretos e indiretos, o conjunto de efeitos da borda na reprodução das plantas pode variar entre as espécies (Harris 1988, Aizen & Feinsinger 1994a) ou entre as diferentes etapas da reprodução (Cunningham 2000, Tomimatsu & Ohara 2004) e ser tanto positivo como negativo, ou mesmo neutro (Burgess *et al.* 2006). Embora o estudo do efeito de borda na reprodução das plantas seja considerado de suma importância (Murcia 1995, Burgess *et al.* 2006), relativamente poucos estudos avaliaram essa questão (Leigh 1998) e a investigação das respostas fenológicas a esses efeitos ainda é inexpressiva (D'Eça-Neves 2003). Dentre os raros estudos que compararam a fenologia das plantas 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, Herrerías-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 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.

As espécies que ocupam os estratos superiores de uma floresta (dossel e emergentes) estão sujeitas à maior variação microclimática ao longo do dia e das estações do ano, principalmente referente à insolação e exposição aos ventos, enquanto as espécies do sub-bosque e estrato herbáceo ocupam um habitat exposto a menores variações microclimáticas, com baixa disponibilidade de luz, alta umidade relativa e estabilidade de temperatura do ar (Kato 1996). Por isto, tem sido referido que as espécies dos estratos inferiores são mais suscetíveis à modificação dos ambientes pelo processo de fragmentação e formação de bordas (Aizen & Feinsinger 1994b, Silva 2007). A maioria dos estudos fenológicos em florestas tropicais enfoca espécies arbóreas dos estratos superiores, e pouco tem sido discutido sobre a fenologia de espécies do sub-bosque e menos ainda sobre as espécies herbáceas (Sakai 2001, Morellato 2003, Krishnan 2004). Dentre os estudos que avaliaram a fenologia de um ou mais estratos separadamente, destacam-se os de Frankie *et al.* (1974), Opler *et al.* (1980), Hilty (1980), Morellato & Leitão-Filho (1996), Marques & Oliveira (2004), Marques *et al.* (2004), Munhoz & Felfili (2005) e Santos (2007).

Nas duas últimas décadas tem sido crescente o interesse em estudos sobre a influência exercida pelas bordas no ambiente e na composição, reprodução e interações bióticas das espécies de plantas. Estudos da influência de borda envolvem principalmente animais, sendo necessários mais estudos com a vegetação, pois as respostas das plantas às bordas florestais, antrópicas ou naturais, ainda são pouco compreendidas (D'Eça-Neves 2003, Tomimatsu & Ohara 2004). Estudos

quantitativos da produção de flores e frutos ainda são escassos, bem como estudos de longo prazo, os quais deveriam ser adotados com mais frequência por permitirem a obtenção de dados mais refinados e conhecimento de flutuações interanuais, que podem levar a uma variação na disponibilidade de recursos para polinizadores e frugívoros (Morellato 2003, Alberti 2007, Arévalo *et al.* 2007, Camargo 2008).

A floresta atlântica possui uma das mais altas diversidades biológicas nos trópicos, com alta ocorrência de espécies endêmicas, sendo considerada uma das formações vegetais mais ricas e ameaçadas do planeta (Morellato & Haddad 2000, Myers *et al.* 2000). Após 500 anos de utilização ininterrupta, a floresta atlântica encontra-se muito reduzida e alterada em praticamente toda a sua extensão (Mori 1988, Morellato & Haddad 2000), restando apenas 11-16% de sua extensão original, inclusas áreas de florestas secundárias e pequenos fragmentos (Ribeiro *et al.* 2009). Apesar de toda a devastação, a floresta atlântica ainda abriga um dos mais importantes conjuntos de espécies animais e vegetais do planeta. Todavia, o conhecimento atual sobre a flora e a fauna dessa floresta ainda é escasso diante da biodiversidade e complexidade desse bioma, especialmente quanto aos seus padrões sazonais e os efeitos das bordas e fragmentação nas espécies. O desmatamento florestal desenfreado tem ocasionado a substituição de grandes áreas de vegetação nativa por outros ecossistemas, com conseqüências deletérias para a maior parte da biota nativa, sendo uma das mais importantes o aumento na proporção de bordas (Lovejoy *et al.* 1986, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995).

Com base no que foi mencionado, este estudo teve como objetivo avaliar as respostas fenológicas das plantas às condições ambientais da borda natural de um rio em floresta pluvial atlântica, buscando responder às seguintes questões: (i) Borda natural e interior diferem quanto às condições ambientais (abertura do dossel e características do solo)? (ii) Como varia a fenologia reprodutiva e vegetativa entre a borda natural e o interior da floresta em nível de comunidade, estrato vertical e população? e (iii) Borda natural e interior diferem quanto à produção de botões, flores, frutos imaturos e maduros em nível de população? Esperamos que na borda natural as condições ambientais e os padrões fenológicos das espécies sejam distintos do interior da floresta, e que ocorra maior produção de botões, flores, frutos imaturos e maduros (Matlack 1993, Aizen & Feinsinger 1994a,b, Donaldson *et al.* 2002, Murren 2002, D'Eça-Neves 2003, Ramos & Santos 2006a). Também esperamos que o efeito de borda seja mais acentuado na fenologia das espécies de sub-bosque e herbáceas, que estão usualmente sujeitas a condições climáticas mais constantes e sob menor intensidade luminosa do que quando estão na borda (Davies & Ashton 1999, L. P. C. Morellato, com. pessoal).

Material e métodos

Área de estudo – Este estudo foi desenvolvido no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, município de Ubatuba, nordeste do estado de São Paulo, Brasil (veja Figuras da área de estudo no Capítulo 1). A vegetação pode ser caracterizada como floresta atlântica senso estrito (Joly *et al.* 1991), relativamente pouco perturbada e madura (Sanchez *et al.* 1999). Para este estudo, foi selecionada uma área de floresta de encosta madura próxima do rio da Fazenda (entre as coordenadas 23°20'02" - 23°20'17"S e 44°49'54" - 44°50'06"W), onde puderam ser delimitados dois ambientes distintos: interior e borda da floresta. A margem natural do rio da Fazenda foi definida como a área de borda deste estudo, tratando-se de um tipo especial e diferente de borda daquelas comumente analisadas em estudos sobre efeito de borda. O rio da Fazenda é um rio de encosta, com leito raso e rochoso formado por vários pequenos canais anastomosados que drenam as escarpas com rápido fluxo de águas; a beira do rio apresenta maior luminosidade comparável a uma borda da floresta (Sanchez *et al.* 1999). A floresta apresenta uma estrutura vertical pouco definida, com as árvores do dossel atingindo entre 10 e 25 m de altura e emergentes acima de 25 m, sendo as famílias de plantas dominantes Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Lauraceae (Sanchez *et al.* 1999, Morellato *et al.* 2000, Campos 2008). O sub-bosque caracteriza-se por um estrato herbáceo, arbustos, arvoretas e indivíduos jovens das populações do dossel e de emergentes, rico em espécies de Rubiaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Amaranthaceae e Musaceae (Morellato *et al.* 2000).

O clima da região, conforme a classificação de Köppen (1948), é do tipo Af, que pode ser definido como clima de floresta tropical chuvosa, caracterizado pela temperatura média do mês mais frio do ano superior a 18°C e umidade constante decorrente de precipitação abundante em todos os meses. O clima médio de 30 anos para a região estudada (veja Capítulo 1) mostra a existência de uma estação mais quente e superúmida, de outubro a abril, com precipitação média total superior a 230 mm mensais, e uma estação mais fria e menos úmida de maio a setembro, com precipitação média mensal de 70-180 mm mensais, mas sem déficit hídrico. As duas estações, definidas como superúmida e úmida desde ponto em diante, foram anteriormente definidas por Morellato *et al.* (2000) para a mesma área de estudo. A precipitação total média anual do período de 30 anos foi de 2.512 mm e a temperatura média anual 22,59°C. O comprimento do dia na latitude 23° varia de 10,56 horas/dia em junho a 13,43 horas/dia em dezembro, sem variação entre anos. Os três anos do presente estudo (abril/2006 a março/2009) seguiram as tendências do clima médio, com precipitação média anual total de 2.448 mm e temperatura média mensal de 22,5°C. Os dois primeiros anos foram menos chuvosos e o terceiro ano foi mais chuvoso que o clima médio e os três anos apresentaram temperaturas ligeiramente mais elevadas nos meses de junho a outubro (veja o

clima do período de estudo juntamente com a fenologia na Figura 5). As variáveis climáticas mensais (temperatura, precipitação e comprimento do dia) do período de estudo foram obtidas junto ao Instituto Agrônomo de Campinas (IAC/CIIAGRO), coletadas na Estação Experimental de Ubatuba, SP, distante cerca de 26 km do local de estudo, e os dados de comprimento do dia para a latitude 23° foram obtidos de Pereira *et al.* (2001).

Amostragem dos indivíduos – Na área de floresta de encosta selecionada, foram demarcadas 15 transecções, sendo oito no interior da floresta e sete na margem do rio, cada uma medindo 60 m x 5 m (300 m²), com distância mínima de 40 m entre si (veja Figuras da área de estudo no Capítulo 1). Foi demarcada uma transecção a mais no interior da floresta para aumentar o número de indivíduos amostrados neste ambiente, pois este apresentou número bem inferior de indivíduos amostrados que a borda natural. As transecções da borda foram dispostas ao longo das margens do rio e as do interior da floresta de forma aproximadamente paralela às da borda, sem sobreposição, e distantes no mínimo 50 m da margem do rio (visando evitar efeitos da borda na fenologia). Na borda natural as transecções foram demarcadas de forma a incluir a “maior influência de borda possível”, sendo divididas em duas partes de 60 m x 2,5 m, uma na margem direita do rio (lado 1) e outra na margem esquerda imediatamente oposta (lado 2, observando na direção do deslocamento das águas). Para evitar amostrar áreas no leito do rio, as transecções da borda natural foram demarcadas a partir do indivíduo lenhoso mais próximo da margem do rio seguindo para o interior da floresta até a largura limite de 2,5 m. A distância entre as margens do rio da Fazenda variou de 13 a 31 m na área onde as transecções foram demarcadas, caracterizando um ambiente bem iluminado (característica principal das bordas florestais). O rio é mais estreito nas transecções G e B e mais largo na transecção D, em que há uma pequena ilha no meio do rio.

Todos os indivíduos lenhosos ou herbáceos com altura igual ou superior a dois metros foram amostrados e, em cada transecção, foi sorteado um ponto e demarcada uma área menor de 5 m x 5 m, onde todos os indivíduos com altura inferior a dois metros foram amostrados, incluindo espécies herbáceas e arbustivas. Na herbácea *Herpetacanthus rubiginosus* (Acanthaceae) não foi possível distinguir os indivíduos nas manchas agrupadas sobre o solo e, nesse caso, foi marcada/observada a espécie e não o indivíduo. No caso das palmeiras arbustivas e com caules múltiplos, *Geonoma gamiova* e *Geonoma pauciflora*, cada aglomerado foi considerado um indivíduo, sendo marcados apenas os aglomerados a dois metros de distância de outros aglomerados, evitando assim marcar um mesmo indivíduo duas vezes. Durante os três anos de estudo alguns indivíduos novos cresceram dentro das transecções e quando atingiram a maturidade foram marcados e incluídos no estudo (de acordo com o critério de inclusão). Após a exclusão de 999 indivíduos jovens, mortos ou com visualização da copa dificultada, restaram 2.531 indivíduos adultos, pertencentes a 259 espécies e

62 famílias botânicas. Dessas espécies, 95 ocorreram tanto na borda natural como no interior da floresta, sendo selecionadas para o presente estudo comparativo. As 95 espécies estão distribuídas em 35 famílias botânicas, perfazendo um total de 1.929 indivíduos – 76,2% dos indivíduos do estudo de comunidade (Tabelas 1 e 2).

Para todos os indivíduos amostrados foi estimada/medida a altura do tronco principal, a altura atingida pela copa e medidos o perímetro basal (Pbasal – cerca de 10 cm acima do solo) e perímetro à altura do peito (PAP – 1,20 m de altura). Os dados de altura da copa foram utilizados na classificação dos indivíduos em três estratos: a) herbáceo/arbustivo – todas as ervas (independente da altura) e plantas lenhosas com até 1,0 m de altura da copa; b) sub-bosque – indivíduos lenhosos com altura da copa entre 1,1 e 9,0 m (inclui também indivíduos com altura do tronco maior que 10 m, mas que apresentam a copa inclinada atingindo altura inferior a 9,0 m do solo); e c) dossel e emergentes – indivíduos lenhosos com altura da copa superior a 9,0 m. O sub-bosque e herbáceo/arbustivo representam os estratos mais sombreados da floresta abaixo do dossel, enquanto o dossel representa o estrato mais contínuo em que as copas das árvores se tocam lateralmente e as espécies emergentes são aquelas cujas copas encontram-se totalmente expostas acima do dossel (Oliveira *et al.* 2004). O material botânico coletado de todas as espécies está depositado no acervo do Herbarium Rioclarense (HRCB) da Unesp de Rio Claro.

O sexo ou morfo floral dos indivíduos pode influenciar o padrão fenológico das espécies (no caso de amostragem com proporção diferente de 1:1 entre sexos ou morfos na população; veja Bawa 1983 e Newstrom *et al.* 1994, Kang & Bawa 2003) e, por isso, o sistema sexual de cada espécie foi determinado através de consulta de literatura específica (livros, floras regionais, revisões taxonômicas, descrições de espécies e artigos sobre biologia floral e reprodutiva). As espécies foram classificadas de acordo com Bawa (1980) e Endress (1994), como: a) hermafroditas – flores bissexuais (monóclinas); b) monóicas – flores masculinas e femininas (díclinas) no mesmo indivíduo; e c) dióicas – flores masculinas e femininas em indivíduos separados. Espécies polígamas (com flores monóclinas e díclinas no mesmo indivíduo) e distílicas (flores longistilas e brevistilas em indivíduos separados) foram incluídas na classe hermafrodita. Quando o sexo ou morfo floral dos indivíduos não foi determinado, assumiu-se que a proporção de sexos ou morfos na população é equilibrada (1:1), pois é a proporção geralmente encontrada em ambientes naturais pouco perturbados (Murcia 1996, Silva 2007).

Variáveis ambientais – Para quantificar a luminosidade nas transecções, foram tiradas fotos hemisféricas da abertura do dossel nas duas estações definidas para o local de estudo, utilizando a câmera Nikon Coolpix modelo 8700 adaptada com a lente do tipo “Fisheye Converter” (Nikon modelo FC-E9). As fotos foram tiradas em janeiro/2007 e fevereiro/2008, representando a estação

superúmida, e em agosto/2007 e setembro/2008, representando a estação úmida, em seis pontos em cada transecção, distantes dez metros entre si e começando cinco metros a partir do início de cada transecção. Com estas distâncias, cada indivíduo da transecção ficou a no máximo cinco metros do ponto em que foi tirada a foto hemisférica mais próxima. No rio da Fazenda, a coleta dos dados foi feita em cada um dos lados (margens) da transecção (exemplo: A₁ e A₂, B₁ e B₂, etc.), pois as margens de algumas transecções diferiram entre si quanto à curvatura do rio, podendo este fator influenciar a luminosidade local. A câmera foi posicionada a um metro de altura do solo com auxílio de um tripé e as fotos foram tiradas somente em dias total ou parcialmente nublados, para evitar o contraste do céu azul com a copa das árvores (veja exemplos de fotos na Figura 1). As fotos hemisféricas foram analisadas utilizando o programa Gap Light Analyzer 2.0 – GLA (Frazer *et al.* 1999), obtendo-se um valor de porcentagem de abertura do dossel para cada ponto das transecções.

Para a avaliação das propriedades químicas e físicas do solo, em cada uma das transecções, nos mesmos seis pontos distantes dez metros entre si citados acima, foram coletadas três amostras de solo na camada de 0-20 cm de profundidade com auxílio de uma sonda, representando o horizonte A. As amostras dos seis pontos foram misturadas para obtenção de uma única amostra de solo por transecção. As análises química e granulométrica das amostras foram realizadas pelo Departamento de Recursos Naturais e Proteção Ambiental, Laboratório de Física de Solo, UFSCAR, seguindo o procedimento proposto por Raij (1983). A análise granulométrica consistiu nas porcentagens de argila, silte, areia grossa, areia fina e areia total e as propriedades químicas obtidas foram: fósforo disponível (PResina), matéria orgânica (M.O.), pH, potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), hidrogênio mais alumínio (H + Al), alumínio (Al), enxofre (S), boro (B), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn) e zinco (Zn). Foram calculadas a soma de bases (SB), a capacidade de troca catiônica (CTC) e a saturação por bases (V). Durante o estudo não foi possível quantificar a disponibilidade de água no solo (nível do lençol freático).

Fenologia reprodutiva e vegetativa – O comportamento fenológico dos indivíduos foi avaliado mensalmente, com o auxílio de binóculo, durante três anos (abril/2006 a março/2009). Na análise dos padrões fenológicos, os anos foram denominados como ano 1 (abril/2006 a março/2007), ano 2 (abril/2007 a março/2008) e ano 3 (abril/2008 a março/2009). As fenofases observadas em cada indivíduo foram: a) botão – período anterior à abertura floral; b) antese – presença de flores já abertas; c) frutificação, dividida em frutos imaturos – início da formação de frutos e frutos jovens; d) frutos maduros – presença de frutos prontos para serem dispersos (Morellato *et al.* 1989); e) brotamento – emissão de folhas novas; e f) queda de folhas. O método de avaliação da fenologia foi o percentual de intensidade de Fournier (1974), em que os valores são atribuídos em cada indivíduo através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4): 0 – ausência da

fenofase; 1 – fenofase presente de 1 a 25% da copa; 2 – fenofase presente de 26 a 50% da copa; 3 – fenofase presente de 51 a 75% da copa, e 4 – fenofase presente de 76 a 100% da copa. Adicionalmente, em 16 espécies foi feita a contagem total das estruturas reprodutivas (botões, flores, frutos imaturos e maduros) na copa de cada um dos indivíduos, no período entre abril/2007 e março/2009 (18 a 24 meses, dependendo da espécie). Nos indivíduos que apresentaram uma grande quantidade de estruturas reprodutivas (maior que 500) a contagem foi feita através de estimativa: um ramo com estruturas reprodutivas (modelo) foi contado e multiplicado pelo número de ramos com estruturas em toda a copa da planta, obtendo-se um número aproximado do total. Nos indivíduos em que havia dificuldade de visualização da copa, foi feita uma extrapolação a partir do ramo modelo. Todas as alterações fenológicas visivelmente causadas pela correnteza do rio da Fazenda ou por herbivoria foram anotadas.

Para caracterizar e comparar a fenologia das 95 espécies entre os ambientes e estratos, foi calculada a data de início de cada fenofase para todos os indivíduos em cada ano estudado, representando o primeiro mês em que cada indivíduo apresentou determinada fenofase (veja procedimentos para definição em Morellato *et al.* 2000). A data de início foi utilizada para testar a sazonalidade (veja abaixo). A fenologia e contagens de estruturas reprodutivas foram comparadas entre borda natural e interior para 16 espécies, pertencentes a 13 famílias. Estas espécies foram selecionadas pois representam os diferentes grupos da comunidade vegetal de Picinguaba, sendo que três espécies ocorrem no dossel, sete no sub-bosque, três no herbáceo/arbustivo, duas no sub-bosque/dossel e uma no sub-bosque/herbáceo/arbustivo. Das 16 espécies, 10 possuem sistema sexual hermafrodita, quatro são monóicas e duas são dióicas.

Em pouco mais de quatro anos de visitas mensais ao local de estudo, foi observado que algumas inundações do rio da Fazenda durante a estação superúmida causaram grande impacto na vegetação ao longo das margens, especialmente devido à velocidade da correnteza das águas. As inundações do rio duraram poucas horas, ocorrendo rápida drenagem e ótima aeração dos solos (pela grande quantidade de areia) mesmo após a ocorrência de chuvas torrenciais, como observado por Sanchez *et al.* (1999). Como as transecções não foram demarcadas no leito rochoso do rio, e geralmente os indivíduos estavam sobre pequenos barrancos acima do nível do rio, somente sete espécies deste estudo foram visivelmente afetadas pelas enchentes. A correnteza das águas afetou parcial ou totalmente a copa de um ou mais indivíduos em uma ou mais ocasiões, sendo os efeitos fenológicos variáveis entre os indivíduos. Em *Cordia taguahyensis* (Boraginaceae), *Guarea macrophylla* var. *tuberculata* (Meliaceae), *Sorocea racemosa* (Moraceae) e *Ouratea parviflora* (Ochnaceae) os indivíduos geralmente perderam folhas e estruturas reprodutivas mas em seguida iniciaram a recuperação da copa com a produção de folhas novas e algumas vezes de novos botões, pois a época das enchentes é a mesma da floração dessas espécies. Em *Psychotria nuda* e *Rudgea*

jasminoides subsp. *micrantha*, ambas da família Rubiaceae, os indivíduos mostraram-se mais resistentes à velocidade das águas, perdendo poucas folhas e raramente algumas estruturas reprodutivas. A espécie herbácea *Piper* cf. *permucronatum* (Piperaceae), que apresenta indivíduos adultos de 30 cm até 3 m de altura, foi a que mais sofreu com as inundações; pois sempre perdeu muitas folhas e estruturas reprodutivas e três indivíduos adultos morreram em decorrência da correnteza do rio ao longo do estudo.

Análise dos dados – Todos os dados foram testados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias através dos testes de Shapiro-Wilk e teste de Bartlett (nível de significância $p < 0,05$), respectivamente, e como a maioria dos dados não apresentou distribuição normal e homogeneidade de variâncias, foram aplicados testes estatísticos não-paramétricos.

O teste de Mann-Whitney foi utilizado para testar se há diferença significativa entre a borda natural e interior quanto às variáveis ambientais (abertura do dossel e solos). Nesta análise foi utilizada a média de todas as coletas de abertura de dossel em cada transecção e o dado de solo obtido para cada transecção ($N = 14$ transecções na borda e $N = 8$ no interior; na borda cada um dos lados foi considerado uma transecção). O teste de Kruskal-Wallis comparou as transecções entre si quanto à abertura do dossel ($N = 24$ dados para cada transecção). A Análise de Componentes Principais (PCA) verificou se as transecções demarcadas em Picinguaba se agrupam de acordo com as variáveis ambientais registradas em seu entorno. Primeiramente a PCA foi processada utilizando todos os 22 parâmetros edáficos e depois somente 15 deles (argila, areia total, silte, PResina, pH, K, Al, SB, V, S, B, Cu, Fe, Mn e Zn), sendo excluídos os parâmetros multicolineares (correlações entre variáveis $r_s \geq 0,7$).

A ocorrência de padrão sazonal nas fenofases nos diferentes ambientes e estratos foi testada utilizando a análise estatística circular conforme Zar (1996) e Morellato *et al.* (2000) com o programa Oriana versão 2.02 (Kovach 2004). Para o cálculo da data média ou ângulo médio das fenofases, os meses da fenologia dos indivíduos foram convertidos em ângulos, de 1° (dia 01 de janeiro) a 360° (dia 31 de dezembro), conforme a data média de coleta no campo dos dados fenológicos (dia 20 de cada mês). A data média ou ângulo médio corresponde à época do ano ao redor da qual as datas de determinada fenofase ocorreram para a maioria das espécies (Morellato *et al.* 1989). O teste de Rayleigh (p) determina a significância do ângulo médio e o vetor r pode variar de 0 (quando a atividade fenológica é distribuída uniformemente ao longo do ano) até 1 (quando a atividade fenológica se concentra ao redor de uma única data ou época do ano; Zar 1996). Somente as datas médias com $r > 0,24$ foram consideradas significativas após avaliação do histograma de distribuição circular para cada fenofase. Quando o ângulo médio foi significativo no teste de Rayleigh, o padrão foi considerado sazonal (Morellato *et al.* 2000), e o teste de Watson-Williams

(F) foi aplicado para comparar o ângulo médio das fenofases e determinar se os ambientes e estratos exibem o mesmo padrão sazonal ou ângulo médio a (Zar 1996). Para mais detalhes sobre o método, veja Zar (1996) Morellato *et al.* (2000, 2009). Em todos os testes para sazonalidade foram consideradas tanto as espécies com um ciclo a cada ano (anual) como também as espécies que apresentaram no máximo dois ciclos por ano (sub-anuais), visando verificar o padrão da comunidade como um todo, sem excluir espécies das análises. As análises foram conduzidas considerando os três anos combinados, sendo considerada a soma das datas das espécies em todos os anos. Possivelmente devido a esta metodologia diferenciada da utilizada por Morellato *et al.* (2000), todas as datas médias calculadas no teste de Rayleigh apresentaram baixa concentração de espécies ao redor das mesmas e o teste de Watson-Williams apontou que a grande maioria das comparações realizadas podem ser irreais devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme ao longo do ano).

De forma complementar ao teste de sazonalidade, a correlação de Spearman foi utilizada para verificar se os ambientes exibem padrões fenológicos (forma de ocorrência das fenofases ao longo do ano) similares ou correlacionados (correlações positivas significativas) quanto às proporções de espécies nas fenofases ao longo do estudo na comunidade e estratos verticais da floresta (N = 36 meses em todos os casos). Este teste também verificou se os padrões fenológicos são similares entre borda natural e interior nas 16 espécies selecionadas, considerando as proporções de indivíduos nas fenofases a cada mês (N = 36). O teste pareado de Wilcoxon foi utilizado para verificar se a proporção de espécies nas fenofases ao longo do estudo diferiu significativamente entre a borda natural e interior, tanto em nível de comunidade como nos estratos da floresta (N = 36 meses em todos os casos).

Para uma avaliação exploratória da quantidade de estruturas reprodutivas produzidas pelas 16 espécies selecionadas ao longo do período analisado (18 a 24 meses, dependendo da espécie), foi feita uma média mensal da produção total de estruturas dos indivíduos (botões, flores, frutos imaturos e maduros) pelo número de indivíduos que estavam produzindo a cada mês, portanto, os indivíduos não produtivos foram desconsiderados. Também foi contabilizado o pico de produtividade de cada indivíduo nos dois ambientes a cada ciclo reprodutivo (representa cada ciclo completo deste a formação dos botões até o amadurecimento dos frutos). Este pico foi utilizado, ao invés da soma da produção do indivíduo a cada ciclo, para que os botões e frutos que permanecessem na planta por mais de um mês não fossem considerados repetidamente no cálculo da produção total. No caso das flores, em nenhuma espécie as mesmas permaneceram por tanto tempo nas plantas, mas optou-se por padronizar a fenofase com as outras e por isso foi considerado o pico de produção de flores. Devido aos poucos dados disponíveis para análise estatística mais específica, os ambientes foram comparados apenas pela média aritmética e desvio padrão da

produção por ciclo reprodutivo em cada espécie (os indivíduos não reprodutivos foram desconsiderados). Esta análise foi realizada independente dos anos, de modo que os dados obtidos para cada espécie podem incluir um ou dois ciclos reprodutivos. Visando utilizar amostras de indivíduos similares entre os ambientes, nas duas espécies dióicas avaliadas os indivíduos com sexo indeterminado foram excluídos da análise. Na espécie distílica *Psychotria nuda* (Rubiaceae), os indivíduos com morfo floral indeterminado foram excluídos e devido à grande variação de tamanho dos indivíduos, o número inicial foi reduzido de 38 para 22 na borda natural e de 63 para 22 no interior, sendo 11 de cada morfo floral em cada ambiente. Em *Piper* cf. *permucronatum* (Piperaceae), foram contadas as inflorescências e infrutescências produzidas devido à dificuldade de individualização das estruturas reprodutivas em cada uma. Em *Mabea piriri* (Euphorbiaceae), devido ao tamanho diminuto de botões e flores, foram contabilizadas as inflorescências, mas na frutificação cada fruto foi contado separadamente. Em *Mollinedia oligantha* (Monimiaceae) foram contados os frutos independentemente do número de frutículos apresentados.

Resultados

Variáveis ambientais – A porcentagem média de abertura do dossel na estação superúmida foi de $18,86 \pm 3,07$ na borda natural (variando de 13,62 a 29,22%) e $17,66 \pm 2,92$ no interior da floresta (variando de 11,24 a 26,44%), enquanto na estação úmida a média foi de $18,96 \pm 3,41$ na borda (variando de 12,58 a 29,34%) e $16,56 \pm 2,75$ no interior (variando de 11,11 a 26,70%). A borda natural apresentou valores significativamente maiores de porcentagem de abertura do dossel nas duas estações avaliadas em relação ao interior da floresta (Figura 2). As transecções diferiram entre si quanto à abertura do dossel dentro de cada ambiente; na borda natural as mais iluminadas foram B₁, C₁, F₂ e G₁ e as mais sombreadas B₂ e G₂ (Figura 3), enquanto no interior as transecções I e N foram as mais iluminadas e J e L as mais sombreadas (Figura 3). Em quatro das sete transecções da borda natural o lado 1 (margem direita do rio) apresentou percentual significativamente maior de abertura do dossel que o lado 2 (transecções B, C, D e G, testes de Mann-Whitney, $p < 0,02$); nas outras três transecções não houve diferença significativa entre os lados ($p > 0,29$; Figura 3).

A Análise de Componentes Principais (PCA) para as variáveis ambientais extraiu três principais componentes de variação que juntos somaram 71,9% da variabilidade do conjunto de dados. O componente I contribuiu com 36,0% da variância (autovalor = 5,42), o componente II com 19,0% (autovalor = 2,85) e o componente III com 16,7% (autovalor = 2,51). A PCA mostrou que as transecções localizadas na borda natural formaram um grupo consistente, estando alta e positivamente relacionadas à quantidade de areia total e fósforo disponível (PResina), enquanto as transecções do interior não formaram um grupo distinto no diagrama (Figura 4). Foram calculadas

outras duas PCAs, uma somente com as variáveis físicas do solo e outra somente com as variáveis químicas, e embora ambas tenham apresentado padrão de agrupamento semelhante ao observado na Figura 4, as características físicas do solo foram as que mais determinaram a separação dos ambientes entre si.

Dentre os 22 parâmetros físicos e químicos do solo avaliados, em 14 foi detectada diferença significativa entre os ambientes (Tabela 3). A borda natural apresentou valores significativamente maiores de areia grossa, areia fina, areia total, fósforo disponível (PResina), pH e potássio, enquanto o interior apresentou maiores valores de argila, silte, matéria orgânica, acidez potencial (H+Al), (capacidade de troca catiônica (CTC), enxofre, cobre e ferro (Tabela 3). Com base no estudo de Raij *et al.* (1996), tanto os solos da borda natural como os do interior podem ser considerados muito ácidos (pH em torno de 3,8-5,2) e apresentam valores muito baixos de saturação por bases (V), baixos de magnésio e cobre, de baixo a médios de zinco e cálcio, médios de matéria orgânica e CTC e muito altos de manganês e ferro. A borda natural apresentou valores de baixo a médios de boro e potássio, enquanto no interior os valores de potássio foram muito baixos e de médio a altos para o boro. Com respeito ao fósforo disponível, o interior apresentou valores de baixos a médios e a borda natural valores de médio a altos. Apesar de terem sido detectadas muitas diferenças significativas entre os ambientes, estas podem não ser relevantes para a avaliação da fertilidade do solo e conseqüentemente para a nutrição e sustentação das plantas.

Dois estudos florísticos desenvolvidos na área de estudo, Sanchez *et al.* (1999) nas margens do rio da Fazenda e com várias áreas amostradas coincidentes com as do presente estudo, e Campos (2008), em parcela de 100 m² que engloba parte das transecções K e L (interior) e proximidades da transecção E₁ (borda) classificaram os solos como Cambissolos Háplicos. Na classificação da Embrapa (1999), os Cambissolos são constituídos por material mineral e possuem características muito variáveis de um local para o outro, podendo ter drenagem boa ou imperfeita, ser rasos ou profundos, ácidos ou alcalinos, e apresentar baixa ou alta saturação por bases.

Fenologia comparativa entre a borda natural e interior da floresta – Ao longo do estudo, 65 espécies (68,4%) floresceram e frutificaram tanto na borda natural como no interior, nove (9,5%) somente na borda, três (3,1%) somente no interior, nove floresceram/frutificaram na borda e apenas floresceram no interior (9,5%, inclusas três espécies do interior representadas somente por indivíduos masculinos), uma espécie (1,0%) floresceu somente na borda e uma (1,0%) somente no interior, e sete (7,4%) não floresceram e frutificaram em nenhum dos ambientes. Na borda natural as maiores porcentagens de espécies com botão ocorreram em novembro nos três anos de estudo e no interior em novembro e dezembro, e as com antese em dezembro e janeiro, de forma semelhante entre os ambientes, sendo que todos os picos destas fenofases ocorreram na estação superúmida (Figura 5).

Nos dois ambientes ocorreu um leve aumento no número de espécies produzindo botões e flores nos meses de maio e junho, durante a estação úmida, de forma pouco mais acentuada na borda (Figura 5). Os padrões fenológicos de botão e antese foram semelhantes entre os ambientes ao longo do ano (teste de Spearman, $r_s = 0,90$ e $r_s = 0,84$, respectivamente, $p < 0,001$). As datas médias de início de botão (novembro) e antese (dezembro) foram significativas tanto na borda como no interior da floresta, mostrando padrão levemente sazonal na estação superúmida (Tabela 4). A concentração de espécies ao redor das datas médias foi baixa, com $r < 0,28$, e o teste de Watson-Williams assinalou que as datas médias de botão e antese não diferiram significativamente entre os ambientes, sendo praticamente idênticas (Tabela 4).

Tanto na borda natural como no interior da floresta as maiores proporções de espécies com frutos imaturos ocorreram no meio da estação superúmida, entre janeiro e março (Figura 5). A produção de frutos maduros ocorreu distribuída ao longo do estudo, com pequena elevação na porcentagem de espécies na estação úmida, entre os meses de junho e agosto na borda natural e março e agosto no interior da floresta (Figura 5). Em ambas as fenofases, os padrões foram similares entre os ambientes ($r_s = 0,86$ e $r_s = 0,63$, respectivamente, $p < 0,001$). Somente as datas médias de início de fruto imaturo foram levemente sazonais, com baixa concentração de espécies ao redor das datas médias ($r = 0,24$), ocorrendo em janeiro e sem diferença significativa entre os ambientes (Tabela 4).

As maiores porcentagens de espécies com brotamento ocorreram entre dezembro e janeiro na borda natural e entre novembro e janeiro no interior da floresta, enquanto a queda foliar ocorreu de forma distribuída ao longo dos anos estudados, com leve aumento na estação superúmida especialmente no interior da floresta (Figura 5). Os padrões de mudança foliar foram similares entre os ambientes ($r_s = 0,94$ para brotamento e $r_s = 0,90$ para queda foliar, $p < 0,001$). As datas médias de início de brotamento foram significativas nos dois ambientes, mas com baixa concentração de espécies ($r < 0,34$; Tabela 4) e as de queda foliar não foram significativas. Tanto na borda natural como no interior da floresta, as datas médias de início de brotamento ocorreram em outubro, um mês antes do início da floração, sem diferença significativa entre os ambientes (Tabela 4).

Embora os padrões fenológicos (resultados do teste de Spearman) tenham sido similares entre os ambientes em todas as fenofases, a borda natural apresentou proporções de espécies significativamente maiores ($p < 0,001$) que o interior nas fenofases botão (teste de Wilcoxon: $Z = 4,16$), antese ($Z = 4,19$), fruto imaturo ($Z = 5,23$), fruto maduro ($Z = 5,20$) e queda foliar ($Z = 4,82$), e não diferiu deste na fenofase brotamento ($Z = 1,67$; $p = 0,09$).

Fenologia comparativa entre a borda natural e interior por estratos: O estrato dossel/emergentes – Nos três anos estudados as maiores porcentagens de espécies do dossel/emergentes com botões e

flores ocorreram na primeira metade da estação superúmida (Figura 6). Os picos de botão ocorreram primeiro no interior, em outubro e novembro e depois na borda natural, em novembro e dezembro, enquanto os picos de antese ocorreram em dezembro e janeiro no interior, e entre novembro e janeiro na borda natural (Figura 6). Ocorreu também um aumento na proporção de espécies nas fenofases da floração entre os meses de maio e julho, de forma bem mais marcante na borda natural. Nesta época, florescem espécies como *Chrysophyllum flexuosum* (Sapotaceae), *Rustia formosa* (Rubiaceae), *Mabea piriri* (Euphorbiaceae) e *Cryptocarya saligna* (Lauraceae), as quais provavelmente impulsionearam o pico secundário da floração. As datas médias de início de botão e antese das espécies foram pouco sazonais tanto na borda natural como no interior da floresta (Tabela 5), apresentando baixa concentração de espécies ao redor das datas médias ($r < 0,34$). Os ambientes não diferiram significativamente quanto às datas médias de início de botão e antese, que ocorreram no início e fim de novembro, respectivamente (teste de Watson-Williams, $p = 0,79$).

Na borda natural as maiores proporções de espécies do dossel/emergentes com frutos imaturos ocorreram em duas épocas distintas do ano, uma na estação úmida, entre junho e agosto, e outra na estação superúmida, em fevereiro e março, apresentando padrão bimodal de ocorrência (Figura 6). No interior, a maior produção de frutos imaturos ocorreu na segunda metade da estação superúmida, principalmente no mês de fevereiro (Figura 6). Entre junho e agosto, *Eugenia monosperma* (Myrtaceae), *Couepia venosa* (Chrysobalanaceae) e *Cryptocarya mandioccana* (Lauraceae) produziram frutos imaturos na borda natural, mas não no interior e podem ter influenciado o padrão bimodal da fenofase neste ambiente. Na fenofase fruto maduro, as maiores porcentagens de espécies ocorreram principalmente em agosto e setembro na borda natural e dezembro no interior, com espécies diferentes contribuindo para o padrão fenológico em cada ambiente (Figura 6). Em quase todos os meses do estudo mais espécies produziram frutos imaturos e maduros na borda que no interior da floresta. As datas médias de início das fenofases da frutificação não foram sazonais nos dois ambientes (Tabela 5).

A produção de folhas novas nas espécies do dossel/emergentes foi mais intensa na estação superúmida, entre dezembro e fevereiro, variando pouco entre a borda natural e interior da floresta (Figura 6). As datas médias de início de brotamento foram sazonais, no mês de outubro, e não diferiram significativamente entre os ambientes, apresentando concentração de espécies mais elevada que a reprodução (Tabela 5; teste de Watson-Williams com $p = 0,09$). A queda foliar neste estrato não apresentou picos evidentes, variando entre os anos estudados, com pequenos aumentos nas porcentagens de espécies na estação superúmida, sendo que no ano 1 também houve um aumento na estação úmida (Figura 6). A data média de início de queda foliar não foi significativa em ambos os ambientes (Tabela 5).

As espécies do dossel/emergentes apresentaram a mesma tendência ($p < 0,01$) entre a borda natural e interior no padrão de ocorrência de todas as fenofases: botão ($r_s = 0,45$), antese ($r_s = 0,50$), fruto imaturo ($r_s = 0,47$), fruto maduro ($r_s = 0,43$), brotamento ($r_s = 0,90$) e queda foliar ($r_s = 0,77$). Mas ao longo do ano, a borda natural apresentou as maiores proporções significativas de espécies nas fenofases que o interior (botão: $Z = 2,15$ e $p = 0,03$; antese: $Z = 2,83$ e $p < 0,01$; fruto imaturo: $Z = 4,66$ e $p < 0,01$; fruto maduro: $Z = 4,93$ e $p < 0,01$; queda foliar: $Z = 3,90$ e $p < 0,01$) e não diferiu deste na fenofase brotamento ($Z = 0,09$ e $p = 0,92$; Figura 6).

O estrato sub-bosque – No sub-bosque, as maiores porcentagens de espécies com botão e antese ocorreram entre novembro e janeiro tanto na borda natural como no interior, com datas médias de início levemente sazonais nos mesmos meses com baixa concentração de espécies ao redor das datas médias ($r < 0,30$; Figura 7, Tabela 5). Um segundo e menor pico de produção de botões e flores ocorreu em maio e junho na estação úmida em ambos os ambientes, impulsionado principalmente por espécies como *Faramea picinguabae* (Rubiaceae), *Guapira nitida* (Nyctaginaceae), *Chrysophyllum flexuosum* (Sapotaceae), *Psychotria leitana* (Rubiaceae) e *Geonoma pauciflora* (Arecaceae). Na maioria dos meses observados mais espécies produziram botões e flores na borda natural em relação ao interior. O teste de Watson-Williams apontou que borda natural e interior não diferiram significativamente quanto às datas de início das fenofases da floração no sub-bosque ($p = 0,32$ para botão e $p = 0,30$ para antese).

A produção de frutos imaturos no sub-bosque foi mais intensa a partir da metade da estação superúmida, entre janeiro e abril, com padrão semelhante entre a borda natural e interior da floresta (Figura 7). As maiores proporções de espécies com frutos maduros ocorreram durante a estação úmida, entre junho e agosto na borda natural e entre abril e julho no interior (Figura 7). Em praticamente todos os meses estudados mais espécies frutificaram na borda. O teste para sazonalidade mostrou que somente as datas médias de início de fruto imaturo foram levemente sazonais nos dois ambientes analisados, com baixa concentração de espécies ao redor das datas médias ($r < 0,26$; Tabela 5), ocorrendo no final de janeiro e início de fevereiro e sem diferença significativa entre os ambientes (teste de Watson-Williams, $p = 0,08$).

As maiores proporções de espécies do sub-bosque com brotamento ocorreram entre novembro e janeiro tanto na borda natural como no interior da floresta, enquanto a fenofase queda foliar ocorreu de forma mais distribuída ao longo do ano, com pequeno aumento nas proporções de espécies na estação superúmida (Figura 7). As datas médias de início de brotamento foram sazonais nos dois ambientes estudados e não diferiram entre eles no teste de Watson-Williams (Tabela 5, $p = 0,15$). Tanto na borda natural como no interior a queda foliar não foi sazonal (Tabela 5).

Os padrões fenológicos das espécies do sub-bosque foram semelhantes ($p < 0,001$) entre a borda natural e interior em todas as fenofases reprodutivas e vegetativas: botão e antese ($r_s = 0,81$), fruto imaturo ($r_s = 0,83$), fruto maduro ($r_s = 0,65$), brotamento ($r_s = 0,93$) e queda foliar ($r_s = 0,89$). Ao longo do ano, a borda natural apresentou significativamente maior proporção de espécies nas fenofases observadas que o interior (botão: $Z = 3,52$ e $p < 0,01$; antese: $Z = 4,09$ e $p < 0,01$; fruto imaturo: $Z = 5,23$ e $p < 0,01$; fruto maduro: $Z = 5,01$ e $p < 0,01$; brotamento: $Z = 2,21$ e $p = 0,03$; queda foliar: $Z = 4,93$ e $p < 0,01$; Figura 7).

O estrato herbáceo/arbustivo – No estrato herbáceo/arbustivo, as fenofases botão e antese ocorreram de forma muito irregular ao longo do ano na borda natural, enquanto no interior as maiores porcentagens de espécies com botões ocorreram em setembro e outubro, e com flores abertas entre setembro e dezembro (Figura 8). Nestes períodos floresceram a maioria dos indivíduos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* e *Margaritopsis astrellantha* (Rubiaceae), *Piper* cf. *permucronatum* (Piperaceae) e *Herpetacanthus rubiginosus* (Acanthaceae). As datas médias de início de botão e antese foram sazonais somente no interior da floresta, ocorrendo no final de outubro e início de novembro, respectivamente (Tabela 5).

Tanto na borda natural como no interior a frutificação das espécies do estrato herbáceo/arbustivo ocorreu mais concentrada na estação superúmida, com maiores porcentagens de espécies com fruto imaturo entre novembro e fevereiro e com fruto maduro de fevereiro a abril (Figura 8). O teste para sazonalidade mostrou que as datas médias de início de fruto imaturo na borda natural não foram sazonais enquanto as datas de fruto imaturo no interior e fruto maduro nos dois ambientes foram sazonais (Tabela 5). A concentração de espécies ao redor das datas médias de fruto maduro foram as mais altas encontradas nas análises ($r < 0,58$). O teste de Watson-Williams ($p = 0,97$) assinalou que as datas médias de início de fruto maduro não diferiram significativamente entre os dois ambientes estudados, ocorrendo no dia 26/fevereiro em ambos.

O brotamento das espécies do estrato herbáceo/arbustivo ocorreu com maior intensidade na estação superúmida, com maiores porcentagens de espécies entre novembro e fevereiro nos dois ambientes (Figura 8). A queda foliar ocorreu de forma bastante irregular na borda natural, enquanto no interior ocorreu pequeno aumento na proporção de espécies na fenofase no final da estação superúmida (Figura 8). As datas médias de início de brotamento foram significativas nos dois ambientes e não diferiram significativamente entre eles (teste de Watson-Williams, $p = 0,14$), enquanto na queda foliar somente a data média do interior foi significativa, ocorrendo em fevereiro (Tabela 5).

As espécies do estrato herbáceo/arbustivo apresentaram a mesma tendência fenológica ($p < 0,01$) entre a borda natural e interior no padrão de antese ($r_s = 0,46$), fruto imaturo ($r_s = 0,52$), fruto

maduro ($r_s = 0,73$), brotamento ($r_s = 0,85$) e queda foliar ($r_s = 0,53$) e diferiram entre os ambientes na fenofase botão ($r_s = 0,19$; $p = 0,26$). Ao longo do ano, borda natural e interior não diferiram significativamente quanto às proporções de espécies em todas as fenofases (botão: $Z = 1,00$ e $p < 0,32$; antese: $Z = 0,75$ e $p = 0,45$; fruto imaturo: $Z = 1,01$ e $p = 0,31$; fruto maduro: $Z = 1,99$ e $p = 0,05$; brotamento: $Z = 0,98$ e $p = 0,33$) com exceção da queda foliar, que apresentou maior proporção de espécies na borda ($Z = 5,23$ e $p < 0,001$; Figura 8).

Comparação fenológica qualitativa e quantitativa entre borda natural e interior em 16 espécies

A árvore hermafrodita *Rollinia sericea* (Annonaceae, Apêndice 1), pertencente ao estrato dossel, apresentou padrões fenológicos similares entre borda natural do rio da Fazenda e interior da floresta, com significativas maiores porcentagens de indivíduos nas fenofases na borda natural (Figura 9A, Tabela 6). A floração ocorreu na transição da estação úmida para a superúmida, com maior intensidade entre setembro e novembro, e a frutificação durante a estação superúmida, com pico de fruto imaturo entre outubro e novembro e de fruto maduro em janeiro e fevereiro. O brotamento foi mais intenso na estação superúmida e a queda foliar ocorreu ao longo do ano, com a espécie perdendo algumas folhas a cada mês (Figura 9A). Em alguns indivíduos da borda natural, lagartas de lepidópteros predaram todas as folhas da copa, especialmente entre outubro e dezembro, desencadeando rebrotamento intenso das plantas até a recuperação total da copa, não havendo efeito negativo aparente da herbivoria na frutificação em curso. A quantidade média mensal e por ciclo reprodutivo de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo foram sempre maiores nos indivíduos da borda natural ((Figura 9B, Tabela 7).

Em *Sloanea guianensis* (Apêndice 1), árvore hermafrodita da família Elaeocarpaceae, a copa da maioria dos indivíduos foi emergente, sendo alguns dos mais altos amostrados no estudo fenológico da comunidade vegetal de Picinguaba. A espécie apresentou padrão reprodutivo supra-anual, florescendo e frutificando de dois em dois anos, com padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos significativamente similares entre a borda natural e interior (Figura 10A, Tabela 6A). O pico de indivíduos com botões e flores ocorreu em julho e agosto, no meio da estação úmida, o de frutos imaturos entre setembro e novembro, e o de frutos maduros entre novembro e janeiro, durante a estação superúmida (Figura 10A). O brotamento foi mais intenso durante a estação superúmida e a queda foliar ocorreu continuamente ao longo do estudo. Nas fenofases fruto imaturo e queda foliar o interior apresentou significativa maior proporção de indivíduos, e nas outras fenofases não foi detectada diferença entre os ambientes (Tabela 6B). Os indivíduos da borda natural produziram em média maior quantidade de estruturas reprodutivas ao longo dos meses estudados e também quanto à produção média por ciclo reprodutivo (Figura 10B, Tabela 7). A fenofase fruto maduro não foi quantificada, pois ocorreu após o encerramento das contagens, mas é

presumível que siga os resultados obtidos para os frutos imaturos, já que aparentemente quase todos os frutos produzidos completam sua maturação.

A copa dos indivíduos de *Syagrus pseudococos*, espécie monóica da família Arecaceae (Apêndice 1), chega até 19 m de altura, sendo que dos seis indivíduos deste estudo, três apresentaram copa emergente e os outros três copa junto às outras plantas do dossel. As fenofases apresentaram os mesmos padrões de ocorrência entre os ambientes, mas com maior proporção de indivíduos nas fenofases reprodutivas no interior e se estendendo até três meses mais do que na borda natural (Figura 11A, Tabela 6). As maiores porcentagens de indivíduos nas fenofases da floração ocorreram entre fevereiro e junho, na transição da estação superúmida para a úmida e o pico de produção de frutos maduros ocorreu entre outubro e dezembro na estação superúmida, com longo tempo de desenvolvimento dos frutos imaturos, de oito a dez meses (Figura 11A). O brotamento ocorreu ao longo do ano em todos os indivíduos (100%) e a queda foliar ocorreu de forma irregular (Figura 11A). A quantidade média mensal e por ciclo reprodutivo de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo foram maiores na borda natural para a fenofase botão, e no interior para antese, frutos imaturos e maduros (Figura 11B, Tabela 7). Os indivíduos do interior produziram até cinco cachos de flores/frutos por ciclo reprodutivo, mas o número de estruturas por cacho geralmente foi menor que na borda, onde foi registrado no máximo três cachos por copa.

Em *Eugenia magnifica* (= *mosenii*), árvore hermafrodita da família Myrtaceae (Apêndice 1) presente tanto no sub-bosque como no dossel da floresta de Picinguaba, a fenologia dos indivíduos foi significativamente similar entre a borda natural e interior da floresta, com exceção de fruto maduro e queda foliar (Figura 12A, Tabela 6A). A proporção de indivíduos nas fenofases não diferiu significativamente entre os ambientes, com exceção de fruto imaturo que foi maior na borda natural (Tabela 6B). A floração ocorreu na primeira metade da estação superúmida, e os frutos imaturos se desenvolveram por até sete meses amadurecendo no meio da estação úmida, principalmente no mês de julho (Figura 12A). Os frutos maduros foram produzidos na mesma época, mas somente no ano 1 de forma concomitante entre borda natural e interior (Figura 12A). Ao longo dos meses e por ciclo reprodutivo a quantidade média de botões e flores produzidos por indivíduo foi maior no interior e um pouco maior na borda natural nas fenofases da frutificação (Figura 12B, Tabela 7).

O comportamento fenológico de *Mabea piriri* (Euphorbiaceae, Apêndice 1), árvore monóica ocorrente tanto no sub-bosque como no dossel em Picinguaba e que produz inflorescências com flores unissexuais (geralmente quatro pistiladas – femininas + 209 estaminadas – masculinas por inflorescência), foi significativamente similar entre os ambientes estudados (Figura 13A, Tabela 6A). A proporção de indivíduos nas fenofases ao longo do estudo não diferiu entre borda natural e interior, exceto para brotamento que foi maior na borda (Tabela 6B). A floração ocorreu durante a

estação úmida, com maiores porcentagens de indivíduos com botão e antese entre junho e setembro, de fruto imaturo entre agosto e outubro e de fruto maduro entre outubro e dezembro. A produção de folhas novas e a perda de folhas velhas ocorreram intensamente na estação superúmida juntamente com a produção de frutos maduros (Figura 13A). A quantidade média de inflorescências com botões e flores produzidas por indivíduo a cada mês e por ciclo reprodutivo foi um pouco maior na borda natural do que o interior e, quanto à produção de frutos imaturos e maduros, foi muito maior na borda que no interior (Figura 13B, Tabela 7).

Na arvoreta dióica do sub-bosque *Cabralea canjerana* subsp. *canjerana* (Meliaceae, Apêndice 1), as fenofases da floração e fruto imaturo apresentaram padrão significativamente similar entre a borda natural e interior, mas com a produção iniciando de um a dois meses antes na borda; nas fenofases vegetativas e fruto maduro o padrão diferiu entre os ambientes (Figura 14A, Tabela 6A). A proporção de indivíduos nas fenofases a cada mês foi significativamente maior na borda natural, exceto na antese que não apresentou diferença entre os ambientes (Tabela 6B). A floração ocorreu na transição entre a estação úmida e a superúmida, com os frutos imaturos se desenvolvendo por até nove meses e vindo a amadurecer no início da estação úmida seguinte (Figura 14A). Na borda natural os frutos maduros foram produzidos por mais tempo que no interior, de um a dois meses, e no interior os indivíduos apresentaram menos brotamento e queda foliar que na borda (Figura 14A). Os frutos maduros são deiscentes e as sementes são rapidamente removidas pelos animais que acabam derrubando os frutos, o que explica a pequena quantidade de frutos maduros observada ao longo do estudo. O brotamento e queda foliar aumentaram durante a estação superúmida ocorrendo junto com a floração. Ao longo dos três anos de estudo foi observado que os indivíduos masculinos produziram mais e maiores inflorescências que os indivíduos femininos. Na borda natural os indivíduos produziram mais estruturas reprodutivas a cada mês e por ciclo reprodutivo que no interior (Figura 14B, Tabela 7).

Em *Cordia taguahyensis* (Boraginaceae, Apêndice 1), arvoreta hermafrodita comum no sub-bosque da borda natural e mais rara no interior da floresta, as fenofases reprodutivas e o brotamento apresentaram padrão fenológico significativamente similar entre os ambientes (Figura 15A, Tabela 6A). Na antese e fenofases da frutificação a borda natural apresentou significativa maior proporção de indivíduos, e não diferiu do interior nas outras fenofases (Tabela 6B). As maiores porcentagens de indivíduos nas fenofases reprodutivas ocorreram marcadamente na metade final da estação superúmida, quase sempre com maior duração na borda natural, especialmente na frutificação (Figura 15A). O brotamento foi mais intenso na estação superúmida e a perda de folhas ocorreu ao longo do ano, com leve aumento na estação superúmida. A produção média de estruturas reprodutivas por indivíduo ao longo dos meses e por ciclo reprodutivo foram maiores na borda natural (Figura 15B, Tabela 7). Apesar de muitos indivíduos da espécie estarem inclinados sobre o

solo nas margens do rio da Fazenda e serem freqüentemente afetados pelas enchentes do rio, a produção de botões, flores e frutos se manteve maior na borda natural em relação ao interior. Após o dano sofrido pelo rio, os indivíduos rapidamente recuperaram a copa parcial ou totalmente desfolhada produzindo folhas novas e até mesmo novos botões.

Em *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* (Rubiaceae, Apêndice 1), espécie hermafrodita muito comum no sub-bosque da floresta de Picinguaba, a fenologia foi praticamente idêntica entre a margem do rio da Fazenda e o interior da floresta, com floração concentrada entre novembro e fevereiro na estação superúmida, com produção de frutos imaturos a partir da metade desta estação até o amadurecimento no meio da estação úmida, entre maio e julho (Figura 16A, Tabela 6A). Na borda natural somente um indivíduo apresentou uma pequena floração fora de época no ano 2, entre maio e julho, que não resultou na formação de frutos. Em botão e queda foliar, a proporção de indivíduos ao longo dos anos foi significativamente maior na borda natural, e não diferiu entre os ambientes nas outras fenofases (Tabela 6B). O brotamento da espécie ocorreu intensamente durante a estação superúmida e a queda foliar não apresentou regularidade entre os anos. A cada mês avaliado e a cada ciclo reprodutivo os indivíduos da borda natural produziram em média mais estruturas reprodutivas que os indivíduos do interior (Figura 16B, Tabela 7).

Os padrões fenológicos de botão, antese e fruto maduro da arvoreta hermafrodita *Dahlstedtia pinnata* (Fabaceae, Apêndice 1), comum no sub-bosque dos dois ambientes estudados, foram similares entre a borda natural e interior da floresta, enquanto as outras fenofases diferiram significativamente entre os ambientes (Figura 17A, Tabela 6A). Na borda natural, com exceção de fruto maduro e queda foliar, as outras fenofases apresentaram significativa maior proporção de indivíduos (Tabela 6B). A floração ocorre de novembro a fevereiro, no meio da estação superúmida, com os indivíduos da borda produzindo mais inflorescências que os do interior a cada estação reprodutiva (Figura 17A). Independente do ambiente, a espécie produz poucos frutos e, quando isto acontece, os frutos quase sempre são alvos de predação durante seu longo período de desenvolvimento (cerca de seis meses) e raramente completam a sua maturação. O brotamento e queda foliar ocorreram ao longo do período de estudo, com aumento nas porcentagens de indivíduos nestas fenofases durante a estação superúmida somente no interior da floresta (Figura 17A). A produção média mensal e por ciclo reprodutivo de estruturas reprodutivas por indivíduo foi maior na borda natural (Figura 17B, Tabela 7).

O comportamento fenológico da arvoreta hermafrodita do sub-bosque *Eugenia magnibracteolata* (Myrtaceae, Apêndice 1) foi significativamente similar entre a borda natural e o interior da floresta nos três anos de estudo, sem diferença significativa entre ambientes na proporção de indivíduos e com todos os picos das fenofases reprodutivas e vegetativas ocorrendo na estação superúmida (exceto a queda foliar no ano 1; Figura 18A, Tabela 6). A maioria dos

indivíduos produziu botões em outubro e novembro, flores em novembro, frutos imaturos em novembro e dezembro e frutos maduros em dezembro e janeiro (Figura 18A). Ao longo dos meses e ciclos reprodutivos avaliados, os indivíduos do interior produziram em média mais estruturas reprodutivas que os da borda natural, com exceção da produção de frutos maduros por ciclo reprodutivo que foi similar entre os ambientes (Figura 18B, Tabela 7).

A palmeira arbustiva *Geonoma gamiova* (Arecaceae, Apêndice 1), que possui caules múltiplos e produz inflorescências ramificadas com flores unissexuais, apresentou floração similar e diferenças significativas nas fenofases da frutificação e vegetativas entre os ambientes estudados (Figura 19A, Tabela 6A). Com exceção da antese e brotamento, em todas as outras fenofases a borda natural apresentou significativa maior proporção de indivíduos ao longo do ano (Tabela 6B). A floração ocorreu na estação superúmida e somente na borda natural foram produzidos frutos imaturos e maduros, com aumento na porcentagem de indivíduos com frutos imaturos no final da estação superúmida e início da úmida (Figura 19A). A frutificação ocorrida ao longo do ano resultou do longo período de maturação dos frutos de *G. gamiova*. Em geral, as inflorescências apresentaram mais botões e flores nos indivíduos do interior, mas na borda natural os indivíduos produziram até duas inflorescências por caule. A quantidade média de botões e flores produzidos por indivíduo a cada mês e por ciclo reprodutivo foi maior no interior, e a produção de frutos imaturos e maduros foi maior na borda natural (Figura 19B, Tabela 7).

Em *Mollinedia oligantha* (Monimiaceae, Apêndice 1), arvoreta dióica do sub-bosque, somente os padrões fenológicos de fruto maduro e queda foliar diferiram entre os ambientes, e não ocorreu diferença significativa entre borda natural e interior quanto à proporção de indivíduos em todas as fenofases (Figura 20A, Tabela 6). As maiores porcentagens de indivíduos com botões, flores e frutos maduros ocorreram durante a estação úmida, com pico de botão e antese ocorrendo sempre um mês antes na borda natural que no interior, enquanto a fenofase fruto imaturo se estendeu 10 a 12 meses até a maturação dos frutos, quando novo ciclo reprodutivo se iniciava com a produção de novos botões e novas flores (Figura 20A). No ano 2 a produção de frutos imaturos e maduros teve maior duração na borda natural, e no ano 3 os frutos foram produzidos somente no interior (Figura 20). A quantidade média mensal e por ciclo reprodutivo de botões e flores produzidas por indivíduo foram maiores na borda natural, e na frutificação os ambientes não diferiram quanto à produção (Figura 20B, Tabela 7).

A espécie distílica *Psychotria nuda* (Rubiaceae, Apêndice 1) apresentou indivíduos adultos com tamanho de copa muito variável, ocorrendo tanto no sub-bosque como no estrato herbáceo/arbustivo de Picinguaba. Borda natural e interior da floresta apresentaram similaridade significativa na fenologia (exceto na queda foliar) e não diferiram quanto às proporções de indivíduos ao longo do estudo nas fenofases reprodutivas (Figura 21A, Tabela 6). As maiores

porcentagens de indivíduos com botões ocorreram a partir da segunda metade da estação superúmida, entre janeiro e abril, e com flores em abril e maio nos três anos estudados nos dois ambientes (Figura 21A). Os frutos imaturos se desenvolveram durante toda a estação úmida seguinte (até 10 meses) amadurecendo aos poucos durante a estação superúmida juntamente com o início de um novo ciclo reprodutivo. O brotamento ocorreu somente na estação superúmida enquanto a queda foliar foi irregular ao longo do estudo. A quantidade média mensal e por ciclo reprodutivo de botões e flores produzidos por indivíduo variou pouco entre os ambientes, havendo apenas leve aumento na produção do interior em relação à borda natural na fenofase botão (Figura 21B, Tabela 7). Na borda natural, os indivíduos produziram em média mais frutos imaturos e maduros por mês e ciclo reprodutivo do que o interior (Figura 21B, Tabela 7). Nesta espécie, elevada quantidade de frutos imaturos é abortada pouco antes de amadurecer e os frutos maduros são rapidamente removidos por animais, o que pode explicar a pequena quantidade de frutos maduros verificada ao longo do estudo. Em geral os indivíduos brevistilos produziram mais estruturas reprodutivas que os longistilos.

O comportamento fenológico dos indivíduos da herbácea hermafrodita *Besleria longimucronata* (Gesneriaceae, Apêndice 1) foi significativamente similar entre a borda natural e interior da floresta, com floração na estação úmida e frutificação na estação superúmida (Figura 22A, Tabela 6A). As maiores proporções de indivíduos em botão, fruto maduro e brotamento ocorreram no interior e de fruto imaturo na borda (Figura 22A, Tabela 6B). A fenofase botão ocorreu de maio a setembro, a antese de julho a setembro, fruto imaturo de setembro a janeiro (cerca de quatro meses de tempo de desenvolvimento) e fruto maduro de dezembro a fevereiro. O brotamento foi mais intenso na estação superúmida, especialmente na borda natural, e a queda foliar raramente foi observada. A produção média mensal e por ciclo reprodutivo de botões, flores, frutos imaturos e maduros por indivíduo foi maior no interior, onde os indivíduos possuem copas maiores (Figura 22B, Tabela 7).

Na herbácea monóica *Hypolytrum schraderianum* (Cyperaceae, Apêndice 1), os padrões fenológicos de botão e queda foliar foram similares entre os ambientes, e não diferiram nas outras fenofases (Figura 23A, Tabela 6A). A espécie floresceu nos dois ambientes estudados, mas frutificou somente nas margens do rio da Fazenda, apresentando também maior proporção de indivíduos com brotamento neste ambiente (Figura 23A, Tabela 6B). As maiores porcentagens de indivíduos com botões e flores ocorreram na estação úmida, entre abril e agosto (Figura 23A). A partir de agosto os frutos imaturos levaram de quatro a seis meses para amadurecer, com pico de frutos maduros no meio da estação superúmida, entre novembro e janeiro. O brotamento da espécie foi contínuo ao longo dos anos principalmente no interior e pouca queda foliar foi observada. A

produção média mensal e por ciclo reprodutivo de botões e flores foi maior no interior, e os frutos imaturos e maduros foram produzidos somente na borda natural (Figura 23B, Tabela 7).

A herbácea hermafrodita *Piper cf. permucronatum* (Piperaceae, Apêndice 1) apresentou padrão fenológico reprodutivo significativamente similar entre a borda natural e interior da floresta, com a maior produção de botões e flores no início da estação superúmida, principalmente em outubro e novembro, e os frutos imaturos amadurecendo até seis meses após a sua formação, com pico de frutos maduros no final da estação superúmida, entre março e maio (Figura 24A, Tabela 6A). A proporção de indivíduos nas fenofases reprodutivas não diferiu entre os ambientes, mas foi maior no interior para o brotamento e maior na borda para a queda foliar (Tabela 6B). A quantidade média mensal e por ciclo reprodutivo de inflorescências e infrutescências por indivíduo foi maior na borda natural, especialmente no ano 3 (Figura 24B, Tabela 7).

A comparação das 16 espécies selecionadas entre a borda natural do rio da Fazenda e o interior da floresta mostrou padrões fenológicos e proporções de indivíduos nas fenofases predominantemente similares entre os ambientes (Figuras 9 a 24, Tabela 6). As poucas variações fenológicas detectadas entre os ambientes foram mais freqüentes nas fenofases fruto imaturo, fruto maduro, brotamento e queda foliar, com seis espécies diferindo significativamente entre borda e interior na frutificação e nove espécies nas fenofases vegetativas. Nas fenofases reprodutivas, em seis espécies a proporção de indivíduos reprodutivos a cada mês aumentou na borda natural em duas ou mais fenofases, e em duas espécies aumentou no interior (Tabela 6B). Na borda natural três espécies apresentaram maior proporção de indivíduos com brotamento e seis espécies com queda foliar; enquanto no interior a proporção aumentou em cinco espécies no brotamento e em uma espécie na queda foliar (Tabela 6B). Em relação à quantidade média de estruturas reprodutivas produzidas mensalmente ou por ciclo reprodutivo, foram detectadas muitas variações positivas (aumento) na produção dos indivíduos localizados na borda natural (10 espécies em botão, nove em antese, 12 em fruto imaturo e 10 em fruto maduro; Figuras 9B a 24B, Tabela 7). Algumas espécies apresentaram maior quantidade média de estruturas no interior (seis espécies em botão e antese, três em fruto imaturo e duas em fruto maduro; Figuras 9B a 24B, Tabela 7).

Discussão

Variações ambientais entre borda natural e interior

A borda natural do rio da Fazenda apresentou maior abertura do dossel e, portanto, foi o ambiente mais iluminado tanto na estação superúmida como na estação úmida, característica principal das assim denominadas bordas florestais (Chazdon & Fetcher 1984, Murcia 1995). Outros estudos em ambientes florestais relatam maior luminosidade na borda comparada com o interior da

floresta (Matlack 1993, Kapos *et al.* 1997, Saunders *et al.* 1999, Gehlhausen *et al.* 2000, Delgado *et al.* 2007). As distâncias entre as margens do rio da Fazenda, que variaram de 16 a 31 metros na área em que as transecções foram demarcadas, certamente possibilitaram a maior penetração de luz lateral neste ambiente. Tanto na borda natural como no interior as transecções diferiram entre si quanto à abertura do dossel o que pode ser explicado pela heterogeneidade ambiental da floresta atlântica devido à variação no tamanho das copas, quantidade de indivíduos e orientação de cada transecção. A orientação dos ambientes pode levar a diferenças nas condições microclimáticas, principalmente quanto à luminosidade, que podem influenciar a intensidade do efeito de borda decorrente da quantidade de luz (Turton & Freiburger 1997, Reys 2008).

As transecções da borda natural formaram grupo bem definido na PCA das características edáficas, separando-se totalmente das transecções do interior, demonstrando que os solos diferem entre os ambientes estudados em Picinguaba. O baixo agrupamento das transecções do interior na PCA provavelmente ocorreu devido à disposição das transecções nesse ambiente ser mais dispersa que na borda, incluindo locais mais distantes e possível maior variabilidade entre si nas características de solo. Segundo Clark *et al.* (1998) e Sollins (1998), descontinuidades nas condições edáficas são características comuns em paisagens tropicais, variando em questão de centímetros.

Tanto os solos da borda natural como os do interior apresentaram elevada acidez, baixa saturação por bases e alta por alumínio, com o interior da floresta apresentando os solos mais ácidos, com maior quantidade de alumínio, matéria orgânica e argila que a borda natural, entre outras diferenças significativas. Em regiões de clima úmido tropical, como em Ubatuba, há uma tendência constante para laterização do solo, a qual promove a acidificação e interfere na disponibilidade de nutrientes, restringindo especialmente fósforo e cálcio, e elevando a quantidade de alumínio trocável (Wutke 1972 apud Carvalhaes 1997). O baixo pH dos solos da floresta de encosta próxima do rio da Fazenda, também verificado por Campos (2008), está de acordo com os valores citados para o litoral de São Paulo (Oliveira *et al.* 2001) até o norte do Paraná (Pinto & Marques 2003).

Em geral, os solos da área de estudo foram considerados rasos e bem drenados (Sanchez *et al.* 1999, Campos 2008), com ocorrência freqüente de afloramento de rochas e inclinação de terreno (Campos 2008). Em solos com grande quantidade de rochas, a passagem de águas pluviais ou fluviais age sobre o solo tornando-o mais arenoso e fazendo-o perder mais nutrientes por lixiviação (Campos 2008), o que poderia ser o caso das margens do rio da Fazenda. Apesar dos solos do interior terem apresentado maior CTC (capacidade de troca catiônica) e matéria orgânica, fortes indicativos de fertilidade, a sua elevada acidez potencial ($H+Al$) interfere na fixação dos nutrientes no solo, ao passo que na borda natural, os solos mais arenosos apresentaram maior quantidade de

fósforo disponível, outro indicativo importante de fertilidade do solo (Raij *et al.* 1996). Desta forma, apesar dos ambientes terem apresentando propriedades edáficas distintas entre si, as análises exploratórias empregadas no presente estudo não permitem concluir qual dos ambientes possui o solo mais fértil, pois as diferenças encontradas são pouco expressivas para a diferenciação dos mesmos quanto à fertilidade do solo.

Assim como neste estudo, Sanchez *et al.* (1999) também observaram o impacto da correnteza das inundações do rio da Fazenda na vegetação próxima das margens ao longo de seu estudo florístico em Picinguaba. No presente estudo, em apenas sete espécies um ou mais indivíduos foram afetados pelo rio, a maioria destes recuperando rapidamente as porções da copa danificadas com a produção de folhas novas e até mesmo novos botões. Este fato demonstra que nas margens do rio da Fazenda estudadas, a dinâmica do rio pouco influenciou a fenologia das espécies e, por isso, as enchentes podem ser tratadas como fator secundário e menos comum para a definição dos padrões fenológicos das espécies em Picinguaba.

Respostas fenológicas à presença de borda natural

A floração e frutificação na borda natural do rio da Fazenda e no interior da floresta apresentaram o mesmo padrão de ocorrência verificado para a comunidade vegetal de Picinguaba (veja Capítulo 1), o que não surpreende pois as 95 espécies comuns aos ambientes incluíram 76,2% dos indivíduos do estudo da comunidade. As comparações entre borda natural e interior mostraram que os padrões fenológicos e as datas de início das fenofases não diferem significativamente entre os ambientes tanto no nível de comunidade (95 espécies) como nos estratos verticais da floresta, sugerindo que as plantas de Picinguaba provavelmente toleram bem as condições ambientais diferenciadas nas margens do rio da Fazenda. No entanto, a proporção de espécies florescendo e frutificando ao longo do estudo foi quase sempre maior na borda natural, o que pode estar associado à maior luminosidade constatada nesse ambiente, como observado em outros estudos (Aizen & Feinsinger 1994a,b, D'Eça-Neves 2003).

São conhecidos apenas cinco estudos fenológicos comparativos entre borda e interior em nível de comunidade, um realizado nos Estados Unidos (Heinrich 1976), um em duas áreas de floresta semidecídua em São Paulo (D'Eça-Neves 2003), um em área de floresta atlântica de Alagoas (Cara 2006), e outros dois em uma mesma área de cerrado *sensu stricto* no interior do estado de São Paulo (Reys 2008, Camargo 2008). Heinrich (1976) comparou a fenologia de espécies lenhosas e herbáceas entre áreas pantanosas, floresta decídua e áreas com alta perturbação antrópica próximas de uma rodovia (abrangendo muitas espécies herbáceas e cerca de 30% de espécies exóticas), e verificou que as épocas de floração foram mais heterogêneas nas áreas perturbadas e diferenciadas dos outros ambientes, com maior duração em dias da floração para

herbáceas nativas na borda. D'Eça-Neves (2003) comparou a fenologia de espécies arbóreas comuns entre a borda e interior da floresta, e constatou maior número de indivíduos em floração na borda. As áreas de borda apresentaram geralmente maior número de datas médias não significativas e valores de r (concentração de espécies ao redor das datas médias) menores que o interior da floresta, assim como verificado em muitos resultados do presente estudo em Picinguaba. No entanto, de modo diverso de Picinguaba, D'Eça-Neves (2003) observou diferenças nos padrões sazonais das fenofases entre os ambientes, as quais variaram entre as duas florestas estudadas – floresta de altitude: antese semelhante e fruto maduro, brotamento e queda foliar diferenciados entre borda e interior; floresta semidecídua típica: antese e fenofases vegetativas diferentes entre os ambientes e frutificação similar. Cara (2006) também verificou maior proporção de indivíduos e espécies florescendo, frutificando e perdendo folhas na borda em comparação com duas áreas de interior (topo de vale e fundo de vale); entretanto, das 93 espécies estudadas, apenas nove ocorreram em ambos os ambientes, e a autora justificou as diferenças em função da maior quantidade de espécies pioneiras e de dossel na borda. Sendo assim, o resultado de Cara (2006) provavelmente foi determinado pela ampla variação na composição de espécies entre os ambientes avaliados.

No cerrado *sensu stricto* de Itirapina, SP, Reys (2008) não encontrou diferença significativa entre borda e interior nos padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos da comunidade composta por 123 espécies lenhosas e, na mesma comunidade, Camargo (2008) verificou que o padrão de frutificação não diferiu entre os ambientes tanto para a porcentagem de indivíduos lenhosos com frutos imaturos e maduros quanto para número e biomassa de frutos produzidos. As duas autoras sugeriram que os resultados se devem ao fato do cerrado ser uma vegetação mais aberta, onde a orientação das bordas segundo os pontos cardeais deve desempenhar maior influência na fenologia da comunidade do que propriamente a formação das mesmas.

Era esperado que a borda natural do rio da Fazenda, por ser o ambiente mais iluminado, exercesse influência marcante na fenologia das espécies do sub-bosque e principalmente do estrato herbáceo/arbustivo, uma vez que as plantas nestes estratos recebem menos luz quando inseridas no interior da floresta em comparação com as do dossel/emergentes. No entanto, a influência do rio detectada na fenologia dos estratos se revelou mais discreta, pois o padrão fenológico geral não diferiu entre os ambientes, mas na borda natural a cada mês do estudo havia maior número de espécies do sub-bosque florescendo e frutificando e mais espécies do dossel/emergentes frutificando. Isto pode representar um indício de influência positiva (maior produção de estruturas reprodutivas) da borda natural do rio da Fazenda na fenologia das plantas, principalmente na frutificação. Nas espécies do dossel, que representam o estrato superior da floresta que geralmente é contínuo com sobreposição das copas em Picinguaba, é provável que tenham maior disponibilidade

de luz quando ocorrentes na borda natural, pois a distância entre as margens do rio da Fazenda é larga o suficiente para separar as copas proporcionando maior luminosidade e conseqüentemente influenciando a produção de estruturas reprodutivas.

No estrato herbáceo/arbustivo de Picinguaba, a fenologia das plantas ocorreu de forma mais sazonal no interior da floresta do que na borda natural, onde apenas fruto maduro e brotamento foram sazonais, impossibilitando a comparação das datas de início da maioria das fenofases entre os ambientes. É provável que os padrões fenológicos não sazonais na borda natural sejam explicados pelo fato deste ambiente ser mais iluminado, o que poderia favorecer a ocorrência de mais de um ciclo reprodutivo por ano, fato verificado em algumas espécies do estrato herbáceo em Picinguaba. Considerando que as herbáceas recebem menor luminosidade em relação aos outros estratos, principalmente no interior da floresta, era esperado que essas plantas concentrassem seus períodos reprodutivos no período do ano com maior disponibilidade de luz, a estação superúmida, de modo a obter maior aproveitamento da fotossíntese, mas isto não foi verificado nas fenofases da floração dessas espécies na borda natural de Picinguaba. Os resultados da comparação fenológica dos estratos entre os ambientes confirmou as expectativas iniciais deste estudo, com a influência da borda natural ocorrendo de forma mais marcante nas espécies do sub-bosque e herbáceo/arbustivo. Não foi encontrado nenhum estudo que tenha comparado os efeitos de borda na fenologia de diferentes estratos em uma mesma floresta, havendo apenas alguns estudos abordando isoladamente espécies do dossel, do sub-bosque ou herbáceas. São raros os estudos que abordam a fenologia de herbáceas não epífitas, especialmente na floresta atlântica, e por isso mais pesquisas futuras são necessárias para compreender os padrões fenológicos dessas plantas.

O comportamento fenológico e a proporção de indivíduos nas fenofases das 16 espécies avaliadas em Picinguaba foram predominantemente similares entre a borda do rio da Fazenda e o interior da floresta, demonstrando que as condições ambientais diferenciadas desta borda natural afetam pouco a época de ocorrência das fenofases da maioria das espécies, embora neste ambiente haja probabilidade um pouco maior de encontrar indivíduos reprodutivos, principalmente com produção de frutos. Na fenofases vegetativas ocorreram mais variações fenológicas entre os ambientes que nas fenofases reprodutivas, com tendência de maior brotamento no interior e maior queda foliar na borda natural. Podemos supor que além do efeito das características químicas do solo nestas fenofases (Wielgolaski 2001, Cardoso 2009), a diferença de luminosidade e insolação entre os ambientes pode estar influenciando os resultados, pois em locais com menor disponibilidade de luz (como o interior) as plantas tenderiam a emitir mais folhas novas para aumentar sua superfície foliar e conseqüentemente a fotossíntese, enquanto em locais com muita luz (como a borda natural), as folhas tendem a possuir menor longevidade e sua senescência pode ser mais freqüente (Chabot & Hicks 1982, Sims & Pearcy 1992, Valladares *et al.* 2000).

Apesar de a fenologia ter variado pouco entre os ambientes, a quantidade média de estruturas reprodutivas produzidas por mês e por ciclo reprodutivo na maioria das espécies foi maior na borda natural (nove espécies – 56,2% – produziram mais botões/flores, e 10 espécies – 62,5% – mais frutos imaturos/maduros). A maior luminosidade e características diferenciadas do solo na borda natural provavelmente influenciaram a variação positiva na produção das espécies, permitindo maior alocação de recursos para a produção e desenvolvimento das estruturas reprodutivas (inflorescências, botões, flores e frutos) neste ambiente (Sperens 1997, Kato & Hiura 1999, Wielgolaski 2001, Kilkenny & Galloway 2008). Outros fatores como a quantidade e distribuição espacial dos indivíduos coespecíficos próximos, em especial dos sexos e morfos florais de espécies dióicas e distílicas devem ter influenciado a produção de estruturas reprodutivas dos indivíduos. Nas florestas tropicais os indivíduos de uma espécie vegetal podem estar localizados próximos de seus coespecíficos ou estar relativamente isolados de seus parceiros reprodutivos (Harper 1977). É fato que o grau de espaçamento pode afetar a visitação e o comportamento de forrageio dos polinizadores e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo individual (Handel 1983, Feinsinger *et al.* 1991, Kunin 1993, Agren 1996). A maior produção de frutos na borda natural de Picinguaba pode ser resultado dos efeitos diretos e indiretos da maior disponibilidade de luz neste ambiente, sendo conseqüência de maior taxa de visitação e polinização (que aumentam o sucesso reprodutivo) ou maior produção de botões/flores (Kilkenny & Galloway 2008). Em algumas espécies de Picinguaba a produção média de estruturas reprodutivas foi maior no interior (cinco espécies na floração e duas na frutificação), o que pode ser interpretado como influência negativa da presença de borda.

Dentre os poucos estudos realizados comparando a fenologia entre borda e interior em nível de população, destaca-se o de Ramos & Santos (2005), que também não encontraram variação nos padrões fenológicos de *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) entre ambientes na floresta atlântica no Rio de Janeiro, sendo o único estudo encontrado na literatura que avaliou a influência de uma borda natural (riacho) na reprodução de espécie vegetal. Em floresta amazônica de Manaus, a fenologia vegetativa e reprodutiva de 14 espécies do dossel/emergentes foi comparada entre borda e interior por Laurance *et al.* (2003); apenas quatro espécies sofreram efeito de borda nas fenofases reprodutivas, sendo que a frequência de floração foi reduzida em duas espécies, e a frutificação foi reduzida em uma espécie e aumentada em outra. Os autores não encontraram evidência de efeito da borda na produção de folhas e fizeram ressalva aos resultados gerais, alegando que muitas espécies tropicais se reproduzem supra-anualmente e que por a avaliação fenológica ter sido feita durante dois anos, as fenofases podem ter sido subestimadas. Em floresta semidecídua no Rio Grande do Sul, Alberti & Morellato (2010) observaram que os indivíduos da espécie de dossel *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) não apresentaram diferenças fenológicas entre borda e interior de

floresta. No México, Williams-Linnery (2003) também não encontrou diferenças nos padrões fenológicos de cinco espécies arbustivas de sub-bosque sob floresta com dossel decíduo e o mesmo resultado foi verificado para a árvoreta *Gymnanthes concolor* (Euphorbiaceae) em floresta semidecídua no sul do Brasil (Alberti & Morellato 2008). Em fragmento de cerrado em Itirapina, São Paulo, Athayde (2007) não encontrou diferenças significativas entre borda e interior na fenologia de *Anadenanthera falcata* e Quevedo (2007) na fenologia de duas espécies de palmeiras do estrato inferior.

A compilação dos resultados de todos os estudos sobre os efeitos de bordas naturais ou antrópicas sugere que as condições ambientais das bordas pouco influenciam a época de ocorrência das fenofases nas espécies, mas têm efeito variável entre si na quantidade de botões, flores, frutos imaturos e maduros produzidos. As respostas fenológicas das plantas às bordas podem ser neutras, positivas ou negativas dependendo da espécie e do tipo de borda estudados, e a quantificação das respostas reprodutivas é essencial para a detecção destas respostas. Entretanto, esta influência das bordas na fenologia é difícil de ser detectada ou não ocorre em nível de comunidade, sendo que os estudos em nível populacional devem ser mais adequados para a comparação entre os ambientes.

Referências bibliográficas

- Agren J. 1996. Population size, pollinator limitation and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994a. Habitat fragmentation, native insect pollinator, and feral honey bees in Argentina "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994b. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-341.
- Alberti, L.F. 2007. Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na floresta atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Alberti, L.F. & Morellato, L.P.C. 2008. Influência da abertura de trilhas antrópicas e clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 31(1): 53-59.
- Alberti, L.F. & Morellato, L.P.C. 2010. Variation on fruit production of *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) trees on the edge and interior of a semideciduous forest – a case study. *Naturalia* 33: 57-68.
- Arévalo, J.R., Delgado, J.D. & Fernández-Palacios, J.M. 2007. Variation in fleshy fruit fall composition in an island laurel forest of the Canary Islands. *Acta Oecologica* 32(2):152-160.
- Athayde, E.A. 2007. Influência da borda e do isolamento na fenologia e no sucesso reprodutivo de *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. (Fabaceae) em uma região de cerrado sensu stricto, Itirapina, São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. *In: Handbook of experimental pollination biology* (Jones, C.E. & Little, R.J., eds.). Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 394-410.
- 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.
- Campos, M.C.R. 2008. Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP. Tese de Doutorado, Unicamp, Campinas, 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.
- Carvalhaes, M. A. 1997. Florística e estrutura de mata sobre restinga na Juréia, Iguape, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Carvalho, G.H, Cianciaruso, M.V, Batalha, M.A. 2010. Plantminer: a web tool for checking and gathering plant species taxonomic information. <http://www.plantminer.com>. *Environmental Modelling and Software* 25: 815-816.
- 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.
- Chabot, B.F. & Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Clark, D.B., Clark, D.A. & Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Corbet, S.A. 1990. Pollination and the weather. *Israel Journal of Botany* 39:13-30.
- 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.
- Davies, S.J. & Ashton, P.S. 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86(12): 1786-1795

- 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.
- Delgado, J.D., Arrouyo, N.L., Arévalo, J.R. & Fernández-Palacios, J.M. 2007. Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover, and canopy height in laurel na pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and Urban Planning* 81: 328-340.
- 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.
- Embrapa (Centro Nacional de Pesquisa de Solos – Rio de Janeiro, RJ). 1999. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Brasília: Embrapa Produção da Informação; Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 412p.
- Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-511.
- Feinsinger, P., Tiebout, H.M., & Young, B.E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72: 1953-1963.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- 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.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA) version 2.0 – user manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- 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.
- Gehlhausen, S.M. Schwartz, M.W. & Augspurger, C.K. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147: 21-35.
- Handel, S.N. 1983. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. *Pollination Biology*, L. Real, New York, pp. 163-211.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, NY, USA. 892p.
- Harris, L.D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2: 330-332.
- 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.

- James, S.E., Pärtel, M., Wilson, S.D. & Peltzer, D.A. 2003. Temporal heterogeneity of soil moisture in grassland and forest. *Journal of Ecology* 91(2): 234-239.
- Johnson, N.C. & Wedin, D.A. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* 7:171-182.
- Joly, C.A., Leitão-Filho, H.F. & Silva, S.M. 1991. O patrimônio florístico. *In: Mata Atlântica* (Fundação SOS Mata Atlântica, org.). Editora Index, Rio de Janeiro, pp. 97-107.
- 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., Wandelli, E. Camargo, J.L. & Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environmental and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. *In: Tropical forest remnants* (W.F. Laurance & R.O. Bierregaard, eds.). Chicago University Press, Chicago, pp. 33-44.
- 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.
- Kato, E. & Hiura, Y. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Stiracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86(4): 495-501.
- Kilkenny, F.F. & Galloway, L.F. 2008. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia* 155: 247-255.
- Köppen, W. 1948. *Climatología – con un estudio de los climas de la Tierra*. México: Fondo de Cultura Económica, 478 p.
- Kovach, W.L. 2004. Oriana for Windows – version 2.02. Kovach Computer Services, Wales, U.K..
- Krishnan, R.M. 2004. Reproductive phenology of endemic understory assemblage in a wet forest of the Western Ghats, south India. *Flora* 199: 351-359.
- Kunin, W.E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behaviour effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- 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., 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.
- Leigh, E. G. 1998. Forest fragmentation: another perspective. *Tree* 13(2): 75.
- 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.
- Machado, E.L.M., Oliveira-Filho, A.T., Van Den Berg, E., Carvalho, W.A.C., Souza, J.S., Marques, J.J.G.S.M. & Calegário, N. 2008. Efeitos do substrato, bordas e proximidade espacial na estrutura da comunidade arbórea de um fragmento florestal em Lavras, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 31(2): 287-302.

- 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.
- Meiners, S.J., Pickett, S.T.A., Handel, S.N. 2002. Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. *American Journal of Botany* 89: 466-471.
- Mesquita, R.C.G., Delamonica, P. & Laurance, W.F. 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- 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., Alberti, L.F. & Hudson, I. 2009. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. *In: Phenological research: methods for environmental and climate change analysis* (M. Keatley & I. Hudson, eds.). Springer, Germany, pp. 357-371.
- 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.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbusivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4): 979-988.
- 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.
- 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. 1994. 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.
- Oliveira, M. A., Grillo, A. S. & Tabarelli, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.
- Oliveira, R.J.; Mantovani, W.; Melo, M.M.R.F. 2001 Structure of the tree and shrub component of the Atlantic rain forest, Peruíbe, SP. *Acta Botanica Brasilica* 15(3): 391-412.
- 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.
- Pereira, A.R., Angelocci, L.R. & Sentelhas, P.C. 2001. Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas. Ed. Agropecuária, 478 p.
- Pinto, C.B. & Marques, R. 2003. Aporte de nutrientes por frações da serapilheira em sucessão ecológica de um ecossistema da Floresta Atlântica. *Revista Floresta* 33(3): 257-264.
- 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.
- Raij, B. Van. 1983. Avaliação da fertilidade do solo. Editora Franciscana (LAFRAME), Piracicaba.
- Raij, B. Van, Cantarella, H., Quaggio, J.A. & Furlani, A.M.C. 1996. Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo. Campinas, Instituto Agrônomo & Fundação IAC, 285p. Boletim Técnico nº 100.
- 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. 2006a. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic Forest fragment. *Biotropica* 38(3): 383-389.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2006b. Microclimate of Atlantic forest fragments: regional and local scale heterogeneity. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(6): 935-944.
- Reys, P.A.N. 2008. Estrutura e fenologia 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. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43(1): 77-86.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H.F. & César, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22(1): 31-42.

- Santos, F.R.C. 2007. Fenologia de espécies arbóreas do dossel e sub-dossel em um fragmento de mata atlântica semi-decídua em Caratinga, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.
- Saunders, D.A., Chen, J., Drummer, T.D. & Crow, T.R. 1999. Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management* 117: 17-31.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation – a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Schessl, M., Silva, W.L. & Gottsberger, G. 2008. Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rainforest in Pernambuco, Brazil. *Flora* 203: 215-228.
- 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.
- Sims, D.A. & Pearcy, R.W. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* 79: 449-455.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79(1): 23-30.
- 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.
- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation* 117: 509-519.
- Turton, S.M. & Freiburger, H.J. 1997. Edge and aspect effects in the microclimate of a small Tropical Forest remnant on the Atherton Tableland, Northeastern Australia. *In: Tropical forest remnants* (W.F. Laurance & R.O. Bierregaard, eds.). Chicago University Press, Chicago, pp. 45-54.
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K. & Pearcy, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology* 81(7): 1925-1936.
- Vasconcelos, H.L. & Luizão, F.J. 2004. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Application* 14: 884-892.
- Vidal, M.M., Pivello, V.R., Meirelles, S.T. & Metzger, J.P. 2007. Produção de serapilheira em floresta Atlântica secundária numa paisagem fragmentada (Ibiúna, SP): importância da borda e tamanho dos fragmentos *Revista Brasileira de Botânica* 30(3): 521-532.
- 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. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica* 35(1): 28-36.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 662 p.

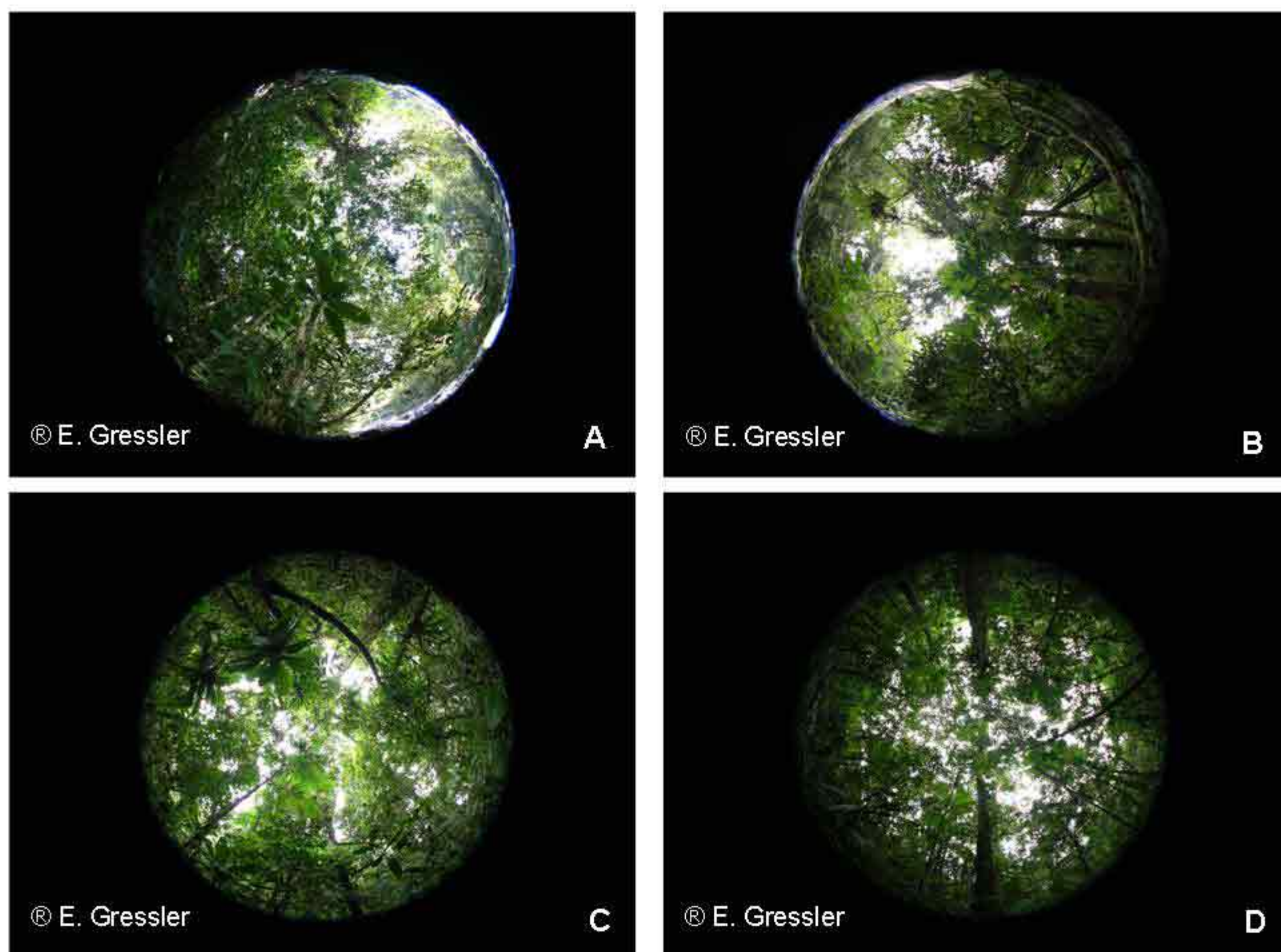


Figura 1. Exemplos de fotos hemisféricas da abertura do dossel tiradas com a câmera adaptada com lente especial. A-B. Margem do rio da Fazenda, transecções A1 e C2, respectivamente. C-D. Interior da floresta, transecções H e J, respectivamente.

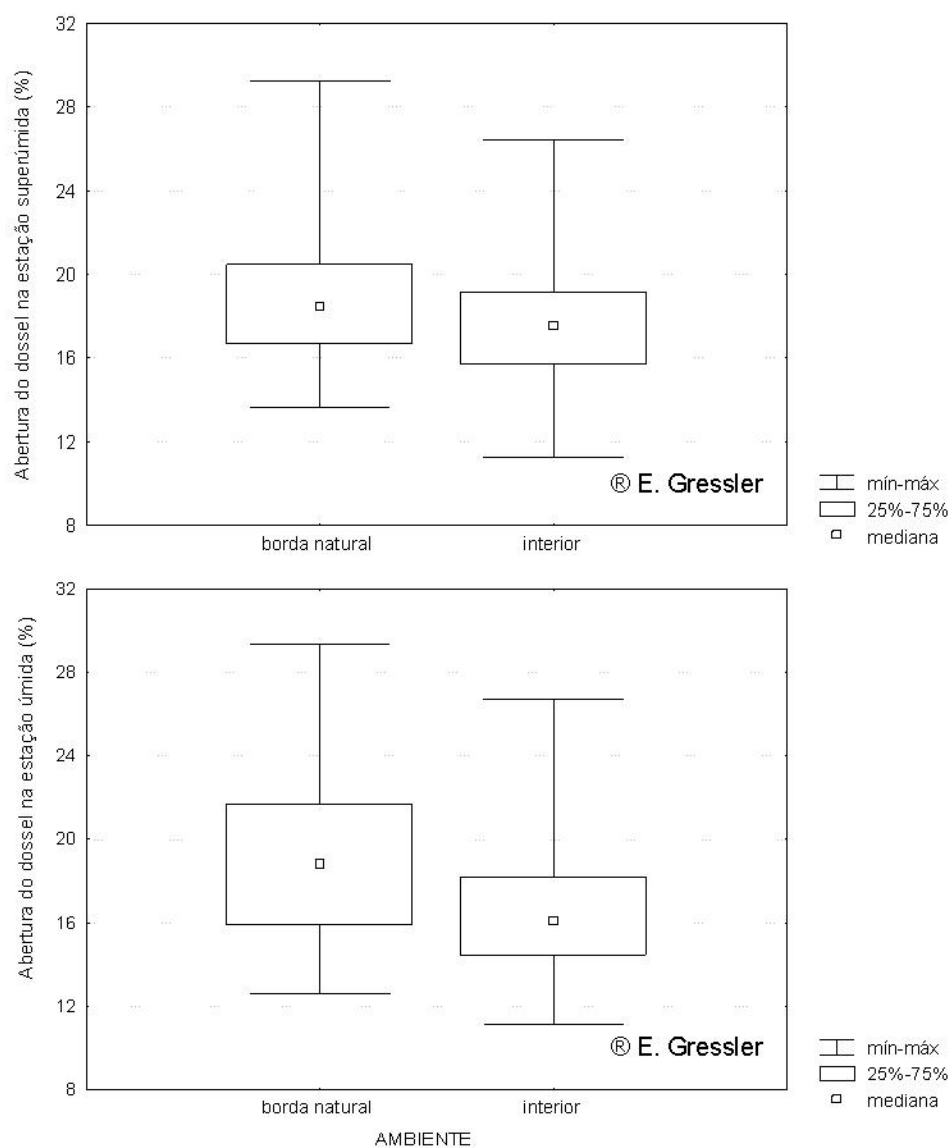


Figura 2. Boxplots da porcentagem de abertura do dossel nas duas estações do local de estudo nos dois ambientes avaliados. O teste de Mann-Whitney apontou diferença significativa entre os ambientes para as duas estações, com maior abertura do dossel na borda natural ($Z = 2,98$ e $p = 0,003$ na estação superúmida e $Z = 5,52$ e $p < 0,00001$ na estação úmida).

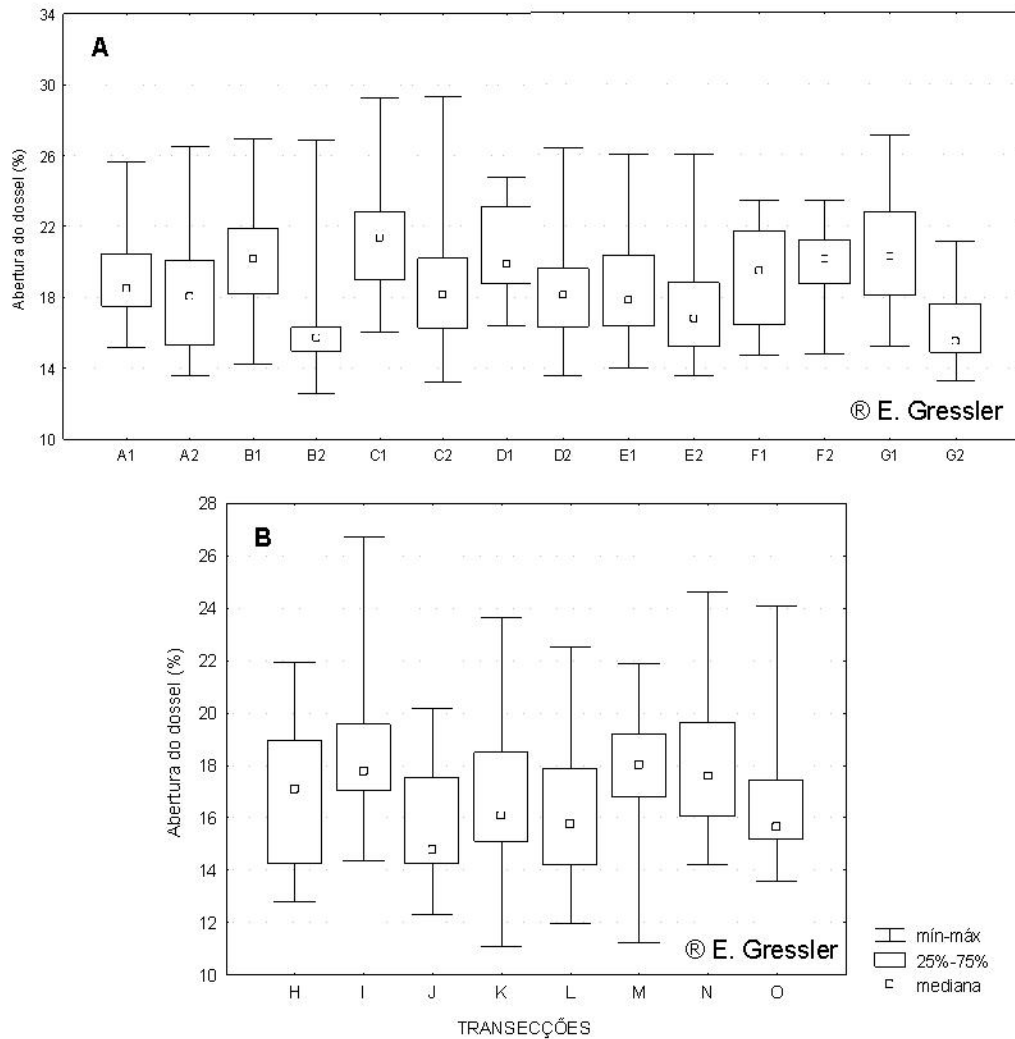


Figura 3. Boxplots da porcentagem de abertura do dossel em cada uma das transecções da borda natural (A) e do interior da floresta (B). O teste de Kruskal-Wallis apontou diferença significativa na porcentagem de abertura do dossel entre as transecções dentro dos dois ambientes estudados, na borda natural ($H = 69,61$ e $p < 0,001$) e interior ($H = 22,75$ e $p = 0,002$).

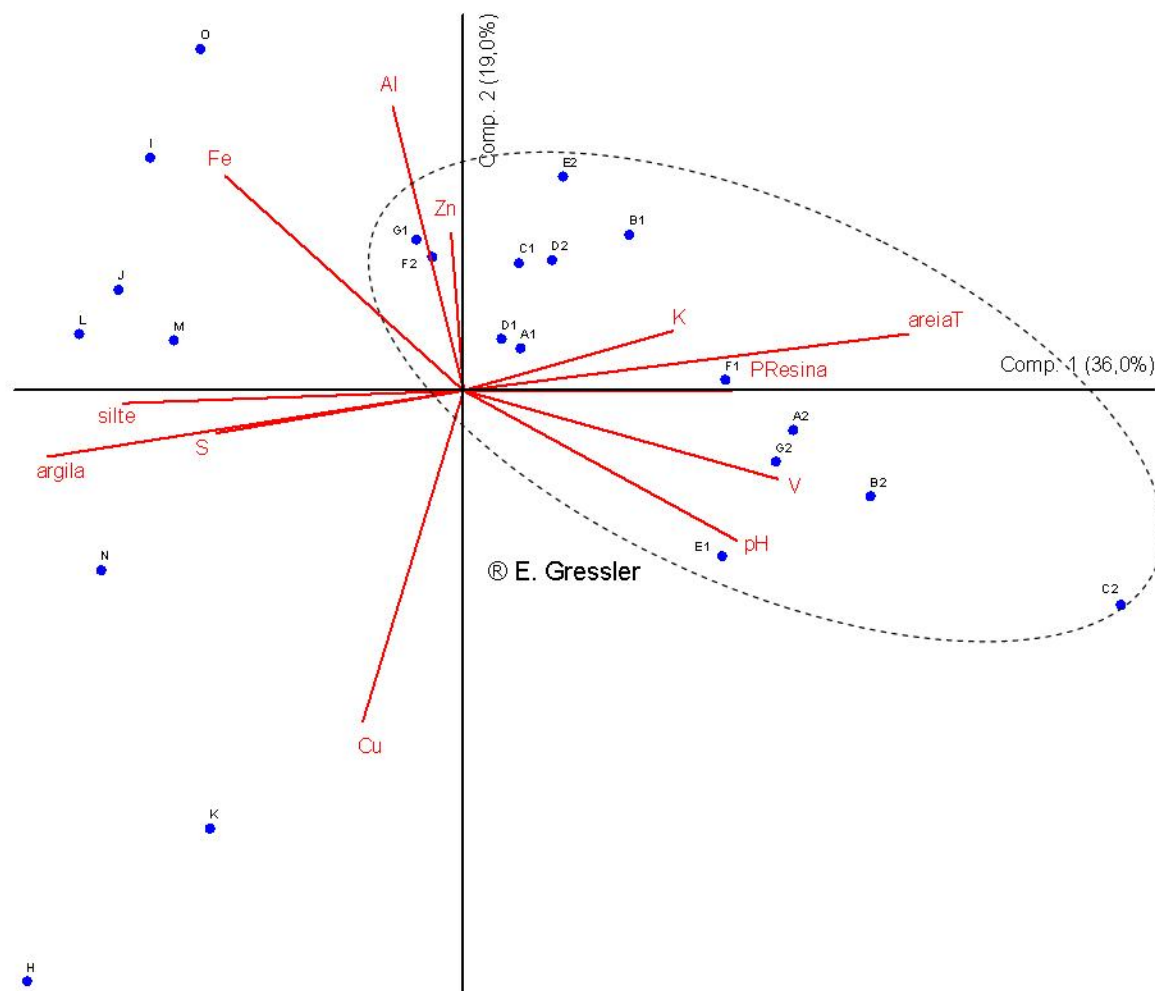


Figura 4. Resultado da Análise de Componentes Principais (PCA) dos 15 principais parâmetros edáficos coletados em cada uma das transecções nos dois ambientes estudados. Legenda: A-G: transecções da borda natural; H-O: transecções do interior; areia T: areia total; PResina: fósforo disponível. O componente principal 1 explicou 36,0% da variância, o componente 2, 19,0%, e o componente 3, 16,7%, somando 71,9% em conjunto. Obs: as variáveis SB (soma de bases), B e Mn foram incluídas na análise mas não aparecem por estarem localizadas praticamente no centro da figura gerada pela PCA.

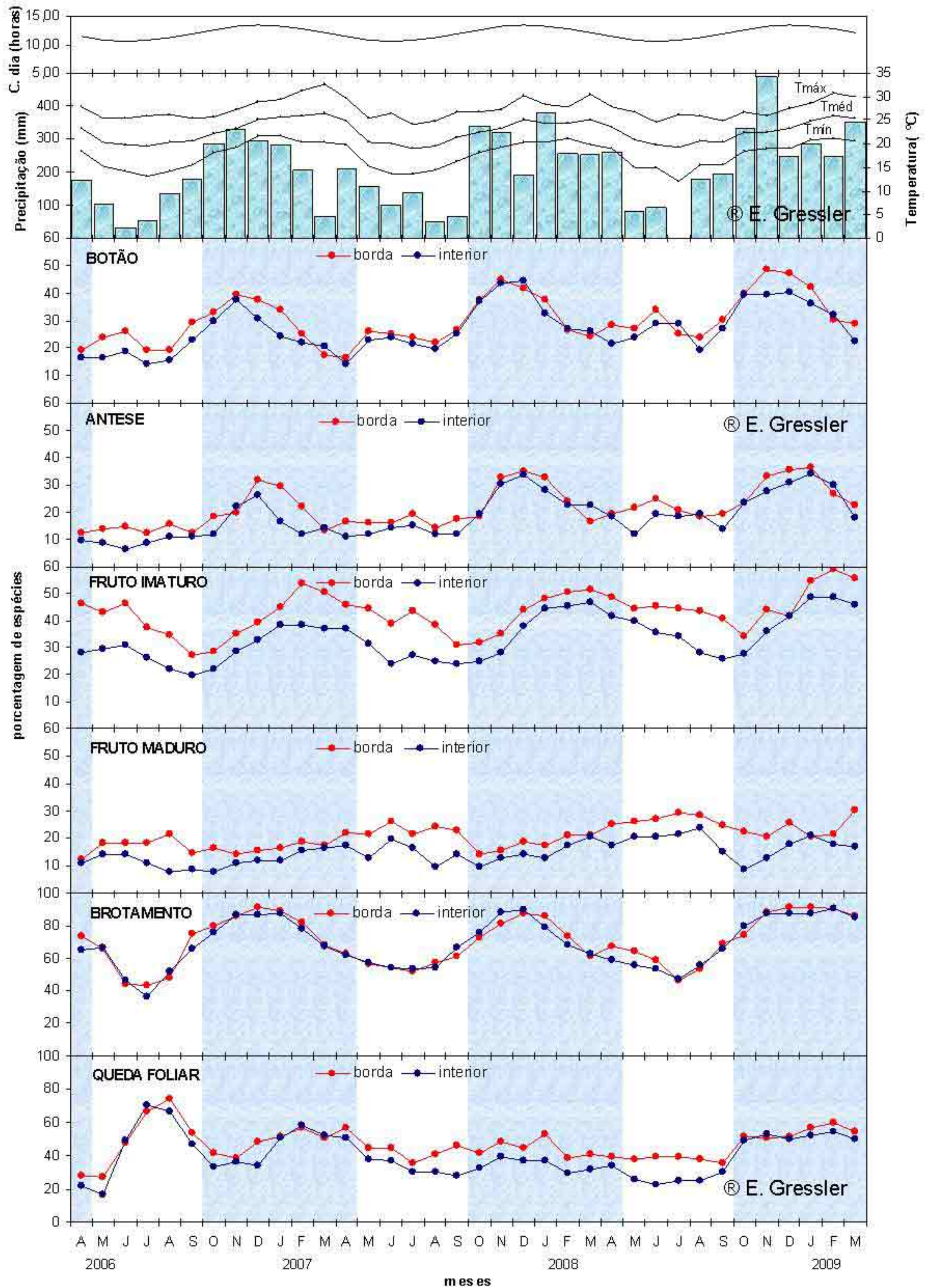


Figura 5. Dados climáticos e fenologia reprodutiva e vegetativa de 95 espécies na borda natural do rio da Fazenda e o interior da floresta, durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

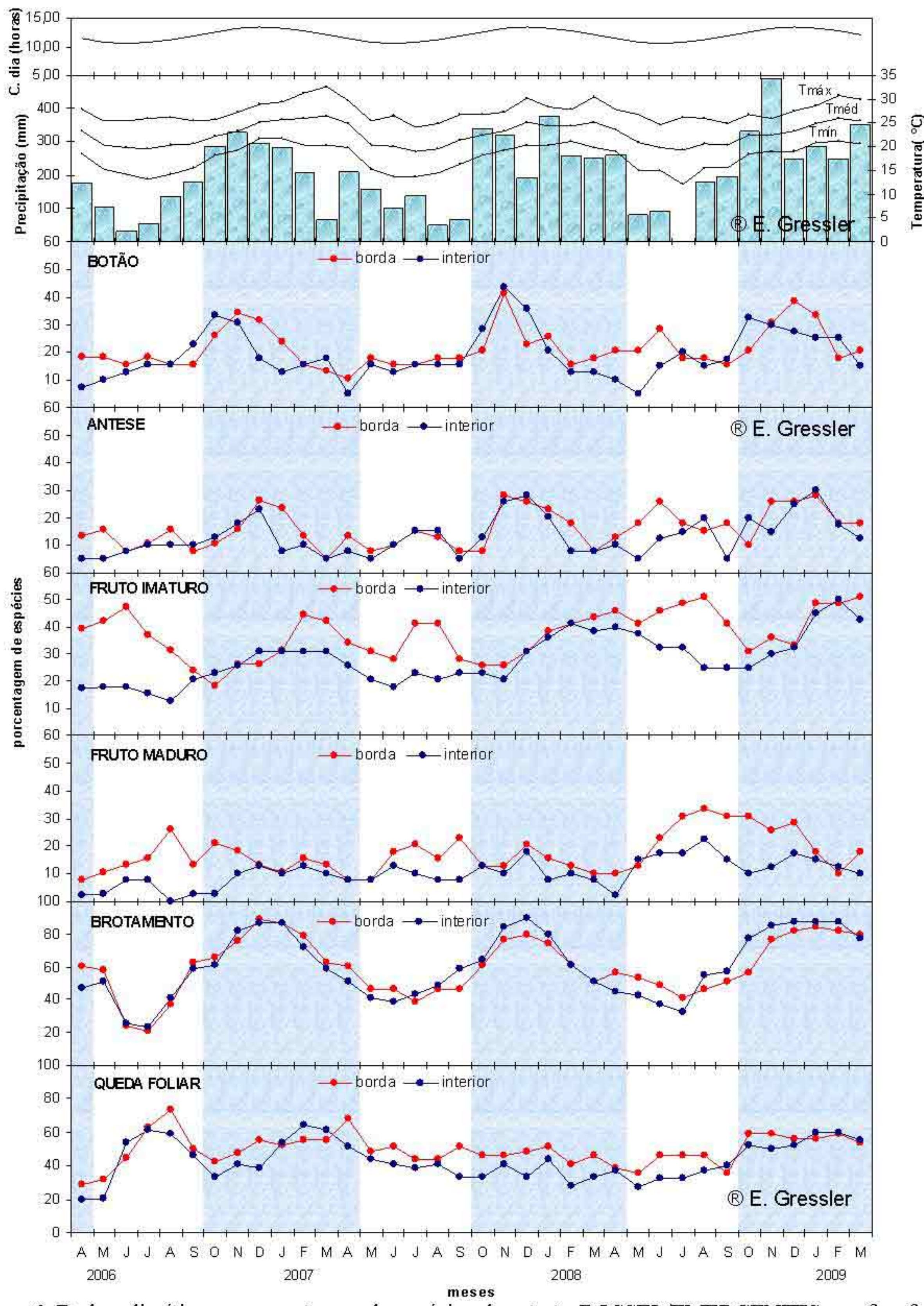


Figura 6. Dados climáticos e porcentagem de espécies do estrato DOSSEL/EMERGENTES nas fenofases reprodutivas e vegetativas na borda natural do rio da Fazenda e o interior da floresta, durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

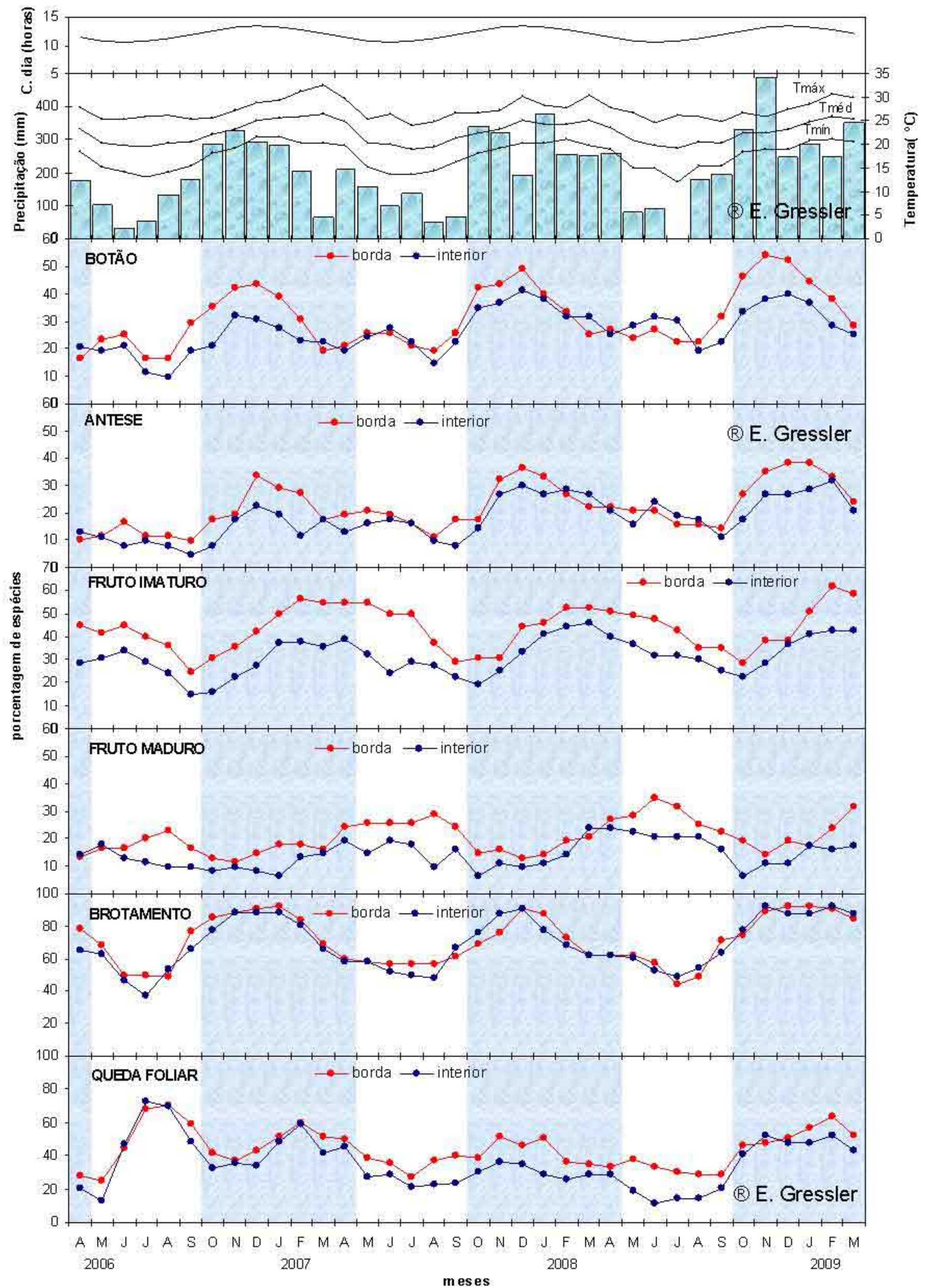


Figura 7. Dados climáticos e porcentagem de espécies do estrato SUB-BOSQUE nas fenofases reprodutivas e vegetativas na borda natural do rio da Fazenda e o interior da floresta, durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

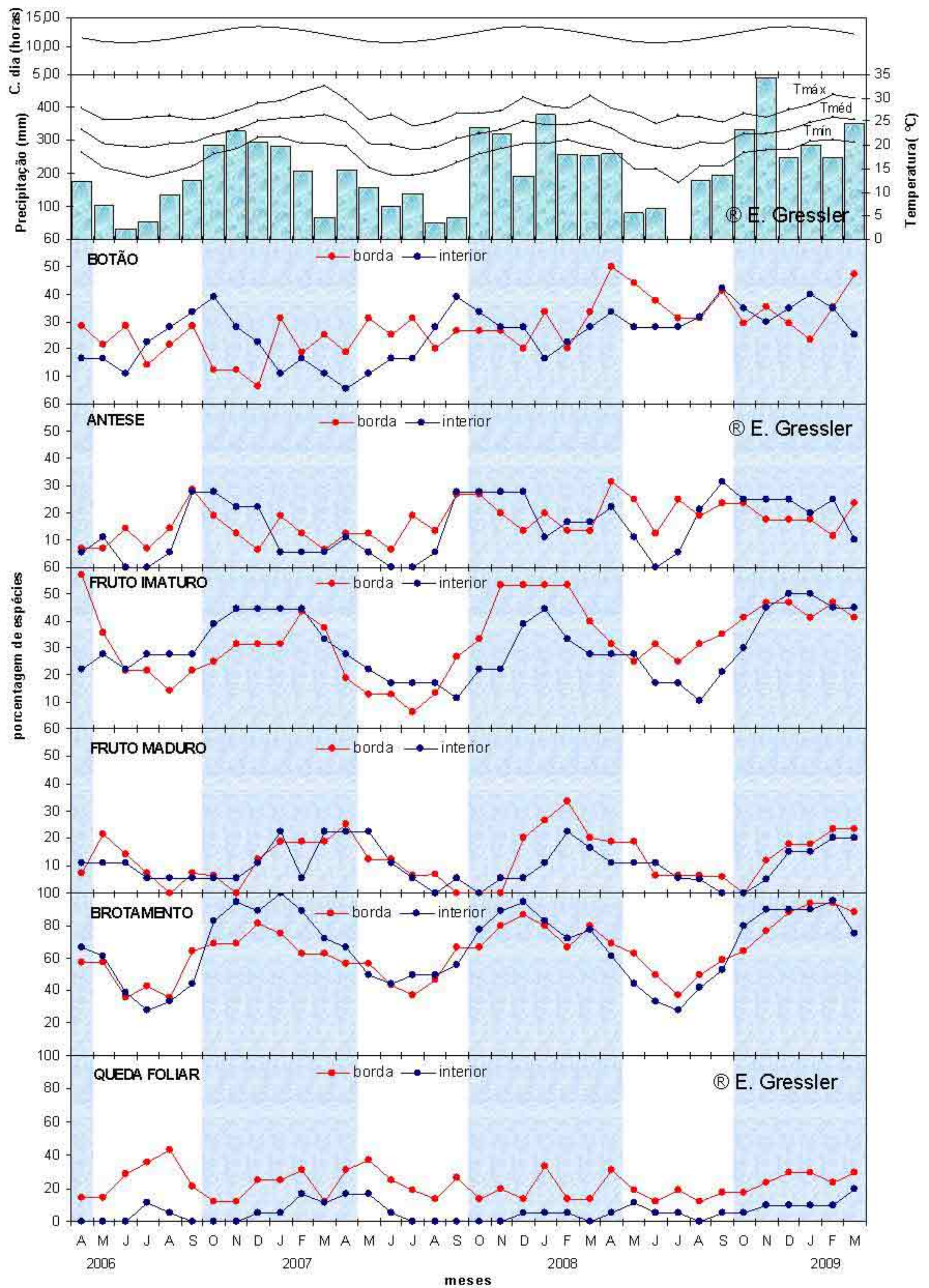
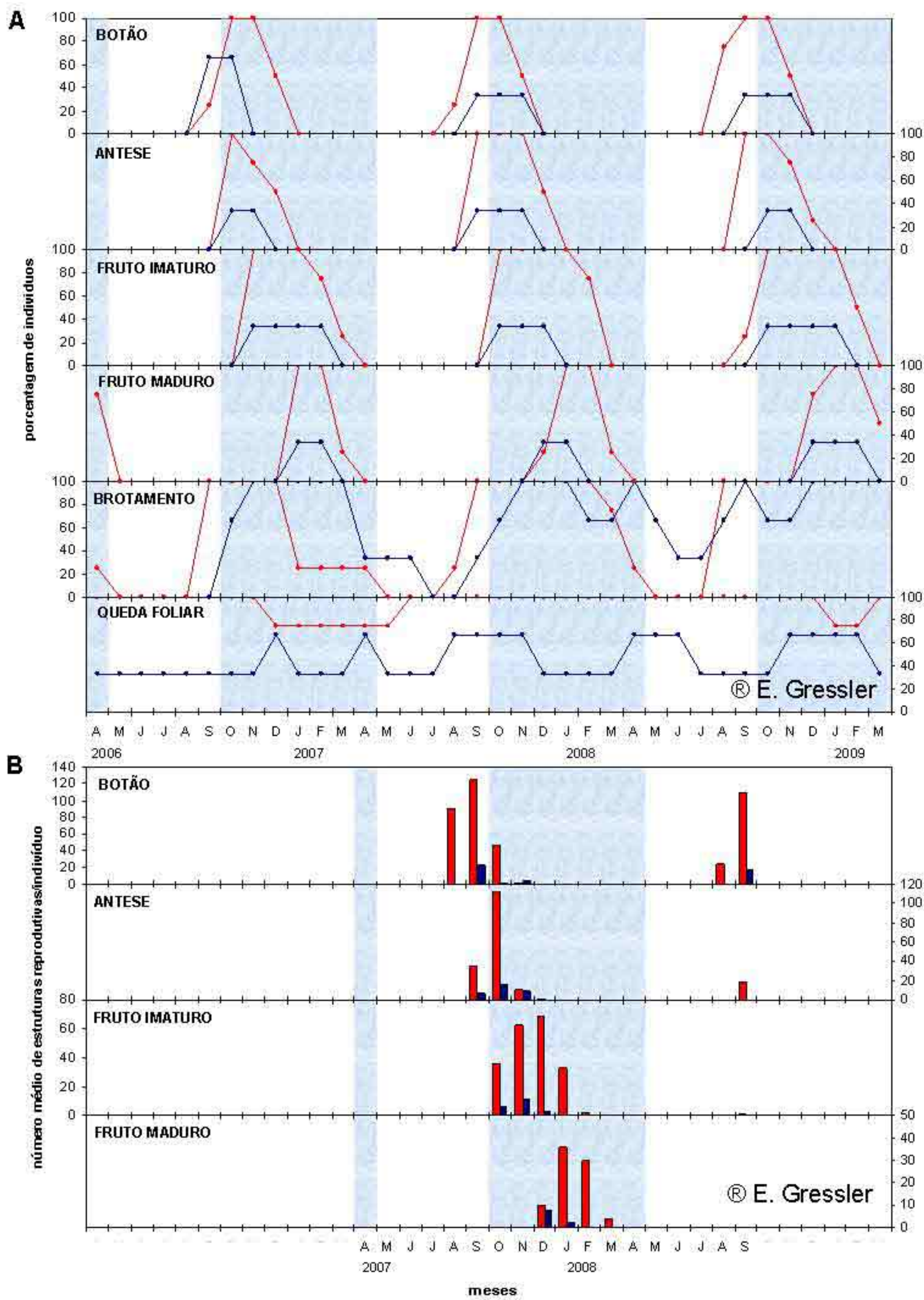


Figura 8. Dados climáticos e porcentagem de espécies do estrato HERBÁCEO/ARBUSTIVO nas fenofases reprodutivas e vegetativas na borda natural do rio da Fazenda e o interior da floresta, durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



flores



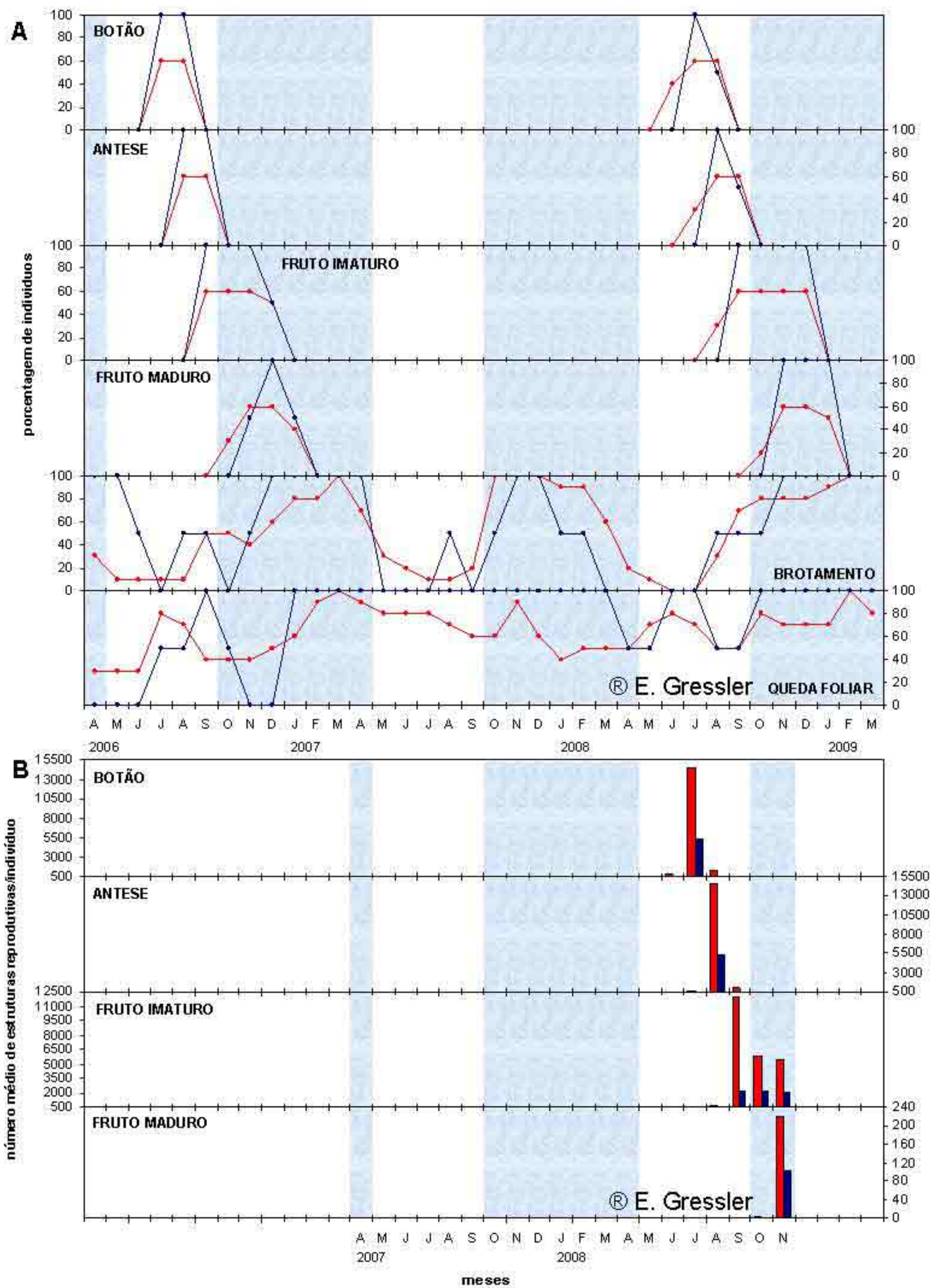
© E. Gressler



© E. Gressler

fruto maduro

Figura 9. A. Fenologia de *Rollinia sericea* (Annonaceae; árvore do dossel, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, quatro indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, três indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a setembro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



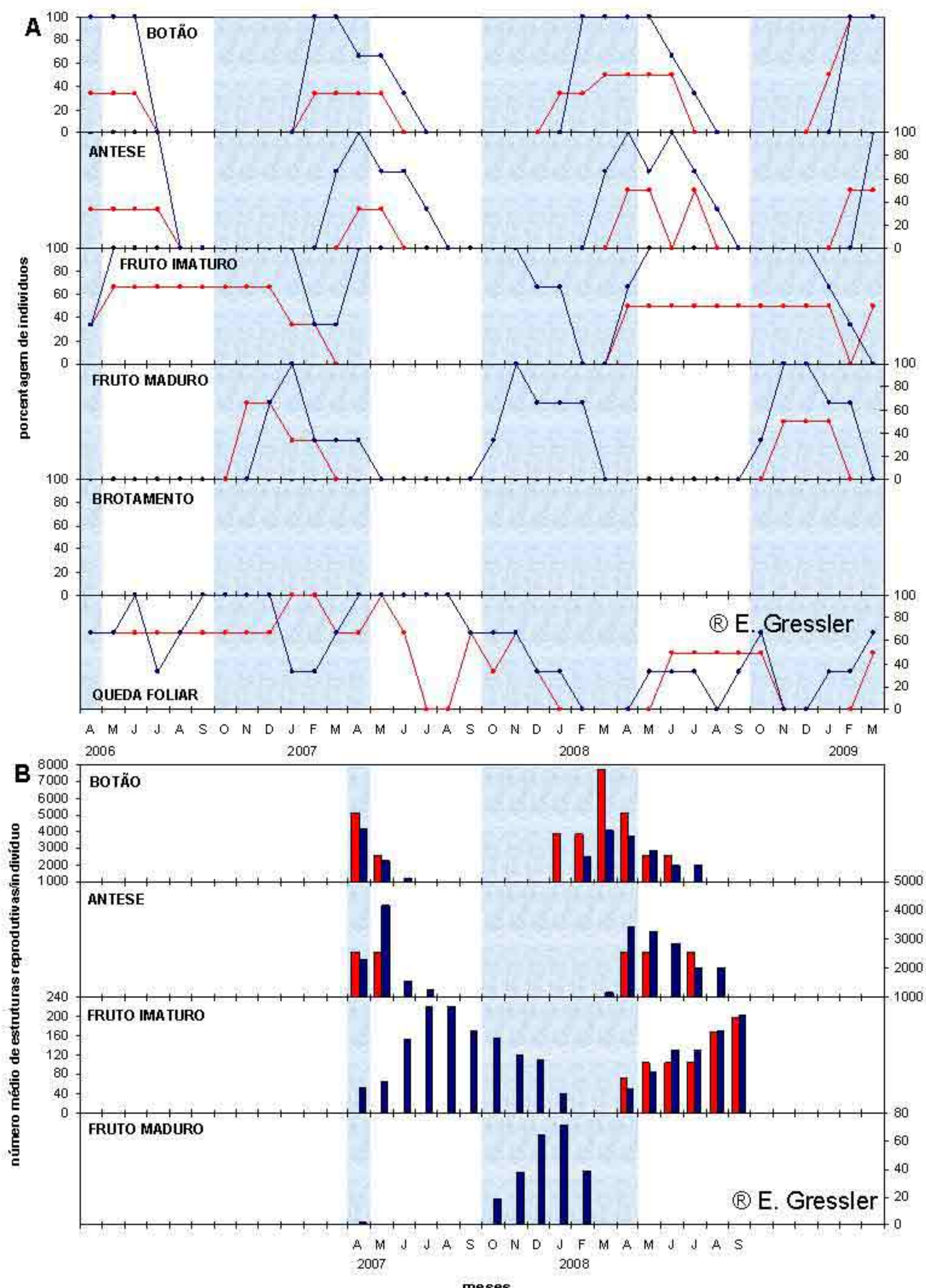
flores



frutos maduros



Figura 10. A. Fenologia de *Sloanea guianensis* (Elaeocarpaceae; árvore do dossel/emergentes, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 10 indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, dois indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). B. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a novembro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

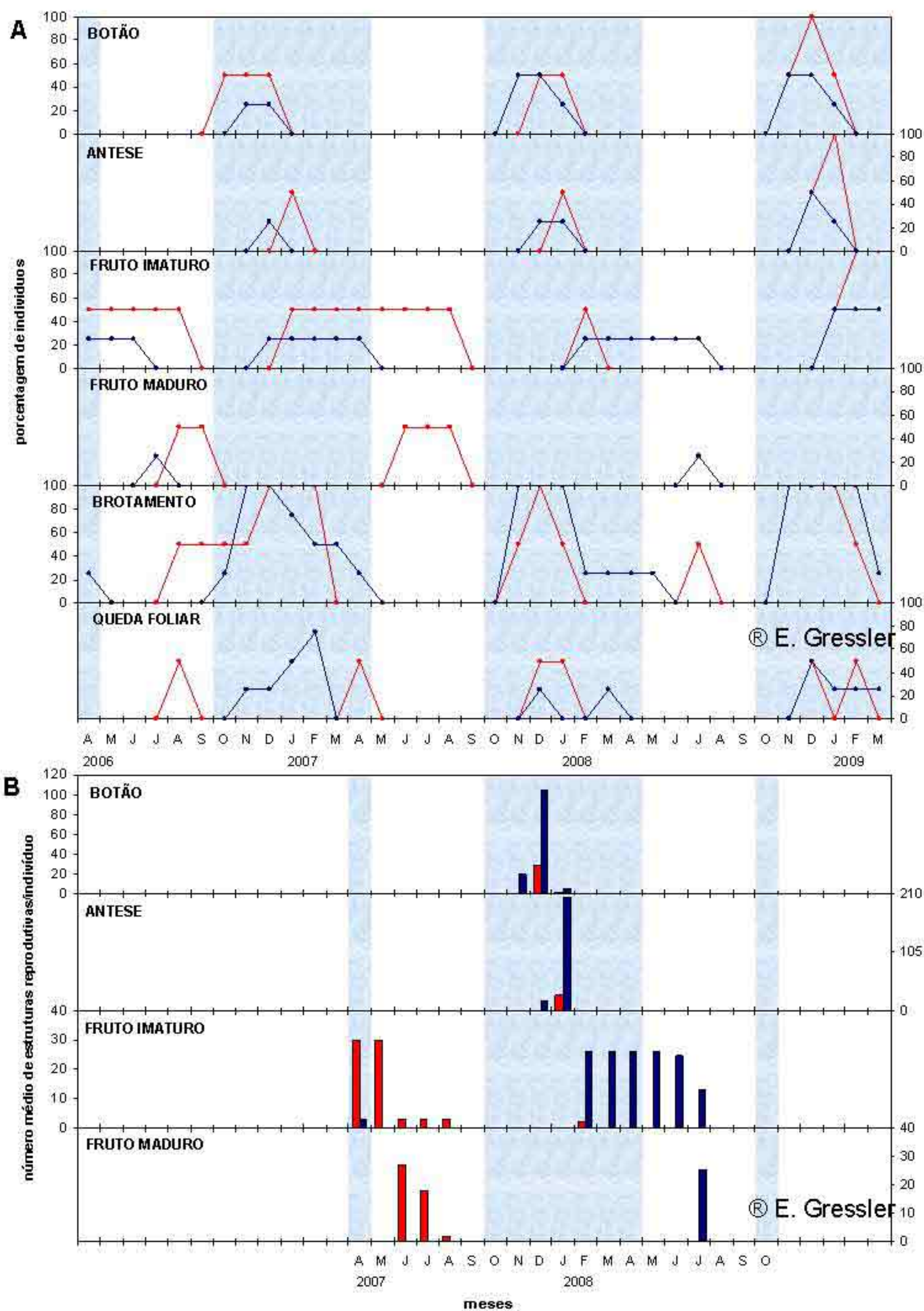


botões e flores



frutos imaturos

Figura 11. A. Fenologia de *Syagrus pseudococos* (Arecaceae; palmeira do dossel, monóica) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, três indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, três indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a setembro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



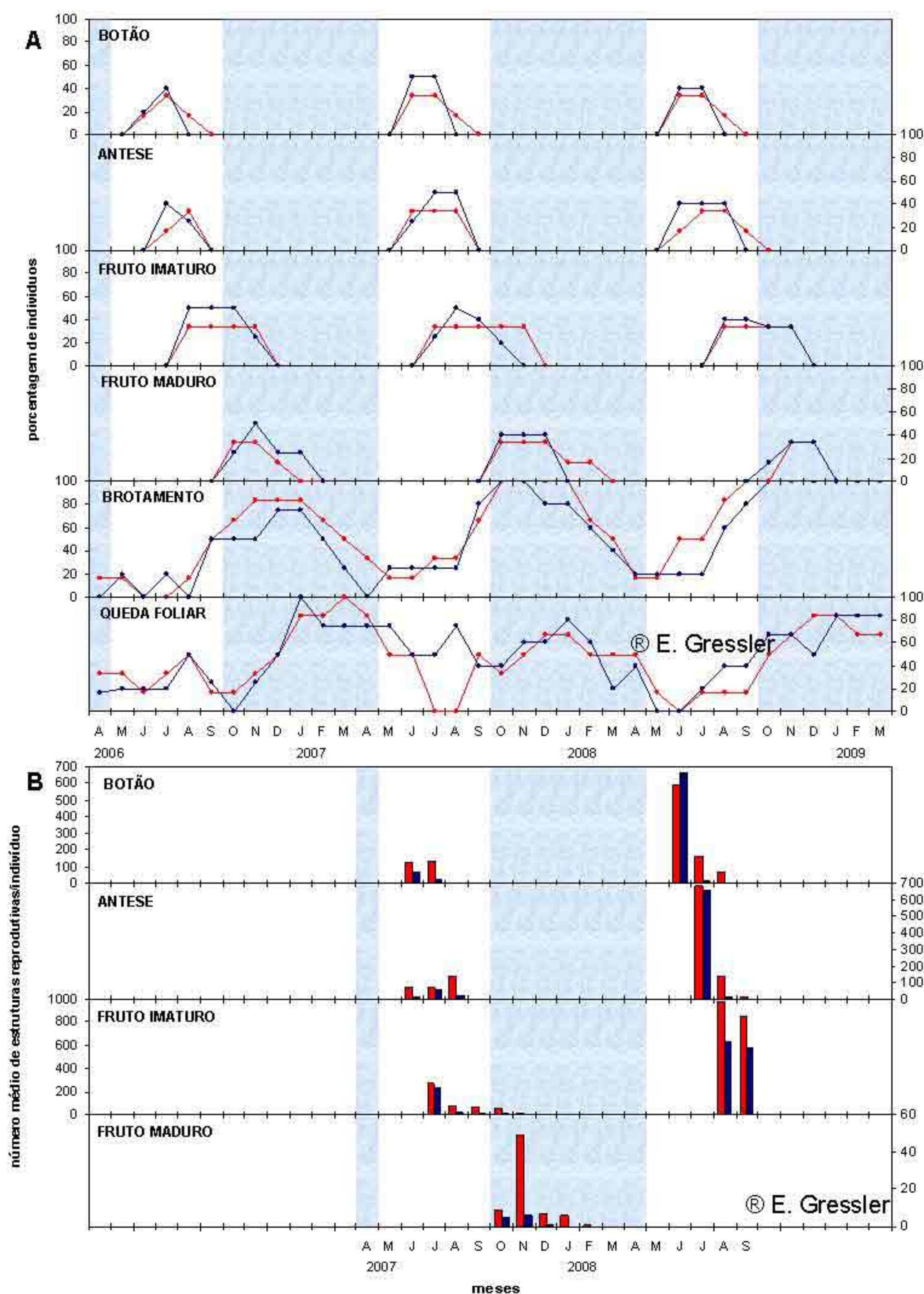
botões



frutos maduros



Figura 12. A. Fenologia de *Eugenia magnifica* (= *mosenii*) (Myrtaceae; árvore do dossel, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, dois indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, quatro indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). B. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a outubro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

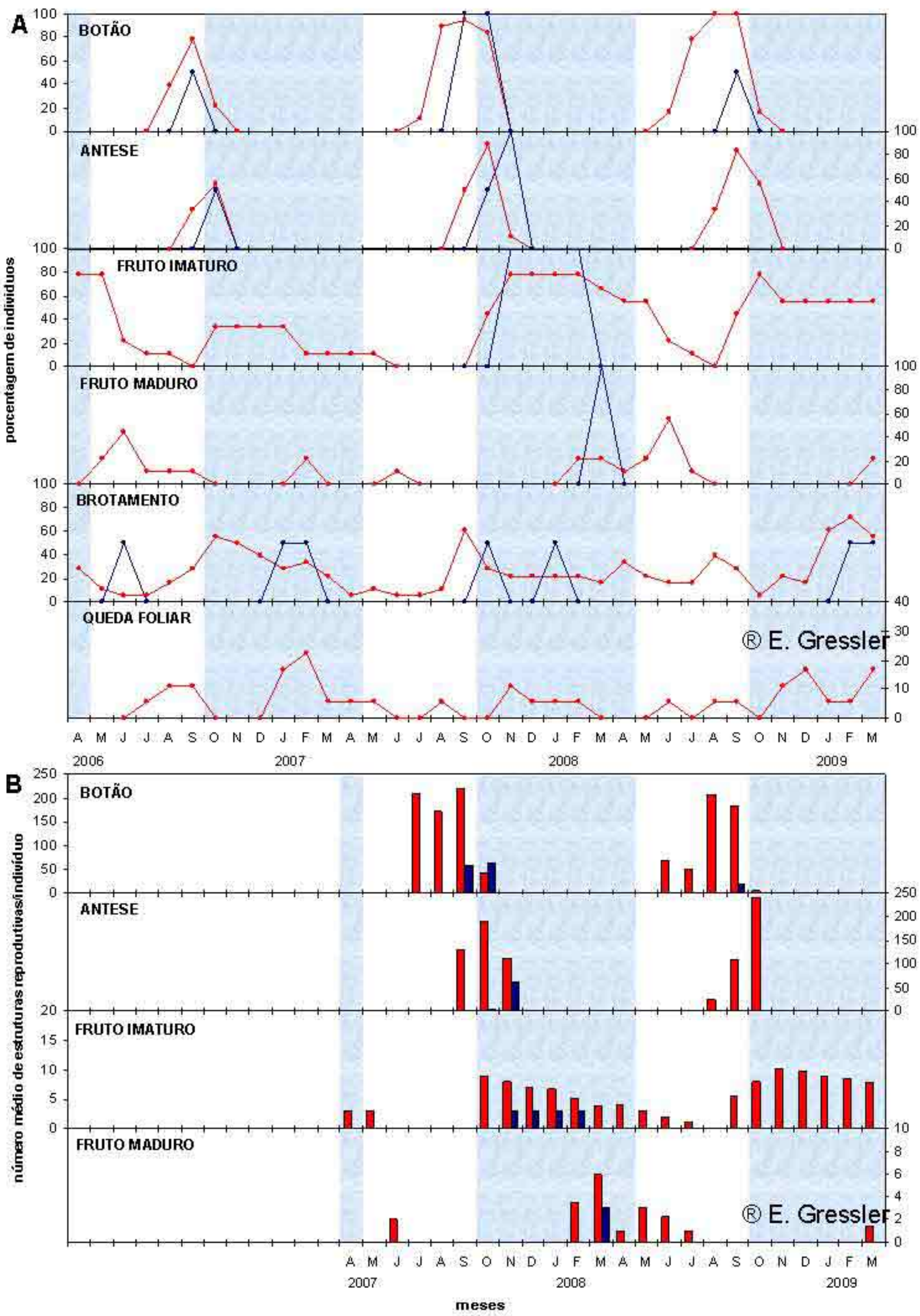


inflorescência



frutos maduros

Figura 13. A. Fenologia de *Mabea piriri* (Euphorbiaceae; árvore do sub-bosque/dossel, monóica) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, seis indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, seis indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas (unidade de contagem na floração: inflorescências) produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a setembro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



botões e flores



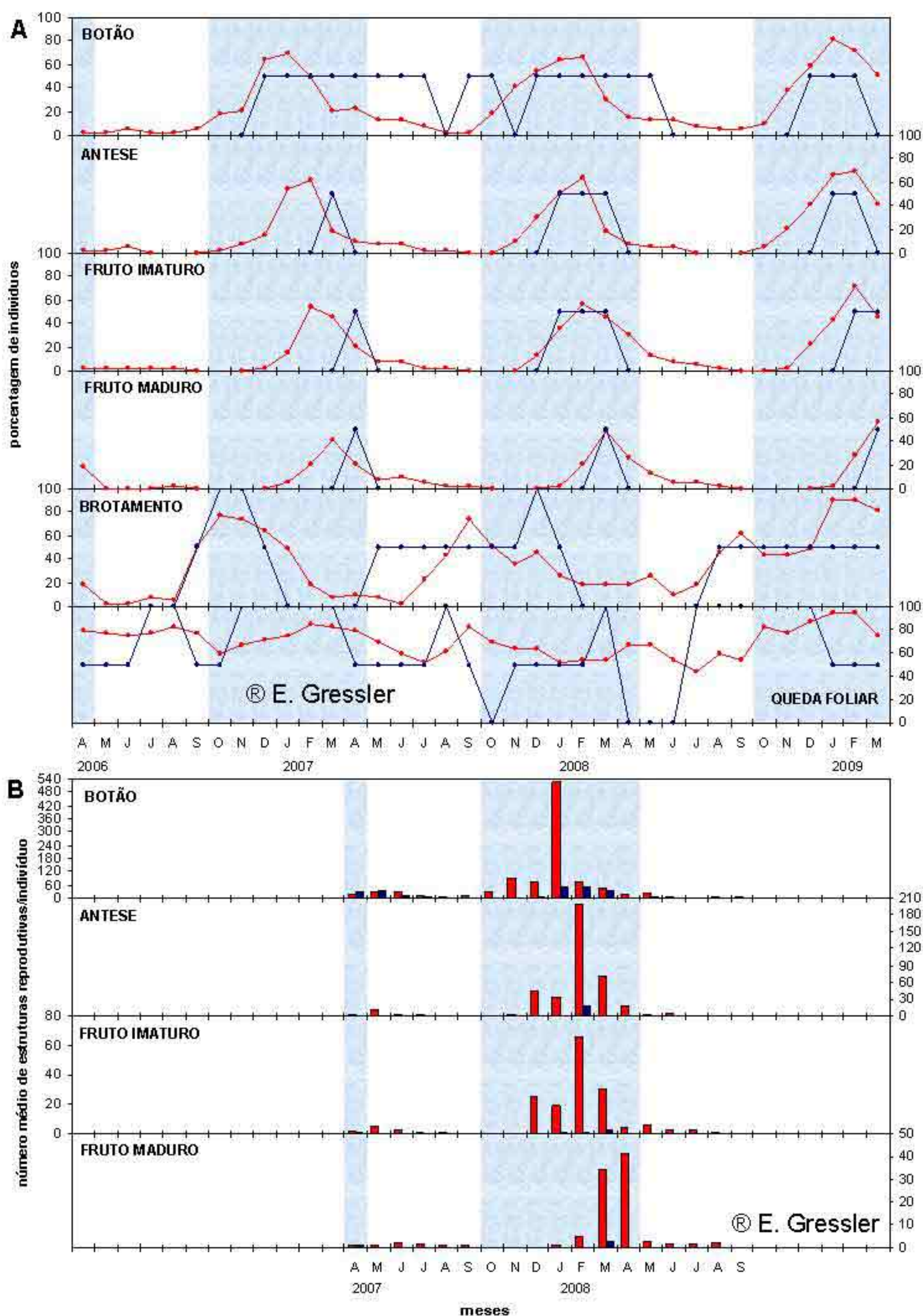
© E. Gressler



© E. Gressler

frutos imaturos e maduros

Figura 14. A. Fenologia de *Cabralea canjerana* subsp. *canjerana* (Meliaceae; arvoreta do sub-bosque, dióica) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, nove indivíduos femininos e nove masculinos) e interior da floresta (linha azul escura, um indivíduo feminino e um masculino), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



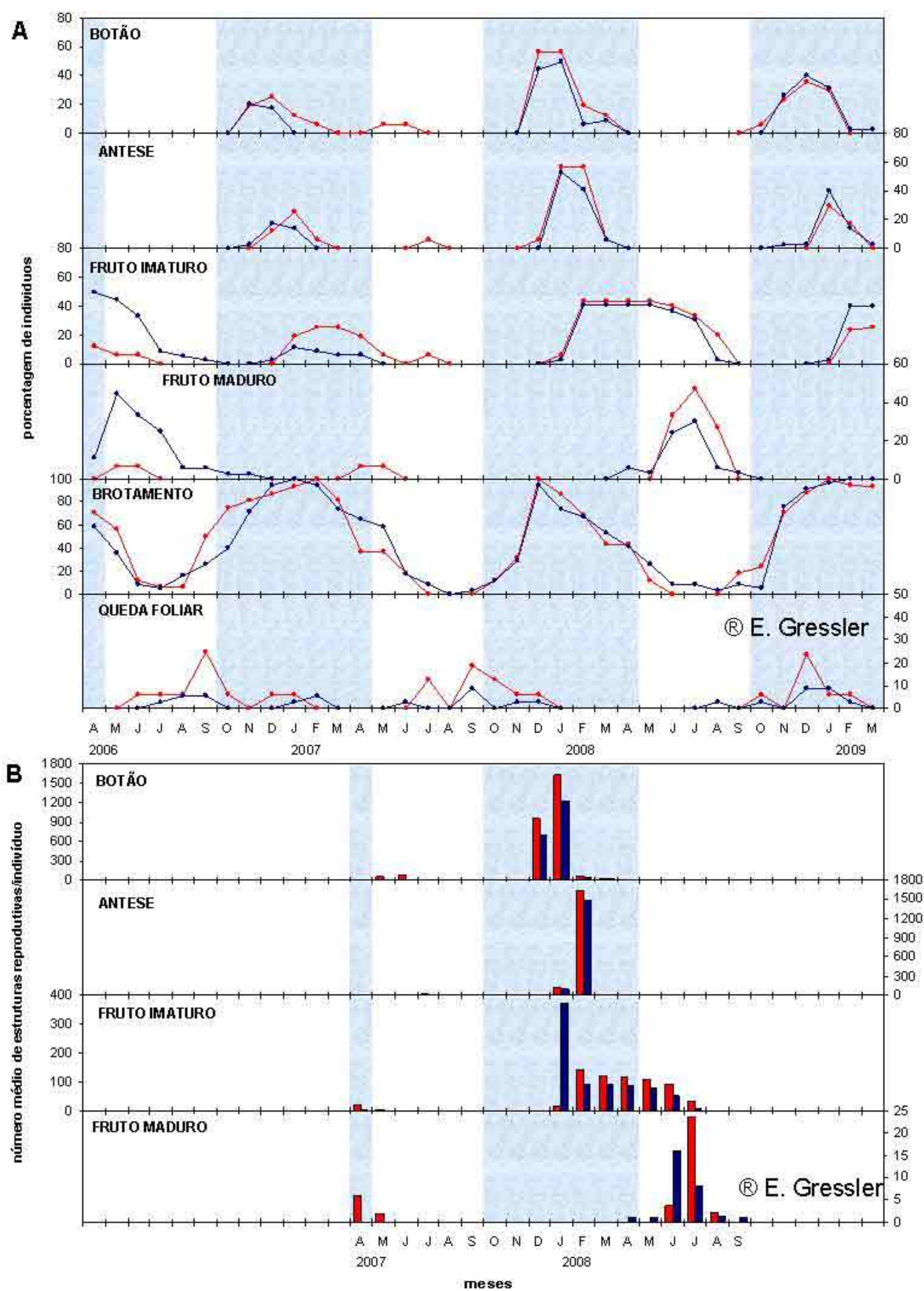
flores



frutos imaturos e maduros



Figura 15. A. Fenologia de *Cordia taguahyensis* (Boraginaceae; arvoreta/árvore do sub-bosque, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 39 indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, dois indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a setembro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

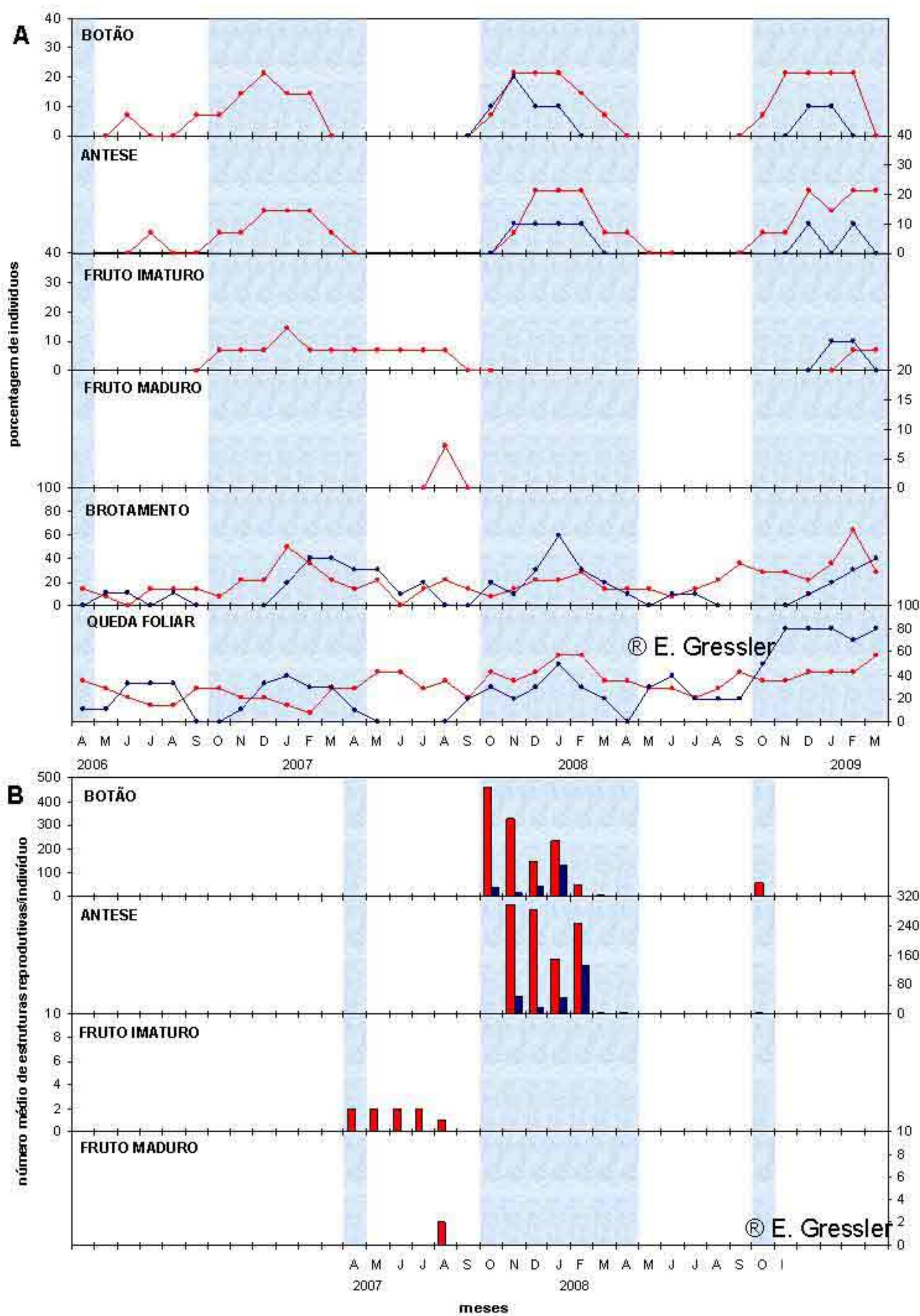


botões e flores



frutos imaturos e maduros

Figura 16. A. Fenologia de *Coussarea meridionalis* var. *porophylla* (Rubiaceae; arvoreta/árvore do sub-bosque, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 17 indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, 36 indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a setembro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



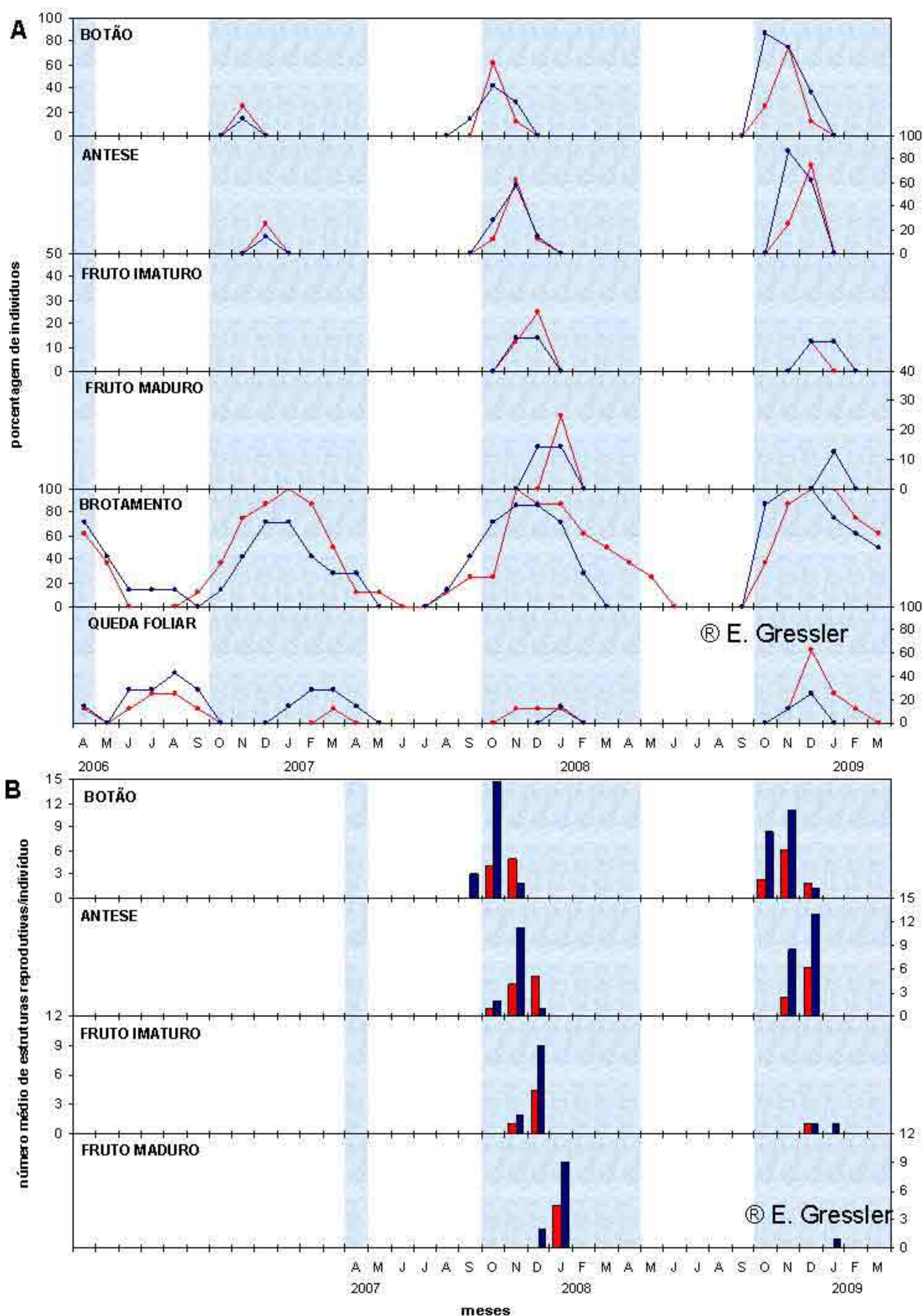
botões e flores



fruto imaturo



Figura 17. A. Fenologia de *Dahlstedtia pinnata* (Fabaceae; arvoreta do sub-bosque, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 14 indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, 10 indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). B. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a outubro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



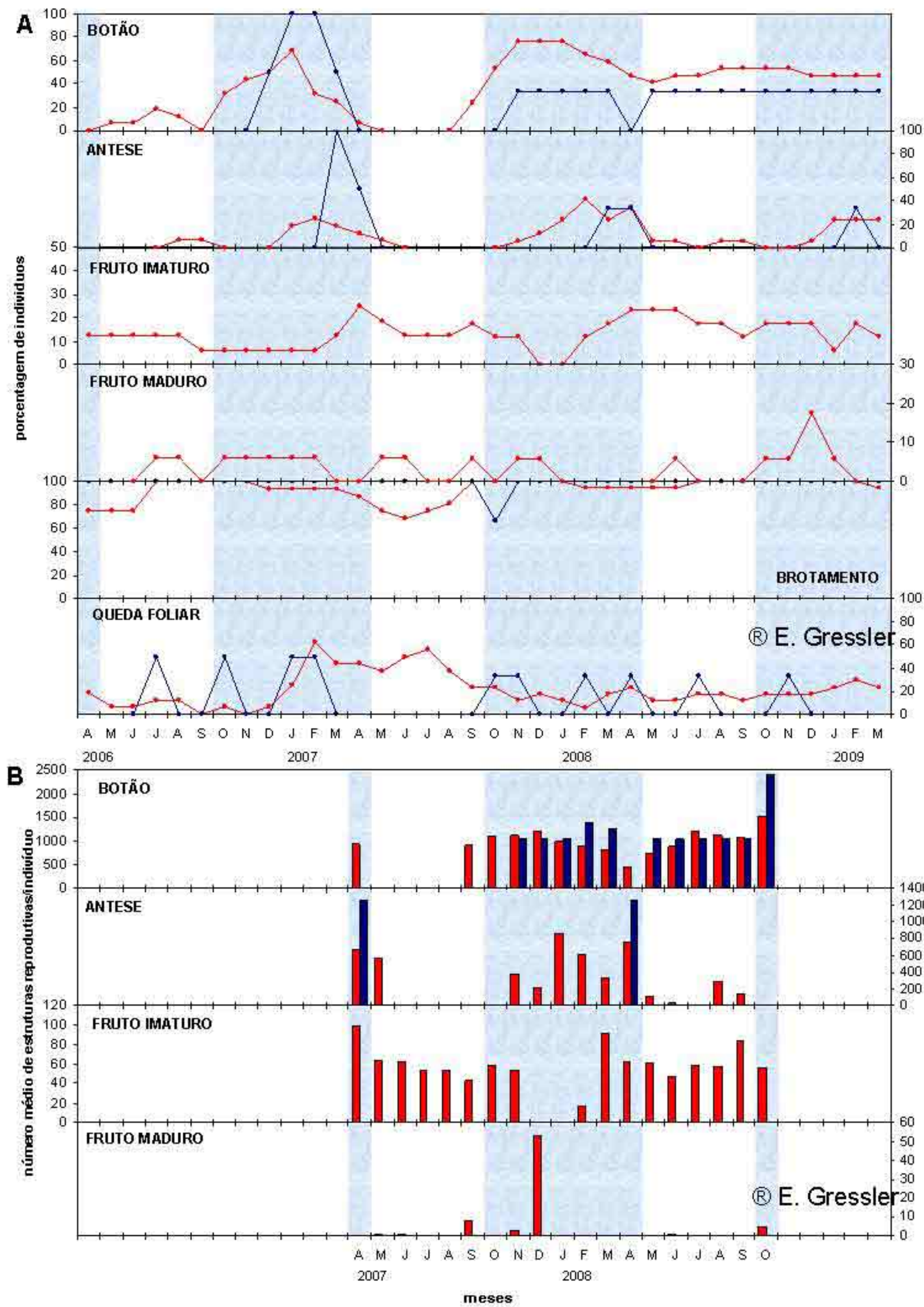
botões e flores



fruto imaturo



Figura 18. A. Fenologia de *Eugenia magnibracteolata* (Myrtaceae; árvoreta do sub-bosque, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, oito indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, oito indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). B. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

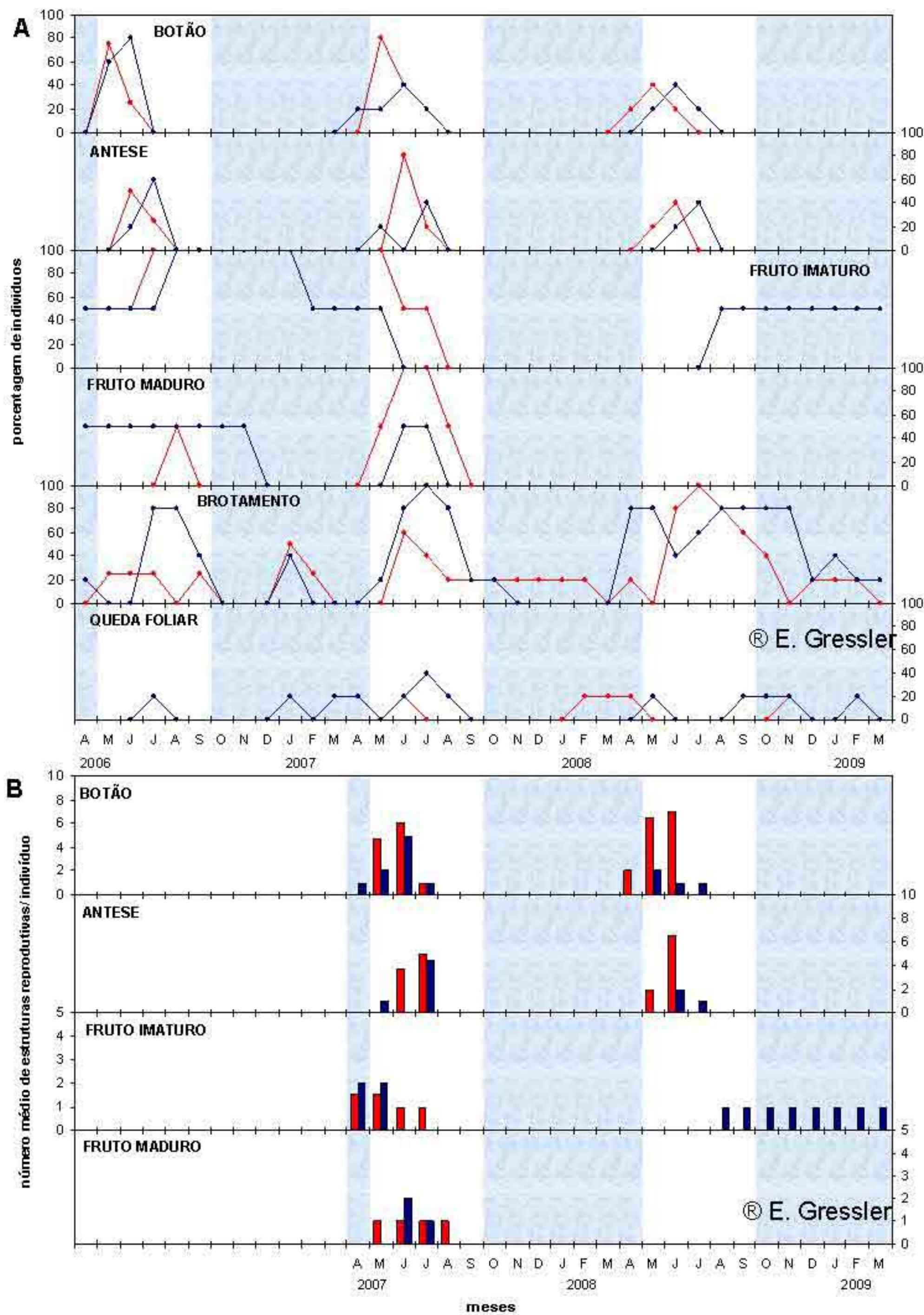


botões e flores



frutos imaturos e maduros

Figura 19. A. Fenologia de *Geonoma gamiova* (Arecaceae; palmeira arbustiva, monóica) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 17 indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, três indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). B. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a outubro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

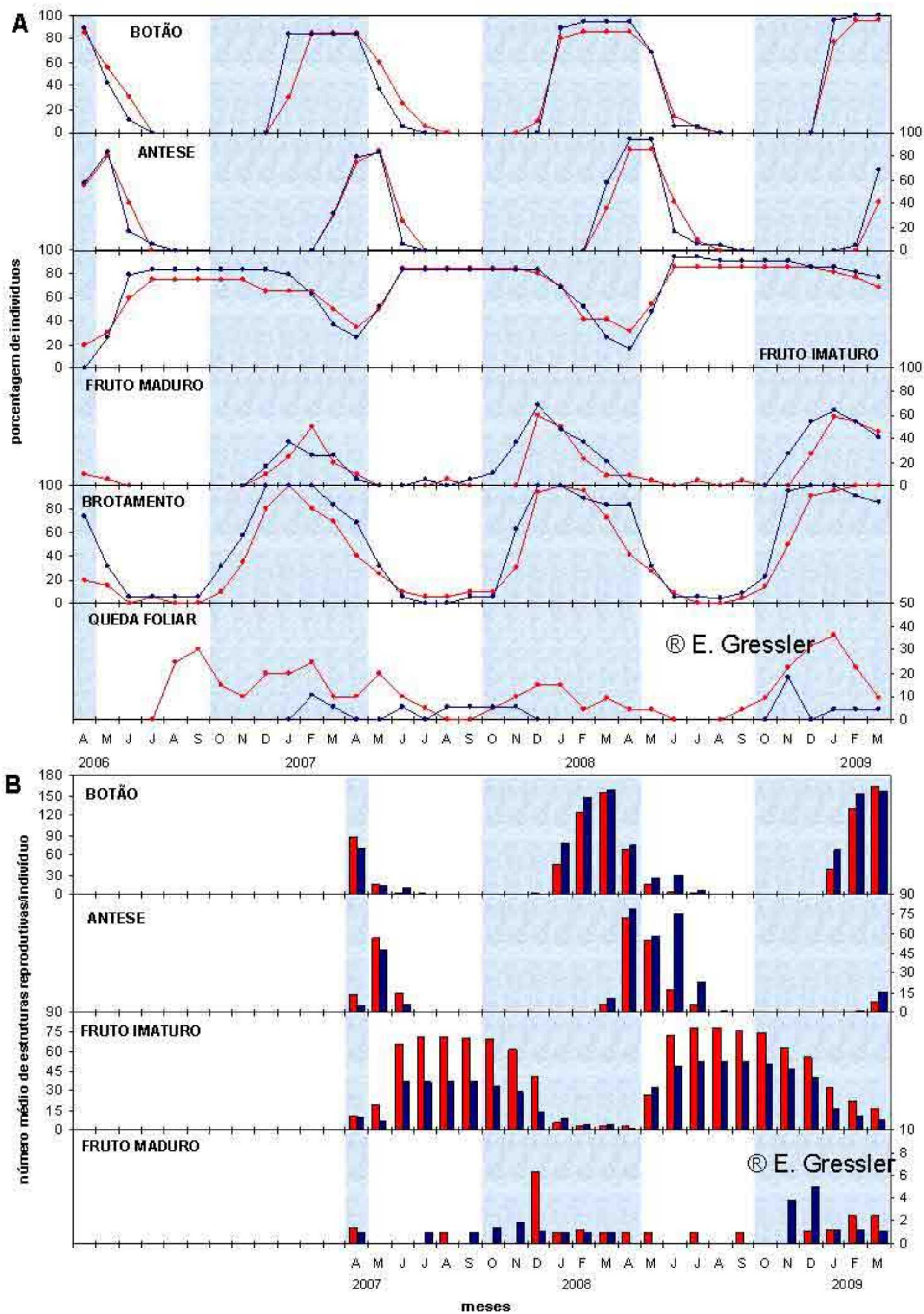


flores femininas



frutículos imaturos e maduros

Figura 20. A. Fenologia de *Mollinedia oligantha* (Monimiaceae; arvoreta do sub-bosque, dióica) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, dois indivíduos femininos e três masculinos) e interior da floresta (linha azul escura, dois indivíduos femininos e três masculinos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). B. Número médio de estruturas reprodutivas (unidade de contagem na frutificação: infrutescência) produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

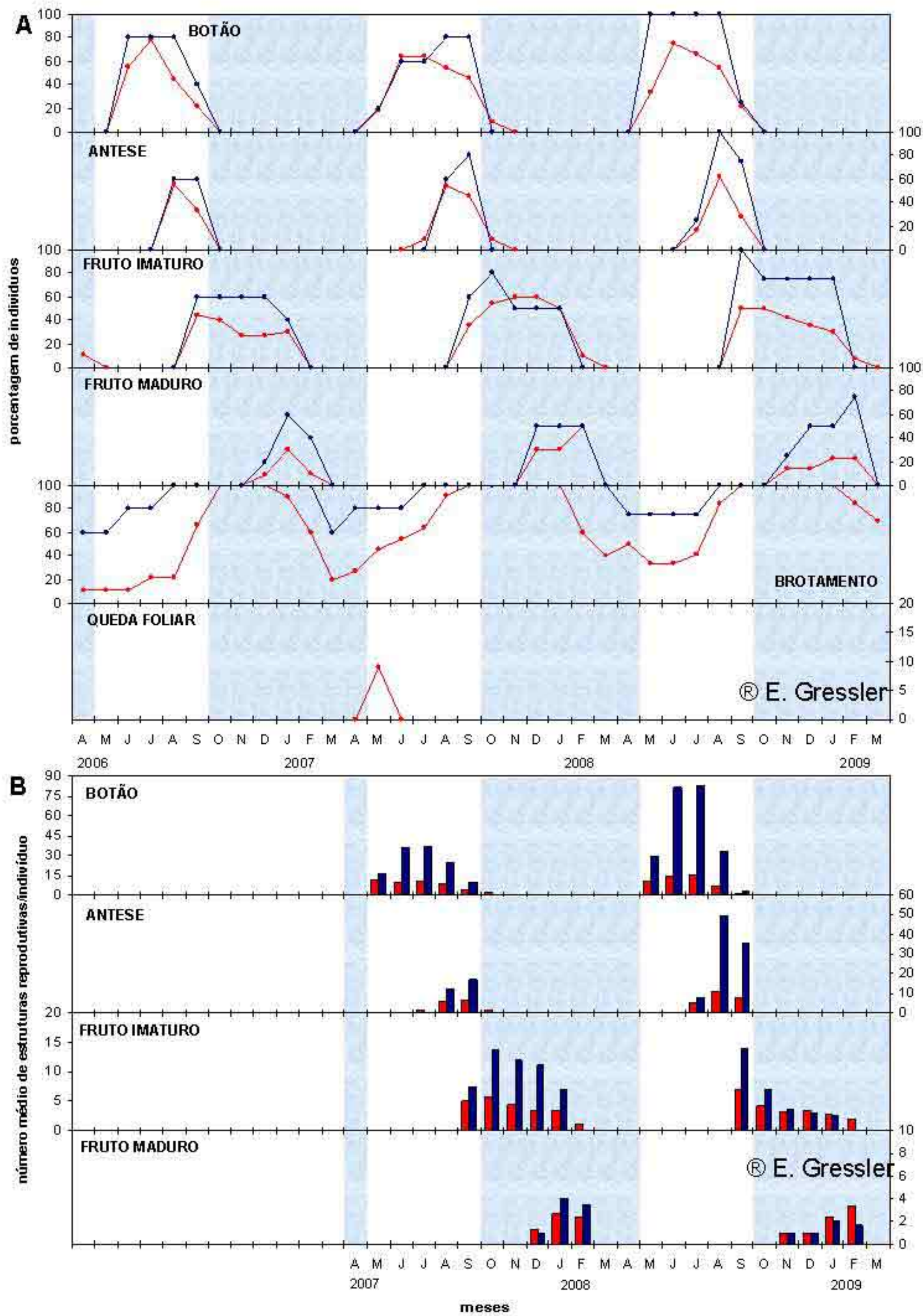


botões e flor



frutos imaturos e maduros

Figura 21. A. Fenologia de *Psychotria nuda* (Rubiaceae; arbusto do sub-bosque e herbáceo/arbustivo, hermafrodita, distílica) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 11 indivíduos brevístilos e 11 indivíduos longístilos) e interior da floresta (linha azul escura, 11 indivíduos brevístilos e 11 indivíduos longístilos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

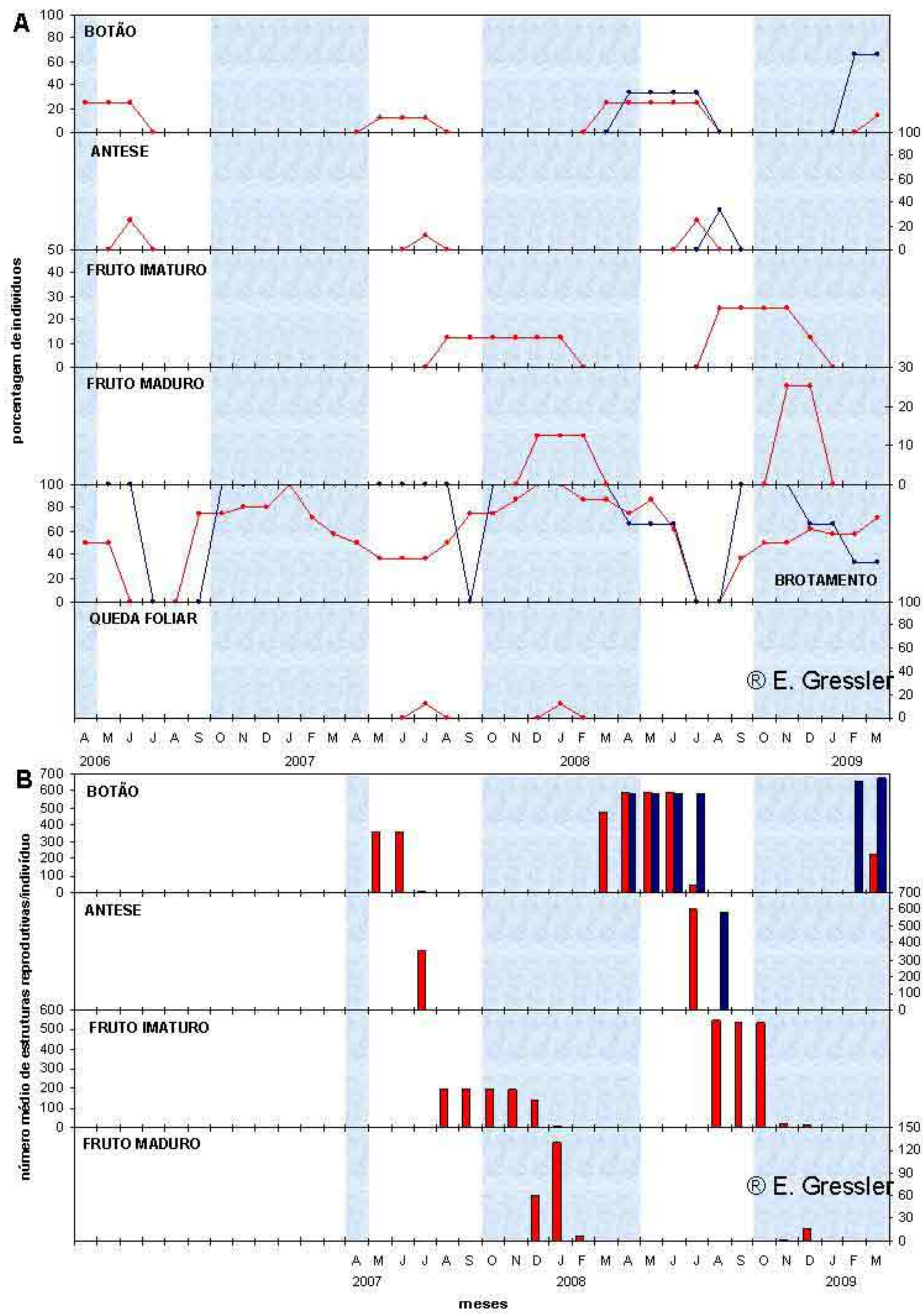


botões e flores



frutos imaturos

Figura 22. A. Fenologia de *Besleria longimucronata* (Gesneriaceae; herbácea, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 17 indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, cinco indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



flores



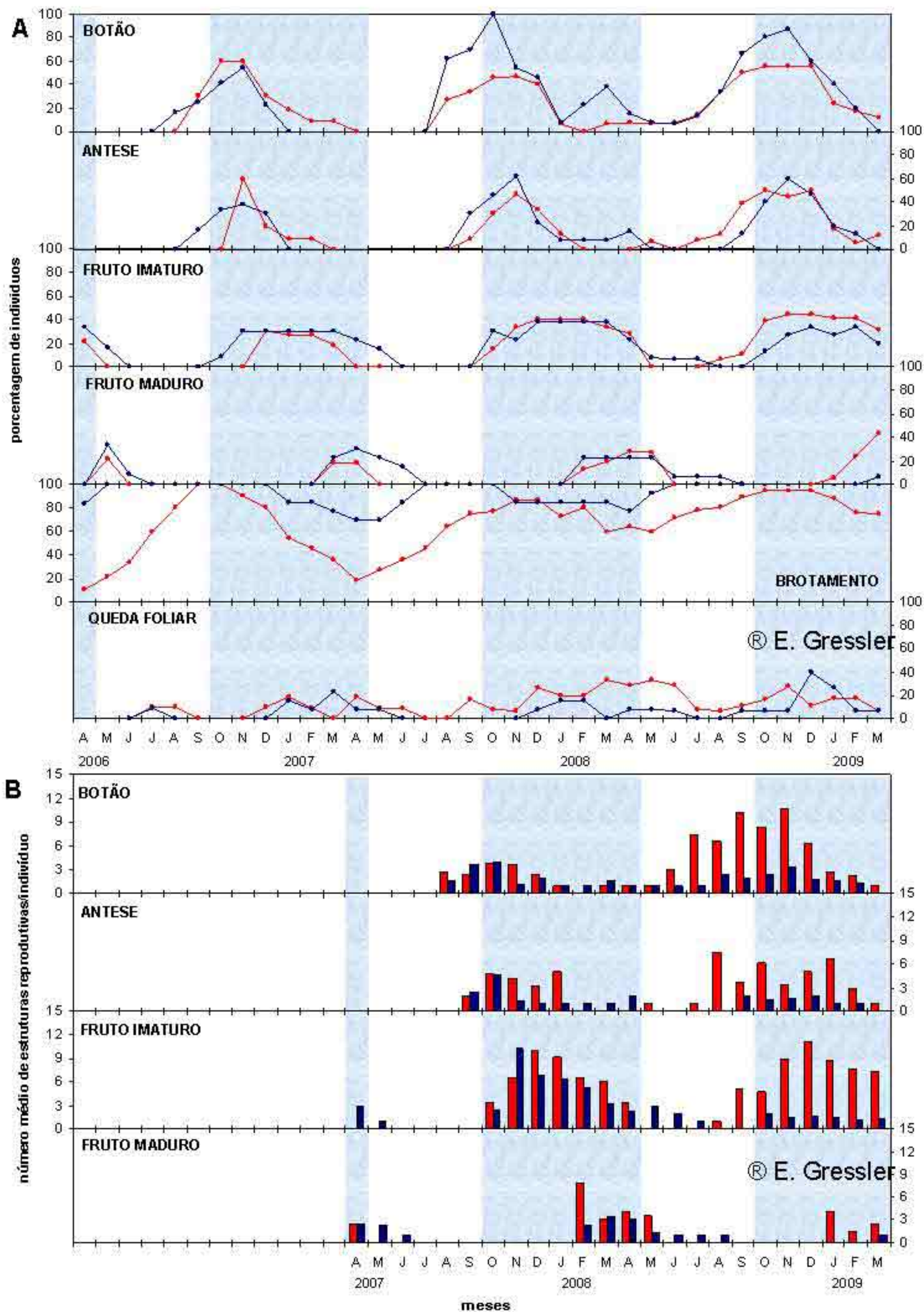
® E. Gressler



® E. Gressler

frutos imaturos

Figura 23. A. Fenologia de *Hypolytrum schraderianum* (Cyperaceae; herbácea, monóica) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, oito indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, três indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas (unidade de contagem na floração: mini-inflorescências) produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.



inflorescências



infrutescências



Figura 24. A. Fenologia de *Piper* cf. *permucronatum* (Piperaceae; herbácea, hermafrodita) na borda natural do rio da Fazenda (linha vermelha, 21 indivíduos) e interior da floresta (linha azul escura, 15 indivíduos), durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). **B.** Número médio de estruturas reprodutivas (unidade de contagem: inflorescência e infrutescência) produzidas por indivíduo na borda (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) no período avaliado (abril/2007 a março/2009). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

Tabela 1. Distribuição dos indivíduos e espécies incluídos no estudo fenológico comparativo entre a borda natural e interior da floresta entre os ambientes e estratos em Picinguaba.

Ambiente/estrato	N indivíduos	N espécies
Espécies em comum entre a borda e interior	1.929	95
Borda natural do rio da Fazenda	998	95
Estrato dossel/emergentes	140	39
Estrato sub-bosque	688	63
Estrato herbáceo/arbustivo	170	19
Interior da floresta	931	95
Estrato dossel/emergentes	106	40
Estrato sub-bosque	675	63
Estrato herbáceo/arbustivo	150	21

Tabela 2. Lista das 95 espécies, pertencentes a 35 famílias botânicas, amostradas para o estudo fenológico comparativo entre a borda natural do rio da Fazenda e interior da floresta em Picinguaba. Sistema sexual das espécies (segundo literatura): hermafr. – hermafrodita; flores hermafroditas no mesmo indivíduo (inclui polígamas e distílicas); monóica – flores masculinas e femininas no mesmo indivíduo; dióica – flores masculinas e femininas em indivíduos separados; indet. – sistema sexual indeterminado. N: número de indivíduos amostrados/ambiente e respectivo sexo (♀: feminino; ♂: masculino; ?: indeterminado; *mudou de sexo). Hábito: erva – herbácea; arb. – arbusto; eta – arvoreta; árv. – árvore. Estrato: ocorrência dos indivíduos das espécies nos estratos considerados; herb – herbáceo/arbustivo; sub – sub-bosque; dos – dossel/emergentes. Reprodução na borda natural e interior: ☼ – espécie floresceu (botões e flores); ○ – espécie frutificou (frutos imaturos e maduros), traço – espécie não se reproduziu no ambiente. A autoria, grafia dos nomes científicos e a atualização das famílias foram conferidas através do software Plantminer desenvolvido por Carvalho *et al.* (2010) e segundo o site da APG (Angiosperm Phylogeny Group).

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Repr. borda	Repr. interior
<i>Herpetacanthus rubiginosus</i> Nees	Acanthaceae	hermafr.	1	6	erva	herb	☼○	☼○
<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.	Annonaceae	hermafr.	4	3	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	Apocynaceae	hermafr.	2	9	eta	sub	☼○	☼○
<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	Araliaceae	dióica	1?	1?	árv.	dos	-	-
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	Arecaceae	monóica	4	1	árv.	sub/dos	☼○	-
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Arecaceae	monóica	11	21	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Geonoma gamiova</i> Barb.Rodr.	Arecaceae	monóica	17	3	arb.	sub	☼○	☼
<i>Geonoma pauciflora</i> Mart.	Arecaceae	monóica	28	20	arb.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman	Arecaceae	monóica	3	3	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Cordia taguahyensis</i> Vell.	Boraginaceae	hermafr.	39	2	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	Cardiopteridaceae	hermafr.	8	4	eta/árv.	sub	☼○	☼
<i>Maytenus ardisiaefolia</i> Reissek	Celastraceae	dióica	2♀, 1?	1?	eta/árv.	sub	☼○	☼
<i>Couepia venosa</i> Prance	Chrysobalanaceae	hermafr.	14	1	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	Clusiaceae	dióica	2♀, 3♂, 7?	3♀, 5♂, 24?	eta/árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Dichorisandra thyrsiflora</i> J.C.Mikan	Commelinaceae	monóica	1	21	erva	herb	-	☼○
<i>Hypolytrum schraderianum</i> Nees	Cyperaceae	monóica	8	3	erva	herb	☼○	☼
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	hermafr.	10	2	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.)	Euphorbiaceae	monóica	14	16	eta	sub/herb	☼○	☼○
<i>Mabea piriri</i> Aubl.	Euphorbiaceae	monóica	6	6	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	Fabaceae	hermafr.	14	10	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Inga striata</i> (Benth.)	Fabaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	☼○	☼
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Fabaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	-	☼
<i>Swartzia oblata</i> R.S. Cowan	Fabaceae	hermafr.	3	1	árv.	sub/dos	☼○	☼
<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i> (Raddi) R.S. Cowan	Fabaceae	hermafr.	39	3	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Besleria longimucronata</i> Hoehne	Gesneriaceae	hermafr.	17	5	erva	herb	☼○	☼○
<i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn	Lauraceae	hermafr.	3	3	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Cryptocarya saligna</i> Mez	Lauraceae	hermafr.	6	3	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	dióica	1♀, 1♂, 3?	2♀, 1♂, 3?	eta/árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	dióica	1♀, 1?	1?	árv.	sub	☼○	-
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Lecythidaceae	hermafr.	2	1	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell.) A. Robyns	Malvaceae	hermafr.	1	3	árv.	dos	-	-

Tabela 2. Cont.

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Repr. borda	Repr. interior
<i>Leandra dasytricha</i> (A. Gray) Cogn.	Melastomataceae	hermafr.	6	1	arb.	sub/herb	☼○	-
<i>Cabrlea canjerana</i> subsp. <i>canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	dióica	13♀, 9♂, 4?	1♀, 1♂	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>tuberculata</i> (Vell.) T.D. Penn.	Meliaceae	hermafr.	8	2	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	Meliaceae	hermafr.	2	8	eta/árv.	sub	-	☼○
<i>Mollinedia</i> cf. <i>engleriana</i> Perkins	Monimiaceae	dióica	1♀, 1♂	1♂	árv.	sub/dos	☼○	☼
<i>Mollinedia oligantha</i> Perkins	Monimiaceae	dióica	2♀, 3♂, 3?	2♀, 3♂, 1?	eta	sub	☼○	☼○
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	Monimiaceae	dióica	14♀, 14♂, 5?	4♀, 5♂, 5?	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae	monóica	1	5	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Ficus gomelleira</i> Kunth & C.D. Bouchão	Moraceae	monóica	2	1	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer	Moraceae	dióica	2♀, 2♂, 1?	1♂, 1?	árv.	sub/dos	☼○	☼
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	Moraceae	dióica	1♂	1?	árv.	sub/dos	☼	-
<i>Sorocea racemosa</i> Gaudich	Moraceae	dióica	12♀, 7♂, 7?	7♀, 5♂, 2?	eta	sub/herb	☼○	☼○
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	Myristicaceae	dióica	1♀, 1♂, 6?	1♀, 2♂, 1?	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Ardisia martiana</i> Miq.	Myrsinaceae	hermafr.	1	2	árv.	sub	☼○	☼
<i>Cybianthus</i> sp.	Myrsinaceae	dióica	4?	1?	erva	herb	-	-
<i>Calyptanthus strigipes</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.	Myrtaceae	hermafr.	2	1	árv.	sub/dos	☼○	-
<i>Eugenia cereja</i> D.Legrand	Myrtaceae	hermafr.	1	20	eta/árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Eugenia copacabanensis</i> Kiaersk.	Myrtaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	-	-
<i>Eugenia fusca</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	4	2	árv.	sub	☼○	-
<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	Myrtaceae	hermafr.	1	1	eta/árv.	sub	-	-
<i>Eugenia magnibracteolata</i> Mattos & D.Legrand	Myrtaceae	hermafr.	8	8	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Eugenia magnifica</i> (= <i>mosenii</i>) Spring ex Mart.	Myrtaceae	hermafr.	2	4	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Eugenia monosperma</i> Vell.	Myrtaceae	hermafr.	7	4	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Eugenia prasina</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	6	21	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Eugenia subavenia</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	8	4	eta/árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Eugenia</i> sp. 3	Myrtaceae	hermafr.	2	11	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Gomidesia blanchetiana</i> O. Berg	Myrtaceae	hermafr.	15	45	eta	sub	☼○	☼○
<i>Marlierea obscura</i> O.Berg	Myrtaceae	hermafr.	6	11	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Marlierea</i> sp. 1	Myrtaceae	hermafr.	1	1	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Marlierea</i> sp. 3	Myrtaceae	hermafr.	1	4	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	Myrtaceae	hermafr.	6	8	eta/árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Myrcia</i> sp. nov. Gressler & Sobral	Myrtaceae	hermafr.	2	2	eta	sub	☼○	☼○
<i>Guapira nitida</i> (Schmidt) Lundell	Nyctaginaceae	dióica	9♀, 11♂, 2?	17♀, 15♂, 16?, 2*	eta/árv.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	dióica	2♀, 1*	1♀, 2♂, 2?, 2*	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Ouratea parviflora</i> Baill.	Ochnaceae	hermafr.	26	25	eta	sub/herb	☼○	☼○
<i>Ouratea verticillata</i> Engl.	Ochnaceae	hermafr.	9	34	arb.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	Phyllanthaceae	dióica	4♀, 5♂	3♀, 2♂	árv.	dos	☼○	☼○

Tabela 2. Cont.

Espécie	Família	Sistema sexual	N borda	N interior	Hábito	Estrato	Repr. borda	Repr. interior
<i>Ottonia leptostachya</i> Kunth	Piperaceae	hermafr.	2	18	erva	herb	☼○	☼○
<i>Piper</i> cf. <i>permucronatum</i> Yunc.	Piperaceae	hermafr.	21	15	erva	herb	☼○	☼○
<i>Piper</i> sp. 1	Piperaceae	hermafr.	1	1	arb.	sub	☼○	☼○
<i>Piper</i> sp. 2	Piperaceae	hermafr.	3	2	erva	herb	☼○	☼○
cf. <i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Polygonaceae	dióica	2?	1?	árv.	sub	-	-
<i>Bathysa mendoncae</i> K. Schum.	Rubiaceae	hermafr.	3	15	eta/árv.	sub/dos	-	☼○
<i>Coussarea accedens</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	19	18	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Coussarea meridionalis</i> var. <i>porophylla</i> (Vell.) M. Gomes	Rubiaceae	hermafr.	17	36	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Faramea pachyantha</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	1	1	árv.	sub	-	-
<i>Faramea picinguabae</i> M.Gomes	Rubiaceae	hermafr.	41	75	eta/árv.	sub	☼○	☼○
<i>Margaritopsis astrellantha</i> (Wernham) L.Andersson	Rubiaceae	hermafr.	4	36	arb.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	Rubiaceae	hermafr.	9	2	eta/árv.	sub	☼○	-
<i>Psychotria brachypoda</i> (Müll. Arg.) Britton	Rubiaceae	hermafr.	4	1	arb.	sub/herb	☼○	-
<i>Psychotria deflexa</i> DC.	Rubiaceae	hermafr.	1	1	arb.	herb	☼○	☼○
<i>Psychotria leitana</i> C.M.Taylor	Rubiaceae	hermafr.	24	54	arb.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Psychotria nemorosa</i> Gardner	Rubiaceae	hermafr.	4	11	arb.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	Rubiaceae	hermafr.	38	63	arb.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Rudgea jasminoides</i> subsp. <i>micrantha</i> Zappi	Rubiaceae	hermafr.	158	17	arb./eta	sub/herb	☼○	☼○
<i>Rudgea vellerea</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	hermafr.	2	1	eta/árv.	sub	☼○	-
<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Schltdl.) Klotzsch	Rubiaceae	hermafr.	14	13	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Sabicea</i> sp.	Rubiaceae	hermafr.	1	4	arb.	sub/herb	☼○	☼○
<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.	Sapotaceae	hermafr.	47	9	eta/árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	Sapotaceae	hermafr.	4	4	árv.	dos	☼○	☼○
<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	Sapotaceae	hermafr.	5	3	árv.	sub/dos	☼○	☼○
<i>Solanum stipulatum</i> Vell.	Solanaceae	hermafr.	14	2	erva	herb	☼○	-
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl. ♀	Urticaceae	dióica	3♀	1♀	árv.	dos	☼○	☼○

Tabela 3. Parâmetros do solo em cada ambiente, e respectivo resultado do teste de Mann-Whitney comparativo entre a borda natural e interior. Legenda: Mín-máx = número mínimo e máximo registrados; Med = mediana; percentis = intervalo em que estão 25% - 75% dos dados. Os valores de p com asterisco são significativos (< 0,05).

Parâmetro edáfico	Borda natural			Interior			Teste de Mann-Whitney	
	mín-máx	Med	percentis	mín-máx	Med	percentis	Z	p
argila (%)	11 – 18	15,50	13 – 17	32 – 47	40,00	34,0 – 43,5	-3,84	< 0,001*
areia grossa (%)	53 – 72	61,00	58 – 65	29 – 51	42,50	30,5 – 47,0	3,83	< 0,001*
areia fina (%)	11 – 21	14,50	13 – 16	6 – 11	7,50	6,0 – 9,5	3,65	< 0,001*
areia total (%)	72 – 83	74,50	73 – 80	37 – 57	49,50	41,5 – 53,5	3,83	< 0,001*
silte (%)	5 – 12	8,50	7 – 10	8 – 17	13,00	10,5 – 15,5	-2,81	0,005*
PResina (mg/dm ³) fósforo	5 – 20	10,50	8 – 15	2 – 13	4,00	3,0 – 5,5	3,08	0,002*
matéria orgânica (g/dm ³)	15 – 34	26,00	23 – 31	32 – 58	40,50	35,5 – 43,5	-3,66	< 0,001*
pH (em CaCl ₂)	3,8 – 4,3	4,10	4,0 – 4,2	3,7 – 4,1	3,90	3,8 – 4,0	2,37	0,018*
K (mmol _c /dm ³)	1,0 – 1,9	1,35	1,1 – 1,5	0,6 – 1,8	1,00	0,8 – 1,1	2,55	0,011*
Ca (mmol _c /dm ³)	2 – 6	2,00	2 – 3	2 – 6	4,00	2,0 – 5,5	-1,47	0,142
Mg (mmol _c /dm ³)	3 – 4	3,00	3 – 3	2 – 5	4,00	3,0 – 4,0	-1,48	0,138
H+Al (mmol _c /dm ³)	36 – 72	58,00	47 – 64	61 – 128	86,00	82 – 88	-3,42	0,001*
Al (mmol _c /dm ³)	7,2 – 21,1	15,10	12,4 – 17,0	9,6 – 20,0	15,45	12,75 – 18,85	-0,34	0,733
SB (mmol _c /dm ³)	6,0 – 11,9	6,85	6,2 – 7,6	4,7 – 12,0	8,95	5,85 – 10,95	-0,68	0,494
CTC (mmol _c /dm ³)	46,5 – 79,6	64,45	54,5 – 70,2	66,6 – 139,8	95,05	89,40 – 96,95	-3,41	0,001*
V (%)	8,11 – 24,84	10,01	8,70 – 14,19	5,30 – 12,50	8,81	7,44 – 10,24	1,84	0,065
S (mg/dm ³)	5 – 9	6,50	5 – 8	7 – 17	9,50	8 – 14	-2,90	0,004*
B (mg/dm ³)	0,16 – 1,11	0,51	0,41 – 0,60	0,26 – 0,72	0,57	0,44 – 0,70	-0,58	0,562
Cu (mg/dm ³)	0,1 – 0,3	0,20	0,1 – 0,2	0,2 – 0,9	0,20	0,2 – 0,4	-2,25	0,025*
Fe (mg/dm ³)	47 – 105	77,00	54 – 82	52 – 160	132,50	85,0 – 147,5	-2,39	0,017*
Mn (mg/dm ³)	5,6 – 15,3	8,80	7,5 – 11,3	4,3 – 17,6	8,00	5,25 – 11,45	0,61	0,539
Zn (mg/dm ³)	0,5 – 1,1	0,70	0,6 – 0,8	0,5 – 1,1	0,75	0,6 – 0,9	-0,45	0,651

Tabela 4. A. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases na borda natural e interior da floresta em Picinguaba, considerando a frequência de espécies em início de fenofase nos ambientes estudados nos três anos de estudo em conjunto. A data média foi calculada somente para os valores estatisticamente significativos no teste de Rayleigh ($p < 0,05$). NS: valores considerados não significativos. **B.** Resultados da comparação par a par entre os dois ambientes do estudo (p ; teste de Watson-Williams) para as datas de início das fenofases; o resultado é significativo quando $p < 0,05$, indicando diferença entre as variáveis comparadas. O teste foi aplicado somente para os resultados significativos no teste de Rayleigh (A).

A. Início das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Borda natural						
Observações (N)	547	481	425	407	866	847
Ângulo médio (μ)	319,48°	356,08°	12,67°	124,16°	297,25°	338,87°
Data média	19/nov	27/dez	12/jan	-	28/out	-
Desvio padrão circular	97,06°	96,80°	98,95°	118,89°	86,39°	123,12°
Comprimento vetor médio (r)	0,24	0,24	0,24	0,12	0,32	0,10
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00* (NS)
Interior da floresta						
Observações (N)	499	430	360	320	838	674
Ângulo médio (μ)	317,88°	348,31°	12,74°	69,64°	292,20°	330,80°
Data média	18/nov	19/dez	12/jan	-	23/out	-
Desvio padrão circular	91,80°	91,60°	97,44°	111,96°	84,39°	121,27°
Comprimento vetor médio (r)	0,28	0,28	0,24	0,15	0,34	0,11
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00* (NS)
B. Comparação entre ambientes	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Datas de início das fenofases	0,81* (NS)	0,27* (NS)	0,99* (NS)	-	0,27* (NS)	-

* Dados podem não ser confiáveis devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme): após verificação da distribuição dos vetores nos histogramas circulares, apenas os resultados com $r \geq 0,24$ e $p < 0,05$ foram considerados significativos.

Tabela 5. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases, considerando a frequência de espécies em início de fenofase nos ambientes estudados nos diferentes estratos (dossel/emergentes, sub-bosque, herbáceo/arbustivo) nos três anos de estudo em conjunto. A data média foi calculada somente para os valores estatisticamente significativos no teste de Rayleigh ($p < 0,05$). NS: valores considerados não significativos.

BORDA NATURAL							INTERIOR DA FLORESTA					
DOSSSEL/EMERGENTES	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Observações (N)	154	140	128	130	232	258	137	121	99	84	209	224
Ângulo médio (μ)	305,36°	328,80°	347,87°	246,00°	293,93°	328,88°	308,33°	332,15°	338,19°	311,52°	283,04°	310,43°
Data média	05/nov	29/nov	-	-	25/out	-	08/nov	02/dez	-	-	13/out	-
Desvio padrão circular	90,65°	98,64°	112,32°	108,51°	66,95°	119,66°	83,68°	85,86°	99,01°	117,41°	61,41°	123,04°
Comprimento vetor médio (r)	0,29	0,24	0,15	0,17	0,51	0,11	0,34	0,33	0,23	0,12	0,56	0,10
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,06 (NS)	0,03* (NS)	0,00	0,04* (NS)	0,00	0,00	0,01* (NS)	0,28 (NS)	0,00	0,11 (NS)
SUB-BOSQUE												
Observações (N)	393	354	301	282	634	614	340	295	257	224	589	472
Ângulo médio (μ)	328,11°	11,18°	21,93°	126,66°	301,91°	335,14°	335,85°	19,64°	38,66°	93,64°	294,03°	336,49°
Data média	28/nov	11/jan	22/jan	-	02/nov	-	06/dez	19/jan	08/fev	-	25/out	-
Desvio padrão circular	89,06°	89,87°	94,56°	109,93°	88,93°	118,22°	96,61°	95,15°	100,19°	103,87°	83,92°	119,16°
Comprimento vetor médio (r)	0,30	0,29	0,26	0,16	0,30	0,12	0,24	0,25	0,24	0,19	0,34	0,12
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00* (NS)
HERBÁCEO/ARBUSTIVO												
Observações (N)	72	55	51	48	129	92	78	72	54	39	164	27
Ângulo médio (μ)	86,33°	243,69°	291,36°	56,98°	302,21°	36,29°	294,85°	305,79°	343,88°	56,50°	319,96°	49,48°
Data média	-	-	-	26/fev	02/nov	-	25/out	06/nov	14/dez	26/fev	20/nov	19/fev
Desvio padrão circular	115,65°	111,10°	104,07°	60,09°	91,78°	125,25°	93,32°	77,32°	80,27°	63,43°	89,66°	76,96°
Comprimento vetor médio (r)	0,13	0,15	0,19	0,58	0,28	0,09	0,27	0,40	0,38	0,54	0,29	0,41
Teste Rayleigh (p)	0,29 (NS)	0,28 (NS)	0,15 (NS)	0,00	0,00	0,46 (NS)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01

* Dados podem não ser confiáveis devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme): após verificação da distribuição dos vetores nos histogramas circulares, apenas os resultados com $r \geq 0,24$ e $p < 0,05$ foram considerados significativos.

Tabela 6. Comparação dos padrões fenológicos entre borda natural e interior da floresta para 16 espécies selecionadas, considerando a proporção de indivíduos nas fenofases a cada mês do estudo. **A.** Teste de Spearman (valores de r_s); os valores marcados com asterisco foram significativos ($p < 0,05$) e quando o respectivo valor de r_s é positivo indicam padrão fenológico similar entre os ambientes. **B.** Teste de Wilcoxon (valores de Z); os valores marcados com asterisco foram significativos ($p < 0,05$) e indicam diferença significativa na proporção de indivíduos nas fenofases entre os ambientes. Após o valor de Z é apontado o ambiente com significativo maior valor (borda natural ou interior).

A. Espécie	Teste de Spearman (valores de r_s)					
	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda foliar
<i>Rollinia sericea</i>	0,77*	0,81*	0,85*	0,76*	0,59*	-0,15
<i>Sloanea guianensis</i>	0,91*	0,91*	0,96*	0,89*	0,64*	0,58*
<i>Syagrus pseudococos</i>	0,80*	0,67*	0,36*	0,49*	1,00*	0,52*
<i>Eugenia magnifica</i> (= <i>mosenii</i>)	0,82*	0,64*	0,44*	-0,10	0,68*	0,22
<i>Mabea piriri</i>	0,84*	0,93*	0,92*	0,82*	0,93*	0,72*
<i>Cabralea canjerana</i>	0,59*	0,57*	0,50*	0,24	0,25	-
<i>Cordia taguhyensis</i>	0,55*	0,55*	0,58*	0,46*	0,68*	0,14
<i>Coussarea meridionalis</i>	0,78*	0,70*	0,79*	0,48*	0,93*	0,51*
<i>Dahlstedtia pinnata</i>	0,57*	0,60*	0,06	1,00*	0,22	0,13
<i>Eugenia magnibracteolata</i>	0,93*	1,00*	0,87*	0,58*	0,79*	0,60*
<i>Geonoma gamiova</i>	0,66*	0,46*	-	-	-0,16	0,00
<i>Mollinedia oligantha</i>	0,81*	0,59*	0,66*	0,31	0,39*	0,05
<i>Psychotria nuda</i>	0,96*	0,94*	0,94*	0,69*	0,92*	0,17
<i>Besleria longimucronata</i>	0,94*	0,90*	0,88*	0,99*	0,77*	1,00*
<i>Hypolytrum schraderianum</i>	0,49*	-0,05	-	-	0,23	1,00*
<i>Piper cf. permucronatum</i>	0,81*	0,65*	0,73*	0,62*	0,52*	0,52*

B. Espécie	Teste de Wilcoxon (valores de Z)					
	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda foliar
<i>Rollinia sericea</i>	2,67* borda	2,93* borda	3,52* borda	2,98* borda	0,92	5,23* borda
<i>Sloanea guianensis</i>	0,81	1,21	2,38* interior	1,33	0,14	2,18* interior
<i>Syagrus pseudococos</i>	2,87* interior	3,29* interior	4,62* interior	2,61* interior	-	1,72
<i>Eugenia magnifica</i> (= <i>mosenii</i>)	1,35	0,94	2,65* borda	1,86	0,85	0,20
<i>Mabea piriri</i>	0,18	1,01	0,62	0,66	3,15* borda	0,45
<i>Cabralea canjerana</i>	2,59* borda	1,40	3,84* borda	2,42* borda	3,54* borda	4,01* borda
<i>Cordia taguhyensis</i>	0,77	3,55* borda	3,10* borda	3,39* borda	1,15	0,71
<i>Coussarea meridionalis</i>	2,38* borda	1,16	0,03	0,83	0,04	2,98* borda
<i>Dahlstedtia pinnata</i>	3,64* borda	3,78* borda	2,42* borda	-	2,00* borda	0,91
<i>Eugenia magnibracteolata</i>	1,15	0,31	0,53	1,07	1,75	0,97
<i>Geonoma gamiova</i>	3,24* borda	1,82	5,09* borda	3,62* borda	2,06* interior	2,32* borda
<i>Mollinedia oligantha</i>	0,14	0,00	0,23	0,80	1,49	1,82
<i>Psychotria nuda</i>	0,12	1,14	1,69	1,57	3,23* interior	4,14* borda
<i>Besleria longimucronata</i>	2,56* interior	1,60	2,79* borda	2,67* interior	4,20* interior	-
<i>Hypolytrum schraderianum</i>	0,73	0,37	2,93* borda	2,02* borda	2,67* interior	-
<i>Piper cf. permucronatum</i>	1,91	0,60	0,52	1,34	5,03* interior	3,12* borda

Nota: Quando o resultado do teste não aparece é porque os dados disponíveis dos dois ambientes são exatamente iguais.

Tabela 7. Quantidade média de estruturas reprodutivas produzidas por ciclo reprodutivo na borda natural e interior da floresta em 16 populações no período de dois anos (abril/2007 a março/2009) em Picinguaba. Legenda: N (número de dados considerados), não observada (fenofase não observada, não ocorreu no período avaliado); sem contagem (fenofase ocorreu, mas não foi contada).

Espécie Família	Ambiente	Número de estruturas por ciclo reprodutivo média ± desvio padrão (N)			
		Botão	Antese	Fruto imaturo	Fruto maduro
<i>Rollinia sericea</i>	borda natural	149,00 ± 114,59 (5)	138,80 ± 108,74 (5)	104,80 ± 93,56 (5)	51,00 ± 0,00 (4)
Annonaceae	interior	22,00 ± 0,00 (1)	15,50 ± 0,71 (2)	9,50 ± 2,12 (2)	8,00 ± 0,00 (1)
<i>Sloanea guianensis</i>	borda natural	14.572,83 ± 15.315,78 (6)	14.493,50 ± 15.369,04 (6)	12.065,17 ± 12.604,25 (6)	sem contagem
Elaeocarpaceae	interior	5.291,00 ± 6.735,9 (2)	5.291,00 ± 6.735,30 (2)	2.192,50 ± 2.987,53 (2)	sem contagem
<i>Syagrus pseudococos</i>	borda natural	7.680,00 ± 0,00 (1)	2.560,00 ± 0,00 (2)	198,00 ± 0,00 (1)	não observada
Arecaceae	interior	5.372,50 ± 1.054,56 (4)	3.655,00 ± 1.547,67 (6)	214,67 ± 130,87 (6)	52,00 ± 41,24 (3)
<i>Eugenia magnifica</i> (= <i>mosenii</i>)	borda natural	28,00 ± 0,00 (1)	27,00 ± 0,00 (1)	30,00 ± 0,00 (1)	27,00 ± 0,00 (1)
Myrtaceae	interior	113,00 ± 128,69 (2)	13,50 ± 17,68 (2)	13,50 ± 17,68 (2)	25,00 ± 0,00 (1)
<i>Mabea piriri</i>	borda natural	399,0 ± 418,62 (4)	410,00 ± 417,64 (4)	641,25 ± 447,14 (4)	261,00 ± 252,75 (4)
Euphorbiaceae	interior	364,94 ± 462,52 (4)	361,44 ± 465,33 (4)	376,50 ± 311,61 (4)	7,50 ± 0,71 (2)
<i>Cabralea</i> cf. <i>canjerana</i> subsp. <i>canjerana</i>	borda natural	270,08 ± 326,99 (35)	208,70 ± 265,21 (35)	7,73 ± 7,16 (15)	3,22 ± 3,38 (9)
Meliaceae	interior	50,00 ± 63,55 (3)	63,00 ± 84,85 (2)	3,00 ± 0,00 (1)	3,00 ± 0,00 (1)
<i>Cordia taguahyensis</i>	borda natural	630,32 ± 893,57 (30)	190,55 ± 256,90 (28)	55,77 ± 81,15 (27)	31,12 ± 47,33 (25)
Boraginaceae	interior	52,00 ± 0,00 (1)	18,00 ± 0,00 (1)	3,00 ± 0,00 (1)	3,00 ± 0,00 (1)
<i>Coussarea meridionalis</i> var. <i>porophylla</i>	borda natural	1.620,33 ± 1.935,14 (9)	1.616,44 ± 1.937,14 (9)	141,57 ± 135,48 (7)	21,75 ± 30,85 (8)
Rubiaceae	interior	1.277,55 ± 1.795,17 (18)	1.151,67 ± 1.813,15 (18)	92,87 ± 116,14 (15)	12,17 ± 17,96 (12)
<i>Dahlstedtia pinnata</i>	borda natural	285,00 ± 266,48 (9)	246,75 ± 248,04 (8)	2,00 ± 0,00 (2)	2,00 ± 0,00 (1)
Fabaceae	interior	57,50 ± 51,10 (4)	60,50 ± 49,92 (4)	não observada	não observada
<i>Eugenia magnibracteolata</i>	borda natural	5,27 ± 3,95 (11)	5,27 ± 3,95 (11)	2,75 ± 3,50 (4)	4,50 ± 4,95 (2)
Myrtaceae	interior	12,36 ± 10,91 (11)	12,36 ± 10,65 (11)	4,00 ± 4,36 (3)	4,00 ± 4,36 (3)
<i>Geonoma gamiova</i>	borda natural	1.588,04 ± 1.235,87 (22)	855,50 ± 675,46 (16)	74,80 ± 84,07 (10)	18,11 ± 26,88 (10)
Arecaceae	interior	1.908,50 ± 738,93 (2)	1.260,00 ± 0,00 (2)	não observada	não observada

Tabela 7. Cont.

Espécie Família	Ambiente	Número de estruturas por ciclo reprodutivo média ± desvio padrão (N)			
		Botão	Antese	Fruto imaturo	Fruto maduro
<i>Mollinedia oligantha</i>	borda natural	5,50 ± 3,02 (6)	4,85 ± 3,24 (7)	1,50 ± 0,71 (2)	1,00 ± 0,00 (2)
Monimiaceae	interior	2,80 ± 2,95 (5)	2,60 ± 2,51 (5)	1,50 ± 0,71 (2)	2,00 ± 0,00 (1)
<i>Psychotria nuda</i>	borda natural	155,69 ± 128,01 (42)	75,18 ± 65,65 (33)	75,42 ± 62,43 (36)	3,50 ± 9,93 (36)
Rubiaceae	interior	164,97 ± 196,93 (40)	73,93 ± 62,56 (30)	46,08 ± 52,90 (36)	2,75 ± 5,53 (36)
<i>Besleria longimucronata</i>	borda natural	13,00 ± 17,01 (17)	9,20 ± 11,26 (15)	6,46 ± 7,52 (13)	2,64 ± 2,25 (11)
Gesneriaceae	interior	57,25 ± 44,31 (8)	36,00 ± 27,07 (8)	13,87 ± 7,83 (8)	2,80 ± 2,49 (5)
<i>Hypolytrum schraderianum</i>	borda natural	445,75 ± 233,19 (4)	518,33 ± 223,50 (3)	431,67 ± 553,36 (3)	54,00 ± 65,18 (3)
Cyperaceae	interior	643,33 ± 64,73 (3)	585,00 ± 0,00 (1)	não observada	não observada
<i>Piper cf. permucronatum</i>	borda natural	8,85 ± 8,58 (20)	5,94 ± 4,43 (18)	11,27 ± 8,64 (15)	4,28 ± 2,81 (14)
Piperaceae	interior	3,89 ± 2,44 (27)	2,68 ± 2,82 (25)	4,00 ± 4,14 (13)	3,12 ± 1,96 (8)

Capítulo 3

Influência da borda natural de um rio na fenologia, produtividade, polinização e sucesso reprodutivo de *Gomidesia blanchetiana* O. Berg (Myrtaceae) em floresta atlântica



In: Eliana Gressler. 2010. 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 de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

Resumo

GRESSLER, E. Capítulo 3. **Influência da borda natural de um rio na fenologia, produtividade, polinização e sucesso reprodutivo de *Gomidesia blanchetiana* O. Berg (Myrtaceae) em floresta atlântica.** São raros os estudos que abordam os aspectos fenológicos ou ecológicos de espécies considerando os diferentes ambientes que ocorrem naturalmente nas florestas tropicais. O objetivo deste estudo foi avaliar a influência de uma borda natural de rio na fenologia e ecologia reprodutiva da espécie de sub-bosque *Gomidesia blanchetiana* O. Berg (Myrtaceae), em floresta atlântica de encosta no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, nordeste do estado de São Paulo, Ubatuba, Brasil. A fenologia reprodutiva e vegetativa de 76 indivíduos (38 no interior da floresta e 38 nas margens do rio da Fazenda – representando a borda natural) foi acompanhada mensalmente durante três anos (abril/2006 a março/2009) e foi feita a contagem do número de estruturas reprodutivas na copa (botões, flores, frutos imaturos e maduros) entre abril/2007 e março/2009. Em indivíduos dos dois ambientes e durante duas estações reprodutivas, foram quantificados: a) número total de inflorescências, botões e frutos imaturos por indivíduo; b) tamanho de inflorescências e respectivo sucesso reprodutivo; c) tamanho das flores; d) tamanho e peso dos frutos maduros e sementes; e) viabilidade das sementes; f) número de visitantes florais por período observado; e g) número de coespecíficos próximos em raios de 5 e 10 m dos indivíduos marcados. A borda natural apresentou a maior abertura do dossel e o interior o maior número de coespecíficos. As fenofases reprodutivas e vegetativas foram sazonais, com botão, antese, fruto imaturo, brotamento e queda foliar concentrados na estação mais úmida e fruto maduro na menos úmida, apresentando alta sincronia intra-específica e padrão fenológico semelhante entre a borda natural e interior, com as datas médias de início e pico das fenofases ocorrendo de 10-15 dias antes no interior. O número de inflorescências, de estruturas reprodutivas produzidas e o sucesso reprodutivo por indivíduo não diferiram entre os ambientes, enquanto o tamanho de flores, frutos maduros e sementes foram significativamente maiores na borda natural. As abelhas foram os visitantes mais freqüentes nas flores, sendo três espécies consideradas polinizadores efetivos de *G. blanchetiana*. A borda natural apresentou maior riqueza e abundância de visitantes florais e significativa maior freqüência e taxa de visitação de polinizadores efetivos e pilhadores que interior. O sucesso reprodutivo não diferiu entre os ambientes pois provavelmente a maior luminosidade e quantidade de polinizadores efetivos influenciaram positivamente a produção de frutos na borda natural, enquanto o alto número de coespecíficos e a duração mais longa da floração no interior favoreceram mais polinizações cruzadas nesse ambiente influenciando sua produção de frutos. Concluímos que a borda natural exerce influência discreta nos padrões fenológicos e acentuada nas taxas de polinização, na produção de estruturas reprodutivas por copa e morfologia de flores, frutos e sementes da espécie.

O presente estudo ressalta a importância da condução de estudos detalhados e quantitativos nos diferentes ambientes das florestas tropicais para melhor conhecimento da biologia das espécies e implicações para sua conservação.

Palavras-chave: floração, frutificação, floresta tropical úmida, sub-bosque, visitantes florais, polinizadores efetivos, produção de flores e frutos, morfologia.

Introdução

As florestas tropicais apresentam ampla diversidade de ambientes, e as áreas de transição entre habitats ou ecossistemas adjacentes são referidas como bordas florestais (Murcia 1995), as quais podem ser naturais, abrangendo margens de rios, córregos e lagos ou clareiras (Matlack 1994, Ramos & Santos 2006a,b) ou formadas por ação humana (fragmentos ou florestas contínuas circundadas por pastagens, culturas agrícolas ou cidades). Em geral nas bordas naturais e antrópicas há maior disponibilidade de luz, insolação, temperatura e exposição aos ventos, e menor umidade relativa que o interior da floresta (Williams-Linera 1990, Matlack 1993), e podem ocorrer alterações nas propriedades químicas e físicas dos solos (Johnson & Wedin 1997, James *et al.* 2003, Castro 2008).

As condições ambientais e estruturais diferenciadas nas proximidades das bordas florestais podem afetar a mortalidade de árvores (Mesquita *et al.* 1999), estrutura da floresta e produção de serapilheira (Vasconcelos & Luizão 2004, Vidal *et al.* 2007, Schessl *et al.* 2008) e, conseqüentemente, o estabelecimento de plântulas podendo gerar densidades populacionais diferentes entre os ambientes da floresta. Podem ocorrer também variações no crescimento, fenologia, quantidade de flores e frutos produzidos, morfologia de estruturas reprodutivas e sucesso reprodutivo das plantas. Esses efeitos podem ser positivos (Aizen & Feinsinger 1994a, Aizen *et al.* 2002), negativos (Jules & Rathcke 1999, Cunningham 2000, Rocha & Aguilar 2001, Aizen *et al.* 2002, Fuchs *et al.* 2003, Aguilar & Galetto 2004, Silva 2007) ou neutros (Harris & Johnson 2004, Quesada *et al.* 2004), e variam entre as espécies (Harris 1988, Aizen & Feinsinger 1994b) e entre as etapas da reprodução consideradas (Cunningham 2000, Tomimatsu & Ohara 2004). Segundo Burgess *et al.* (2006), prevalecem os efeitos negativos no sucesso reprodutivo das espécies, principalmente quando avaliadas as bordas antrópicas.

A composição de espécies de plantas e animais também pode sofrer modificações em função da distância das bordas (Saunders *et al.* 1991, Aizen & Feinsinger 1994a, Herrera 1995a, Marinoni *et al.* 2004, Marchand & Houle 2005, Gomes *et al.* 2009), influenciando as interações planta-animal, como a herbivoria, polinização e dispersão de sementes (Fagan *et al.* 1999, Cadenasso &

Pickett 2000, Harris & Johnson 2004, Quesada *et al.* 2004). Espécies polinizadas por animais são afetadas por diversos fatores, como as condições microambientais, comportamento dos insetos polinizadores (Aizen & Feinsinger 1994a, Herrera 2000, Rocha & Aguilar 2001, Aizen *et al.* 2002, Fuchs *et al.* 2003, Aguilar & Galetto 2004) e a abundância de coespecíficos em floração (tamanho da população e densidade; Kunin 1993, Ishihama *et al.* 2006, Spigler & Chang 2008). Nas florestas tropicais os indivíduos de uma espécie vegetal podem estar localizados perto de seus coespecíficos ou estar relativamente isolados de seus parceiros reprodutivos (Harper 1977). O grau de espaçamento pode determinar a possibilidade dos indivíduos serem aparentados e também afetar a visitação e o comportamento de forrageio dos polinizadores e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo individual pode ser afetado (Handel 1983, Feinsinger *et al.* 1991, Kunin 1993, Agren 1996). A maioria dos polinizadores tende a visitar em seqüência indivíduos adjacentes em floração, pois podem voar menores distâncias a cada visita e diminuir os gastos de energia (Harder 1988, de Jong *et al.* 1993, Chittka *et al.* 1997). Muitos estudos revelam a relação positiva entre o sucesso reprodutivo e a densidade de coespecíficos e/ou tamanho da população (Agren 1996, Bosch & Waser 1999, Kirchner *et al.* 2005, Spigler & Chang 2008, Sun *et al.* 2010). Em contrapartida, uma maior densidade de indivíduos pode atrair mais herbívoros, diminuindo a taxa de visitação e sucesso reprodutivo das plantas (Söber *et al.* 2009), e o maior espaçamento entre indivíduos pode reduzir os efeitos da competição intra-específica (Mustajärvi *et al.* 2001).

Nas duas últimas décadas tem sido crescente o interesse em estudos sobre a influência exercida pelas bordas no ambiente e na composição, reprodução e interações bióticas das espécies de plantas. As espécies de sub-bosque, em particular, representam parte importante da comunidade tropical florestal, possuindo alta diversidade de sistemas reprodutivos, de formas de crescimento, de linhagens filogenéticas e de síndromes de polinização e, por isso, são facilmente afetadas pela modificação dos ambientes e pelo processo de fragmentação (Aizen & Feinsinger 1994a, Silva 2007). A floresta atlântica, que apresenta alta ocorrência de espécies endêmicas e abrange ampla diversidade de espécies nos estratos inferiores da floresta, é uma das formações vegetais mais ameaçadas do planeta, devido à crescente exploração e fragmentação dos remanescentes (Morellato & Haddad 2000, Myers *et al.* 2000, Murray-Smith *et al.* 2008, Ribeiro *et al.* 2009). Apenas recentemente foram conduzidos estudos na floresta atlântica sobre a influência de bordas antrópicas ou naturais na fenologia de espécies e nas interações das plantas com polinizadores, dispersores e predadores (Galetti *et al.* 2003, Baldissera & Ganade 2005, Ramos & Santos 2005, 2006b, Cara 2006, Alberti 2007, Pivello *et al.* 2006).

Myrtaceae é a quarta maior família no Brasil (Giulietti *et al.* 2005) e uma das mais importantes na estrutura das florestas brasileiras, em especial na floresta pluvial atlântica, seu grande centro de diversificação e na qual costuma ser uma das famílias de plantas dominantes em

número de espécies e indivíduos (Mori *et al.* 1983, Peixoto & Gentry 1990, Sanchez *et al.* 1999, Tabarelli & Mantovani 1999, Oliveira-Filho & Fontes 2000, Guilherme *et al.* 2004). O gênero *Myrcia*, que na nova classificação filogenética de Myrtaceae engloba os gêneros tradicionais *Calypttranthes*, *Gomidesia*, *Marlierea* e *Myrcia* (Lucas *et al.* 2007), apresenta alta abundância e diversidade de espécies na floresta atlântica, permitindo sua utilização como indicador dos padrões de diversidade da floresta, determinando diversos sítios prioritários para a sua conservação (Murray-Smith *et al.* 2008). As flores e frutos de Myrtaceae são importantes recursos para a manutenção dos animais na floresta atlântica (Pizo 2002, Gressler *et al.* 2006). Apesar de sua importância na estrutura das florestas e outras formações vegetais nativas, estudos de cunho ecológico abordando especificamente as mirtáceas brasileiras ainda são escassos (Proença & Gibbs 1994, Souza 1997, Torenzan-Silingardi & Del-Claro 1998, Maués & Couturier 2002, Pizo 2003, Sugahara & Takaki 2004, Torenzan-Silingardi & Oliveira 2004, Gressler 2005, Silva & Pinheiro 2007, Fidalgo & Kleinert 2009, Silva & Pinheiro 2009, Staggemeier *et al.* 2010). E como consequência da intensa degradação da floresta atlântica, algumas espécies de Myrtaceae endêmicas dessa formação vegetal estão desaparecendo antes que se possa conhecer a sua biologia (Landrum & Kawasaki 1997), ressaltando a importância da avaliação dos efeitos das bordas nas espécies dessa família.

Neste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar a influência da borda natural de um rio em relação ao interior da floresta na fenologia, produtividade, polinização e sucesso reprodutivo de uma espécie de sub-bosque, *Gomidesia blanchetiana* O. Berg (Myrtaceae), em floresta atlântica. Por se tratar de uma borda natural, esperamos que nesse ambiente: a) as condições ambientais e padrões fenológicos sejam distintos do interior da floresta (Matlack 1993, Donaldson *et al.* 2002, D'Eça-Neves 2003, Ramos & Santos 2006a), com maior duração das fenofases na borda (L.P.C. Morellato, com. pessoal); b) que ocorra maior produção de botões, flores, frutos imaturos e maduros (Landenberger & Ostergren 2002, Alberti 2007, Alberti & Morellato 2010); c) que o tamanho de flores, frutos e sementes seja maior (Barik *et al.* 1996); d) que maior número de visitantes/polinizadores seja atraído para as flores (Aizen & Feinsinger 1994a, Burgess *et al.* 2006, Ramos & Santos 2006b) e; e) que o sucesso reprodutivo, estimado pela razão flor/fruto, seja maior (Aizen & Feinsinger 1994a, Aizen *et al.* 2002, Donaldson *et al.* 2002).

Material e métodos

Área de estudo – Este estudo foi desenvolvido no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, município de Ubatuba, nordeste do estado de São Paulo, Brasil, em uma área de floresta atlântica de encosta madura relativamente pouco perturbada (entre as coordenadas

23°20'02" - 23°20'17"S e 44°49'54" - 44°50'06"W). A área de estudo fica próxima do rio da Fazenda, onde puderam ser delimitados dois ambientes distintos: interior e borda da floresta, sendo a margem natural do rio da Fazenda definida como a área de borda deste estudo (veja Figuras da área de estudo no Capítulo 1). O rio da Fazenda é um rio de encosta, com leito raso e rochoso formado por vários pequenos canais anastomosados que drenam as escarpas com rápido fluxo de águas (Sanchez *et al.* 1999).

O clima da região pode ser definido como clima de floresta tropical chuvosa, caracterizado pela temperatura média do mês mais frio do ano superior a 18°C e umidade constante decorrente de precipitação abundante em todos os meses (tipo Af, Köppen 1948). O clima médio de 30 anos para a região estudada (veja Capítulo 1) mostra a existência de uma estação mais quente e superúmida, de outubro a abril, com precipitação média total superior a 230 mm mensais, e uma estação mais fria e menos úmida de maio a setembro, com precipitação média mensal de 70-180 mm mensais, mas sem déficit hídrico. As duas estações, definidas como superúmida e úmida desde ponto em diante, foram anteriormente definidas por Morellato *et al.* (2000) para a mesma área de estudo. A precipitação total média anual do período de 30 anos foi de 2.512 mm e a temperatura média anual 22,59°C. Os três anos do presente estudo (abril/2006 a março/2009) seguiram as tendências do clima médio, com precipitação média anual total de 2.448 mm e temperatura média mensal de 22,5°C. Os dois primeiros anos foram menos chuvosos e o terceiro ano foi mais chuvoso que o clima médio e os três anos apresentaram temperaturas ligeiramente mais elevadas nos meses de junho a outubro (veja o clima do período de estudo juntamente com a fenologia na Figura 4). As variáveis climáticas mensais (temperatura mínima, média e máxima e precipitação) do período de estudo foram obtidas junto ao Instituto Agrônomo de Campinas (IAC/CIAGRO), e coletadas na Estação Experimental de Ubatuba, SP, distante cerca de 26 km do local de estudo, e os dados de comprimento do dia para a latitude 23° foram obtidos de Pereira *et al.* (2001).

Espécie estudada – *Gomidesia blanchetiana* é uma árvoreta perenifólia com indivíduos adultos atingindo de 1,8-7,0 m de altura no local de estudo (Figura 1). A espécie apresenta inflorescências pareadas nos ápices dos ramos da copa, com flores pentâmeras de cor creme/amarelada e polistêmones, que exalam odor suave e adocicado durante a antese, sendo o pólen o único recurso floral oferecido aos visitantes (Figuras 1 e 2). Os frutos são baciformes, pequenos, arredondados e pilosos, com sépalas persistentes, e apresentam cor amarela quando imaturos e vermelho muito escuro quando maduros (Figuras 1 e 2). A espécie ocorre tanto em ambientes iluminados como sombreados, sendo muito abundante no interior da floresta e menos comum nas margens do rio da Fazenda. Segundo Nic Lughadha (1998), a maioria das espécies de *Gomidesia* possui certo grau de auto-compatibilidade, mas quando as flores são emasculadas ou isoladas de visitantes, nenhum fruto

é formado, fato verificado para várias espécies de *Gomidesia* brasileiras (Nic Lughadha 1998, Fidalgo & Kleinert 2009). De acordo com estudos filogenéticos recentes da tribo Myrteae (Myrtaceae), o gênero *Gomidesia* está aninhado dentro do gênero *Myrcia* (Lucas *et al.* 2005 e 2007) e por isso a espécie *G. blanchetiana* deverá ter um novo nome científico válido dentro de *Myrcia* em futuro próximo.

Amostragem dos indivíduos – Os indivíduos de *Gomidesia blanchetiana* foram amostrados em oito transecções no interior da floresta e sete na margem do rio (representando a borda natural), cada uma medindo 60 m x 5 m (300 m²), com distância mínima de 40 m entre si, demarcadas para o estudo fenológico da comunidade vegetal de Picinguaba (veja Capítulos 1 e 2). As transecções da borda foram dispostas ao longo das margens do rio e as do interior de forma aproximadamente paralela às da borda, sem sobreposição, e distantes no mínimo 50 m da margem do rio (visando evitar efeitos da borda na fenologia). Na borda natural as transecções foram demarcadas de forma a incluir a “maior influência de borda possível”, sendo divididas em duas partes: 60 m x 2,5 m na margem direita e o mesmo tamanho na margem esquerda imediatamente oposta do rio (observando na direção do deslocamento das águas). A distância entre as margens do rio da Fazenda variou de 13 a 31 m onde as transecções foram demarcadas.

Todos os indivíduos adultos com altura do tronco igual ou superior a 2,0 m foram amostrados nas transecções, resultando em 15 indivíduos na borda natural e 44 no interior. Para aumentar o número amostral, foram marcados indivíduos adicionais nas proximidades das transecções à medida que foram sendo encontrados ao longo do estudo, ao todo 23 indivíduos a mais na borda natural e 11 no interior. Na borda natural os indivíduos adicionais foram selecionados respeitando a distância de até 2,5 m da margem, todavia, devido à dificuldade de encontrar indivíduos, em alguns casos foi considerada uma distância da margem de até cinco metros, desde que a copa dos indivíduos estivesse exposta. Nas análises deste estudo foram incluídos os 38 indivíduos marcados na borda natural (15 + 23) e selecionados 38 no interior (nas transecções foram descartados três indivíduos em clareiras e 14 com poucos ramos na copa, restando 27 mais os 11 adicionais). O material vegetal coletado foi incluído no acervo do Herbarium Rioclarense (HRCB) da Unesp de Rio Claro.

Para todos os indivíduos foram tomadas as seguintes medidas: perímetro basal (P_{basal} – cerca de 10 cm acima do solo), perímetro à altura do peito (PAP – 1,20 m de altura), altura do tronco, altura da copa, comprimento e largura da copa e número de extremidades da copa (ápice de ramos) com potencial para produzir inflorescências. O número de indivíduos coespecíficos próximos foi contado em um raio de cinco e dez metros de cada indivíduo marcado, agrupados em duas categorias de tamanho: a) jovens com altura da copa entre 1,0 e 1,7 m; e b) adultos, com 1,8 m

ou mais de altura. A quantidade de coespecíficos próximos foi considerada como uma medida da densidade da população de *G. blanchetiana* nos ambientes.

Abertura do dossel – Para quantificar a luminosidade nos indivíduos de *G. blanchetiana*, foi tirada uma foto hemisférica da abertura do dossel em cada indivíduo, nas duas estações definidas para a área de estudo, utilizando câmera Nikon Coolpix modelo 8700 adaptada com a lente do tipo “Fisheye Converter” (Nikon modelo FC-E9). As fotos foram analisadas utilizando o programa Gap Light Analyzer 2.0 – GLA (Frazer *et al.* 1999).

Fenologia reprodutiva e vegetativa – As observações fenológicas nos indivíduos amostrados nas transecções foram realizadas mensalmente durante três anos (abril/2006 a março/2009). Na análise dos padrões fenológicos, os anos foram denominados como ano 1 (abril/2006 a março/2007), ano 2 (abril/2007 a março/2008) e ano 3 (abril/2008 a março/2009). Como os 34 indivíduos adicionais foram sendo marcados ao longo do estudo, o tempo de observação da fenologia variou entre os mesmos: em sete a fenologia foi acompanhada desde setembro/2006 (31 meses de observação), em 18 a partir de setembro/2007 (19 meses) e em nove a partir de setembro/2008 (sete meses – inclui um evento completo de floração). Para cada indivíduo foram observadas as fenofases reprodutivas: a) floração, dividida em botão – período anterior à abertura floral (Figura 1B), e antese – flores abertas (Figura 1C), b) frutificação, dividida em frutos imaturos – início da formação de frutos e frutos jovens (Figura 1D-F), e frutos maduros – frutos prontos para serem dispersos (Figura 1F, Morellato *et al.* 1989); e vegetativas: c) brotamento – emissão de folhas novas, e d) queda de folhas. A fenologia foi avaliada através do método do percentual de intensidade de Fournier (1974), em que os valores são atribuídos em cada indivíduo através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4): 0 – ausência da fenofase; 1 – fenofase presente de 1 a 25% da copa; 2 – fenofase presente de 26 a 50% da copa; 3 – fenofase presente de 51 a 75% da copa, e 4 – fenofase presente de 76 a 100% da copa. Adicionalmente, entre abril/2007 e março/2009, foi feita a contagem total das estruturas reprodutivas (botões, flores, frutos imaturos e maduros) na copa de cada um dos indivíduos.

Foram calculadas três variáveis fenológicas para cada indivíduo em cada um dos anos (veja definição em Morellato *et al.* 2000): a) data de início da fenofase – primeiro mês em que cada indivíduo apresentou a fenofase; b) data de pico da fenofase – mês em que cada indivíduo apresentou intensidade máxima da fenofase, de acordo com a contagem de estruturas reprodutivas ou intensidade de Fournier; c) duração da fenofase – número de meses que cada indivíduo permaneceu na fenofase. As variáveis fenológicas a e b foram utilizadas para testar a sazonalidade e

a variável *c* foi utilizada no cálculo da duração média das fenofases, correspondendo ao tempo médio em meses que a fenofase ocorreu nos indivíduos nos três anos de estudo.

Ecologia reprodutiva – Nas estações reprodutivas de 2008 (dezembro/2007 a setembro/2008) e 2009 (dezembro/2008 a setembro/2009), na borda natural e interior, foram quantificados: a) número total de botões e de frutos imaturos formados e estimado o respectivo sucesso reprodutivo por indivíduo; b) número total de inflorescências produzidas por indivíduo; c) tamanho de inflorescências e respectivo sucesso reprodutivo por inflorescência, ambos verificados através da marcação de algumas inflorescências (no máximo 20 por indivíduo), em condições naturais (não ensacadas), sendo contados o número de botões e flores e posterior e mensalmente o número de frutos imaturos e maduros formados em cada inflorescência; d) tamanho das flores frescas (diâmetro da corola em duas posições perpendiculares entre si); e) tamanho e peso de frutos maduros intactos (não predados); f) tamanho e peso de sementes intactas (não predadas) e número de sementes por fruto; g) número de sementes viáveis intactas (não predadas) – viabilidade testada através de germinação em recipientes com terra retirada da floresta mantidos em local próximo da área de pesquisa; e h) número de visitantes florais por período observado, permitindo o cálculo da taxa de visitação durante a floração. O número de dados coletados para cada item por estação reprodutiva e ambiente é demonstrado na Tabela 1.

Como as fenofases antese e fruto maduro de *G. blanchetiana* são muito influenciadas pelo dia de observação fenológica (a cada dia algumas flores abrem na copa dos indivíduos e os frutos maduros são rapidamente removidos por frugívoros), o sucesso reprodutivo foi determinado pela razão entre o número total de botões (produzidos entre dezembro e fevereiro) e o número de frutos imaturos produzidos no mês de março, consistindo principalmente na fase mostrada na Figura 1E e em alguns casos na Figura 1D. O sucesso reprodutivo foi quantificado por copa dos indivíduos e também por inflorescência marcada (método utilizado em estudos de biologia reprodutiva), visando a comparação com outros estudos.

O tamanho das flores, frutos e sementes foi medido com paquímetro digital (erro 0,01 mm). O tamanho de cada flor utilizado nas análises foi determinado pela média aritmética entre os dois diâmetros da corola medidos (com pétalas esticadas, Figura 2I), enquanto o tamanho de cada fruto e semente foi determinado pela média geométrica entre a largura e comprimento medidos (Figura 2J-L). O comprimento do fruto foi medido com e sem as sépalas persistentes, e como o comprimento das sépalas variou muito nos frutos (Figura 2J,M), optou-se por utilizar o valor sem as sépalas para os cálculos do tamanho do fruto. As observações dos visitantes florais foram realizadas entre 05:30h e 16:30h, em 14 dias não-consecutivos (nove em 2008 e cinco em 2009), tanto ensolarados como nublados e com chuva fina, totalizando 182 horas e 50 minutos de observação (91 horas e 25

minutos em cada ambiente, Tabela 1). A observação foi realizada em uma até três plantas focais ao mesmo tempo, permanecendo no mesmo local do início ao final do dia. Sempre que possível, a cada turno de visita à planta focal foi contado o número de flores visitadas por cada visitante e foram coletados espécimes para posterior identificação. Os insetos coletados foram identificados por especialistas vinculados à Científica Consultoria (Laboratório de Zoologia, UFPR) e depositados como material testemunho na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR (acrônimo da coleção: DZUP). Os visitantes florais foram registrados com câmera fotográfica digital e filmadora digital, auxiliando na identificação das espécies e análise do comportamento das mesmas.

Análise dos dados – Todos os dados foram testados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias através dos testes de Shapiro-Wilk e teste de Bartlett (nível de significância $p < 0,05$), respectivamente, e como a maioria dos dados não apresentou distribuição normal e homogeneidade de variâncias, foram aplicados testes estatísticos não-paramétricos.

O teste de Mann-Whitney foi utilizado para testar se há diferença significativa entre a borda natural e interior quanto à abertura do dossel, tamanho dos indivíduos, número de indivíduos coespecíficos próximos, duração das fenofases e quanto à maioria dos dados coletados na ecologia reprodutiva (exceto visitantes florais). Para a análise citada foi utilizada a média dos valores de porcentagem de abertura do dossel obtidos nas duas coletas desta variável (estação superúmida e estação úmida).

A ocorrência de padrão sazonal nas fenofases nos diferentes ambientes foi testada utilizando a análise estatística circular conforme Zar (1996) e Morellato *et al.* (2000) com o programa Oriana versão 2.02 (Kovach 2004). A fenologia de cada um dos indivíduos foi convertida em ângulos, de 1° (dia 01 de janeiro) a 360° (dia 31 de dezembro), e utilizada para o cálculo do ângulo médio ou data média de início e pico das fenofases. O teste de Rayleigh (p) verifica a significância do ângulo médio que, quando significativo, indica a ocorrência de padrão sazonal na fenofase avaliada, e a intensidade de concentração (r) ao redor do ângulo médio pode ser considerada uma medida do "grau" de sincronia, variando de 0 a 1 (atividade fenológica não se concentra ou se concentra ao redor de uma única data ou época do ano, respectivamente). O teste de Watson-Williams (F) foi aplicado para comparar o ângulo médio das fenofases (somente os significativos no teste de Rayleigh) e determinar se os ambientes exibem o mesmo padrão sazonal ou ângulo médio (Zar 1996). Em todos os testes para sazonalidade (que avaliaram os três anos de estudo em conjunto) foi utilizada a soma das datas dos indivíduos em todos os anos, sendo consideradas tanto as datas do ciclo principal anual da fenofase como também do ciclo secundário quando existente (poucos casos nas fenofases vegetativas), diferindo um pouco da metodologia adotada por Morellato *et al.* (2000).

A correlação de Spearman (r_s) foi utilizada para testar a relação entre o número de indivíduos nas fenofases em *G. blanchetiana* e as variáveis climáticas médias mensais (precipitação, temperatura média e comprimento do dia), sem diferenciar os ambientes e anos. Esta influência das variáveis climáticas na fenologia foi avaliada até três meses anteriores à ocorrência do evento fenológico. O mesmo teste verificou a relação entre a quantidade total de botões e frutos imaturos produzidos por indivíduo em 2008 e 2009 com a abertura do dossel e com o número de indivíduos coespecíficos adultos próximos. A correlação de Spearman também testou a atração dos visitantes florais correlacionando o número total de visitantes registrados por planta focal com o número de inflorescências/indivíduo, número de botões produzidos/indivíduo, tamanho médio das flores, abertura do dossel e número de coespecíficos adultos próximos, bem como o resultado da polinização (correlacionando o número de visitantes com o sucesso reprodutivo por indivíduo e por inflorescência marcada). Borda natural e interior foram comparados quanto ao número total de visitantes florais registrados (teste de qui-quadrado) e distribuição de frequência dos visitantes por período de observação (teste de Kolmogorov-Smirnov). O teste de Wilcoxon verificou se a taxa de visitação das espécies de insetos difere entre os ambientes.

Resultados

Abertura do dossel e densidade da população – A porcentagem média de abertura do dossel dos indivíduos de *Gomidesia blanchetiana* localizados na borda natural foi de $18,21 \pm 2,15$ (variando de 15,10 a 22,35) e no interior da floresta de $16,90 \pm 1,86$ (variando de 14,60 a 22,91). A borda natural apresentou valores significativamente maiores de porcentagem de abertura do dossel em relação ao interior da floresta (Figura 3).

Os indivíduos de *G. blanchetiana* não diferiram significativamente entre borda natural e interior quanto às medidas de tamanho da copa (Tabela 2A). A quantidade de indivíduos coespecíficos nos raios de cinco e dez metros dos indivíduos marcados foi significativamente maior no interior, com exceção para o resultado do número de adultos no raio de 5 m que não foi significativo (Tabela 2B). Na borda natural os raios medidos obviamente representaram pelo menos a metade do tamanho dos medidos no interior – pois não há plantas crescendo no meio do leito do rio da Fazenda – mas este fato não altera os resultados encontrados, e o interior continua apresentando mais coespecíficos próximos (ponderação pela área dos círculos em volta dos indivíduos).

Em pouco mais de quatro anos de visitas mensais ao local de estudo, foi observado que algumas inundações do rio da Fazenda causaram grande impacto na vegetação próxima das margens, especialmente devido à velocidade da correnteza das águas; entretanto, nenhuma vez a

copa dos indivíduos de *G. blanchetiana* foi afetada. As inundações duraram poucas horas, ocorrendo rápida drenagem mesmo após a ocorrência de chuvas torrenciais.

Fenologia reprodutiva e vegetativa – Dos 38 indivíduos marcados em cada ambiente, quatro não floresceram nem frutificaram na borda natural e três no interior durante o período em que foram avaliados quanto à fenologia. Dos indivíduos observados por 31 meses ou mais em cada ambiente, 57,1% floresceram e frutificaram em todos os anos de estudo na borda natural e 38,7% no interior e 28,6% floresceram e frutificaram em um ou dois anos do estudo na borda e 51,6% no interior. Apenas um indivíduo adicional do interior morreu durante o estudo, no final do ano 3 e sem causa aparente. O comportamento fenológico reprodutivo e vegetativo dos indivíduos de *Gomidesia blanchetiana* foi similar entre a borda natural do rio da Fazenda e o interior da floresta (Figura 4). Em todas as fenofases reprodutivas, a borda natural apresentou as maiores proporções de indivíduos nas fenofases. As fenofases da floração (botão e antese) e o brotamento apresentaram as maiores proporções de indivíduos durante a estação mais quente e chuvosa, em épocas semelhantes entre os ambientes.

No interior, as maiores proporções de indivíduos com botão e antese ocorreram um mês antes que a borda natural, em dezembro e janeiro, respectivamente; na borda natural, as maiores proporções de botão ocorreram em janeiro e as de antese em fevereiro (Figura 4). As datas médias de início e pico de botão e antese da borda natural e interior foram significativas no teste de sazonalidade, com alta sincronia intra-específica ($r > 0,96$) e significativamente diferentes entre os ambientes, ocorrendo de oito a treze dias antes no interior (Tabela 3). A duração em meses da fenofase botão não diferiu entre os ambientes e da antese foi significativamente maior no interior (Tabela 2C).

As maiores porcentagens de indivíduos com frutos imaturos ocorreram entre março e julho nos dois ambientes, na transição entre a estação superúmida e a úmida (Figura 4). Os frutos de *G. blanchetiana* amadureceram aos poucos, entre junho e setembro na estação úmida, e foram rapidamente removidos pelos animais frugívoros. No ano 1 poucos indivíduos apresentaram frutos imaturos e maduros (Figura 4). Tanto na borda natural como no interior as datas médias de início e pico de fruto imaturo e maduro foram significativas no teste de Rayleigh, com alta sincronia intra-específica ($r > 0,88$; Tabela 3). Os ambientes diferiram significativamente quanto às datas de início de fruto imaturo e pico de fruto imaturo e maduro, com o interior iniciando e chegando ao pico das fenofases de 9-16 dias antes que a borda natural; os ambientes não diferiram quanto ao início de fruto maduro (Tabela 3). A duração em meses das duas fenofases da frutificação não diferiu entre borda natural e interior (Tabela 2C).

Nos dois anos de avaliação quantitativa das estruturas reprodutivas, a quantidade média de botões e flores produzidas por indivíduo a cada mês foi sempre maior na borda natural nos meses de pico dessas fenofases, janeiro e fevereiro, respectivamente (Figura 5). Já a quantidade média mensal de frutos imaturos foi um pouco maior na borda natural na maioria dos meses de observação, enquanto a de frutos maduros diferiu entre os dois anos, com a produção média mensal por indivíduo sendo maior na borda natural de julho a setembro de 2007, e maior no interior em agosto e setembro de 2008 (Figura 5).

As maiores porcentagens de indivíduos com brotamento ocorreram entre novembro e fevereiro nos dois ambientes, enquanto a queda foliar ocorreu de forma irregular, com dois picos no ano 1, um na estação úmida e um na estação superúmida, e pequenos aumentos nas porcentagens de indivíduos durante a estação superúmida nos anos 2 e 3 (Figura 4). De modo geral, foi verificado que as plantas de *G. blanchetiana* perderam mais folhas no período de desenvolvimento das folhas novas, renovando a copa e emitindo inflorescências concomitantemente. As datas médias de início e pico de brotamento e queda foliar foram sazonais nos dois ambientes, com alta concentração de indivíduos em torno da data média no brotamento ($r > 0,83$) e baixa na queda foliar ($r < 0,38$; Tabela 3). Os ambientes diferiram quanto às datas médias de início de brotamento, com o interior iniciando a fenofase oito dias antes, mas não quanto às datas de pico (Tabela 3). As datas médias de início e pico de queda foliar não diferiram entre os ambientes (Tabela 3). A duração em meses de ambas as fenofases vegetativas não diferiu entre os ambientes (Tabela 2C).

Como os padrões fenológicos de *G. blanchetiana* diferiram entre borda natural e interior em intervalo menor que 16 dias, a relação entre a fenologia e o clima foi testada considerando os ambientes conjuntamente. Todas as fenofases reprodutivas e vegetativas se correlacionaram com as variáveis climáticas, sendo as maiores correlações encontradas em botão, antese e brotamento (Tabela 4). Botão, antese e brotamento se correlacionaram alta e positivamente com a temperatura média do mês de ocorrência das fenofases e o comprimento do dia do mês anterior; botão/brotamento e antese apresentaram alta correlação positiva com a precipitação do mês anterior e a de três meses anteriores, respectivamente (Tabela 4). A fenofase fruto maduro apresentou somente correlações negativas com as variáveis climáticas, com os maiores valores do coeficiente de Spearman ocorrendo com o clima de até um mês anterior, evidenciando a ocorrência de frutos maduros durante a estação mais fria e menos úmida (Tabela 4, Figura 6). A queda foliar apresentou correlação baixa com a temperatura média do mês e o comprimento do dia do mês anterior.

Ecologia reprodutiva – A produção total de botões, frutos imaturos e inflorescências por indivíduo de *G. blanchetiana* não apresentou diferença significativa entre os ambientes (Tabela 2D). Durante o acompanhamento das 307 inflorescências marcadas em cada ambiente, foi verificado que quase

todos os botões das inflorescências viram flores, abrindo de 1-4 flores por dia em cada inflorescência. Do total de inflorescências marcadas, 71 (23,1%) não produziram nenhum fruto na borda natural e 65 (21,1%) no interior, e nenhuma foi aparentemente predada. Borda natural e interior da floresta diferiram significativamente quanto ao número de botões por inflorescência (Figura 6A, Tabela 2D) e número de frutos imaturos formados por infrutescência (Figura 6B, Tabela 2D), com o interior apresentando os maiores valores, mas não diferiram quanto ao sucesso reprodutivo nas inflorescências marcadas (Figura 6C, Tabela 2D) e também quanto ao sucesso reprodutivo por indivíduo (Tabela 2D).

O tamanho das flores diferiu significativamente entre a borda natural e o interior, com a borda apresentando as flores de maior tamanho (Figura 7A, Tabela 2D). Cada fruto de *G. blanchetiana* continha uma semente (raramente duas), que representou em média 45,7% do peso do fruto, variando de 25,10 a 80,98% na borda natural e de 21,74 a 63,91% no interior. Nos poucos frutos que apresentaram duas sementes, estas eram pequenas, mas seu peso somado sempre foi maior que o de uma semente normal. Dos 168 frutos maduros coletados na borda natural para as medições morfométricas, apenas três apresentaram sementes predadas (1,78%), sendo estas descartadas das análises. No interior nenhum fruto continha semente predada. Borda natural e interior diferiram quanto ao tamanho e peso dos frutos maduros e tamanho e peso das sementes, com a borda natural apresentando os maiores valores para todas as medidas tomadas (Figura 7B-E, Tabela 2D).

A produção total de botões e frutos imaturos e sucesso reprodutivo por indivíduo em 2008 e 2009 não se correlacionaram com a porcentagem de abertura do dossel tanto da estação superúmida, como da úmida (todos os resultados com $p > 0,05$). Também não houve correlação significativa da produção total de frutos imaturos e sucesso reprodutivo por indivíduo com o número de indivíduos coespecíficos adultos nos raios de 5 m e 10 m das plantas marcadas ($p > 0,05$). A duração da antese (em meses) se correlacionou positiva e significativamente com a produção de frutos imaturos por copa ($r_s = 0,30$; $p = 0,001$), indicando que as plantas com florações mais longas produziram mais frutos imaturos.

Todas as sementes de *G. blanchetiana* provenientes da borda natural e interior foram viáveis nos testes de germinação, germinando logo após a remoção da polpa e gerando plântulas aparentemente saudáveis (Figura 8). As sementes originadas de frutos imaturos amarelos germinaram similarmente às provenientes de frutos maduros, e na copa dos indivíduos na floresta algumas sementes iniciaram a germinação quando ainda estavam inseridas nos frutos imaturos amarelos ou maduros, ocasionando a queda dos mesmos. Não foi observada diferença aparente na velocidade de germinação e do desenvolvimento das plântulas entre os ambientes. No ambiente natural, algumas sementes foram acompanhadas por um ano desde a germinação, sendo verificado

que as plântulas não toleram incidência direta de raios solares no início de seu desenvolvimento, o que ocorre muitas vezes na borda natural. As plântulas também resistem menos quando a disponibilidade de água na parte superficial do solo está aparentemente limitada (período extenso com menor precipitação e temperaturas elevadas).

Polinização de *Gomidesia blanchetiana* – As flores de *G. blanchetiana* abrem entre as 05:00h e 05:30h da manhã, exalando odor adocicado e liberando o pólen na anteras logo após a abertura floral. As flores duram cerca de 11 horas, permanecendo túrgidas até o meio-dia; a partir das 10:00h as pétalas e os estames começam a se curvar para o centro da flor, fechando completamente por volta das 15:00h no interior da floresta e 16:30h na borda natural, quando inicia a senescência de pétalas e estames (a seqüência do processo da abertura até o fechamento da flor é mostrada na Figura 2A-H). Ao longo da antese há sempre pólen disponível, porém em quantidade aparentemente reduzida na parte da tarde. O estigma permanece aderente, com aspecto túrgido e coloração clara durante toda a antese, escurecendo no final do processo de fechamento da flor, sendo assumido que o estigma fica receptivo ao longo da antese.

Foram registrados 601 visitantes nas flores de *G. blanchetiana*, pertencentes a 27 espécies de insetos, sendo 14 espécies de abelhas (51,8%), quatro de besouros (14,8%), três de vespas e de hemípteros (11,11% cada), dois de dípteros (7,4%) e um ortóptero (3,7%; Tabela 5). O número de flores visitadas por cada visitante em cada visita à planta focal variou de 1 a 33 (média geral de 4,09 flores visitadas, veja Tabela 5 para média de cada espécie). As seis espécies de visitantes mais freqüentes nas flores, entre elas cinco espécies de abelhas e uma espécie de besouro, representaram 86,02% (n = 517) do total observado (Figuras 9 e 10). Enquanto a maioria das espécies de abelhas realizou visitas rápidas às flores, *Trigona braueri* permaneceu por até três horas na planta observada, abordando poucas flores a cada visita à planta focal. *Bombus morio* e *Thygater armandoi* (fêmea) realizaram mais visitas nas primeiras horas da manhã, respectivamente 06:30h-08:30h e 05:30h-07:30h, visitando todas as flores abertas da planta focal, com repetição de algumas (Figura 10).

Dentre as 14 espécies de abelhas registradas em *G. blanchetiana*, sete coletaram pólen vibrando os estames, enquanto as outras espécies raspam o pólen das anteras (Tabela 5). A abelha *Ariphanarthra palpalis* (Figura 9), que é relativamente rara em coleções entomológicas e possui poucas informações disponíveis sobre seu comportamento, foi observada raspando as anteras das flores de *G. blanchetiana* nos dois ambientes tanto em dias ensolarados como nublados. O besouro mais freqüente nas flores (sp. 1 Coleoptera) chegava geralmente no início do dia nas flores e ficava por longo período em uma mesma flor, caminhando pelos estames e se alimentando de pólen, permanecendo durante horas na planta focal. Os hemípteros e vespas observados apenas pousaram

nas flores, algumas vezes se locomovendo pelos estames, não demonstrando nenhuma atividade de herbivoria de partes florais.

Por volta das 08:30h em diante, *Bombus morio* passou a visitar mais rapidamente e menor quantidade de flores, e em algumas ocasiões rejeitou algumas flores, se aproximando das mesmas sem pousar e indo embora em seguida (*B. morio* rejeitou 1 flor na borda e 4 no interior). Outras quatro abelhas também rejeitaram flores principalmente após a metade da manhã até o final do dia, sendo elas *Euglossa (Glossura) iopoecila* (3 borda, 2 interior), *Trigonopedia ferruginea* (3 borda, 1 interior), *Thygater armandoi* (fêmea; apenas 1 flor na borda). *Euglossa (Euglossela) viridis* foi vista somente uma vez, no interior, e rejeitou a flor que iria visitar, sendo descartada das análises. Ao todo foram oito rejeições em cada ambiente (2,07% na borda e 3,46% no interior), as quais foram anotadas mas não consideradas como visitas nas análises.

De acordo com o comportamento dos visitantes florais e sua frequência nas flores (taxa de visitação), três abelhas, *Bombus morio*, *Thygater armandoi* (fêmea) e *Trigonopedia ferruginea* foram consideradas os polinizadores efetivos (POE) de *G. blanchetiana*, vibrando os estames e tocando estigma e estames em todas as visitas (Tabela 5, Figuras 9-11). As duas primeiras espécies aparentemente são as mais eficientes na polinização, tanto pela sua maior dimensão corporal como também pelas altas taxas de visitação e maior número de flores visitadas a cada turno de visitação a uma planta (Tabela 5). A terceira abelha, *Trigonopedia ferruginea* (Figura 9), é menor e agarra menores quantidades de estames durante a vibração, permanecendo mais tempo em cada flor até vibrar todos os estames e por isso visitando menos flores por turno de visitação em comparação com as outras duas espécies (Tabela 5). As demais espécies de abelhas foram consideradas como polinizadores ocasionais (POC, eventualmente tocam o estigma ou estames) e o restante dos insetos observados (16 espécies) foram considerados como visitantes florais (VIS, Tabela 5, Figuras 9, 10 e 11A). Duas abelhas, *Euglossa (Glossura) iopoecila* e *Megommation insigne* (Figura 9), que poderiam ter sido consideradas efetivas na polinização devido ao seu tamanho corporal, foram consideradas polinizadoras ocasionais pela sua baixa frequência nas flores. Além disso, *Euglossa (Glossura) iopoecila* não foi efetiva pois, na maioria das visitas, coletou pólen em pleno vôo utilizando a língua comprida sem pousar nas flores e depois passando o pólen para as patas; nas poucas vezes em que pousou nas flores, vibrou os estames durante a coleta. É importante salientar que algumas espécies coletaram pólen sem tocar estigma/estames (polinizar), atuando como pilhadoras (as espécies que agem como pilhadoras estão assinaladas com um asterisco na Tabela 5). Todas as espécies de POC atuaram algumas vezes como pilhadoras e cinco espécies de visitantes também podem ser consideradas pilhadoras (Tabela 5).

Durante períodos de chuva foram realizadas algumas observações focais, pois o pico de floração de *G. blanchetiana* ocorre em uma época intensamente chuvosa na área de estudo (no final

de janeiro e início de fevereiro), sendo verificado que algumas espécies de abelhas realizam visitas às flores mesmo enquanto está chovendo. *Bombus morio*, *Thygater armandoi* (fêmea) e *Euglossa* (*Glossura*) *iopoecila* visitaram as flores com chuva fraca a moderada, vibrando os estames úmidos, entretanto, abandonando a planta quando a chuva se tornava muito intensa. Já *Trigonopedia ferruginea* e *Trigona braueri* permaneceram algum tempo coletando pólen nas flores mesmo durante as chuvas mais intensas.

Polinização de *Gomidesia blanchetiana*: comparação entre borda natural e interior – Na borda natural foram registrados 378 visitantes (62,9%) e no interior 223 (37,1%), pertencentes a 24 espécies na borda e 18 no interior, com 15 espécies em comum entre os ambientes (Tabela 5). Estes resultados foram significativamente diferentes entre os ambientes ($\chi^2 = 20,51$; $p < 0,001$; grau de liberdade = 1). O teste de Wilcoxon apontou que a taxa de visitação das 27 espécies difere significativamente entre os ambientes, com a borda natural apresentando os maiores valores ($Z = 2,87$; $p = 0,004$). Na borda natural, a abelha *Bombus morio* foi a espécie com maior taxa de visitação das flores (26,4% dos indivíduos registrados), seguida das abelhas *Trigona braueri* (16,4%) e *Trigonopedia ferruginea* (16,1%), enquanto no interior *Trigonopedia ferruginea* foi a espécie com maior taxa de visitação (27,35% dos indivíduos registrados), seguida por *Bombus morio* (20,2%) e *Trigona braueri* (18,3%).

Tanto na borda natural como no interior da floresta a maioria das visitas ocorreu no período da manhã, entre as 05:30h-11:30h (Figura 10). Na borda natural foram registrados mais visitantes nas primeiras horas do dia, entre 05:30h-08:30h, e no interior um pouco mais tarde, entre 06:30h-09:30h, com variação nas espécies de visitantes anotadas a cada hora de observação (Figura 10). O teste de Kolmogorov-Smirnov apontou que a borda natural e o interior diferiram significativamente quanto à distribuição do número de indivíduos registrados ao longo das horas de observação ($D_{\text{máx}} = 0,168$; $p < 0,001$), mas não diferiram quanto à distribuição do número de espécies de visitantes ($D_{\text{máx}} = 0,040$; $p > 0,10$).

Na borda natural, dos 378 visitantes registrados, 212 são POE e 130 são POC, enquanto no interior, dos 223 visitantes, 131 são POE e 68 são POC (Figura 11A). A proporção relativa de indivíduos de cada uma das três espécies de abelha polinizadoras efetivas é apresentada na Figura 11B, e demonstra que a borda natural e o interior da floresta diferem quanto ao polinizador efetivo mais freqüente nas flores, sendo *B. morio* na borda e *Trigonopedia ferruginea* no interior. Considerando apenas as espécies POE, a borda natural apresentou significativo maior número de indivíduos registrados que o interior ($\chi^2 = 9,69$; $p = 0,002$; grau de liberdade = 1). Ainda em relação aos POE, o número total de flores visitadas na borda natural foi de 1.005 e no interior 541 ($\chi^2 = 71,23$; $p < 0,001$; grau de liberdade = 1). *Bombus morio* visitou 675 flores na borda (67,16%) e 221

no interior (40,85%), *Thygater arandoi* (fêmea), 216 e 152 (21,49% e 28,10%), respectivamente, e *Trigonopodia ferruginea*, 114 e 168 (11,34% e 31,05%), respectivamente. A borda natural apresentou significativa maior taxa de visitação de espécies que são pilhadoras ou atuam como pilhadoras em parte das visitas em relação ao interior ($Z = 2,90$; $p = 0,004$; $N = 13$).

Discussão

Padrões fenológicos de *Gomidesia blanchetiana*

Todas as fenofases reprodutivas e vegetativas de *G. blanchetiana* ocorreram de forma sazonal e com alta sincronia intra-específica (exceto queda foliar), apresentando padrão anual de ocorrência bem definido (*sensu* Newstrom *et al.* 1994) e similar entre a borda natural e o interior da floresta. O maior número de indivíduos com botões, flores, frutos imaturos e folhas novas na estação mais quente e chuvosa, relacionado ao aumento no comprimento do dia, precipitação e temperatura, e com frutos maduros na estação mais fria e menos chuvosa do ano, corroboram os padrões fenológicos observados para mirtáceas na comunidade vegetal de Picinguaba (veja Capítulo 1, Morellato *et al.* 2000) e em outras áreas de floresta atlântica no sudeste do Brasil (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Gressler 2005, Fidalgo & Kleinert 2009, Staggemeier *et al.* 2010). Dentre as 46 espécies de Myrtaceae estudadas na comunidade de Picinguaba (veja Capítulo 1), 27 floresceram e frutificaram nos mesmos períodos do ano que *G. blanchetiana*, representando mais um indício de que a época favorável para a ocorrência das fenofases reprodutivas foi herdada ao longo do curso da evolução de espécies filogeneticamente relacionadas (Kochmer & Handel 1986, Smith-Ramirez *et al.* 1998, Gressler 2005, Boulter *et al.* 2006, Staggemeier *et al.* 2010). Plantas que florescem durante a estação mais úmida e frutificam durante o período subsequente menos úmido, podem ter a dispersão de sementes favorecida, obtendo vantagens na germinação e estabelecimento das plântulas na estação chuvosa subsequente (Bendix *et al.* 2006, Selwyn & Pathasarathy 2007). De fato, o pico de produção de frutos maduros em *G. blanchetiana* ocorre no final de agosto quando as chuvas começam a ocorrer com mais frequência, sendo verificado, nos testes de germinação, que as plântulas dependem de solo úmido, alta umidade relativa do ar e sombreamento no início de seu desenvolvimento. A duração longa da fenofase fruto imaturo (até seis meses) refletiu o tempo necessário para o desenvolvimento e maturação dos frutos e sementes de *G. blanchetiana*, que são relativamente grandes e requerem maior tempo para se desenvolver (Castro-Díez *et al.* 2003).

Os padrões fenológicos de *G. blanchetiana* foram similares entre borda natural e interior, fato verificado em diversos estudos fenológicos abrangendo uma ou mais populações (Laurance *et al.* 2003, Williams-Linera 2003, Ramos & Santos 2005, Alberti & Morellato 2008, 2010). Apesar da fenologia similar entre ambientes, os indivíduos do interior iniciaram e chegaram ao pico das

fenofases de 8 a 18 dias antes da borda natural, apresentando duração média da antese significativamente maior que a borda, mas não diferenciada nas outras fenofases. Essas diferenças podem ser explicadas pela quantidade de luz e características edáficas distintas entre a borda natural e interior (veja Capítulo 2 para as características edáficas). Wielgolaski (2001) e Cardoso (2009) verificaram que solos com maiores teores de argila, como os do interior da floresta em Picinguaba, favorecem a antecipação do brotamento e/ou floração das espécies. Adicionalmente, em ambientes com menor disponibilidade de luz, como o interior da floresta estudada, as plantas podem não conseguir sustentar grandes displays florais para atrair os polinizadores e por isso estendem a floração por maior tempo, produzindo uma menor quantidade de flores ao longo do tempo (Kilkenny & Galloway 2008), o que pode ser o caso de *G. blanchetiana* em Picinguaba. Segundo Kilkenny & Galloway (2008) características fenológicas que aumentem a visitação por insetos, como a duração mais longa da floração, podem ser menos custosas do que investir em caracteres morfológicos que aumentem a atração dos polinizadores.

Polinização de *Gomidesia blanchetiana*

Os principais visitantes florais de *G. blanchetiana* foram as abelhas, especialmente da família Apidae, fato referido para espécies da família Myrtaceae como um todo (Nic Lughada & Proença 1996, Gressler *et al.* 2006). Duas das três espécies de abelhas consideradas como polinizadores efetivos de *Gomidesia blanchetiana*, *Bombus morio* e *Thygater armandoi* (fêmea), são as que possuem o maior tamanho corporal dentre os polinizadores observados, representando mais um indicativo da importância da relação interdependente entre o tamanho da flor e o tamanho do polinizador na determinação da eficiência da polinização além de seu comportamento nas flores (Frankie *et al.* 1983, Proença & Gibbs 1994). Além disso, *B. morio* e *T. armandoi* são as espécies que possuem maior quantidade de pêlos sobre o corpo, o que favorece a dispersão do pólen segundo Fidalgo (2002). A mesma autora também observou que raramente as abelhas *B. morio* e *Melipona rufiventris* depositam pólen heteroespecífico em *Myrcia brasiliensis* (antiga *Gomidesia schaueriana*), evidenciando a constância floral dessas abelhas e sua eficiência no transporte de pólen entre plantas de uma mesma espécie.

Das 14 espécies de abelhas que visitaram as flores de *G. blanchetiana*, sete vibraram os estames para liberar o pólen das anteras e com este comportamento foram consideradas polinizadoras efetivas ou ocasionais da espécie pois tocavam estigma e estames na maioria das visitas. Segundo Proença (1992), várias espécies de *Gomidesia* apresentam anteras funcionalmente poricidas e espécies brasileiras de Myrtaceae geralmente apresentam grãos de pólen pequenos e sem ornamentação, características apropriadas para a remoção de pólen por vibração (Buchmann 1983). A polinização por vibração foi amplamente observada em espécies com anteras poricidas, as mais

adequadas para esse tipo de polinização (Buchmann 1983, Oliveira & Sazima 1990, Fracasso & Sazima 2004), e vêm sendo registrada cada vez mais em espécies de anteras não poricidas, como Myrtaceae (Proença & Gibbs 1994, Souza 1997, Torenzan-Silingardi & Del-Claro 1998, Fidalgo & Kleinert 2009).

A abelha *Bombus morio* coletou pólen através da vibração de estames e foi o principal polinizador efetivo de *G. blanchetiana* na floresta de encosta estudada e também de seis espécies de Myrtaceae em área próxima de floresta de planície (Fidalgo & Kleinert 2009), resultados que demonstram a importância desta espécie para a polinização de mirtáceas na área de estudo. Abelhas do gênero *Bombus* foram referidas como os principais polinizadores de espécies de Myrtaceae tanto no cerrado (Proença & Gibbs 1994, Torenzan-Silingardi & Del-Claro 1998, Oliveira & Gibbs 2000) como na floresta atlântica (Fidalgo & Kleinert 2009) e floresta amazônica (Souza 1997).

As visitas das abelhas às flores de *G. blanchetiana* foram mais frequentes no período da manhã, quando a maioria dessas espécies visitou quase todas as flores abertas da copa das plantas focais, diminuindo o tempo de permanência e número de flores visitadas ao longo do dia. Fidalgo & Kleinert (2009) também observaram maior quantidade de visitas até o meio-dia nas mirtáceas da floresta de planície em Picinguaba. As visitas mais concentradas no período da manhã podem ser explicadas em função de um ou mais fatores em conjunto, como a temperatura ideal para a visita dos insetos e a atratividade das flores e/ou esgotamento do recurso oferecido aos insetos. As abelhas (e provavelmente outros insetos) forrageiam apenas dentro de uma faixa limitada de condições microclimáticas que permitem o vôo, pois esta atividade não pode aumentar indefinidamente de acordo com os fatores abióticos (Corbet *et al.* 1993, Fidalgo 2002). Pela grande quantidade de visitas no início da manhã pode-se presumir que as temperaturas nesse período sejam ideais para forrageamento das abelhas e outros insetos visitantes de *G. blanchetiana*, especialmente na borda natural, na qual a maior incidência de raios solares deve elevar as temperaturas mais cedo que no interior e por isso um número maior de visitantes foi registrado nesse ambiente uma hora antes do interior. No interior as flores fecharam por completo cerca de uma hora e meia antes da borda natural (possivelmente devido às condições microclimáticas diferenciadas neste ambiente) e, por isso, a visitação dos insetos se estendeu por mais tempo nas plantas da borda. Fidalgo (2002) observou que o número de indivíduos visitantes nas mirtáceas da floresta de planície em Picinguaba foi afetado negativamente pela temperatura e intensidade luminosa, com a maioria das visitas ocorrendo entre 20-25°C e poucas acima de 29°C. O pico de visitação no início da manhã também está relacionado à abundância de pólen neste horário, pois este recurso se torna escasso ao longo do dia como resultado do forrageamento contínuo pelas abelhas (Roubik 1989). De acordo com Fidalgo (2002), *Bombus morio* praticamente exaure o pólen da flor em uma única visita à *Myrcia brasiliensis* (antiga *Gomidesia schaueriana*), então, pode-se concluir que quanto mais visitas dessa

abelha à *G. blanchetiana*, mais rapidamente ocorre o esgotamento do pólen nas flores, o que pode ter sido mais freqüente na borda natural (taxa de visitação de *B. morio* é maior neste ambiente).

Algumas espécies de abelhas permaneceram forrageando nas flores de *G. blanchetiana* durante períodos de chuva, mas diminuindo suas atividades principalmente sob chuva mais intensa. Vários estudos relataram que a precipitação pluviométrica causa a diminuição da atividade externa das abelhas (Michener 1974, Roubik 1989, Hilário *et al.* 2001, Hilário *et al.* 2007) ou a interrupção desta atividade (Iwama 1977, Kleinert-Giovannini 1982). Michener (1974) relatou que espécies de *Bombus* podem forragear em condições menos favoráveis que outras espécies de abelhas, sob chuva leve ou até mesmo neve; entretanto, Morse (1982) ressaltou que *Bombus* spp. só forrageiam sob chuva pesada quando esta foi precedida por condições climáticas rigorosas ou quando os suprimentos na colônia estavam esgotados. A argumentação de Morse (1982) pode ser a explicação para o fato de *Bombus morio* ter reduzido as visitas à *G. blanchetiana* durante os períodos de chuva e, também, pela possibilidade de que a menor quantidade de pólen liberado pelos estames úmidos não compense o gasto energético para sua coleta. Em um local como Picinguaba, com alta incidência de chuvas ao longo de todo o ano e pico de floração das espécies durante a estação mais chuvosa (veja Capítulo 1), o forrageamento das abelhas durante períodos chuvosos demonstra que as espécies de abelhas devem estar bem adaptadas aos seus habitats, onde conviver com a chuva não é opção e sim uma regra (Hilário *et al.* 2007).

Influência da borda natural na polinização de *Gomidesia blanchetiana*

A maior riqueza e abundância de visitantes florais registradas nas plantas da borda do rio da Fazenda em relação ao interior eram esperadas, sendo que na borda natural a taxa de visitação e freqüência de polinizadores efetivos e pilhadores foram maiores que no interior. A atração maior e mais diversificada de visitantes às flores da borda natural foi influenciada pela maior luminosidade (abertura do dossel) desse ambiente, que possui efeito direto e indireto na freqüência de visitação das plantas. O efeito direto da maior luminosidade da borda natural se refere ao comportamento dos insetos que voam, pois a atividade destes é tipicamente dependente da temperatura corporal, que é influenciada tanto pela temperatura do ar como pela luz do sol direta (Bishop & Armbruster 1999). Por isso, muitos insetos ectotérmicos polinizadores forrageiam preferencialmente em ambientes mais iluminados e quentes (Heard & Hendrikz 1993, Herrera 1995b, Hilário *et al.* 2001, Liow *et al.* 2001, Totland 2001, Kilkenny & Galloway 2008, Norgate *et al.* 2010), como a borda natural do rio da Fazenda em Picinguaba. Contudo, o efeito da temperatura no comportamento dos polinizadores varia entre as espécies (Herrera 1997) e alguns autores não detectaram diferença na visitação em diferentes níveis de irradiância/temperatura (Hansen & Totland 2006) ou encontraram relação negativa (Fidalgo 2002) ou positiva (Fidalgo & Kleinert 2007) para diferentes espécies de insetos.

Já o efeito indireto da maior luminosidade da borda natural se dá através da influência positiva desse fator abiótico na produção de estruturas reprodutivas, permitindo maior alocação de recursos para a produção de estruturas reprodutivas e gerando maior display floral das plantas neste ambiente (Kato & Hiura 1999, Kilkenny & Galloway 2008). Os indivíduos da borda natural apresentaram discreto aumento no display floral em relação ao interior, com flores significativamente maiores e média um pouco maior de inflorescências por indivíduo. A atratividade das plantas depende do número de inflorescências produzidas e de flores abertas/dia, da forma, tamanho e odor das flores e da disponibilidade de recursos florais, parâmetros que podem determinar a diversidade de polinizadores (Herrera 1991, Donaldson *et al.* 2002). Vários estudos demonstraram que displays florais maiores atraem maior número de polinizadores (Klinkhamer & de Jong 1990, Andersson 1991, Conner & Rush 1996, Thompson 2001, Ohashi & Yahara 2001, Mustajärvi *et al.* 2001, Galloway *et al.* 2002, Mitchell *et al.* 2004, Grindeland *et al.* 2005, Makino *et al.* 2007, Jürgens *et al.* 2009) gerando, na maioria dos casos, maior sucesso reprodutivo.

Vários estudos relataram que altas densidades de coespecíficos atraem maior número de polinizadores (Kato & Hiura 1999, Mustajärvi *et al.* 2001, Grindeland *et al.* 2005, Lázaro & Totland 2010) enquanto outros não encontraram relação entre densidade de coespecíficos e abundância de polinizadores (Goulson *et al.* 1998, Bruna *et al.* 2004, Inês 2006) ou encontraram relação negativa (Demczuk *et al.* 2009). Como em *G. blanchetiana* o número de coespecíficos próximos foi significativamente maior no interior e este ambiente atraiu menos visitantes/polinizadores que a borda natural, pode-se concluir que a vizinhança é um fator secundário na atração dos insetos em comparação com a luminosidade. Entretanto, é necessário fazer uma ressalva à esta conclusão. A maioria dos estudos relaciona a densidade de coespecíficos floridos com as taxas de visitação às plantas e não o número absoluto de indivíduos adultos próximos (independente de estarem floridos ou não), como no presente estudo. A metodologia aqui empregada visou quantificar os coespecíficos adultos de modo a relacionar os valores obtidos para mais de uma estação reprodutiva e, talvez, isto tenha influenciado o resultado encontrado. Um outra explicação para o resultado seria a hipótese levantada por Rathcke (1983), que sugeriu que a taxa de visitação de polinizadores por flor com recompensa inicialmente aumenta com a densidade de plantas até um valor máximo, como resultado do efeito da facilitação, e então diminui com o aumento da densidade como um resultado da competição entre plantas pelos serviços de polinizadores (tanto indivíduos coespecíficos como de outras espécies).

Influência da borda natural no sucesso reprodutivo e tamanho de frutos e sementes

O sucesso reprodutivo dos indivíduos de *Gomidesia blanchetiana* não diferiu entre a borda natural (média de 21,2%) e interior (média de 27,6%) e este resultado pode ter sido determinado por

fatores diferentes em cada ambiente. Na borda natural, o sucesso reprodutivo provavelmente foi influenciado positivamente pela significativa maior frequência de visitação dos polinizadores efetivos, havendo maior probabilidade de ocorrência de polinizações cruzadas (Kawai & Kudo 2009), as quais são essenciais para a formação de frutos em espécies de *Gomidesia* (Nic Lughadha 1998, Fidalgo 2002). Nas plantas do interior, a baixa visitação de polinizadores pode ter sido compensada pela fenologia da floração, que iniciou antes e durou mais tempo que a borda, e pela maior densidade de coespecíficos próximos, fatores que juntos podem ter favorecido a ocorrência de polinizações cruzadas. Kilkenny & Galloway (2008) verificaram que plantas que floresceram antes e por mais tempo produziram maior quantidade de frutos, pois provavelmente suas flores tiveram mais oportunidades para serem polinizadas por insetos raros do que as de plantas com floração curta. Em espécies polinizadas por insetos, o tamanho da população está diretamente relacionado com a atração dos polinizadores e tem influência positiva no seu sucesso reprodutivo (Sih & Baltus 1987, Aguilar & Galetto 2004). Pelo exposto, pode-se concluir que os valores similares de sucesso reprodutivo de *G. blanchetiana* entre a borda natural e interior devem representar o limite máximo de frutos que as plantas dessa espécie podem sustentar, independentemente dos fatores favoráveis para maior produção em cada um dos ambientes.

O tamanho e peso de frutos maduros e sementes de *G. blanchetiana* foram significativamente maiores na borda natural corroborando um dos efeitos da borda esperados na reprodução das plantas (Barik *et al.* 1996, Kilkenny & Galloway 2008), fato que ainda não havia sido verificado no Brasil. Em espécies arbóreas tropicais é comum haver ampla variação intra-específica na massa de sementes (Foster 1986, Khan *et al.* 2002), característica que possui importante papel no estabelecimento da fase juvenil das plantas, principalmente em condições de escassez de nutrientes (Grubb & Coomes 1997, Meyer & Carlson, 2001). Segundo Foster (1986), as vantagens potenciais para a produção de sementes grandes em árvores de florestas tropicais úmidas são o uso da reserva acumulada na produção de tecidos fotossintéticos para manter o balanço energético, ou no rápido desenvolvimento da plântula. Plântulas de sementes grandes e pesadas apresentaram melhor desempenho germinativo, sobrevivência e crescimento que as de sementes pequenas (Bonfil 1998, Costa *et al.* 2006, Upadhaya *et al.* 2007). De acordo com os estudos citados, seria esperado que as sementes maiores e mais pesadas de *G. blanchetiana* provenientes da borda natural fossem mais resistentes e apresentassem maiores chances de sobrevivência que as do interior, entretanto, não foi verificada nenhuma diferença aparente nos testes de germinação realizados.

Por outro lado, o maior tamanho dos frutos maduros e sementes dos indivíduos da borda natural também pode resultar em um problema para a dispersão da espécie. Segundo a recente revisão sobre a polinização e dispersão de sementes de Myrtaceae (Gressler *et al.* 2006), espécies de

Gomidesia são dispersas por aves, que ingerem os frutos inteiros ou em pedaços, dependendo do tamanho do fruto. A dispersão por aves é fortemente limitada pelo tamanho do diásporo (fruto ou semente) em função da largura do bico da ave e, nesse sentido, o aumento no tamanho de frutos e sementes oriundos da borda natural pode prejudicar sua dispersão. Para Paise & Vieira (2005), o tamanho do fruto é importante para os consumidores, principalmente quando este vai ser consumido inteiro e, por isso, pode limitar o número de espécies frugívoras que conseguem obter alimento em uma determinada espécie de planta. Em quatro anos de visitas mensais à área de estudo, nenhuma ave foi vista se alimentando dos frutos de *G. blanchetiana*. No entanto, com base no tamanho do fruto e em outras observações feitas no período, pode-se inferir que os dispersores de *G. blanchetiana* são aves de maior porte como o surucú (*Trogon viridis*, Trogonidae) e a juruva (*Baryphthengus ruficapillus*, Momotidae). O surucú foi avistado removendo frutos de tamanho semelhante ao de *G. blanchetiana* em pleno vôo tanto de espécies de sub-bosque como de dossel, incluindo espécies de Myrtaceae, *Myrciaria floribunda*, *Myrcia pubipetala*, *Eugenia neoaustralis* e *Marlierea obscura* e de outras famílias, *Cordia taguahyensis* (Boraginaceae) e *Virola bicuhyba* (Myristicaceae). A juruva foi avistada muitas vezes se deslocando no sub-bosque e muito próximo de indivíduos de *G. blanchetiana* e, em certa oportunidade, levando uma semente arilada de *Virola bicuhyba* no bico.

No caso das sementes de *G. blanchetiana*, o investimento parece ser maior no vigor das mesmas e não na atração dos dispersores, pois os frutos da borda natural apresentaram menor quantidade relativa de polpa (relação peso fruto x peso das sementes; menor recompensa para as aves) e maior tamanho (possível limitação da dispersão). Fenner (1985) relatou que em ambientes estáveis as plantas tendem a investir mais em sementes com qualidades que favoreçam seu estabelecimento e sobrevivência das plântulas, do que na sua dispersão. O fato de todas as sementes de *G. blanchetiana* terem sido viáveis nos testes de germinação pode indicar que ambos os ambientes possuem o mesmo potencial para estabelecimento da espécie, aliado ao sucesso reprodutivo semelhante encontrado. Todavia, o número de coespecíficos jovens e adultos próximos foi maior no interior, remetendo a conclusão de que em algum momento do desenvolvimento há maior mortalidade de plântulas ou indivíduos jovens nas margens do rio da Fazenda. Provavelmente a borda natural, por ser uma margem de rio, é um ambiente menos estável quanto às condições microclimáticas, com maior incidência direta de raios solares e sujeito a inundações, fatores que isolados ou em conjunto podem afetar a germinação e o estabelecimento das plântulas nesse ambiente. Nos testes de germinação realizados, as plântulas de *G. blanchetiana* se mostraram sensíveis à insolação direta e pouca umidade, que na borda natural devem ocorrer com maior frequência que o interior da floresta.

Referências bibliográficas

- Agren J. 1996. Population size, pollinator limitation and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- Aguilar, R. & Galetto, L. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138: 513-520.
- Aizen, M.A., Ashworth, L. & Galetto, L. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-341.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinator, and feral honey bees in Argentina "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Alberti, L.F. 2007. Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na floresta atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Alberti, L.F. & Morellato, L.P.C. 2008. Influência da abertura de trilhas antrópicas e clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 31(1): 53-59.
- Alberti, L.F. & Morellato, L.P.C. 2010. Variation on fruit production of *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) trees on the edge and interior of a semideciduous forest – a case study. *Naturalia* 33: 57-68.
- Andersson, S. 1991. Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). *Holarctic Ecology* 14: 186-191.
- Baldissera, R. & Ganade, G. 2005. Predação de sementes ao longo de uma borda de Floresta Ombrófila Mista e pastagem. *Acta Botanica Brasilica* 19(1): 161-165.
- Barik, S.K., Tripathi, R.S., Pandey, H.N. & Rao, P. 1996. Tree regeneration in a subtropical humid forest: effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *Journal of Applied Ecology* 33: 1551-1560.
- 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.
- Bishop, J.A. & Armbruster, W.S. 1999. Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. *Functional Ecology* 13: 711-724.
- Bonfil, C. 1998. The effect of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85: 79-87.
- Bosch, M. & Waser, N.M. 1999. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 86: 871-879.
- 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.

- Bruna, E.M., Kress, W.J., Marques, F. & Silva, O.F. 2004. *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. *Acta Amazonica* 34(3): 467-471.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: Handbook of experimental pollination biology (C.E. Jones & J. Little, eds.). Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 73-113.
- 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.
- Cadenasso, M.L. & Pickett, S.T.A. 2000. Linking forest edge structure to edge function: Mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31-44.
- 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.
- Castro-Díez, P., Montserrat-Martí, G., Cornelissen, J.H.C. 2003. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecology* 166: 117-129.
- Chittka, L., Gumbert, A. & Kunze, J. 1997. Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 239-249.
- Conner, J.K. & Rush, S. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105: 509-516.
- Corbet, S.A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A. & Smith, K. 1993. Temperature and pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology* 18: 17-30.
- Costa, R.S., Oliveira, I.V.M., Môro, F.V. & Martins, A.B.G. 2006. Aspectos morfológicos e influência do tamanho da semente na germinação do jambo-vermelho. *Revista Brasileira de Fruticultura* 28(1): 117-120.
- 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.
- 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.
- de Jong, T.J., Waser, N.M. & Klinkhamer, P.G.L. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 321-325.
- Demczuk, S.D.B., Francisco, A.L., Rech, R., Souza T.F. & Faria R.R. 2009. Efeito da densidade de indivíduos co-específicos no sucesso reprodutivo de *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). In: Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil, São Lourenço – MG.

- 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.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S. & Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.
- Feinsinger, P., Tiebout, H.M., & Young, B.E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72: 1953-1963.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman & Hall, London, 150 p.
- Fidalgo, A.O. 2002. Interação entre abelhas e plantas da família Myrtaceae numa floresta de planície litorânea em Ubatuba – SP, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Fidalgo, A.O. & Kleinert, A.M.P. 2007. Foraging behavior of *Melipona rufiventris* Lepeletier (Apinae; Meliponini) in Ubatuba, SP, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67(1): 133-140.
- Fidalgo, A.O. & Kleinert, A.M.P. 2009. Reproductive biology of six Brazilian Myrtaceae: is there a syndrome associated with buzz-pollination? *New Zealand Journal of Botany* 47: 355-365.
- Foster, S.A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52(3): 261-299.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Fracasso, C.M. & Sazima, M. 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frequência de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4): 797-804.
- Frankie, G.W., Harber, W.A., Opler, P.A. & Bawa, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. In: *Handbook of experimental pollination biology* (C.E. Jones & R.J. Little, eds.). New York: Van Nostrand Reinhold Company Inc. pp. 411-447.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA) version 2.0 – user manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- 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.
- Galetti, M., Alves-Costa, C.P. & Cazetta, E. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithochoric fruits. *Biological Conservation* 111: 269-273.
- Galloway, L.F., Cirigliano, T. & Gremski, K. 2002. The contribution of display size and dichogamy to potential geitonogamy in *Campanula americana* *International Journal of Plant Sciences* 163: 133-139.
- Giulietti, A.M., Harley, R.M., Queiroz, L.P., Wanderley, M.G.L. & Van Den Berg, C. 2005. Biodiversity and conservation of plants in Brazil. *Conservation Biology* 19: 632-639.

- Gomes, J.S., Silva, A.C.B.L., Rodal, M.J.R. & Silva, H.C.H. 2009. Estrutura do sub-bosque lenhoso em ambientes de borda e interior de dois fragmentos de floresta atlântica em Igarassu, Pernambuco, Brasil. *Rodriguésia* 60(2): 295-310.
- Goulson, D. Stout, J.C., Hawson, S.A. & Allen, J.A. 1998. Floral display size in comfrey, *Symphytum officinale* L. (Boraginaceae): relationships with visitation by three bumblebee species and subsequent seed set. *Oecologia* 113: 502-508.
- Gressler, E. 2005. Floração e frutificação de Myrtaceae de floresta atlântica: limitações ecológicas e filogenéticas. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Gressler, E., Pizo, M.A. & Morellato, L.P.C. 2006. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29(4): 509-530.
- Grindeland, J.M., Sletvold, N. & Ims, R.A. 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology* 19: 383-390.
- Grubb, P.J. & Coomes, D.A. 1997. Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Science Research* 7: 269-280.
- Guilherme, F.A.G., Morellato, L.P.C. & Assis, M.A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic rain forest, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 725-737.
- Hansen V.I. & Totland, O. 2006. Pollinator visitation, pollen limitation, and selection on flower size through female function in contrasting habitats within a population of *Campanula persicifolia*. *Canadian Journal of Botany* 84: 412-420.
- Handel, S.N. 1983. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. *Pollination Biology*, L. Real, New York, pp. 163-211.
- Harder, L.D. 1988. Choice of individual flowers by bumble bees: interaction of morphology, time and energy. *Behaviour* 104: 60-77.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, NY, USA. 892 p.
- Harris, L.D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2: 330-332.
- 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.
- Heard, T.A. & Hendrikz, J.K. 1993. Factors influencing flight activity of colonies of stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Australian Journal of Zoology* 41: 343-353.
- Herrera, C.M. 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72: 1436-1448.
- Herrera, C.M. 1995a. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516-1524.
- Herrera, C.M. 1995b. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology* 76: 218-228.
- Herrera, C.M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos* 78: 601-611.

- Herrera, C.M. 2000. Flower-to-seedling consequences of different pollination regimes in an insect-pollinated shrub. *Ecology* 81: 15-29.
- Hilário, S.D., Imperatriz-Fonseca, V.L. & Kleinert, A.M.P. 2001. Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (*in litt.*) (Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Biologia* 61(2): 191-196.
- Hilário, S.D., Ribeiro, M.F. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2007. Impacto da precipitação pluviométrica sobre a atividade de vôo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). *Biota Neotropica* 7(3): bn02307032007.
- Inês, M.C.C. 2006. Fenologia e sucesso reprodutivo de *Psyyhotria suterella* (Rubiaceae): efeitos da disponibilidade de recursos e densidade floral. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Ishihama, F., Ueno, S., Tsumura, Y. & Washitani, I. 2006. Effects of density and floral morph on pollen flow and seed reproduction of an endangered heterostylous herb, *Primula sieboldii*. *Journal of Ecology* 94: 846-855.
- Iwama, S. 1977. A influência dos fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo* 2: 189-201.
- James, S.E., Pärtel, M., Wilson, S.D. & Peltzer, D.A. 2003. Temporal heterogeneity of soil moisture in grassland and forest. *Journal of Ecology* 91(2): 234-239.
- Johnson, N.C. & Wedin, D.A. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* 7: 171-182.
- Jules, E.S. & Rathcke, B.J. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology* 13(4): 784-793.
- Jürgens, A., Bosh, S.R., Webber, A.C., Witt, T., Frame, D. & Gottsberger, G. 2009. Pollination biology of *Eulophia alta* (Orchidaceae) in Amazonia: effects of pollinator composition on reproductive success in different populations. *Annals of Botany* 104: 897-912.
- Kato, E. & Hiura, Y. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Stiracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86(4): 495-501.
- Kawai, Y. & Kudo, G. 2009. Effectiveness of buzz pollination in *Pedicularis chamissonis*: significance of multiple visits by bumblebees. *Ecological Research* 24: 215-223.
- Khan, M.L., Bhuyan, P., Singh, N.D. & Todaria, N.P. 2002. Fruit set, seed germination and seedling growth of *Mesua ferra* Linn. (Clusiaceae) in relation to light intensity. *Journal of Tropical Forest Science* 14: 35-48.
- Kilkenny, F.F. & Galloway, L.F. 2008. Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia* 155: 247-255.
- Kirchner, F., Luijten, S.H., Imbert, E., Riba, M., Mayol, M., Gonzalez-Martinez, S.C., Mignot, A. & Colas, B. 2005. Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111: 130-142.
- Klinkhamer, P.G., & de Jong, T.J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405.

- Kleinert-Giovannini, A. 1982. The influence of climatic factors on flight activity of *Plebeia emerina* Friese (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) in winter. *Revista Brasileira de Entomologia* 26: 1-13.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56(4): 303-325.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia – con un estudio de los climas de la Tierra*. México: Fondo de Cultura Económica, 478 p.
- Kovach, W.L. 2004. Oriana for Windows – version 2.02. Kovach Computer Services, Wales, U.K.
- Kunin, W.E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behaviour effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- 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.
- Landrum, L.R. & Kawasaki, M.L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil – an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49: 508-536.
- 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.
- Lázaro, A. & Totland, O. 2010. Population dependence in the interactions with neighbors for pollination: A field experiment with *Taraxacum officinale*. *American Journal of Botany* 97: 760-769.
- Liow, H.L., Sodhi, N.S., Elmqvist, T. 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology* 38: 180-192.
- Lucas, E.J., Belsham, S.R., Nic Lughadha, E.M., Orlovich, D.A., Sakuragui, C.M., Chase, M.W. & Wilson, P.G. 2005. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae – preliminary molecular evidence. *Plant and Systematics Evolution* 251: 35-51.
- Lucas, E.J., Harris, S.A., Mazine, F.F., Belsham, S.R., Nic Lughadha, E.M., Telford, A., Gasson, P.E. & Chase, M.W. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56(4): 1105-1128.
- Makino, T.T., Ohashi, K. & Sakai, S. 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology* 21: 87-95.
- Marchand, P. & Houle, G. 2005. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: what are their determinants? *Forest Ecology Management*. 223: 113-124.
- Marinoni, L., Miranda, G.F.G. & Thompson, F.C. 2004. Abundância e riqueza de espécies de Syrphidae (Diptera) em áreas de borda e interior de floresta no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(4): 553-559.
- 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.

- Maués, M.M. & Couturier, G. 2002. Biologia floral e fenologia reprodutiva do camu-camu (*Myrciaria dubia* (H.B.K.) McVaugh, Myrtaceae) no Estado do Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 441-448.
- Mesquita, R.C.G., Delamonica, P. & Laurance, W.F. 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- Meyer, S.E. & Carlson, S.L. 2001. Achene mass variation in *Ericameria nauseosus* (Asteraceae) in relation to dispersal ability and seedling fitness. *Functional Ecology* 15: 274-281.
- Michener, C.D. 1974. The social behavior of the bees: a comparative study. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Mitchell, R.J., Karron, J.D., Holmquist, K.G. & Bell, J.M. 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional Ecology* 18: 116-124.
- Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. 2000. Introduction – the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32(4B): 786-792.
- 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., Boom, B.M., Carvalho, A.M. & Santos, T.S. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian wet forest. *Biotropica* 15: 68-70.
- Morse, D.H. 1982. Behavior and ecology of bumble bees. *In: Social insects* (H.R. Hermann, ed.). Academic Press Inc., New York, v.3, pp. 245-322.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests – implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 58-62.
- 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.
- Mustajärvi, K., Siikamäki, P., Rytkönen, S. & Lammi, A. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89: 80-87.
- 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. 1994. 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.
- Nic Lughadha, E.N. 1998. Preferential outcrossing in *Gomidesia* (Myrtaceae) is maintained by a post-zygotic mechanism. *In: Reproductive biology* (S.J. Owens & P.J. Rudall, eds.). Kew, Royal Botanical Garden. pp. 363-379.
- Nic Lughadha, E.N. & Proença, C. 1996. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83: 480-503.

- Norgate, M., Boyd-Gerny, S., Simonov, V., Rosa, M.G.P., Heard, T.A. & Dyer, A.G. 2010. Ambient temperature influences Australian native stingless bee (*Trigona carbonaria*) preference for warm nectar. PLoS ONE 5(8): e12000. doi:10.1371/journal.pone.0012000.
- Ohashi, K. & Yahara, T. 2001. Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. In: Cognitive ecology of pollination (L. Chittka & J.D. Thomson, eds.). Cambridge University Press, New York, pp. 274-296.
- Oliveira Filho, A.T. & Fontes, M.A. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil, and the influence of climate. Biotropica 32: 793-810.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. Flora 195: 311-329.
- Oliveira, P.E.A.M. & Sazima, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. Plant Systematics and Evolution 172: 35-49.
- Paise, G. & Vieira, E.M. 2005. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 28(3): 615-625.
- Peixoto, A.L. & Gentry, A.H. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). Revista Brasileira de Botânica 13: 19-25.
- Pereira, A.R., Angelocci, L.R. & Sentelhas, P.C. 2001. Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas. Ed. Agropecuária, 478 p.
- Pivello, V.R., Petenon, D., Jesus, F.M., Meirelles, S.T., Vidal, M.M., Alonso, R.A.S., Franco, G.A.D.C. & Metzger, J.P. 2006. Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade de borda. Acta Botanica Brasilica 20(4): 845-859.
- Pizo, M.A. 2002. The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in Brazilian Atlantic forest. In Frugivores and seed dispersers – biodiversity and conservation perspectives. (D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti, eds.). CABI Publishing, Wallingford, pp. 129-143.
- Pizo, M.A. 2003. Padrão de deposição de sementes e sobrevivência de sementes e plântulas de duas espécies de Myrtaceae na Mata Atlântica. Revista Brasileira de Botânica 26: 371-377.
- Proença, C.E.B. 1992. Buzz pollination – older and more widespread than we think? Journal of Tropical Ecology 8: 115-120.
- Proença, C.E.B. & Gibbs, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. New Phytologist 126: 343-354.
- 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.
- 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. 2006a. Microclimate of Atlantic forest fragments: regional and local scale heterogeneity. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(6): 935-944.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2006b. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic Forest fragment. *Biotropica* 38(3): 383-389.
- Rathcke, B.J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In: *Pollination Biology* (L.A. Real, ed.), Academic Press, New York, pp. 305-329.
- 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.
- Rocha, O.J. & Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica – a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany* 88(9): 1607-1614.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, 514 p.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H.F. & César, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22(1): 31-42.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation – a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Schessler, M., Silva, W.L. & Gottsberger, G. 2008. Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rainforest in Pernambuco, Brazil. *Flora* 203: 215-228.
- 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.
- Sih, A. & Baltus, M.S. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1695.
- Silva, A.L.G. & Pinheiro, M.C.B. 2007. Biologia floral e da polinização de quatro espécies de *Eugenia* (Myrtaceae) L. *Acta Botanica Brasilica* 21(1): 235-247.
- Silva, A.L.G. & Pinheiro, M.C.B. 2009. Reproductive success of four species of *Eugenia* L. (Myrtaceae) *Acta Botanica Brasilica* 23(2): 526-534.
- Silva, C.A. 2007. Biologia reprodutiva de três espécies dsitílicas 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.
- Smith-Ramirez, C., Armesto, J. J. & Figueroa, J. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest Myrtaceae – ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology* 136(2): 119-131.
- Söber, V., Teder, T. & Moora, M. 2009. Contrasting effects of plant population size on florivory and pollination. *Basic and Applied Ecology* 10: 737-744.

- Souza, M.A.D. 1997. Biologia reprodutiva de onze espécies de Myrtaceae em floresta de terra firme na Amazônia Central. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus.
- Spigler, R.B. & Chang S-M. 2008. Effects of plant abundance on reproductive success in the biennial *Sabatia angularis* (Gentianaceae): spatial scale matters. *Journal of Ecology* 96: 323-333.
- Staggemeier, V.G., Diniz-Filho, J.A.F. & Morellato, L.P.C. 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology* 98: 1409-1421.
- Sugahara, V.Y. & Takaki, M. 2004. Effect of light and temperature on seed germination in guava (*Psidium guajava* L., Myrtaceae). *Seed Science and Technology* 32: 759-764.
- Sun, H., Alexandersson, R. & Ge, S. 2010. Positive effects of flower abundance and synchronous flowering on pollination success, and pollinia dispersal in rewardless *Changnienia amoena* (Orchidaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 477-488.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no estado de São Paulo (Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 22: 217-223.
- 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.
- Thompson, J.D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system. *Oecologia* 126: 386-394.
- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation* 117: 509-519.
- Torezan-Silingardi, H.M. & Del-Claro, K. 1998. Behavior of visitors and reproductive biology of *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae) in cerradão vegetation. *Ciência e Cultura* 50: 281-284.
- Torezan-Silingardi, H.M. & Oliveira, P.E.A.M. 2004. Phenology and reproductive ecology of *Myrcia rostrata* and *M. tomentosa* (Myrtaceae) in Central Brazil. *Phyton (Horn)* 44: 23-43.
- Totland, O. 2001. Environment-dependent pollen limitation and selection on floral traits in an alpine species. *Ecology* 82: 2233-2244.
- Upadhaya, K., Pandey, H.N. & Law, P.S. 2007. The effect of seed mass on seedling survival and growth in *Prunus jenkinsii* Hook.f. & Thoms. *Turk. J. Bot.* 31:31-36.
- Vasconcelos, H.L. & Luizão, F.J. 2004. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Application* 14: 884-892.
- Vidal, M.M., Pivello, V.R., Meirelles, S.T. & Metzger, J.P. 2007. Produção de serapilheira em floresta Atlântica secundária numa paisagem fragmentada (Ibiúna, SP): importância da borda e tamanho dos fragmentos *Revista Brasileira de Botânica* 30(3): 521-532.
- 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. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica* 35(1): 28-36.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 662 p.



Figura 1. *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae). A. Aspecto geral de um indivíduo no sub-bosque de Picinguaba. B. Início da formação de inflorescências com botões. C. Inflorescências com flores abertas em antese (cor creme) e senescentes (cor marrom clara). D. Início da formação de frutos imaturos. E. Infrutescência com alguns frutos imaturos predados no início do desenvolvimento. F. Infrutescências com frutos imaturos (amarelos) e maduros (vermelho escuro).

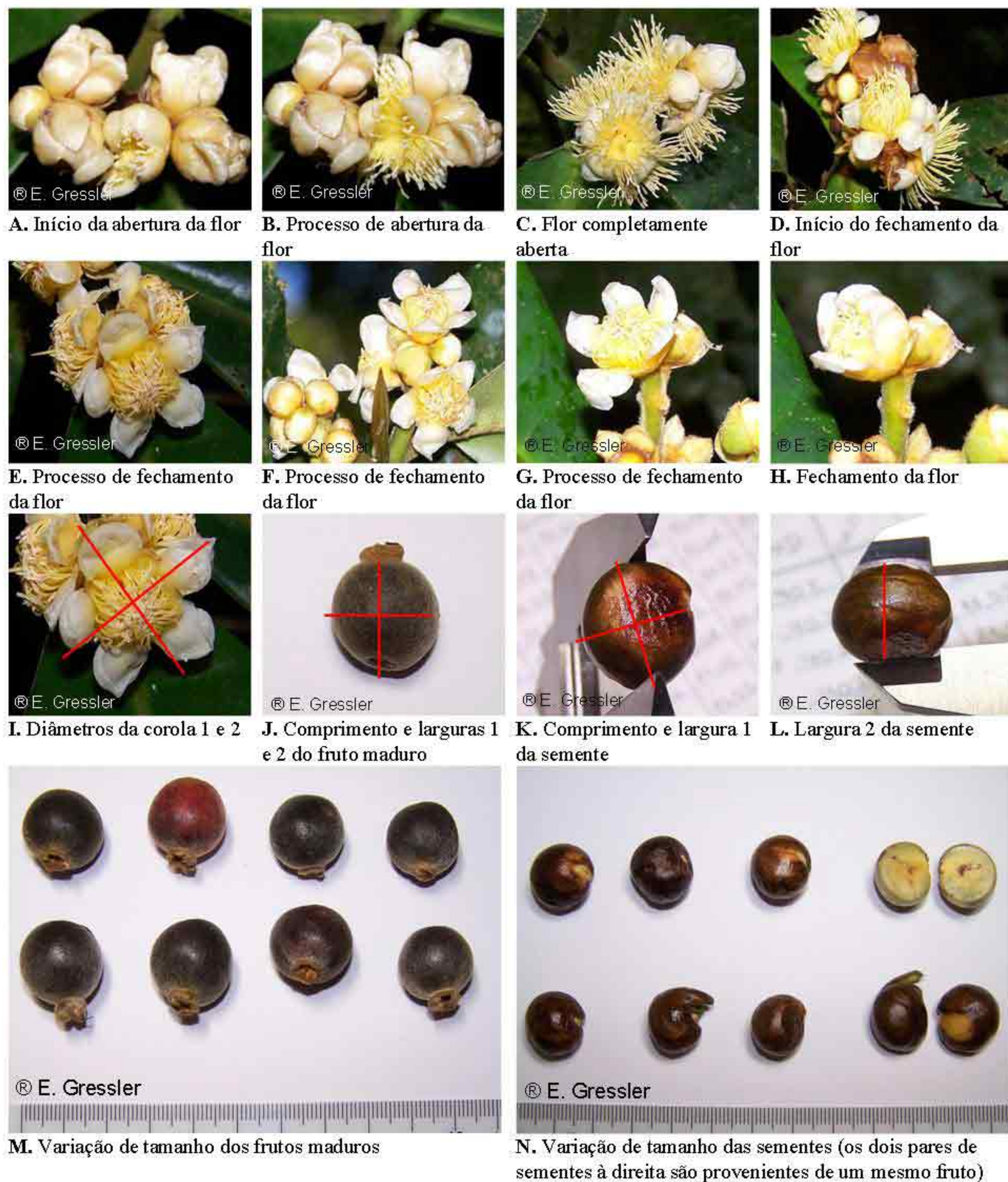


Figura 2. *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae). A-H. Sequência temporal desde a abertura floral (05:00h – 05:30h) até o fechamento completo das flores (15:00h – 16:30h). I-L. Forma de medição do tamanho das flores frescas, frutos maduros e sementes. M-N. Variação do tamanho de frutos maduros e sementes.

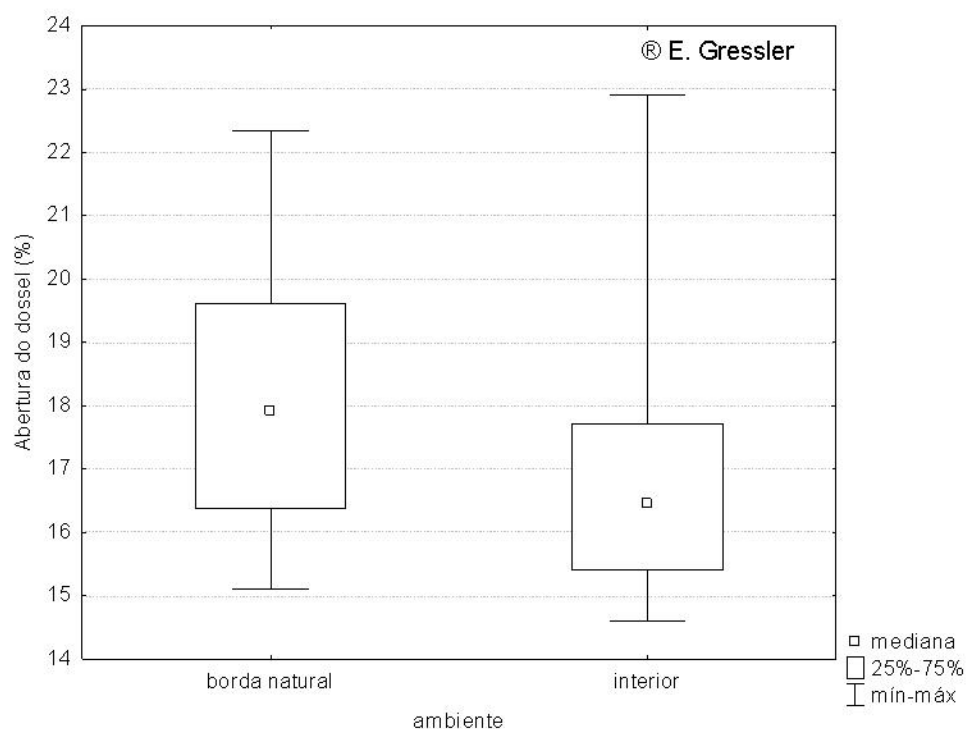


Figura 3. Boxplot da porcentagem média de abertura do dossel dos indivíduos de *Gomidesia blanchetiana* nos dois ambientes estudados em Picinguaba. O teste de Mann-Whitney apontou que a borda natural apresenta valores de abertura do dossel significativamente maiores que o interior da floresta ($Z = 2,81$; $p = 0,005$).

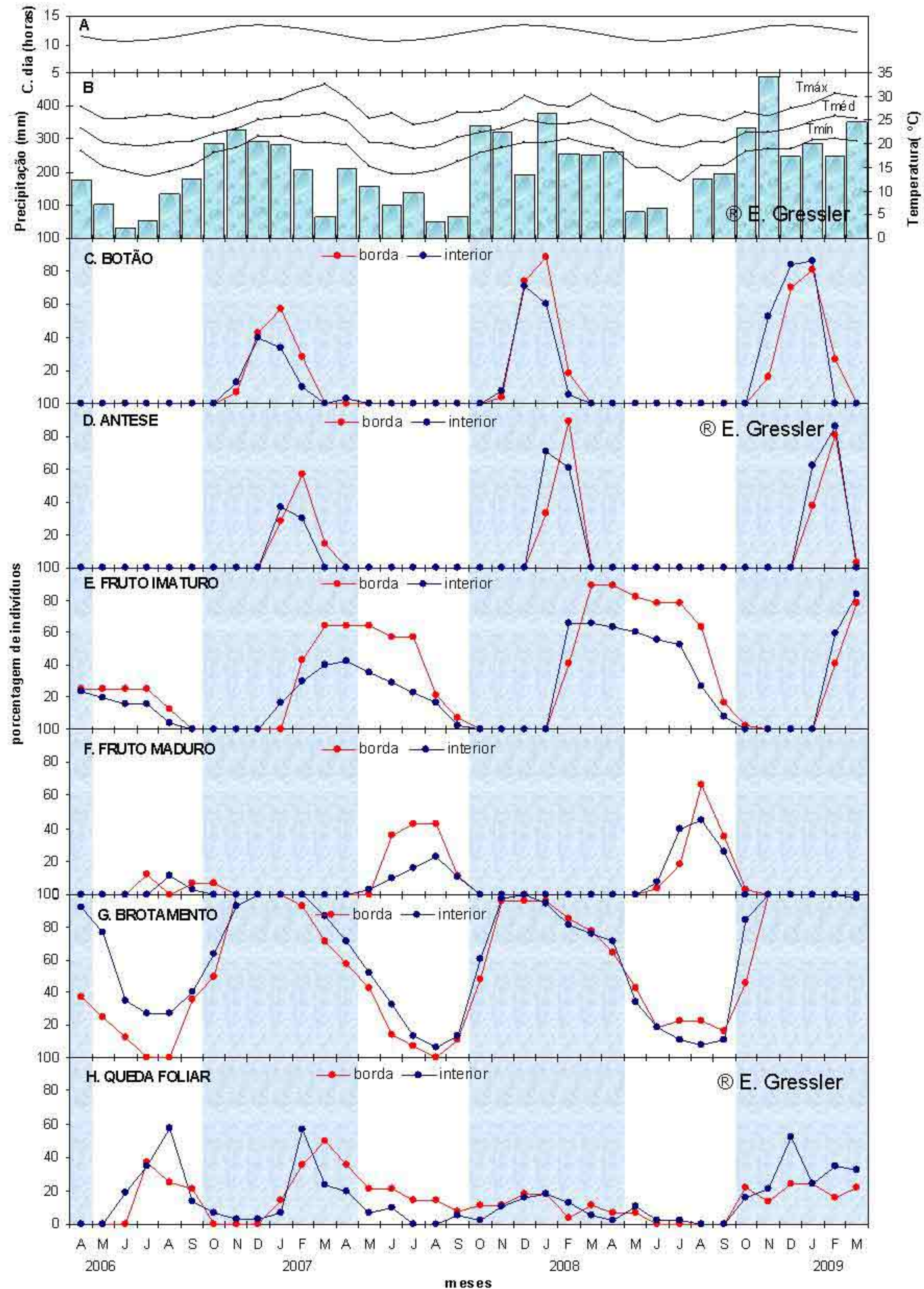


Figura 4. Variáveis climáticas e fenologia de *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae) durante o período de estudo (abril/2006 a março/2009). A. Comprimento do dia na latitude 24°. Fonte: Pereira *et al.* (2001). B. Variações de temperatura e precipitação. Fonte: IAC/CILAGRO – Estação Experimental de Ubatuba, SP. C-H. Porcentagem de indivíduos nas fenofases reprodutivas e vegetativas na borda natural e no interior da floresta. O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril.

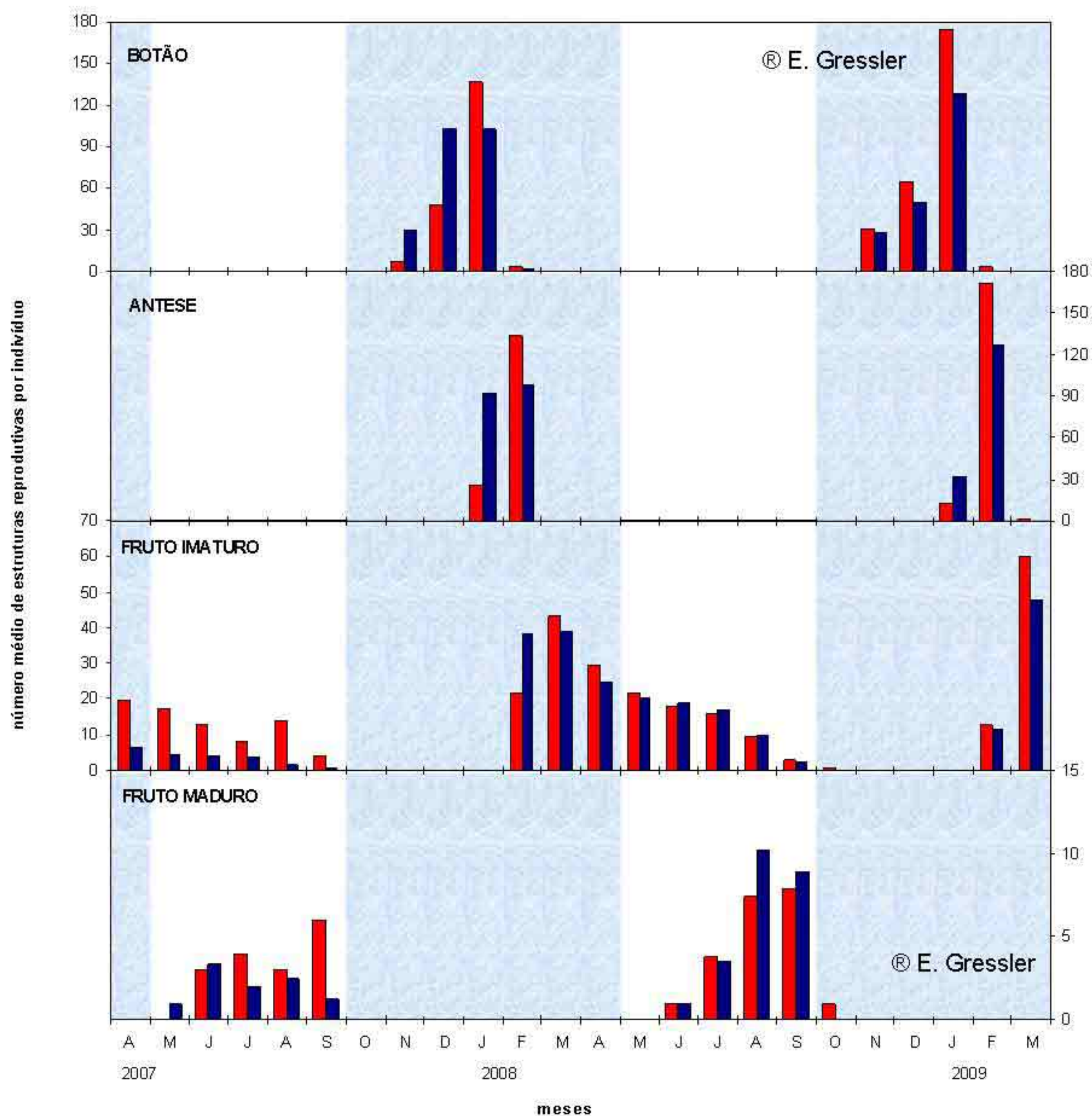


Figura 5. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo de *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae) na borda natural (barra vermelha) e interior da floresta (barra azul escura) ao longo do período avaliado em Picinguaba (abril/2007 a outubro/2008). O fundo azul representa a estação superúmida, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

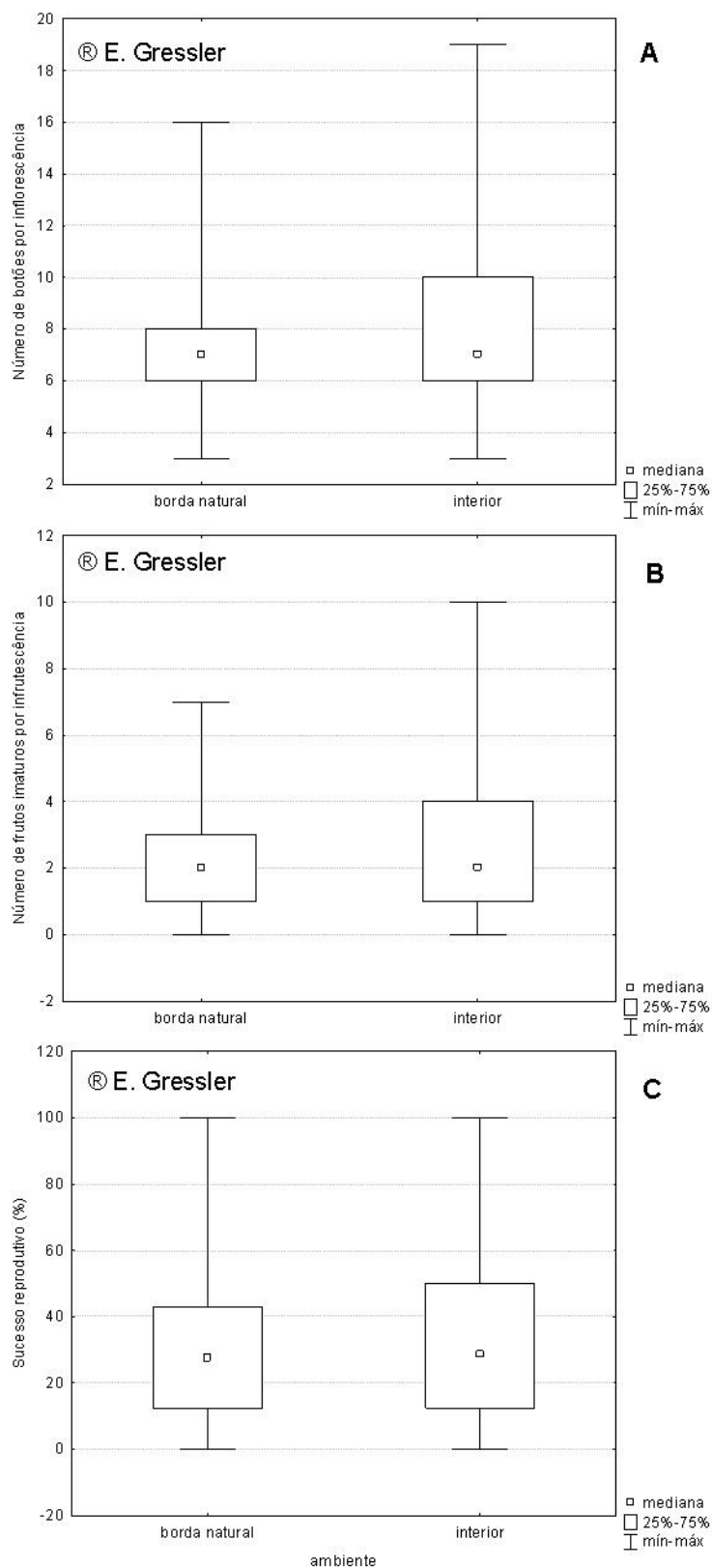


Figura 6. Boxplots das quantificações realizadas nas inflorescências marcadas de *Gomidesia blanchetiana* nos dois ambientes estudados em Picinguaba e resultado/conclusão do teste de Mann-Whitney entre parênteses (para valores do teste veja Tabela 2). **A.** Número de botões formados por inflorescência (significativo – maior no interior). **B.** Número de frutos imaturos formados por infrutescência (significativo – maior no interior). **C.** Porcentagem de sucesso reprodutivo – razão entre o número de frutos imaturos e número de botões em cada inflorescência marcada (não significativo).

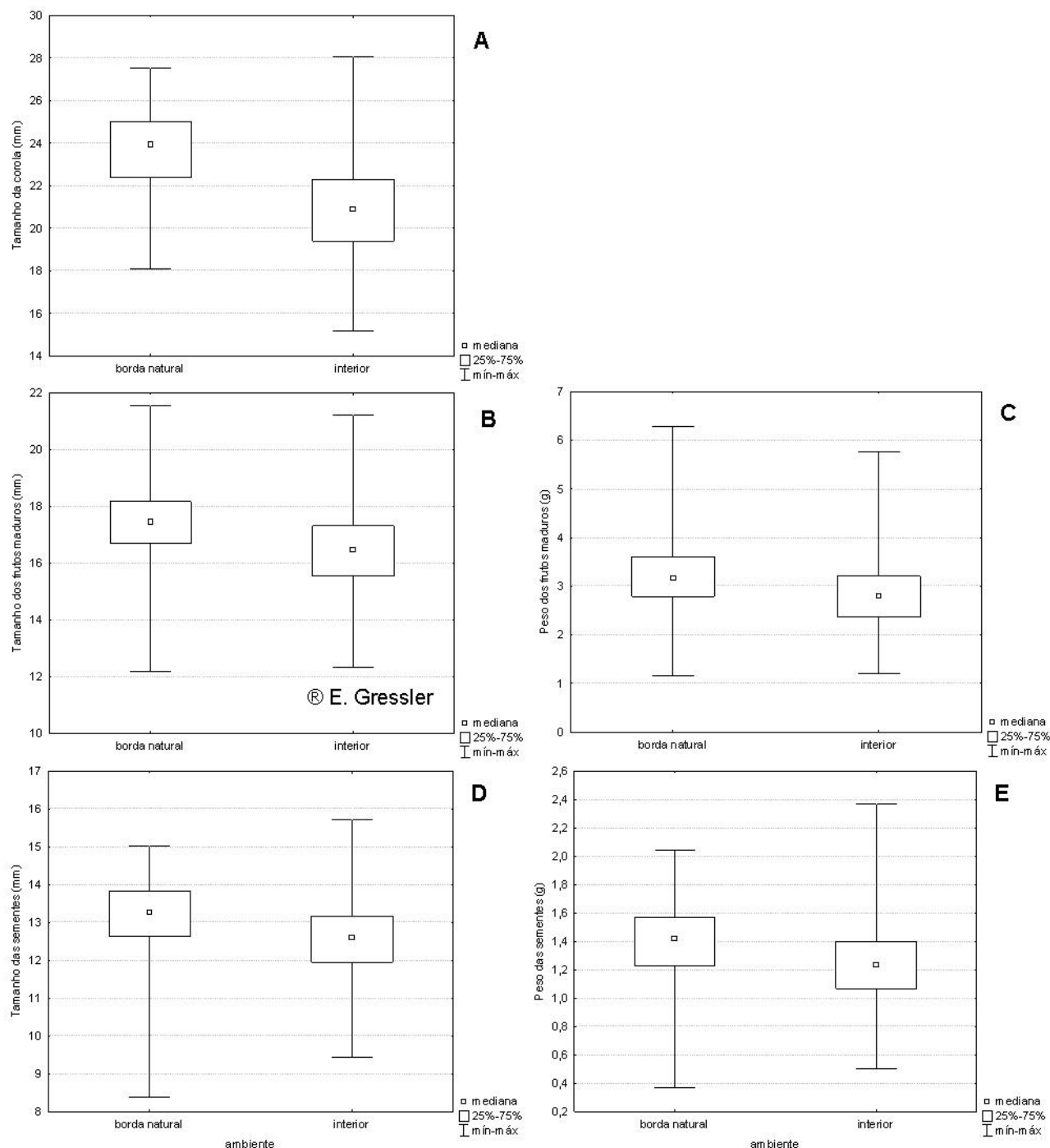


Figura 7. A-E. Boxplots das medidas de tamanho de flores, frutos e sementes em *Gomidesia blanchetiana* nos dois ambientes estudados em Picinguaba. Todas as medidas foram significativamente maiores na borda natural (teste de Mann-Whitney, para valores dos testes veja Tabela 2).



A. Início da germinação das sementes (1º dia)



B. Processo de germinação das sementes (2º dia)



C. Plântulas desenvolvidas (cerca de 45 dias)



D. Detalhe de uma plântula (cerca de 45 dias)



E. Plântula no chão da floresta (cerca de 45 dias)



F. Plântula em desenvolvimento (cerca de 12 meses)

Figura 8. Processo de germinação das sementes de *Gomidesia blanchetiana* até a formação de plântulas.

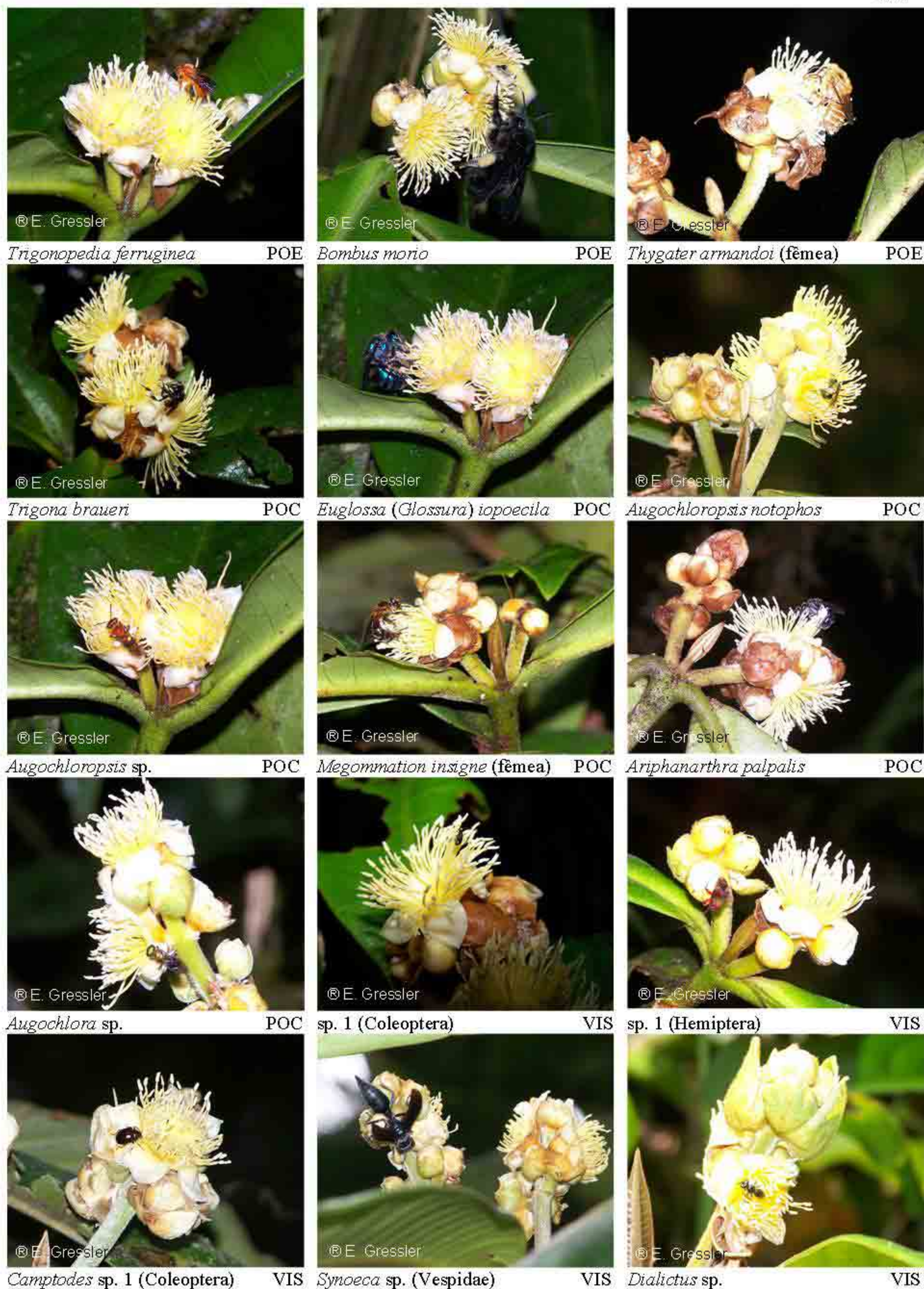


Figura 9. Imagens de algumas espécies que visitaram *Gomidesia blanchetiana* ordenadas pela classificação (POE - polinizador efetivo, POC - polinizador ocasional, VIS - visitante floral) e ordem decrescente de número de visitantes registrados. A última foto é referente a uma abelha visitante observada fora das plantas focais (família Halictidae).

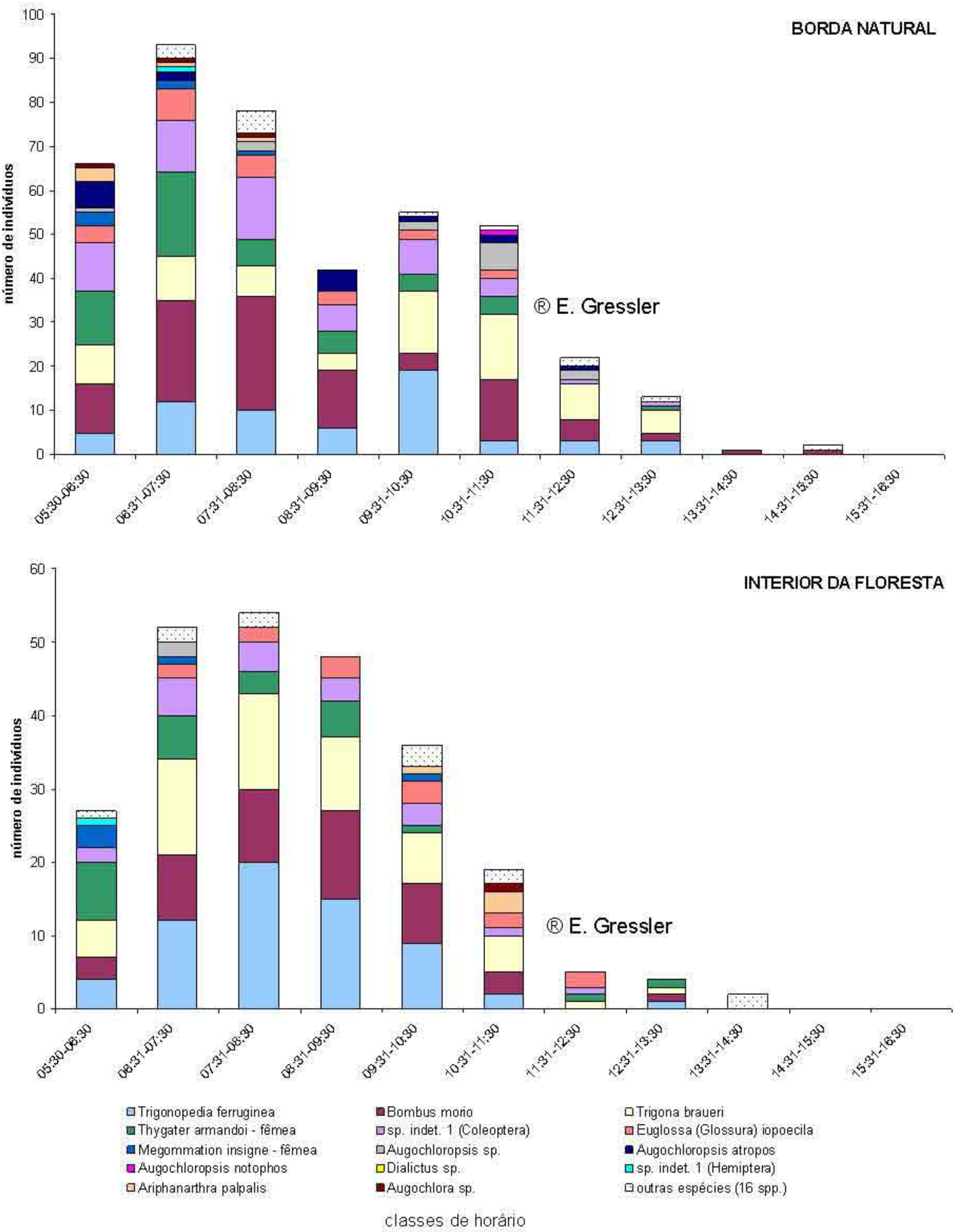


Figura 10. Hora e frequência dos visitantes florais nas flores de *Gomidesia blanchetiana* ao longo do dia em Picinguaba. As abelhas *Bombus morio*, *Thygater armandoi* (fêmea) e *Trigonopedia ferruginea* foram consideradas os polinizadores efetivos da espécie. As visitas foram separadas em onze períodos de acordo com a hora de chegada do visitante e respectivo tempo de permanência na planta. Quando o visitante permaneceu na planta em mais de um período, este foi considerado em cada período que estava presente.

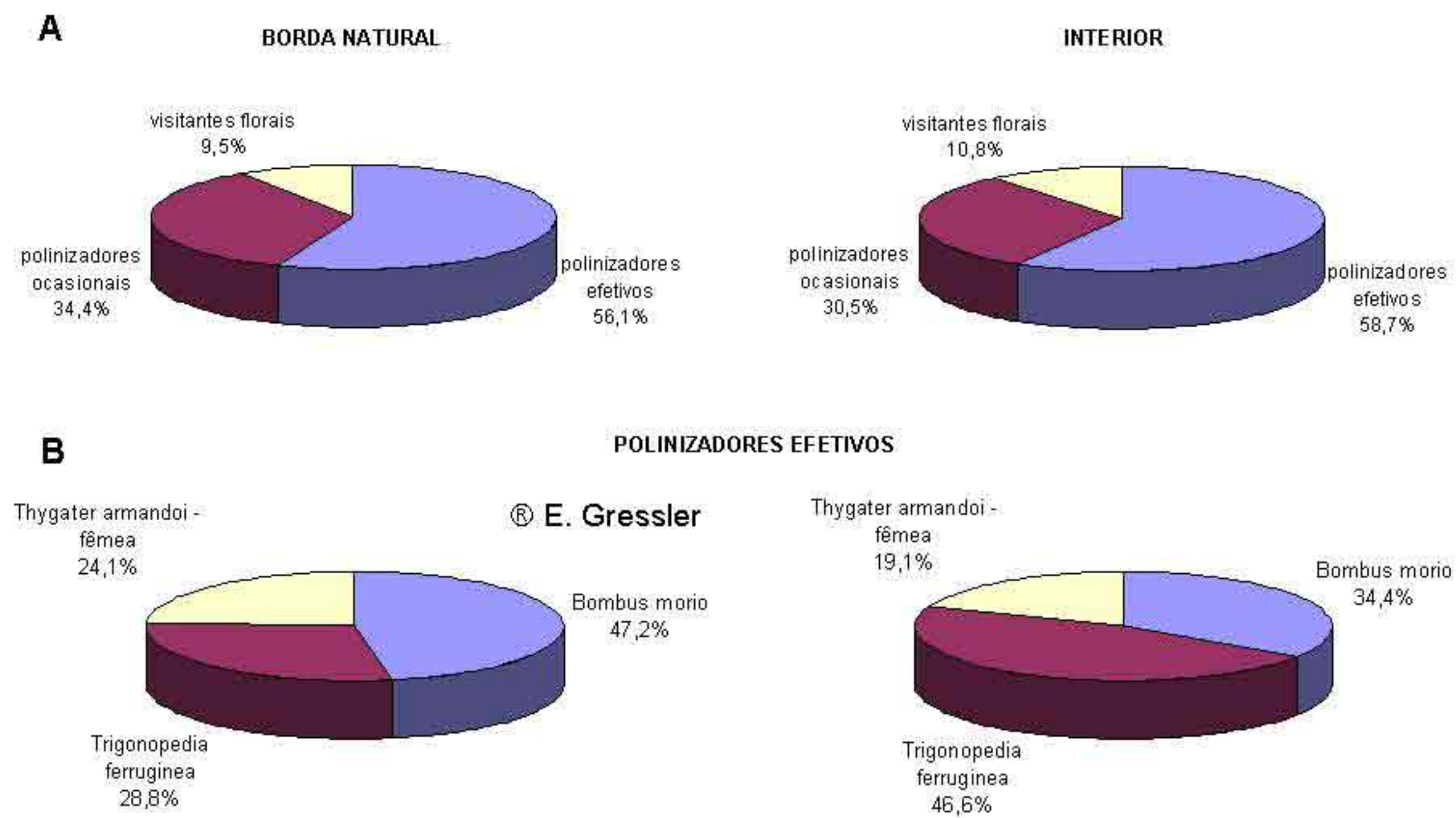


Figura 11. A. Proporção de indivíduos polinizadores efetivos, polinizadores ocasionais e visitantes florais de *Gomidesia blanchetiana* na borda natural e interior da floresta em Picinguaba. B. Proporção de visitantes registrados das três espécies de abelhas consideradas como polinizadores efetivos nos dois ambientes estudados.

Tabela 1. Número de dados coletados em *Gomidesia blanchetiana* referentes à ecologia reprodutiva em cada estação reprodutiva (2008 e 2009) e ambiente em Picinguaba (borda natural e interior da floresta).

Número de:	Borda natural			Interior da floresta		
	2008	2009	total	2008	2009	total
Inflorescências marcadas	137	170	307	133	174	307
Flores frescas medidas	32	53	85	34	54	88
Frutos maduros medidos/pesados	62	106	168	61	133	194
Sementes medidas/pesadas	66	110	176	61	141	202
Sementes testadas quanto à viabilidade (testes de germinação)	37	109	146	55	114	169
Horas de observação focal dos visitantes florais	56h 30min	34h 55min	91h 25min	39h 15min	52h 10min	91h 25min

Tabela 2. Dados obtidos nos indivíduos de *Gomidesia blanchetiana* em cada ambiente, e respectivo resultado do teste comparativo entre os ambientes (teste de Mann-Whitney – nível de significância $p < 0,05$). Os resultados significativos estão assinalados com um asterisco no valor de “p”. **A.** Medidas individuais. **B.** Número de indivíduos coespecíficos próximos dos 76 indivíduos marcados. **C.** Duração das fenofases ao longo dos três anos de estudo. **D.** Dados da ecologia reprodutiva obtidos nas duas estações reprodutivas avaliadas conjuntamente (2008 e 2009). Legenda: N = N amostral da análise; mín-máx = números mínimo e máximo registrados; Med = mediana; percentis = intervalo em que estão 25% - 75% dos dados.

A.		Borda natural		Interior		Mann-Whitney		
Medidas tamanho dos indivíduos	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Perímetro basal (cm)	38	6,2 - 21,5	12,1 (10,1 - 14,7)	38	6,7 - 21,5	11,9 (9,9 - 13,8)	0,41	0,68
Perímetro à altura do peito (cm)	38	3,6 - 35,0	9,9 (8,7 - 13,6)	38	3,7 - 19,6	9,3 (7,3 - 13,1)	1,06	0,29
Altura do tronco (m)	38	2,2 - 7,0	3,7 (3,2 - 4,5)	38	2,0 - 5,5	3,7 (3,1 - 4,0)	0,55	0,58
Altura da copa (m)	38	2,0 - 6,5	3,2 (2,6 - 4,0)	38	2,0 - 5,5	3,5 (3,0 - 4,0)	-0,86	0,39
Comprimento/largura da copa (m)	38	0,5 - 3,7	2,1 (1,6 - 2,4)	38	0,92 - 3,33	2,0 (1,55 - 2,44)	0,53	0,60
Nº de extremidades reprodutivas	38	4 - 118	39 (22 - 56)	38	7 - 150	38 (27 - 66)	-0,52	0,60
B.		Borda natural		Interior		Mann-Whitney		
Número de indivíduos coespecíficos	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Jovens no raio de 5 m	36	0 - 6	1 (0 - 2,5)	38	0 - 12	3 (1 - 5)	-3,13	< 0,01*
Adultos no raio de 5 m	36	0 - 8	2 (1 - 5,5)	38	0 - 16	3 (1 - 6)	-0,97	0,33
Jovens no raio de 10 m	36	0 - 10	3 (1 - 5,5)	38	0 - 37	12 (5 - 21)	-4,93	< 0,01*
Adultos no raio de 10 m	36	1 - 20	7 (3 - 9,5)	38	0 - 41	13 (5 - 19)	-3,23	< 0,01*
C.		Borda natural		Interior		Mann-Whitney		
Duração das fenofases (meses)	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Botão	63	1 - 4	2 (2 - 3)	71	1 - 4	2 (2 - 3)	-0,93	0,35
Antese	63	1 - 3	1 (1 - 2)	70	1 - 2	2 (2 - 2)	-3,87	< 0,01*
Fruto imaturo	33	2 - 8	6 (6 - 7)	37	2 - 9	6 (5 - 7)	-0,76	0,45
Fruto maduro	32	1 - 4	2 (1 - 2,5)	37	1 - 3	2 (1 - 2)	0,43	0,66
Brotamento	42	1 - 11	6,5 (5 - 8)	69	1 - 11	7 (6 - 8)	-0,93	0,35
Queda foliar	46	1 - 8	1 (1 - 2)	68	1 - 8	1 (1 - 3)	-0,97	0,33
D.		Borda natural		Interior		Mann-Whitney		
Ecologia reprodutiva	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Nº de inflorescências/indivíduo	59	0 - 137	13 (2 - 32)	75	0 - 94	8 (2 - 21)	1,42	0,16
Produção total de botões/indivíduo	64	0 - 808	67,5 (13 - 182,5)	75	0 - 1.034	52 (8 - 151)	0,81	0,42
Produção total de frutos imaturos/ind.	65	0 - 355	18 (4 - 48)	75	0 - 322	11 (0 - 44)	1,28	0,20
Sucesso reprodutivo/indivíduo (%)	64	0,00 - 68,42	25,47 (10,96 - 45,50)	75	0 - 0,81	19,23 (0,00 - 33,33)	1,67	0,09
Nº de botões/inflorescência ^o	307	3 - 16	7 (6 - 8)	307	3 - 19	7 (6 - 10)	-3,39	< 0,01*
Nº de frutos imaturos/inflorescência ^o	307	0 - 7	2 (1 - 3)	307	0 - 10	2 (1 - 4)	-2,51	< 0,01*
Sucesso reprodutivo/inflorescência (%) ^o	307	0 - 100	27,27 (12,50 - 42,86)	307	0 - 100	28,57 (12,50 - 50,00)	-1,70	0,09
Tamanho das flores (mm)	85	18,11 - 27,53	23,92 (22,39 - 25,01)	88	15,16 - 28,07	20,88 (19,38 - 22,30)	7,36	< 0,01*
Tamanho dos frutos maduros (mm)	168	12,16 - 21,55	17,44 (16,69 - 18,17)	194	12,32 - 21,23	16,46 (15,54 - 17,31)	6,70	< 0,01*
Peso dos frutos maduros (g)	158	1,15 - 6,29	3,17 (2,79 - 3,61)	185	1,21 - 5,76	2,80 (2,36 - 3,21)	5,54	< 0,01*
Tamanho das sementes (mm)	176	8,37 - 15,03	13,26 (12,62 - 13,83)	202	9,43 - 15,73	12,59 (11,94 - 13,16)	5,92	< 0,01*
Peso das sementes (g)	173	0,37 - 2,04	1,42 (1,23 - 1,57)	204	0,50 - 2,37	1,23 (1,06 - 1,40)	5,80	< 0,01*

^o Nas inflorescências marcadas.

Tabela 3. A. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases de *Gomidesia blanchetiana*, considerando a frequência de indivíduos em início e pico de fenofase nos ambientes estudados em Picinguaba nos três anos de estudo em conjunto. Como todos os ângulos foram estatisticamente significativos, com $p < 0,05$, a data média foi calculada para todas as fenofases. **B.** Resultados da comparação par a par entre os dois ambientes do estudo (teste de Watson-Williams) para as datas de início e pico das fenofases; o resultado é significativo quando $p < 0,05$, indicando diferença entre as variáveis comparadas.

A. Sazonalidade das fenofases							Interior da floresta						
Borda natural													
Início das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	
Observações (N)	63	63	62	31	75	54	72	70	68	37	104	82	
Ângulo médio (μ)	351,42°	37,19°	64,50°	216,92°	302,75°	353,26°	339,60°	24,16°	54,74°	205,10°	294,23°	2,90°	
Data média	22/dez	06/fev	06/mar	07/ago	02/nov	24/dez	10/dez	24/jan	24/fev	26/jul	25/out	02/jan	
Desvio padrão circular	16,39°	14,93°	15,08°	28,59°	25,41°	79,55°	15,98°	10,46°	12,16°	24,68°	26,39°	82,90°	
Comprimento vetor médio (r)	0,96	0,97	0,97	0,88	0,91	0,38	0,96	0,98	0,98	0,91	0,90	0,35	
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
Pico das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	
Observações (N)	63	63	61	31	77	47	71	70	67	37	104	68	
Ângulo médio (μ)	17,21°	48,17°	83,97°	235,35°	341,38°	5,67°	6,96°	39,80°	75,67°	219,04°	340,27°	14,67°	
Data média	17/jan	17/fev	26/mar	26/ago	12/dez	05/jan	07/jan	09/fev	17/mar	10/ago	10/dez	14/jan	
Desvio padrão circular	7,91°	7,26°	16,47°	25,47°	30,56°	82,36°	14,73°	13,83°	15,50°	27,17°	35,11°	91,31°	
Comprimento vetor médio (r)	0,99	0,99	0,96	0,91	0,87	0,36	0,97	0,97	0,96	0,89	0,83	0,28	
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	
B. Comparação entre ambientes													
	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda							
Datas médias início das fenofases	0,00	0,00	0,00	0,07	0,03	0,53*							
Datas médias pico das fenofases	0,00	0,00	0,00	0,01	0,82	0,62*							

* Dados podem não ser confiáveis devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme das datas ao longo do ano).

Tabela 4. Resultados das correlações de Spearman ($p < 0,05$) entre as variáveis climáticas do mês de ocorrência do evento fenológico (0), do mês anterior ao do evento (1), de dois meses anteriores (2) e de três meses anteriores (3) e o número de indivíduos de *Gomidesia blanchetiana* nas fenofases durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). Legenda: Precip (precipitação), Tméd (temperatura média), C. dia (comprimento do dia). Entre parênteses é apresentado o valor do coeficiente de Spearman (r_s), sendo assinalados com asterisco (*) os valores de $p < 0,001$.

Fenofase	Clima 0	Clima 1	Clima 2	Clima 3
Botão	Precip (0,54)*	Precip (0,66)*	Precip (0,53)*	-
	Tméd (0,60)*	Tméd (0,39)	-	-
	C. dia (0,81)*	C. dia (0,78)*	C. dia (0,53)*	-
Antese	-	Precip (0,35)	Precip (0,46)	Precip (0,65)*
	Tméd (0,63)*	Tméd (0,53)*	Tméd (0,34)	-
	C. dia (0,43)	C. dia (0,68)*	C. dia (0,69)*	C. dia (0,48)
Fruto imaturo	Precip (-0,38)	-	-	Precip (0,43)
	-	-	Tméd (0,50)	Tméd (0,63)*
	C. dia (-0,55)*	-	-	C. dia (0,58)*
Fruto maduro	Precip (-0,50)	Precip (-0,66)*	Precip (-0,62)*	Precip (-0,47)
	Tméd (-0,74)*	Tméd (-0,76)*	Tméd (-0,53)*	-
	C. dia (-0,57)*	C. dia (-0,79)*	C. dia (-0,80)*	C. dia (-0,60)*
Brotamento	Precip (0,76)*	Precip (0,79)*	Precip (0,62)*	-
	Tméd (0,78)*	Tméd (0,63)*	-	-
	C. dia (0,80)*	C. dia (0,88)*	C. dia (0,74)*	C. dia (0,39)
Queda foliar	-	-	-	-
	Tméd (0,44)	-	-	-
	C. dia (0,37)	C. dia (0,44)	C. dia (0,40)	-

Tabela 5. Espécies de insetos observadas nas flores de *Gomidesia blanchetiana* (Myrtaceae) em Picinguaba. O número total de visitantes registrados/espécie em cada ambiente é assinalado na coluna correspondente; entre parênteses a taxa de visitação das espécies (número de indivíduos registrados/91h de observação focal). Frequência de visitantes/dia: freqüente (nº de visitantes/dia $n > 7$), eventual ($3 < n < 7$), rara ($n < 3$). O número médio de flores visitadas é referente a cada abordagem à planta focal. Classificação dos visitantes: POE – polinizador efetivo, POC – polinizador ocasional, VIS – visitante floral. As três últimas espécies foram observadas em indivíduos não focais em clareiras no interior, não sendo consideradas nas análises. * Espécies que também atuaram como pilhadoras.

Ordem	Família	Subfamília	Tribo	Gênero/espécie	Borda natural	Interior	Frequência de visitantes/dia	Nº médio de flores visitadas	Comportamento predominante	Classif.
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Bombini	<i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787)	100 (1,10)	45 (0,49)	freqüente	6,41	vibração estames	POE
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Eucerini	<i>Thygater armandoi</i> (Urban, 1999) - fêmea	51 (0,56)	25 (0,27)	freqüente	6,01	vibração estames	POE
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Euglossini	<i>Euglossa (Glossura) iopoeila</i> (Dressler, 1982)	23 (0,25)	14 (0,15)	eventual	3,16	vibração estames	POC*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Meliponini	<i>Partamona helleri</i> (Fries, 1900)	1 (0,01)	1 (0,01)	rara	1,00	raspagem anteras	VIS*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Meliponini	<i>Trigona braueri</i> (Fries, 1900)	62 (0,68)	42 (0,46)	freqüente	3,58	raspagem anteras	POC*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Tapinotaspidini	<i>Trigonopedia ferruginea</i> (Fries, 1899)	61 (0,67)	61 (0,67)	freqüente	2,69	vibração estames	POE
Hymenoptera	Apidae	Xylocopinae	Ceratinini	<i>Ceratina (Ceratinula) sp.</i>	2 (0,02)	0	rara	1,00	raspagem anteras	VIS*
Hymenoptera	Colletidae	Xeromelissinae		<i>Chilicola (Hylaesoma) sp.</i>	1 (0,01)	0	rara	2,00	andar sobre flores	VIS
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Ariphanarthra palpalis</i> (Moure, 1951)	5 (0,05)	4 (0,04)	rara	2,88	raspagem anteras	POC*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Augochlora sp.</i>	3 (0,03)	1 (0,01)	rara	1,67	raspagem anteras	POC*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Augochloropsis atropos</i> (Smith, 1879)	17 (0,19)	0	rara	1,88	vibração estames	POC*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Augochloropsis notophos</i> (Vachal, 1903)	1 (0,01)	0	rara	2,06	raspagem anteras	POC*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Augochloropsis sp.</i>	13 (0,14)	2 (0,02)	rara	2,73	vibração estames	POC*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Megommation insigne</i> (Smith, 1853) - fêmea	6 (0,07)	5 (0,05)	rara	4,90	vibração estames	POC*
Hymenoptera	Vespidae			<i>Agelaia</i> ou <i>Mischocyttarus sp.</i>	0	1 (0,01)	rara	1,00	andar sobre flores	VIS
Hymenoptera	Vespidae			<i>Synoeca sp.</i>	1 (0,01)	0	rara	3,00	andar sobre flores	VIS
Hymenoptera	Vespidae			sp. indeterminada 1	2 (0,02)	1 (0,01)	rara	1,67	andar sobre flores	VIS
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulinae		<i>Camptodes sp. 1</i>	1 (0,01)	2 (0,02)	rara	1,00	raspagem anteras	VIS*
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulinae		<i>Camptodes sp. 2</i>	1 (0,01)	0	rara	1,00	raspagem anteras	VIS*
Coleoptera				sp. indeterminada 1	22 (0,24)	11 (0,12)	eventual	1,62	raspagem anteras	VIS*
Coleoptera				sp. indeterminada 2	1 (0,01)	0	rara	1,00	andar sobre flores	VIS
Diptera	Conopidae	Stylogasterinae		<i>Stylogaster sp.</i>	1 (0,01)	0	rara	4,00	andar sobre flores	VIS
Diptera	Drosophilidae			<i>Drosophila melanogaster</i> (Meigen, 1830)	1 (0,01)	4 (0,04)	rara	1,20	andar sobre flores	VIS
Hemiptera				sp. indeterminada 1	1 (0,01)	1 (0,01)	rara	1,00	andar sobre flores	VIS
Hemiptera				sp. indeterminada 2	0	1 (0,01)	rara	1,00	andar sobre flores	VIS
Hemiptera				sp. indeterminada 3	1 (0,01)	0	rara	1,00	andar sobre flores	VIS
Orthoptera	Grylloidea			sp. indeterminada 1	0	2 (0,02)	rara	1,00	andar sobre flores	VIS
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Euglossini	<i>Euglossa (Euglossa) viridis</i> (Perty, 1833)	-	-	-	-	raspagem anteras	-
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Halictini	<i>Dialictus sp.</i>	-	-	-	-	raspagem anteras	-
Coleoptera	Curculionidae	Entiminae		<i>Asynonychus cervinus</i> (Boheman, 1840)	-	-	-	-	andar sobre flores	-

Capítulo 4

Fenologia e ecologia reprodutiva de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* Zappi (Rubiaceae) em floresta atlântica: influência de borda natural e distilia



In: Eliana Gressler. 2010. 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 de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

Resumo

GRESSLER, E. Capítulo 4. **Fenologia e ecologia reprodutiva de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* Zappi (Rubiaceae) em floresta atlântica: influência de borda natural e distília.** Distília é um polimorfismo floral caracterizado pelo posicionamento recíproco entre estigmas e estames de flores diferentes, em que dois morfos florais, brevistilos e longistilos ocorrem dentro da população. Por seu sistema reprodutivo mais especializado, as espécies distílicas são plantas mais suscetíveis às variações abióticas e bióticas entre os ambientes das florestas. O objetivo deste estudo foi avaliar a influência da heterogeneidade ambiental representada pela borda natural de um rio na fenologia vegetativa e reprodutiva, na produção de flores e frutos, na frequência de polinizadores e no sucesso reprodutivo de uma espécie distílica de sub-bosque de floresta atlântica, *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae). O estudo foi conduzido em uma área de floresta atlântica de encosta no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, nordeste do estado de São Paulo, Ubatuba, Brasil. Foram amostrados 175 indivíduos adultos de *R. jasminoides* em 15 transecções de 60 m x 5 m (oito no interior e sete nas margens do rio da Fazenda – representando a borda natural da floresta) e 39 nas proximidades destas transecções. Os indivíduos foram avaliados mensalmente durante três anos (abril/2006 a março/2009) quanto às fenofases botão, antese, fruto imaturo e maduro, brotamento e queda de folhas e foi feita a contagem total de estruturas reprodutivas na copa entre abril/2007 e março/2009. Para 53 indivíduos amostrados nas transecções não foi possível determinar o morfo floral, os quais foram excluídos deste estudo, restando um total de 162, sendo 63 brevistilos e 51 longistilos na borda natural e 20 brevistilos e 28 longistilos no interior da floresta. Durante duas estações reprodutivas, em indivíduos de ambos os morfos florais e nos dois ambientes, foram quantificados: a) número total de inflorescências, botões e frutos imaturos por indivíduo; b) tamanho de inflorescências e respectivo sucesso reprodutivo; c) tamanho das flores; e d) número de visitantes florais por período observado, analisados de forma comparativa entre os ambientes em cada morfo floral. As fenofases reprodutivas e vegetativas de *Rudgea* ocorreram de forma sazonal, concentradas na estação mais quente e chuvosa, com alta sincronia intra-específica e padrão de ocorrência similar entre a borda natural e interior, com as datas médias de início e pico das fenofases ocorrendo alguns dias antes no interior. Nos dois morfos florais o número de inflorescências e botões por indivíduo foi maior no interior e as inflorescências marcadas na borda natural formaram mais botões e frutos imaturos que no interior. Cinco abelhas e quatro lepidópteros foram considerados os polinizadores efetivos (POE) de *R. jasminoides*. A borda natural apresentou maior tamanho de flores e abundância de visitantes florais, mas não diferiu do interior quanto as taxas de visitação das espécies. No morfo brevistilo a borda natural apresentou maior número de POE que o interior, e no morfo longistilo os ambientes não diferiram neste

sentido. O sucesso reprodutivo não diferiu entre os ambientes na copa dos indivíduos, mas foi significativamente maior nas inflorescências marcadas na borda natural. Concluímos que a borda natural exerce influência discreta nos padrões fenológicos e mais acentuada na polinização e morfologia floral de *R. jasminoides*, podendo haver diferenças no efeito entre os morfos florais, dependendo da variável considerada.

Palavras-chave: floração, frutificação, polinizadores, visitantes florais, borda de rio, produção de flores e frutos, espécie distílica, morfos florais, sub-bosque, tamanho de flores.

Introdução

A heterostilia é um polimorfismo floral geneticamente controlado e, dentre os mecanismos para evitar a autogamia, é o sistema de incompatibilidade mais conhecido entre as Angiospermas, podendo ser encontrado em duas condições diferentes: distília (dois morfos florais distintos) e tristília (três morfos; Ganders 1979, Barrett *et al.* 1990, Barrett 1992). Espécies vegetais distílicas são caracterizadas por apresentarem populações com aproximadamente metade dos indivíduos portando flores com o estilete maior que os estames (morfo longistilo) e a outra metade portando flores com o estilete menor que os estames (morfo brevistilo), sendo tal equilíbrio na frequência dos morfos florais na natureza denominado isopletia (Ganders 1979). A altura das anteras similar à altura do estigma no morfo floral oposto é denominada hercogamia recíproca, sendo esperado que essa reciprocidade na altura dos elementos florais favoreça a dispersão direcional de grãos de pólen das anteras de um morfo para os estigmas do outro morfo (Ganders 1979, Stone 1995, Barrett *et al.* 1998). Geralmente, as espécies distílicas apresentam um sistema de incompatibilidade, de forma que apenas cruzamentos entre os morfos (brevistila vs. longistila) resultam na formação de frutos (Bir Bahadur 1968, Barrett 1992). Além da hercogamia recíproca, podem ocorrer diferenças entre os morfos florais quanto ao número de flores produzidas, tamanho da corola, largura e forma do estigma, tamanho das papilas estigmáticas e das anteras, morfologia e número de grãos de pólen, quantidade de néctar produzido e tamanho de frutos e sementes (Ganders 1979, Bawa *et al.* 1985, Contreras & Ornelas 1999, Pereira *et al.* 2006).

O sucesso reprodutivo de espécies distílicas é dependente de vários fatores associados, como outros dimorfismos florais (Ganders 1979, Sobrevilla *et al.* 1983, Ornelas *et al.* 2004, Teixeira & Machado 2004a,b, Pereira *et al.* 2006), a proporção equilibrada entre os morfos na população (Sobrevilla *et al.* 1983, Paillet & Thompson 1997), a distribuição espacial dos morfos na população (Wesselingh *et al.* 1999, Stehlink *et al.* 2006, Brys & Jacquemyn 2010), o comportamento dos

polinizadores (Murcia & Feinsinger 1996), a fenologia da floração e a frequência de visitação dos polinizadores em cada morfo (Silva 2007).

Em plantas polinizadas por animais, as frequências de visitação por planta tendem a ser maiores quando a distância entre as plantas diminui, ou seja, em altas densidades de indivíduos coespecíficos e alta sincronia de floração (Klinkhamer & de Jong 1990, Kato & Hiura 1999, Mustajärvi *et al.* 2001, Ohashi & Yahara 2002, Grindenland *et al.* 2005, Lázaro & Totland 2010). O comportamento dos polinizadores é influenciado tanto pela distribuição espacial das plantas floridas na população como também pelo número de flores que cada indivíduo produz (i.e., tamanho do display floral; e.g. Cresswell 1997). Embora plantas com maior display floral geralmente atraiam mais polinizadores (Makino *et al.* 2007), as taxas de visitação e a deposição de pólen por flor podem ser menores quando comparados com indivíduos com poucas flores (Brys & Jacquemyn 2010). Indivíduos com grande display floral também podem receber visitas mais prolongadas, resultando em mais vôos entre flores da mesma planta levando a geitonogamia (Klinkhamer & de Jong 1990, de Jong *et al.* 1993, Cresswell 1997). O efeito combinado do isolamento espacial de parceiros reprodutivos compatíveis e do display floral no sucesso reprodutivo de espécies heterostílicas raramente foi investigado (Inês 2006, Garcia-Robledo & Mora 2007, Brys & Jacquemyn 2010).

As bordas representam os limites (naturais ou antrópicos) entre diferentes ambientes expondo os organismos a condições abióticas e bióticas distintas de seu ambiente original, o interior da floresta (Lovejoy *et al.* 1986, Corbet 1990, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995). Margens de rios, riachos ou lagos, beiras de encostas após deslizamentos de terra e beiras de clareiras formadas com a queda de árvores são consideradas bordas naturais (Matlack 1994, Ramos & Santos 2006a,b), enquanto as bordas antrópicas são os limites da floresta com pastagens, desmatamentos, culturas agrícolas e edificações. Geralmente nas bordas há maior disponibilidade de luz, insolação, temperatura e exposição aos ventos, e menor umidade relativa que no interior da floresta (Williams-Linera 1990, Matlack 1993), e podem ocorrer também alterações nas propriedades químicas e físicas dos solos (Johnson & Wedin 1997, James *et al.* 2003, Castro 2008). Muitos estudos tem demonstrado que as bordas influenciam a estrutura e dinâmica das florestas (Mesquita *et al.* 1999, Gehlhausen *et al.* 2000, Miller 2006, Oliveira-Filho *et al.* 2007, Schessl *et al.* 2008, Machado *et al.* 2008), o comportamento fenológico, quantidade de flores e frutos produzidos, morfologia de estruturas reprodutivas e sucesso reprodutivo das plantas (Harris 1988, Aizen & Feinsinger 1994a,b, Aizen *et al.* 2002, Donaldson *et al.* 2002, Burgess *et al.* 2006, Quesada *et al.* 2004, Cunningham 2000, Rocha & Aguilar 2001, Fuchs *et al.* 2003, Silva 2007, Tomimatsu & Ohara 2004) e a composição de espécies de insetos e interações planta-animal (Herrera 1995a,b, Fagan *et al.* 1999, Marinoni *et al.* 2004, Cadenasso & Pickett 2000, Harris & Johnson 2004, Baldissera & Ganade

2005, Ramos & Santos 2005, 2006a, Cara 2006, Pivello *et al.* 2006, Silva 2007, Ferraz *et al.* 2010), entre outros.

O serviço de polinização desempenha um papel importante nos processos de manutenção e quebra do sistema heterostílico (Ganders 1979) e, por dependerem de polinizadores especializados para intermediar um eficiente fluxo de pólen entre os morfos florais, as espécies distílicas podem ser mais vulneráveis à perda do vetor do que espécies que são polinizadas por visitantes generalistas (Washitani 1999). A relação planta-polinizador em espécies heterostílicas pode ser afetada tanto por perturbações/variações ambientais (Janzen 1974, Barrett 1988, Agren 1996), como pelo tamanho populacional reduzido (Jennersten 1988, Kéry *et al.* 2000) ou isolamento geográfico (Sobrevilla *et al.* 1983, Jennersten 1988, Washitani *et al.* 1994, Matsumura & Washitani 2000). Em ambientes fragmentados ou perturbados, pode haver maior flutuação na diversidade de polinizadores (Matsumura & Washitani 2000) e, com isso, a assimetria no fluxo de pólen pode causar potencial reprodutivo desigual entre os morfos, reduzindo o tamanho populacional de uma espécie ou ainda eliminando total ou parcialmente um dos morfos (Hamilton 1990, Endels *et al.* 2002). Dessa forma, o monomorfismo, quando apenas um dos morfos é encontrado na população (*sensu* Ganders 1979), pode se tornar cada vez mais freqüente nas populações de espécies distílicas (Consolaro 2008).

Rubiaceae é a família que possui maior número de espécies distílicas dentre as 28 famílias de Angiospermas que apresentam heterostilia (Barrett *et al.* 2000). A família também é considerada uma das principais da flora brasileira, com cerca de 1.500 espécies (Souza & Lorenzi 2005), sendo importante componente do sub-bosque das florestas neotropicais (Gentry & Emmons 1987, Gomes 1996, Laska 1997). Por sua importância taxonômica nos diferentes biomas, o comportamento fenológico das espécies de Rubiaceae pode influenciar a dinâmica e a estrutura da vegetação, pois várias de suas espécies funcionam como fonte alimentar para animais (flores e frutos; Gomes 1996, Poulin *et al.* 1999, Castro & Oliveira 2002, Melo *et al.* 2003, Fadini & Marco-Júnior 2004, Locatelli *et al.* 2004, Lopes & Buzato 2005). As espécies de sub-bosque, em particular, representam parte importante da comunidade tropical florestal, possuindo alta diversidade de sistemas reprodutivos, de formas de crescimento, fenologia, de linhagens filogenéticas e de síndromes de polinização e, por isso, são mais facilmente afetadas pela modificação dos ambientes e pelo processo de fragmentação (Aizen & Feinsinger 1994a, San Martin-Gajardo & Morellato 2003a,b, Silva 2007).

Na floresta atlântica, Rubiaceae é uma das famílias com maior riqueza de espécies e abundância de indivíduos (Gomes 1996, Pereira & Araújo 2000, Oliveira *et al.* 2001, Zipparro *et al.* 2005, Cervi *et al.* 2007, Campos 2008, Gomes *et al.* 2009, Freitas 2010). Em um estudo fenológico sobre a comunidade vegetal em uma área de floresta atlântica de encosta no Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, Estado de São Paulo (veja Capítulo 1), Rubiaceae

representou 33% dos indivíduos amostrados da comunidade e desses, 97% ocorreram no sub-bosque e estrato herbáceo da floresta, demonstrando sua importância na estrutura dos estratos inferiores da floresta. *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll. Arg. (Rubiaceae), arbusto/arvoreta de ocorrência comum no sub-bosque da floresta atlântica, foi listada por diversos estudos como uma das espécies mais abundantes (Aguilar 2003, Guilherme *et al.* 2004, Mantovani *et al.* 2005, Ogata & Gomes 2006, Liebsch *et al.* 2007, Marçon 2009), e também foi a espécie mais amostrada no referido estudo fenológico de comunidade, representando 6,9% dos indivíduos, ocorrendo somente a subespécie *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* Zappi.

A floresta atlântica possui grande riqueza de espécies animais e vegetais, muitas delas endêmicas, e, por sua localização litorânea, vem sofrendo alterações antrópicas desde antes da descoberta do Brasil pelos portugueses, sendo considerada um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo (Dean 1995, Morellato & Haddad 2000, Myers *et al.* 2000, Ribeiro *et al.* 2009). Frente à crescente fragmentação da floresta atlântica, são cada vez mais necessários estudos que abordem a ampla heterogeneidade ambiental desta formação vegetacional, em especial sobre a influência de bordas naturais e antrópicas nas espécies e interações entre as mesmas. Dada a importância de espécies abundantes na estruturação das comunidades vegetais (Hartshorn 1990) e da sua manutenção para a sobrevivência dos ambientes (Bertani 2006), e da necessidade de mais estudos sobre a influência dos diferentes ambientes florestais na reprodução das plantas, este estudo teve como objetivo comparar a fenologia reprodutiva e vegetativa, produção de flores e frutos, polinização e sucesso reprodutivo dos morfos florais de *R. jasminoides* quanto à influência da borda natural de um rio. Esperamos que na borda natural os padrões fenológicos sejam distintos do interior da floresta (Matlack 1993, Donaldson *et al.* 2002, D'Eça-Neves 2003, Ramos & Santos 2006b), que ocorra maior produção de botões, flores, frutos imaturos e maduros (Landenberger & Ostergren 2002, Alberti 2007, Alberti & Morellato 2010), maior número de visitantes/polinizadores atraídos para as flores (Aizen & Feinsinger 1994a, Burgess *et al.* 2006) e maior sucesso reprodutivo (Aizen & Feinsinger 1994a, Aizen *et al.* 2002, Donaldson *et al.* 2002). Quanto à distília, esperamos que a população amostrada seja isoplética e que os indivíduos dos morfos florais brevistilo e longistilo apresentem variações quanto ao sucesso reprodutivo e características fenológicas e morfológicas como resposta às condições de borda natural.

Material e métodos

Área de estudo – Este estudo foi desenvolvido no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, município de Ubatuba, nordeste do estado de São Paulo, Brasil, em uma área de floresta atlântica de encosta madura relativamente pouco perturbada (entre as coordenadas

23°20'02" - 23°20'17"S e 44°49'54" - 44°50'06"W). A área de estudo fica próxima do rio da Fazenda, onde puderam ser delimitados dois ambientes distintos: interior e borda da floresta, sendo a margem natural do rio da Fazenda definida como a área de borda deste estudo (veja Figuras da área de estudo no Capítulo 1). O rio da Fazenda é um rio de encosta, com leito raso e rochoso formado por vários pequenos canais anastomosados que drenam as escarpas com rápido fluxo de águas (Sanchez *et al.* 1999).

O clima da região pode ser definido como clima de floresta tropical chuvosa, caracterizado pela temperatura média do mês mais frio do ano superior a 18°C e umidade constante decorrente de precipitação abundante em todos os meses (tipo Af, Köppen 1948). O clima médio de 30 anos para a região estudada (veja Capítulo 1) mostra a existência de uma estação mais quente e superúmida, de outubro a abril, com precipitação média total superior a 230 mm mensais, e uma estação mais fria e menos úmida de maio a setembro, com precipitação média mensal de 70-180 mm mensais, mas sem déficit hídrico. As duas estações, definidas como superúmida e úmida desde ponto em diante, foram anteriormente definidas por Morellato *et al.* (2000) para a mesma área de estudo. A precipitação total média anual do período de 30 anos foi de 2.512 mm e a temperatura média anual 22,59°C. Os três anos do presente estudo (abril/2006 a março/2009) seguiram as tendências do clima médio, com precipitação média anual total de 2.448mm e temperatura média mensal de 22,5°C. Os dois primeiros anos foram menos chuvosos e o terceiro ano foi mais chuvoso que o clima médio e os três anos apresentaram temperaturas ligeiramente mais elevadas nos meses de junho a outubro (veja o clima do período de estudo juntamente com a fenologia nas Figuras 4 e 5). O Instituto Agrônomo de Campinas (IAC/CIIAGRO) forneceu os dados climáticos mensais (temperatura mínima, média e máxima e precipitação) do período de estudo, coletados a cerca de 26 km do local de estudo na Estação Experimental de Ubatuba, SP. Os dados de comprimento do dia para a latitude 23° foram obtidos de Pereira *et al.* (2001).

Espécie estudada – *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* é um arbusto ou árvoreta perenifólia com indivíduos adultos atingindo de 0,5 a 4,0 m de altura no local de estudo (Figura 1F-G). A espécie apresenta inflorescências vistosas do tipo panícula com ramificação dicotômica, sendo produzida apenas uma inflorescência terminal em cada extremidade de ramo da copa (Figura 1F). As flores são pequenas e de cor branca, com quatro pétalas unidas formando um tubo, de dois tipos (morfos): a) brevistilos – o estilete é curto e fica inserido no tubo floral, e os estames são longos, sendo as estruturas proeminentes na flor (Figura 1D e 2A-C), e b) longistilos – o estilete é longo e se projeta para fora do tubo floral, e os estames são curtos e ficam dentro do tubo floral (Figura 1E e 2D-F; Barrett & Richards 1990). Cada indivíduo possui um tipo de morfo floral. Os frutos são do tipo drupa, relativamente pequenos, de cor verde ou amarela quando imaturos (Figura 1J-M) e

alaranjada ou vermelha escura quando maduros (Figura 1N). Cada fruto de *R. jasminoides* apresenta duas sementes cordiformes, do tipo pirênio (A.C. Bieras, obs. pessoal). A espécie é muito abundante nas margens do rio da Fazenda (Figura 1G) e menos comum no interior da floresta, ocorrendo geralmente próxima de córregos neste ambiente.

A mesma população de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* do presente estudo foi estudada quanto ao sistema reprodutivo e morfometria floral por Castro *et al.* 2004 (citada incorretamente como *Psychotria jasminoides*) e estes autores a consideraram espécie distílica típica (*sensu* Hamilton 1990, Barrett 1992) por apresentar hercogamia recíproca (i.e., altura da antera é similar à altura do estigma no morfo floral oposto) acoplada com incompatibilidade auto e intramorfo e população isoplética (i.e., razão dos morfos próxima de 1:1). Segundo Castro *et al.* (2004), a produção de frutos de *R. jasminoides* na natureza ocorre preferencialmente por meio de polinizações intermorfo, mas também há formação de quantidade pouco significativa de frutos por polinizações ilegítimas auto e intramorfo, sem ocorrência de apomixia.

Amostragem dos indivíduos – Os indivíduos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* foram amostrados em oito transecções no interior da floresta e sete na margem do rio (representando a borda natural), cada uma medindo 60 m x 5m (300 m²), com distância mínima de 40 m entre si, demarcadas para o estudo fenológico da comunidade vegetal de Picinguaba (veja Capítulos 1 e 2). As transecções da borda foram dispostas ao longo das margens do rio e as do interior de forma aproximadamente paralela às da borda, sem sobreposição, e distantes no mínimo 50 m da margem do rio (visando evitar efeitos da borda na fenologia). Na borda natural as transecções foram demarcadas de forma a incluir a “maior influência de borda possível”, sendo divididas em duas partes: 60 m x 2,5 m na margem direita e o mesmo tamanho na margem esquerda imediatamente oposta do rio (observando na direção do deslocamento das águas). A distância entre as margens do rio da Fazenda variou de 13 a 31 m onde as transecções foram demarcadas.

Todos os indivíduos adultos com altura do tronco igual ou superior a 2,0 m foram amostrados e em cada transecção foi sorteado um ponto e demarcada uma área de 5 m x 5 m, onde todos os indivíduos com altura inferior a 2,0 m foram amostrados, resultando em um total de 158 indivíduos na borda natural e 17 no interior da floresta. Para aumentar o número amostral do interior, foram marcados indivíduos adicionais nas proximidades das transecções à medida que estes foram sendo encontrados ao longo do estudo, ao todo 38 a mais no interior e um indivíduo na borda natural. Em 53 indivíduos das transecções (45 na borda natural e oito no interior) não foi possível determinar o morfo floral, por duas razões distintas: os indivíduos não floresceram durante o período de estudo ou floresceram, mas a antese foi rápida ou predada, impossibilitando a verificação das flores. Os indivíduos indeterminados foram excluídos deste estudo, restando um

total de 162, sendo 63 brevistilos e 51 longistilos na borda natural e 20 brevistilos e 28 longistilos no interior (Tabela 1). O material vegetal coletado foi incluído no acervo do Herbarium Rioclarense (HRCB) da Unesp de Rio Claro.

Para todos os indivíduos foram tomadas as seguintes medidas: perímetro basal (Pbasal – cerca de 10 cm acima do solo), perímetro à altura do peito (PAP – 1,20 m de altura), altura do tronco, altura da copa, comprimento e largura da copa e número de extremidades da copa (ápice de ramos) com potencial para produzir inflorescências. O número de indivíduos coespecíficos próximos foi contado em um raio de cinco e dez metros de cada um dos indivíduos marcados, diferenciando-os pelo morfo floral (brevistilo, longistilo ou indeterminado) e em duas categorias de tamanho: a) adultos com 0,5 a 1,0 m de altura da copa, e b) adultos com altura da copa maior que 1,0 m. A quantidade de coespecíficos próximos foi considerada como uma medida da densidade da população de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* nos ambientes.

Abertura do dossel – Para quantificar a luminosidade nos indivíduos de *R. jasminoides*, foi tirada uma foto hemisférica da abertura do dossel em cada indivíduo, nas duas estações definidas para a área de estudo, utilizando câmera Nikon Coolpix modelo 8700 adaptada com a lente do tipo “Fisheye Converter” (Nikon modelo FC-E9). As fotos foram analisadas utilizando o programa Gap Light Analyzer 2.0 – GLA (Frazer *et al.* 1999).

Fenologia reprodutiva e vegetativa – As observações fenológicas nos indivíduos amostrados nas transecções foram realizadas mensalmente durante três anos (abril/2006 a março/2009). Na análise dos padrões fenológicos, os anos foram denominados como ano 1 (abril/2006 a março/2007), ano 2 (abril/2007 a março/2008) e ano 3 (abril/2008 a março/2009). Como os 39 indivíduos adicionais foram sendo marcados ao longo do estudo, o tempo de observação da fenologia variou entre os mesmos: 16 foram observados por dois anos (abril/2007 a março/2009) e 23 por um ano (abril/2008 a março/2009). Para cada indivíduo foram observadas as fenofases reprodutivas: a) floração, dividida em botão – período anterior à abertura floral (Figura 1A-C), e antese – flores abertas (Figura 1D-E), b) frutificação, dividida em frutos imaturos – início da formação de frutos e frutos jovens (Figura 1J-M), e frutos maduros – frutos prontos para serem dispersos (Figura 1N; Morellato *et al.* 1989); e vegetativas: c) brotamento – emissão de folhas novas (Figura 1Q), e d) queda de folhas – detectada através de falhas na copa ou folhas amarelas senescentes (Figura 1R). O comportamento fenológico dos indivíduos foi avaliado através do método do percentual de intensidade de Fournier (1974), em que os valores são atribuídos em cada indivíduo através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4): 0 – ausência da fenofase; 1 – fenofase presente de 1 a 25% da copa; 2 – fenofase presente de 26 a 50% da copa; 3 – fenofase

presente de 51 a 75% da copa, e 4 – fenofase presente de 76 a 100% da copa. Adicionalmente, entre abril/2007 e março/2009, foi feita a contagem total das estruturas reprodutivas (botões, flores, frutos imaturos e maduros) na copa de cada um dos indivíduos. Frequentemente os indivíduos de *R. jasminoides* produziram grande quantidade de estruturas e, nesses casos, a contagem foi feita através de uma estimativa: um ramo com estruturas (modelo) foi contado e multiplicado pelo número de ramos semelhantes com estruturas em toda a copa da planta, obtendo-se um número aproximado do total.

Foram calculadas três variáveis fenológicas para cada indivíduo em cada um dos anos (veja definição em Morellato *et al.* 2000): a) data de início da fenofase – primeiro mês em que cada indivíduo apresentou a fenofase; b) data de pico da fenofase – mês em que cada indivíduo apresentou intensidade máxima da fenofase, de acordo com a contagem de estruturas reprodutivas ou intensidade de Fournier; c) duração da fenofase – número de meses que cada indivíduo permaneceu na fenofase. As variáveis fenológicas a e b foram utilizadas para testar a sazonalidade e a variável c foi utilizada no cálculo da duração média das fenofases, correspondendo ao tempo médio em meses que a fenofase ocorreu nos indivíduos nos três anos de estudo.

Ecologia reprodutiva – Nas estações reprodutivas de 2007/2008 (setembro/2007 a outubro/2008) e 2008/2009 (setembro/2008 a outubro/2009), em cada morfo floral na borda natural e interior, foram quantificados: a) número total de botões e frutos imaturos formados e respectivo sucesso reprodutivo por indivíduo; b) número total de inflorescências produzidas por indivíduo; c) tamanho de inflorescências e sucesso reprodutivo por inflorescência, ambos verificados através da marcação de algumas inflorescências (no máximo seis por indivíduo), em condições naturais (não ensacadas), sendo contados o número de botões e flores e posteriormente o número de frutos imaturos e maduros formados em cada inflorescência; d) tamanho das flores frescas (tamanho do tubo floral e diâmetro da corola); e) tipo de recurso oferecido aos visitantes (pólen e/ou néctar) e número de visitantes florais por período observado, permitindo o cálculo da taxa de visitação durante a floração. O número de dados coletados para cada item por estação reprodutiva, ambiente e morfo floral é demonstrado na Tabela 1. Todas as inflorescências comidas por herbívoros foram descartadas das análises do número de frutos formados por infrutescência e sucesso reprodutivo.

Como as fenofases antese e fruto maduro de *R. jasminoides* são muito influenciadas pelo dia de observação fenológica (a cada dia muitas flores abrem na copa dos indivíduos e os frutos maduros são removidos por frugívoros), o sucesso reprodutivo foi determinado pela razão entre o número de botões (produzidos entre setembro e outubro) e o número de frutos imaturos produzidos no mês de novembro, consistindo nas fases mostradas na Figura 1J-L. O sucesso reprodutivo foi

quantificado por copa dos indivíduos e também por inflorescência marcada (método utilizado em estudos de biologia reprodutiva), visando a comparação com outros estudos.

O tamanho das flores brevistilas e longistilas foi medido com paquímetro digital (erro 0,01mm), obtendo-se duas medidas: comprimento do tubo da corola do final das sépalas até os lobos das pétalas e média do diâmetro da corola com as pétalas esticadas medido em duas posições perpendiculares entre si (veja forma de medição na Figura 2H). As observações dos visitantes foram realizadas entre 05:15h e 18:15h, em sete dias não-consecutivos (cinco em 2007 e dois em 2008), tanto ensolarados como nublados ou com chuva fina, totalizando 130h de observação (65h em cada ambiente, Tabela 1). A observação foi realizada em uma ou duas plantas focais ao mesmo tempo, permanecendo no mesmo local do início ao final do dia. Sempre que possível, a cada turno de visitação à planta focal foi contado o número de flores visitadas por cada visitante e foram coletados espécimes para posterior identificação. Os insetos coletados foram identificados por especialistas vinculados à Científica Consultoria (Laboratório de Zoologia, UFPR) e depositados como material testemunho na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR (acrônimo da coleção: DZUP). Os visitantes florais foram registrados com câmera fotográfica digital e filmadora digital, auxiliando na identificação das espécies e análise do comportamento das mesmas. Nas observações de campo algumas vezes não foi possível diferenciar uma ou mais espécies, sendo que estas foram consideradas como morfo-espécie nas análises e descrições deste estudo. Por outro lado, na abelha *Thygater armadoi* foi possível diferenciar os machos das fêmeas, que foram tratados separadamente devido às diferenças nos padrões de visitação às flores.

Análise dos dados – Todos os dados foram testados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias através dos testes de Shapiro-Wilk e teste de Bartlett (nível de significância $p < 0,05$), respectivamente, e como a maioria dos dados não apresentou distribuição normal e homogeneidade de variâncias, foram aplicados testes estatísticos não-paramétricos.

Devido ao tamanho variável dos indivíduos adultos de *R. jasminoides*, nos gráficos da quantidade média de estruturas reprodutivas a cada mês foi necessário selecionar indivíduos com tamanho de copa semelhante entre a borda natural e interior (com base no número de extremidades potencialmente reprodutivas), sendo 56 na borda natural (28 brevistilos e 28 longistilos) e 48 no interior (20 brevistilos e 28 longistilos).

O teste de Mann-Whitney foi utilizado para testar se há diferença significativa entre a borda natural e interior quanto à abertura do dossel, número de indivíduos coespecíficos próximos, duração das fenofases e quanto à maioria dos dados coletados na ecologia reprodutiva (exceto

visitantes florais). Para a análise citada foi utilizada a média dos valores de porcentagem de abertura do dossel obtidos nas duas coletas desta variável (estação superúmida e estação úmida).

A ocorrência de padrão sazonal nas fenofases nos diferentes ambientes e morfos florais foi testada utilizando a análise estatística circular conforme Zar (1996) e Morellato *et al.* (2000) com o programa Oriana versão 2.02 (Kovach 2004). A fenologia de cada um dos indivíduos foi convertida em ângulos, de 1° (dia 01 de janeiro) a 360° (dia 31 de dezembro), e utilizada para o cálculo do ângulo médio ou data média de início e pico das fenofases. O teste de Rayleigh (p) verifica a significância do ângulo médio que, quando significativo, indica a ocorrência de padrão sazonal na fenofase avaliada, e a intensidade de concentração (r) ao redor do ângulo médio pode ser considerada uma medida do "grau" de sincronia, variando de 0 a 1 (atividade fenológica não se concentra ou se concentra ao redor de uma única data ou época do ano, respectivamente). O teste de Watson-Williams (F) foi aplicado para comparar o ângulo médio das fenofases (somente os significativos no teste de Rayleigh) e determinar se os ambientes exibem o mesmo padrão sazonal ou ângulo médio (Zar 1996). Em todos os testes para sazonalidade (que avaliaram os três anos de estudo em conjunto) foi utilizada a soma das datas dos indivíduos em todos os anos, sendo consideradas tanto as datas do ciclo principal anual da fenofase como também do ciclo secundário quando existente (poucos casos nas fenofases vegetativas), diferindo um pouco da metodologia adotada por Morellato *et al.* (2000).

A correlação de Spearman (r_s) testou a relação entre a quantidade total de botões e frutos imaturos produzidos por indivíduo em 2007/2008 e 2008/2009 e as medidas de tamanho dos indivíduos (Pbasal, PAP, altura do tronco e copa, comprimento/largura da copa e número de extremidades potencialmente reprodutivas da copa) visando verificar qual medida mais se relaciona com a produção dos indivíduos para a ponderação dos valores (retirada do efeito de tamanho dos indivíduos das análises comparativas entre borda e interior).

A correlação de Spearman também foi utilizada para testar a relação entre o número de indivíduos nas fenofases em *R. jasminoides* e as variáveis climáticas médias mensais (precipitação, temperatura média e comprimento do dia), sem diferenciar os ambientes, morfos florais e anos. Esta influência das variáveis climáticas na fenologia foi avaliada até três meses anteriores à ocorrência do evento fenológico. O mesmo teste verificou a relação entre a quantidade total de botões e frutos imaturos produzidos por indivíduo em 2007/2008 e 2008/2009 com a abertura do dossel e com o número de indivíduos coespecíficos adultos próximos. Para as análises, o número de indivíduos coespecíficos próximos com altura de 0,5-1,0 m e altura maior que 1,0 m foram somados em cada distância avaliada (raio de 5 ou 10 m). Borda natural e interior foram comparados quanto ao número total de visitantes florais registrados (teste de qui-quadrado). O teste de Wilcoxon verificou se a taxa de visitação das espécies de visitantes florais difere entre os ambientes.

Resultados

Abertura do dossel e densidade da população – A porcentagem média de abertura do dossel dos indivíduos brevistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* localizados na borda natural foi de $18,91 \pm 2,23$ nos brevistilos (variando de 14,65 a 25,23) e no interior de $18,13 \pm 2,13$ (variando de 14,26 a 22,45). Os indivíduos longistilos apresentaram porcentagem média de abertura do dossel de $18,80 \pm 1,78$ (variando de 13,94 a 22,47) na borda natural e $17,68 \pm 1,80$ (variando de 14,09 a 22,45) no interior. A borda natural apresentou valores significativamente maiores de porcentagem de abertura do dossel em relação ao interior nos indivíduos longistilos, mas não diferiu do interior nos indivíduos brevistilos (Figura 3).

As medidas de tamanho dos indivíduos variaram bastante entre os mesmos, pois na espécie os adultos alcançam de 0,5 a 4,0 m de altura refletindo nas outras variáveis (Tabelas 2A e 3A). A altura do tronco, da copa e o comprimento/largura da copa foram significativamente maiores no interior nos dois morfos florais, enquanto o PAP foi maior nos indivíduos da borda natural, demonstrando que neste ambiente os indivíduos ramificam mais e mais cedo no caule do que no interior (o PAP é a soma de todos os perímetros medidos à 1,20 m; Tabelas 2A e 3A). O perímetro basal e o número médio de extremidades potencialmente reprodutivas por copa foram semelhantes entre os ambientes (Tabelas 2A e 3A). Com exceção do PAP (sem correlação significativa), todas as outras medidas de tamanho dos indivíduos se correlacionaram significativa e positivamente com a quantidade de inflorescências, botões e frutos imaturos produzidos por copa nas duas estações reprodutivas avaliadas (r_s médio = 0,52 e $p < 0,001$). O número de extremidades reprodutivas e o perímetro basal foram as variáveis que mais se correlacionaram com o número de inflorescências por copa (r_s médio = 0,54 e $p < 0,001$; r_s médio = 0,61 e $p < 0,001$; respectivamente). Com base nestes resultados, a produção por indivíduo foi ponderada pelo número de extremidades reprodutivas nas análises comparativas entre os ambientes.

A quantidade de indivíduos coespecíficos nos raios de cinco e dez metros dos indivíduos marcados foi significativamente maior na borda natural (Tabelas 2B e 3B), refletindo a distribuição espacial diferenciada dos indivíduos de *R. jasminoides* entre os ambientes mencionada na metodologia.

Fenologia reprodutiva e vegetativa – Praticamente todos os indivíduos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* floresceram e frutificaram em pelo menos um dos anos de estudo; somente dois indivíduos pequenos não floresceram na borda natural e quatro e um não frutificaram na borda natural e interior, respectivamente. Dos 114 indivíduos da borda natural, 86 (75,44%) floresceram e 61 (53,51%) frutificaram nos três anos estudados e 22 (19,30%) floresceram e 27 (23,68%)

frutificaram em dois anos. No interior, do total de 48 indivíduos, 45 (93,75%) floresceram e 41 (85,42%) frutificaram nos três anos de estudo.

O comportamento fenológico reprodutivo e vegetativo dos indivíduos de *R. jasminoides* ocorreu de forma similar entre a borda natural do rio da Fazenda e o interior da floresta e também entre os morfos florais (Figuras 4 e 5). As maiores porcentagens de indivíduos apresentando botões, flores abertas, frutos imaturos e frutos maduros ocorreram nas mesmas épocas em ambos os ambientes e morfos florais, com alta sincronia intra-específica (Figuras 4 e 5). O pico da fenofase botão ocorreu na transição entre a estação mais fria e menos chuvosa e a mais quente e chuvosa, nos meses de setembro e outubro. Os picos de antese, fruto imaturo e maduro ocorreram durante a estação mais quente e chuvosa, no mês de outubro para a antese, entre novembro e janeiro para fruto imaturo e entre fevereiro e março para fruto maduro (Figuras 4 e 5). Quinze indivíduos da borda (nove brevistilos e seis longistilos) e um do interior (longistilo) apresentaram uma florada de pequena intensidade e fora de época nos meses de abril e maio em alguns anos do estudo, com poucas inflorescências produzidas e, na maioria dos casos, com sucesso reprodutivo resultante zero (Figuras 4 e 5). A duração média da fenofase botão foi maior na borda natural para os indivíduos longistilos (Tabela 3C), mas não diferiu entre os ambientes nos brevistilos (Tabela 2C). Nos brevistilos do interior a antese durou mais (Tabela 2C) e nos longistilos não diferiu entre os ambientes (Tabela 3C). A duração média das fenofases da frutificação não diferiu entre borda e interior nos dois morfos florais (Tabelas 2C e 3C).

As datas médias de início e pico de todas as fenofases reprodutivas (botão, antese, fruto imaturo e maduro) foram significativas tanto nos indivíduos brevistilos como nos longistilos e nos dois ambientes, demonstrando que essas fenofases possuem padrão sazonal e ocorrem concentradas em uma época do ano (Tabelas 4 e 5). Em todas as fenofases reprodutivas a concentração dos indivíduos em torno das datas médias calculadas foi muito alta ($r > 0,82$), apresentando os maiores valores de r no interior da floresta (Tabelas 4 e 5). As datas médias de início e pico de botão e antese dos dois morfos não diferiram significativamente entre os ambientes (Tabelas 4 e 5). Para fruto imaturo, a data de início dos dois morfos e a data de pico dos longistilos diferiram entre borda e interior e a data de pico dos brevistilos não diferiu ($p = 0,49$; Tabelas 4 e 5). Para fruto maduro, as datas médias de início e pico dos indivíduos brevistilos não diferiram entre os ambientes enquanto as datas dos longistilos diferiram significativamente entre os ambientes (Tabelas 4 e 5). Todas as diferenças apontadas entre as datas médias da borda natural e interior consistiram em intervalo de 8-16 dias entre as datas dos ambientes (Tabelas 4 e 5).

Nos dois anos de avaliação quantitativa das estruturas reprodutivas, a quantidade média mensal de botões, flores e frutos produzida por indivíduo brevistilo foi sempre maior no interior da floresta (Figura 6), enquanto nos indivíduos longistilos, as maiores quantidades de botões e flores

foram registradas no interior e as de fruto imaturo e maduro na borda natural (Figura 7). As enchentes do rio da Fazenda afetaram principalmente os indivíduos pequenos de *R. jasminoides*, havendo, entretanto, pouca perda de estruturas reprodutivas; no interior da floresta os indivíduos ocorreram quase sempre associados a pequenos cursos d'água, fatos que podem indicar adaptação da espécie ao desenvolvimento em solo úmido e uma certa resistência ao fluxo de água das enchentes na copa (indivíduos baixos ou com copa inclinada).

Nos três anos de estudo as maiores proporções de indivíduos com brotamento ocorreram durante a estação mais chuvosa, em outubro na borda natural e entre outubro e janeiro no interior, nos dois morfos florais (Figuras 5 e 6). Em ambos os ambientes ocorreu um pequeno aumento na proporção de indivíduos com queda foliar na estação mais quente e chuvosa. As datas médias de início e pico do brotamento foram significativamente sazonais tanto nos indivíduos brevistilos como nos longistilos nos dois ambientes, com alta sincronia intra-específica ($r > 0,75$; Tabelas 4 e 5). Somente as datas médias de pico de brotamento diferiram entre os ambientes nos dois morfos, com o interior chegando ao pico da fenofase 14 dias antes da borda natural; as datas de início não diferiram entre os ambientes (Tabelas 4 e 5). As datas médias de início e pico de queda foliar foram significativas nos dois morfos no interior da floresta, enquanto na borda natural somente a data de pico dos longistilos foi significativa (Tabelas 4 e 5). Na única comparação entre ambientes possível, a data média de pico dos longistilos diferiu entre a borda e interior, com o interior chegando ao pico 36 dias antes da borda natural. A duração média do brotamento não diferiu entre os ambientes nos brevistilos (Tabela 2C), mas foi significativamente mais longa nos indivíduos longistilos do interior (Tabela 3C). Nos dois morfos florais a duração média da queda foliar foi significativamente maior na borda natural (Tabelas 2C e 3C).

Como os padrões fenológicos de *R. jasminoides* diferiram entre borda natural e interior em intervalo menor que 16 dias, a relação entre a fenologia e o clima foi testada considerando os ambientes conjuntamente. O número de indivíduos com botão não apresentou nenhuma correlação significativa com os fatores climáticos, e na antese somente uma correlação negativa com a temperatura média de três meses anteriores à observação (Tabela 6). A fenofases fruto imaturo e brotamento se correlacionaram alta e positivamente com o comprimento do dia e precipitação de até um mês anterior ao evento fenológico (Tabela 6). Fruto maduro apresentou maiores correlações com os três fatores climáticos de três meses anteriores à fenologia, com relação positiva entre a fenofase e o clima (Tabela 6). A queda foliar se correlacionou negativamente com a temperatura média e comprimento do dia de três meses anteriores à fenologia (Tabela 6).

Ecologia reprodutiva – Nos dois morfos florais de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* o interior apresentou significativo maior número de inflorescências e botões por indivíduo que a borda natural

e o sucesso reprodutivo por indivíduo não diferiu entre os ambientes (Tabelas 2D e 3D). A produção de frutos imaturos por indivíduo diferiu entre os ambientes somente nos indivíduos brevistilos, sendo maior no interior (Tabela 2D). Nenhuma correlação foi encontrada entre a produção total de botões e frutos imaturos e sucesso reprodutivo por indivíduo com a porcentagem de abertura do dossel como com o número de indivíduos coespecíficos adultos nos raios de 5 m e 10 m das plantas marcadas (todos os resultados com $p > 0,05$).

Durante o acompanhamento das 286 inflorescências marcadas nos indivíduos de *R. jasminoides* (148 nos brevistilos e 138 nos longistilos) foi verificado que quase todos os botões das inflorescências viram flores, abrindo de 1-30 flores por dia em cada inflorescência. Do total de inflorescências marcadas na espécie, 25 foram predadas (23 totalmente) provavelmente por lagartas como as mostradas na Figura 1I,P, sendo 14 na borda natural e 11 no interior. A herbivoria foi mais intensa nos indivíduos longistilos, com 10 inflorescências comidas na borda natural (13,33% das inflorescências marcadas nesse morfo) e nove no interior (12,50%), enquanto nos brevistilos, quatro foram comidas na borda (5,48%) e duas no interior (3,03%). Aparentemente, lagartas foram as responsáveis pela herbivoria das estruturas reprodutivas e brotos foliares de *R. jasminoides* (Figura 1I e P). Todas as inflorescências não comidas produziram pelo menos um fruto. Nos indivíduos longistilos o número de botões, frutos imaturos e sucesso reprodutivo por inflorescência foram significativamente na borda natural (Tabela 3D), enquanto nos brevistilos somente o número de frutos imaturos e sucesso reprodutivo por inflorescência foram maiores na borda natural (Tabela 2D).

O comprimento do tubo floral e o diâmetro da corola se correlacionaram positivamente tanto nas flores brevistilas ($r_s = 0,71$, $p < 0,001$) como nas longistilas ($r_s = 0,50$, $p < 0,001$), demonstrando que quanto mais comprido o tubo, mais largo é o diâmetro da corola nos dois morfos. O comprimento do tubo floral brevistilo e o diâmetro da corola longistilo foram significativamente maiores na borda natural (Tabelas 2D e 3D, Figura 2A e E, respectivamente) enquanto as outras duas variáveis, comprimento do tubo floral longistilo e diâmetro da corola brevistilo, não diferiram entre os ambientes (Tabelas 2D e 3D, Figura 2D e B, respectivamente).

Polinização de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* – As flores de *R. jasminoides* abriram entre as 05:00h e 07:00h da manhã, com odor floral não perceptível e disponibilizando pólen e néctar como recursos florais aos visitantes ao longo de todo o dia. As flores duram apenas um dia, senescendo no final da tarde ou no início do segundo dia (Figura 2G). De acordo com a observação do comportamento dos visitantes (distribuída ao longo do dia), podemos inferir que o pólen e o néctar estavam disponíveis ao longo de todo o dia nas flores. Segundo Castro & Oliveira (2002), que

observaram a polinização da mesma espécie na mesma área de estudo, o estigma permanece receptivo durante toda a antese floral.

Como o número de horas de observação focal foi maior no morfo longistilo (78 h) em relação ao brevistilo (52 h), nas descrições a seguir os morfos serão tratados conjuntamente. Foram registrados 2.063 visitantes nas flores de *R. jasminoides*, pertencentes a uma espécie de beija-flor e 56 espécies de insetos, incluindo 19 espécies de lepidópteros (33,3%), 18 de abelhas (31,6%), oito de besouros (14,0%), cinco dípteros (8,8%), três vespas (5,3%), um hemíptero e dois himenópteros não identificados (Tabela 7). O número de flores visitadas por cada animal em cada turno de visita à planta focal variou de 1 a 235 (com média entre 1 e 75, Tabela 7), não sendo possível acompanhar o número de flores visitadas na maioria das abordagens, pois sempre havia um grande número de visitantes ao mesmo tempo na planta focal. A maioria dos visitantes observados nas flores foi representada por abelhas ($n = 1.545$, 74,9%) seguidas pelos lepidópteros ($n = 241$, 11,7%), dípteros ($n = 162$, 7,8%) e besouros ($n = 86$, 4,2%). As seis espécies de visitantes mais frequentes nas flores, entre elas quatro espécies de abelhas, um lepidóptero e um díptero, representaram 72,66% ($n = 1.499$) do total observado (Figuras 10, 11 e 12).

A visita nas flores de *R. jasminoides* ocorreu distribuída ao longo do dia nos dois morfos florais, com variação perceptível somente na composição de espécies de visitantes em cada período de tempo (Figuras 11 e 12). Mais espécies foram registradas visitando as flores até as 11:00h, após esse período o número de espécies a cada período foi diminuindo gradativamente. As abelhas coletaram pólen principalmente no período da manhã, buscando néctar no período da tarde, quando havia menos pólen disponível. As visitas da maioria das espécies foram rápidas, com repetição de flores, exceto a borboleta *Melinaea ethra* (Figura 10) e as várias espécies de besouros, que permaneceram por até uma hora visitando as flores na planta focal. A abelha *Trigonopedia ferruginea* foi o visitante mais frequente de *R. jasminoides*, e realizou visitas durante todo o dia com geralmente mais de um indivíduo ao mesmo tempo na planta focal. Os machos da espécie *Thygater armandoi* (Figura 10) realizaram visitas quase sempre em grupos, chegando na planta focal em intervalos de tempo muito regulares entre uma visita e outra (cerca de 20 minutos). *Parides tros tros* realizou visitas predominantemente no período da tarde, percorrendo todos os indivíduos de *R. jasminoides* em floração ao longo das margens do rio da Fazenda (Figura 10). As duas espécies de *Philopota* sp. registradas tratam-se de espécies ainda não descritas (S.R. Bonato, com. pessoal).

De acordo com o comportamento dos visitantes florais e sua frequência nas flores (taxa de visita), cinco abelhas, *Trigonopedia ferruginea*, *Trigona braueri*, *Thygater armandoi* (macho), *Paratetrapedia fervida* e *Apis mellifera*, e quatro lepidópteros, *Parides tros tros*, *Cobalus* sp., *Melinaea ethra* e *Melianeia ludovica paraiya*, foram considerados os polinizadores efetivos (POE) de *R. jasminoides*, tocando o estigma e estames em praticamente todas as visitas (Tabela 7, Figuras

10-13). Outras quatro abelhas e um lepidóptero foram considerados como polinizadores ocasionais (POC, eventualmente tocam o estigma ou estames) e o restante das espécies observadas (43) como visitantes florais (VIS, Tabela 7, Figuras 10-13). É importante salientar que a maioria das espécies também se comportou como pilhadora (coletando pólen/néctar sem tocar estigma/estames; as espécies que agem como pilhadoras estão assinaladas com um asterisco na Tabela 7).

Polinização de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha*: comparação entre borda natural e interior –

Na borda natural foram registrados 1.154 visitantes (55,9%) e no interior 909 (44,1%), pertencentes a 39 espécies na borda e 42 no interior, com 24 espécies em comum entre os ambientes (Tabela 7). Estes resultados foram significativamente diferentes entre os ambientes ($\chi^2 = 14,59$ e $p = 0,001$; grau de liberdade = 1). O teste de Wilcoxon apontou que a taxa de visitação das 57 espécies não difere significativamente entre os ambientes ($Z = 0,64$; $p = 0,52$). No morfo brevistilo, foram registrados 401 (44,1%) visitantes na borda natural e 508 (55,9%) no interior, enquanto no morfo longistilo, 753 (65,2%) visitantes foram registrados na borda natural e 401 (34,7%) no interior. Os resultados dos morfos foram significativamente diferentes entre os ambientes ($\chi^2 = 7,06$ e $p = 0,007$ no morfo brevistilo; $\chi^2 = 48,70$ e $p < 0,001$ no morfo longistilo; grau de liberdade = 1 em todos os casos).

A abelha *Trigonopedia ferruginea* foi a espécie com maior taxa de visitação das flores tanto na borda natural (34,6% dos indivíduos registrados) como no interior (35,2%), visitando de 1-50 flores em cada visita à planta focal, seguida pela abelha *Trigona braueri* com 14,7% dos visitantes na borda e 17,3% no interior, visitando de 1-62 flores em cada visita (Tabela 7). A abelha africanizada *Apis mellifera* (Figura 10), exótica no Brasil, realizou visitas somente na borda natural, sendo a primeira espécie a chegar na planta focal no início do dia e a última a ir embora no fim do dia, apresentando poucas interações agressivas com as abelhas nativas e os outros visitantes.

Nos dois morfos florais as visitas ocorreram distribuídas ao longo do dia, sem nenhuma tendência de maior visitação para determinado período do dia tanto para a borda natural como para o interior da floresta (Figuras 11 e 12). Nos indivíduos brevistilos a visitação da borboleta *Parides tros tros* concentrada no final do dia elevou consideravelmente o número de visitantes registrados nesse período; se essas visitas fossem excluídas haveria uma concentração maior de visitantes entre 10:00h e 13:00h tanto na borda como no interior (Figura 11).

No morfo brevistilo, dos 909 visitantes registrados, 314 eram POE, 28 eram POC e 59 eram VIS na borda natural, enquanto no interior 326 eram POE, 22 eram POC e 160 eram VIS (Figura 13A). No morfo longistilo, dos 1.154 dos visitantes registrados, 580 eram POE, 53 eram POC e 120 eram VIS na borda natural, enquanto no interior 297 eram POE, 14 eram POC e 90 eram VIS (Figura 13A). Considerando apenas as espécies POE, os ambientes não diferiram significativamente

quanto ao número de indivíduos registrados no morfo brevistilo ($\chi^2 = 0,11$; $p = 0,73$; grau de liberdade = 1) e a borda natural apresentou maior número de POE que o interior no morfo longistilo ($\chi^2 = 46,60$; $p < 0,001$; grau de liberdade = 1). A proporção relativa de visitantes registrados para cada uma das espécies consideradas polinizadores efetivos de *R. jasminoides* é apresentada na Figura 13B, e demonstra que a borda natural e interior da floresta apresentam variações quanto aos polinizadores efetivos mais freqüentes nas flores. Os ambientes não diferiram significativamente quanto à taxa de visitação de espécies que são pilhadoras ou atuam como pilhadoras em parte das visitas ($Z = 0,12$; $p = 0,90$; $N = 44$).

Discussão

Variáveis individuais e densidade da população

Os indivíduos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* do interior foram mais altos que os da borda natural, enquanto o perímetro à altura do peito (PAP) foi maior nos indivíduos da borda natural. A altura maior dos indivíduos do interior pode ser explicada pela seleção dos indivíduos, pois só foram incluídos nas análises os que puderam ter o morfo floral determinado, ou seja, floresceram pelo menos uma vez no estudo. No interior os indivíduos que se reproduziram durante o estudo tinham mais de 1,4m de altura enquanto na borda natural os indivíduos se reproduziram com 0,5 m ou mais de altura. Estes resultados também demonstraram que na borda natural os indivíduos ramificam mais e mais cedo no caule do que no interior (o PAP é a soma de todos os perímetros medidos na altura de 1,20 m). O número de ramificações do caule ou brotos em altura inferior à 1,20 m pode ser chamado de perfilhamento ou brotação lateral, e cada ramo é um perfilho do caule principal (Ivanauskas *et al.* 1997). Os indivíduos da borda natural, independente do morfo, apresentaram muito mais perfilhos que os do interior e este maior número pode ser explicado pelo histórico de perturbação pelo rio da Fazenda neste ambiente, pois o grau de perfilhamento pode ser relacionado ao tipo de distúrbio sofrido pelas plantas em uma determinada área (Miller & Kauffman 1998). Como a maioria dos indivíduos de *R. jasminoides* ocorreu muito próximo do leito do rio da Fazenda, as grandes enchentes afetaram a copa de muitos desses indivíduos, o que pode ter intensificado a rebrota dos caules remanescentes, gerando assim uma quantidade maior de ramificações. Além disso, a provável maior instabilidade dos terrenos da borda natural causada pelo efeito do rio da Fazenda poderia favorecer o perfilhamento, que melhoraria as condições de sustentação e estabilidade dos indivíduos, como verificado por Ivanauskas & Rodrigues (2000) e Marçon (2009) para árvores em matas de brejo com encharcamento sazonal. Outros estudos em floresta atlântica do estado de São Paulo, constataram alta taxa de perfilhamento em *Rudgea jasminoides* (Aguiar 2003, Marçon 2009).

A quantidade de coespecíficos próximos dos indivíduos marcados de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha*, que pode ser considerada uma estimativa da densidade da população, foi significativamente maior nas margens do rio da Fazenda. Vários estudos também verificaram abundância de indivíduos de *R. jasminoides* em áreas próximas à calha de rios, junto às nascentes ou áreas alagadas (Bertani *et al.* 2001, Curcio *et al.* 2007, Zocche & Rebelo 2007, Zacarias 2008), demonstrando que a espécie deve se adaptar bem às condições ambientais diferenciadas nas margens dos rios. A maior disponibilidade de luz e água devem favorecer o recrutamento e estabelecimento das plântulas e o desenvolvimento dos indivíduos desta espécie. Os indivíduos de *R. jasminoides* ocorreram de forma muito agregada na borda natural, o que poderia também ser resultado de propagação vegetativa da espécie, fato não avaliado neste estudo. É importante ressaltar que mesmo não diferenciando os possíveis clones na borda natural, este ambiente seguramente abrange maior número de indivíduos da espécie que o interior e, no sentido de atração dos polinizadores, ser ou não um clone não interfere na sua atratividade para os insetos, mas por outro lado pode interferir no sucesso reprodutivo de cada morfo floral.

Padrões fenológicos de *Rudgea jasminoides*

Todas as fenofases reprodutivas e vegetativas de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* ocorreram de forma sazonal com alta sincronia intra-específica (exceto queda foliar) apresentando padrão anual de ocorrência bem definido (*sensu* Newstrom *et al.* 1994) e semelhante entre borda natural e interior da floresta e entre morfo brevistilo e longistilo. As maiores porcentagens de indivíduos em todas as fenofases ocorreram na estação mais quente e chuvosa, seguindo o padrão fenológico de Rubiaceae e da comunidade vegetal de Picinguaba (veja Capítulo 1, exceto a fenofase fruto maduro). Na mesma área do presente estudo, San Martin-Gajardo & Morellato (2003a) não encontraram padrão sazonal na família Rubiaceae para as fenofases reprodutivas e vegetativas em oito espécies de sub-bosque, embora a fenologia de *R. jasminoides* tenha ocorrido de forma similar à verificada no atual estudo.

A floração de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha*, restrita a alguns meses do ano e durante a estação mais chuvosa é similar ao registrado em outras espécies de Rubiaceae em floresta atlântica (Almeida & Alves 2000, Morellato *et al.* 2000, Ramos & Santos 2005, Rossi *et al.* 2005, Pereira *et al.* 2006, Silva 2007, Fonseca *et al.* 2008). Em florestas neotropicais úmidas, há espécies de Rubiaceae florescendo em vários momentos do ano. No entanto, é comum a diminuição do percentual de espécies em flor nos meses de menor pluviosidade e temperatura (Opler *et al.* 1980, Koptur *et al.* 1988, San Martin-Gajardo & Morellato 2003a). O período de florescimento de *R. jasminoides* em Picinguaba parece estar associado ao início do período com chuvas mais freqüentes, mas tanto botão como antese não apresentaram correlação significativa com nenhum dos fatores

climáticos avaliados, assim como observado por San Martin-Gajardo & Morellato (2003a) para a mesma espécie. O pico de floração de *R. jasminoides* ocorrente no início da estação mais quente e chuvosa (entre setembro e outubro), quando a disponibilidade de flores é menor no local de estudo (veja Capítulo 1), demonstra que essa espécie deve ser um importante recurso para fauna antófila, especialmente para as borboletas que têm no néctar uma importante fonte de energia (Proctor *et al.* 1996).

Borda natural e interior apresentaram poucas diferenças nas datas médias de início e pico das fenofases reprodutivas de *R. jasminoides*, com o interior iniciando e chegando ao pico poucos dias antes as fenofases, especialmente nos indivíduos longistilos. Os resultados encontrados indicam que a borda natural do rio da Fazenda pouco influencia os padrões fenológicos reprodutivos da espécie. Também não foi observada diferença aparente na fenologia dos indivíduos brevistilos e longistilos, demonstrando que o morfo floral não influencia os padrões fenológicos da espécie. A sincronia de floração entre os morfos florais tem um importante papel na atração de polinizadores, resultando assim em mais chances de polinizações legítimas (intermorfo), permitindo que os morfos contribuam igualmente para o sucesso reprodutivo (Silva 2007) e conseqüentemente para a manutenção da isopletia da população (Ganders 1979).

Polinização de *Rudgea jasminoides*

As características florais de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* são claramente relacionadas aos seus visitantes; as flores diurnas, pequenas, tubulares e de cor clara, são conhecidas como mais freqüentemente polinizadas por borboletas e abelhas que visitam as flores que apresentam pólen e néctar como recursos (Proctor *et al.* 1996). A maioria das espécies da família Rubiaceae é comumente polinizada por borboletas e abelhas de língua comprida (Taylor 1996), embora beija-flores, mariposas, moscas, besouros e vespas também polinizem algumas espécies (Bawa & Beach 1983, Sobrevila *et al.* 1983, Richards & Koptur 1993, Passos & Sazima 1995, Machado & Loiola 2000, Castro & Oliveira 2002, Castro & Araújo 2004, Teixeira & Machado 2004a, Fonseca *et al.* 2008, Santos *et al.* 2008).

O pólen e o néctar estavam disponíveis ao longo de todo o dia nas flores, assim como verificado por Castro & Oliveira (2002), que estudaram a biologia de polinização de *R. jasminoides* no mesmo local de estudo, o que deve ter sido fator determinante para que as visitas dos insetos ocorressem distribuídas ao longo do dia, embora Castro & Oliveira (2002) tenham relatado visitas concentradas no período da manhã. Além disso, Castro & Oliveira (2002) relataram não haver visitas antes das 07:00h, sendo que no presente estudo 255 visitantes (12,4%) foram registrados nesse período. A grande maioria dos visitantes observados nas flores de *R. jasminoides* foram as abelhas, enquanto no estudo de Castro & Oliveira (2002) as borboletas foram os principais

visitantes de *R. jasminoides*. As diferenças encontradas em relação ao estudo de Castro & Oliveira (2002) podem ser devido às poucas horas de observação dos visitantes realizadas por estes autores, e por suas observações provavelmente terem sido realizadas somente na margem do rio da Fazenda, onde a espécie é muito abundante.

Influência da borda natural na polinização e reprodução de *Rudgea jasminoides*

Os indivíduos de *R. jasminoides* localizados na borda natural do rio da Fazenda apresentaram maior abundância de visitantes florais, porém, a taxa de visitação dos polinizadores efetivos e pilhadores foram similares entre os ambientes. A composição de espécies de visitantes foi diferenciada entre os ambientes, menos da metade das espécies registradas ocorreram tanto na borda natural como no interior. O maior número de visitantes registrados na borda natural, e a composição de espécies diferenciada entre os ambientes podem ser explicados pela influência da luminosidade na atividade dos insetos. A atividade dos insetos que voam é tipicamente dependente da temperatura corporal, que é influenciada tanto pela temperatura do ar como pela luz do sol direta (Bishop & Armbruster 1999). Em ambientes florestais o aumento da sombra diminui a temperatura (Liow *et al.* 2001, Herrera 1997, Newmark 2001) e o número de acessos de forrageamento em muitos insetos ectotérmicos polinizadores é positivamente correlacionado com a temperatura (Herrera 1995a, Liow *et al.* 2001, Totland 2001). Como a resposta dos insetos à luminosidade e temperatura varia entre as espécies (Herrera 1997), é presumível que em ambientes com condições microclimáticas distintas como a borda natural e interior da floresta em Picinguaba apresentem diferenças na composição e abundância dos insetos. Ramos & Santos (2006a) também observaram maior número de visitas por abelhas em indivíduos de *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) localizados na borda natural de um riacho em floresta atlântica no Rio de Janeiro.

A frequência de visitas da abelha africanizada *Apis mellifera* somente na borda do rio da Fazenda reflete o verificado por outros estudos, nos quais *A. mellifera* foi mais comum em matrizes e bordas fragmentadas do que dentro das florestas (Aizen & Feinsinger 1994b). As poucas interações agressivas registradas entre *A. mellifera* e as abelhas nativas no presente estudo sugerem pouca interferência na polinização de *R. jasminoides* em Picinguaba.

Borda natural e interior não diferiram quanto ao sucesso reprodutivo por indivíduo, mas nas inflorescências marcadas o sucesso foi significativamente maior na borda natural. Este resultado foi encontrado em diversos estudos (Burgess *et al.* 2006, Ramos & Santos 2006a, Alberti 2007) e pode ser explicado sob diversos aspectos. No cálculo do sucesso reprodutivo por inflorescência marcada, as comidas foram excluídas da análise, enquanto no sucesso reprodutivo por indivíduo a herbivoria pode ter influenciado o resultado. Podemos presumir que, apesar dos indivíduos da borda natural apresentarem as maiores inflorescências e maior sucesso por inflorescência, a maior herbivoria

neste ambiente reduz o sucesso na copa dos indivíduos. A proporção similar de polinizadores efetivos encontrada entre os ambientes pode ser outra explicação para o sucesso reprodutivo similar entre os ambientes. O maior sucesso reprodutivo por inflorescência da borda natural pode também ser efeito da maior densidade de indivíduos coespecíficos e das flores maiores nesse ambiente, que atraíram mais polinizadores e consequentemente possibilitaram a ocorrência de mais polinizações cruzadas e produção de frutos. Em espécies nas quais a polinização cruzada é obrigatória e realizada por insetos, tal como em *R. jasminoides*, o tamanho da população está diretamente relacionado com a atração de polinizadores e tem influência positiva no seu sucesso reprodutivo (Sih & Baltus 1987, Aguilar & Galetto 2004).

No interior, o maior número de inflorescências por copa dos indivíduos pode ter contribuído para a sua atração e consequente polinização. Alguns estudos têm demonstrado que o display floral realmente exerce uma função importante em sistemas reprodutivos intermediados por insetos, pois à medida que aumenta o display, por exemplo, o número de inflorescências ou o tamanho da corola, o poder de atração de polinizadores e o fluxo de pólen também aumentam (Galen & Stanton 1989, Mal & Lovett-Doust 1997). Os polinizadores têm um papel direto na seleção da morfologia floral em espécies heterostílicas, de modo que mudanças na interação planta-polinizador podem explicar variações na expressão de suas características (Faivre & McDade 2001). Contudo, são necessários estudos direcionados para espécies distílicas para constatar até que ponto estruturas morfológicas maiores entre os morfos influenciam na atração do polinizador (Galen & Stanton 1989, Mal & Lovett-Doust 1997, Consolaro *et al.* 2009). Além disso, outros estudos mostram que nem sempre essa diferença existe ou ocorre nesse sentido (Stone 1995, Teixeira & Machado 2004b, Coelho & Barbosa 2004, Pereira *et al.* 2006).

Referências bibliográficas

- Agren J. 1996. Population size, pollinator limitation and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- Aguilar, O.T. 2003. Comparação entre os métodos de quadrantes e parcelas na caracterização da composição florística e fitossociológica de um trecho de floresta ombrófila densa do Parque Estadual “Carlos Botelho” – São Miguel Arcanjo, São Paulo. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.
- Aguilar, R. & Galetto, L. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138: 513-520.
- Aizen, M.A., Ashworth, L. & Galetto, L. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-341.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinator, and feral honey bees in Argentina "Chaco Serrano". *Ecol. Appl.* 4: 378-392.
- Alberti, L.F. 2007. Comparação entre borda antrópica, clareiras naturais e o interior da floresta quanto à fenologia de árvores na floresta semidecídua e quanto à fenologia do arbusto *Psychotria nuda* na floresta atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Alberti, L.F. & Morellato, L.P.C. 2010. Variation on fruit production of *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) trees on the edge and interior of a semideciduous forest – a case study. *Naturalia* 33: 57-68.
- Almeida, E.M. & Alves, M.A. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14: 335-346.
- Baldissera, R. & Ganade, G. 2005. Predação de sementes ao longo de uma borda de Floresta Ombrófila Mista e pastagem. *Acta Botanica Brasilica* 19(1): 161-165.
- Barrett, S.C.H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. *In: Plant reproductive ecology: patterns and strategies* (L. Lovett Doust, ed.). University Press, New York. pp. 98-124.
- Barrett S.C.H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. *In: Evolution and function of heterostyly* (S.C.H. Barrett, ed.). Springer, Berlin, pp. 1-29.
- Barrett, S.C.H., Cole, W.W. & Harder, L.D. 1998. Experimental studies on the effects of floral design and display on plant mating. *In: Reproductive biology* (S.J. Owens & P.J. Rudall, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew, pp. 1-13.
- Barrett, S.C.H. & Richards, J.H. 1990. Heterostyly in tropical plants. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 35-61.
- Barrett, S.C.H., Wilken, D.H. & Cole, W.W. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: the case of *Salvia brandegeei*. *Plant Systematics and Evolution* 223: 211-219.
- Bawa, K.S. & Beach, J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *American Journal of Botany* 70: 1281-1288.
- Bawa, K.S., Perry, D.R. & Beach, J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 70: 331-345.
- Bertani, D.F. 2006. Ecologia de populações de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Bertani, D.F., Rodrigues, R.R., Batista, J.L.F. & John, G. 2001. Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta ribeirinha. *Revista Brasileira de Botânica* 24(1): 11-23.
- Bir Bahadur 1968. Heterostyly in Rubiaceae: a review. *Journal of Osmania University (Science)*, Golden Jubilee Special Volume, pp. 1281-1288.
- Bishop, J.A. & Armbruster, W.S. 1999. Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. *Functional Ecology* 13: 711-724.

- Brys, R. & Jacquemyn, H. 2010. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Biology* 12: 597-603.
- 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.
- Cadenasso, M.L. & Pickett, S.T.A. 2000. Linking forest edge structure to edge function: Mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31-44.
- Campos, M.C.R. 2008. Relação da composição e estrutura do componente arbóreo com variáveis microtopográficas e edáficas da Floresta Ombrófila Densa do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 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, PE.
- Castro, C.C. & Araújo, A.C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematic Evolution* 244: 131-139.
- Castro, C.C. & Oliveira, P.E. 2002. Pollination biology of distylous Rubiaceae in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology* 4: 640-646.
- Castro, C.C., Oliveira, P.E.A.M. & Alves, M.C. 2004. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology* 6: 1-6.
- 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.
- Cervi, A.C., Hatschbach, G.G. & Von Linsingen, L. 2007. Composição florística de um trecho de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Floresta Atlântica) na Reserva Ecológica de Sapitanduva (Morretes, Paraná, Brasil). *Fontqueria* 55(52): 423-438.
- Coelho, C.P. & Barbosa, A.A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta Botanica Brasílica* 18: 481-489.
- Consolaro, H.N. 2008. A distília em espécies de Rubiaceae do Bioma Cerrado. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Consolaro, H., Toledo, R.D.P., Ferreguti, R.L., Hay, J. & Oliveira, P.E. 2009. Distília e homostília em espécies de *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) do Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 32(4):677-689.
- Contreras, P.S. & Ornelas, J.F. 1999. Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in México. *Plant Systematics and Evolution* 219: 225-241.
- Corbet, S.A. 1990. Pollination and the weather. *Israel Journal of Botany* 39: 13-30.
- Cresswell, J.E. 1997. Spatial heterogeneity, foraging behaviour and pollinator-mediated gene flow: bumblebee movements in variously aggregated rows of oil-seed rape. *Oikos* 78: 546-556.

- 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.
- Curcio, G.R., Sousa, L.P., Bonnet, A. & Barddal, M.L. 2007. Recomendação de espécies arbóreas nativas, por tipo de solo, para recuperação ambiental das margens da Represa do Rio Iraí, Pinhais, PR. *Floresta* 37(1): 113-122.
- Dean, W.B. 1995. *With broadax and firebrand: the destruction of the Brazilian Atlantic Forest*. University of California Press, Berkeley, California. 482 p.
- de Jong, T.J., Waser, N.M. & Klinkhamer, P.G.L. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 321-325.
- 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.
- Endels, P., Jacquemyn, H., Brys, R. & Hermy, M. 2002. Changes in pin-thrum ratios in populations of the heterostyled *Primula vulgaris* Huds: Does imbalance affect populations persistence? *Flora* 197:326-331.
- Fadini, R.F. & Marco-Júnior, P. 2004. Interações entre aves frugívoras e plantas em um fragmento de mata atlântica de Minas Gerais. *Ararajuba* 12(2): 97-103.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S. & Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.
- Faivre, A.M. & McDade, L.A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany* 88: 841-853.
- Ferraz, A.C.P., Gadelha, B.Q., Queiroz, M.M.C., Moya-Borja, G.E. & Aguiar-Coelho, V.M. 2010. Effects of forest fragmentation on dipterofauna (Calliphoridae) at the Reserva Biológica do Tinguá, Nova Iguaçu, RJ. *Brazilian Journal of Biology* 70(1): 55-63.
- Fonseca, L.C.N., Almeida, E.M. & Alves, M.A.S. 2008. Fenologia, morfologia floral e visitantes de *Psychotria brachypoda* (Müll. Arg.) Britton (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica, Sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(1): 63-69.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA) version 2.0 – user manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Freitas, H.S. 2010. Caracterização florística e estrutural do componente arbóreo de três fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual da região leste do vale do Paraíba – SP. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

- 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.
- Galen, C. & Stanton, M.L. 1989. Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 76: 419-426.
- Ganders, F.R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607-635.
- Garcia-Robledo, C. & Mora, F. 2007. Pollination biology and the impact of floral display, pollen donors, and distyly on seed production in *Arcytophyllum lamarum* (Rubiaceae). *Plant Biology* 9: 453-461.
- Gehlhausen, S.M., Schwartz, M.W. & Augspurger, C.K. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147: 21-35.
- Gentry, A.H. & Emmons, L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19: 216-227.
- Gomes, J.S., Silva, A.C.B.L., Rodal, M.J.R. & Silva, H.C.H. 2009. Estrutura do sub-bosque lenhoso em ambientes de borda e interior de dois fragmentos de floresta atlântica em Igarassu, Pernambuco, Brasil. *Rodriguésia* 60(2): 295-310.
- Gomes, M. 1996. Rubiaceae. *In*: Reserva ecológica de Macaé de Cima, Nova Friburgo – RJ: Aspectos Florísticos das espécies vasculares (M.P.M. Lima & R.R. Guedes-Bruni, org.). Rio de Janeiro: Jardim Botânico, 1996. v. 2, pp. 345-426.
- Grindeland, J.M., Sletvold, N. & Ims, R.A. 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology* 19: 383-390.
- Guilherme, F.A.G., Morellato, L.P.C. & Assis, M.A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland atlantic rain forest, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4): 725-737.
- Hamilton, C.W. 1990. Variations on a distylous theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 65-75.
- Harris, L.D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2: 330-332.
- 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.
- Hartshorn, G.S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. *In*: Four neotropical rainforests (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven and London, pp. 585-599.
- Herrera, C.M. 1995a. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516-1524.
- Herrera, C.M. 1995b. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology* 76: 218-228.
- Herrera, C.M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos* 78: 601-611.

- Inês, M.C.C. 2006. Fenologia e sucesso reprodutivo de *Psyyhotria suterella* (Rubiaceae): efeitos da disponibilidade de recursos e densidade floral. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Ivanauskas, N.M., Rodrigues, R.R. & Nave, A.G. 1997. Aspectos ecológicos de uma mata de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 139-153.
- Ivanauskas, N.M. & Rodrigues, R.R. 2000. Florística e fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(2): 291-304.
- Janzen, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 48-53.
- James, S.E., Pärtel, M., Wilson, S.D. & Peltzer, D.A. 2003. Temporal heterogeneity of soil moisture in grassland and forest. *Journal of Ecology* 91(2): 234-239.
- Jennersten, J. 1988. Pollination in *Dianthus delfoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2(4): 359-366.
- Johnson, N.C. & Wedin, D.A. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* 7: 171-182.
- Kato, E. & Hiura, Y. 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (Stiracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86(4): 495-501.
- Kéry, M., Matthies, D. & Spillmann, H.H. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88: 17-30.
- Klinkhamer, P.G.L. & de Jong, T.J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare*. *Oikos* 57: 399-405.
- Köppen, W. 1948. Climatología – con un estudio de los climas de la Tierra. México: Fondo de Cultura Económica, 478 p.
- Koptur, S., Haber, W.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 323-346.
- Kovach, W.L. 2004. Oriana for Windows – version 2.02. Kovach Computer Services, Wales, U.K.
- 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.
- Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. *Biotropica* 29: 29-37.
- Lázaro, A. & Totland, O. 2010. Population dependence in the interactions with neighbors for pollination: A field experiment with *Taraxacum officinale*. *American Journal of Botany* 97: 760-769.
- Liebsch, D., Goldenberg, R. & Marques, M.C.M. 2007. Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronosequência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21(4): 983-992.
- Liow, H.L., Sodhi, N.S., Elmqvist, T. 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology* 38: 180-192.

- Locatelli, E., Machado, I.C.S. & Medeiros, P. 2004. Riqueza de abelhas e a flora apícola em um fragmento da mata serrana (Brejo de Altitude) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. *In: Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba História Natural, Ecologia e Conservação* (K.C. Pôrto, J.J.P. Cabral & M. Tabarelli, orgs.). Brasília/DF: Ministério do Meio Ambiente, pp. 153-177.
- Lopes, L.E. & Buzato, S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. *Revista Brasileira de Botânica* 28(4): 785-795.
- 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.
- Machado, E.L.M., Oliveira-Filho, A.T., Van Den Berg, E., Carvalho, W.A.C., Souza, J.S., Marques, J.J.G.S.M. & Calegário, N. 2008. Efeitos do substrato, bordas e proximidade espacial na estrutura da comunidade arbórea de um fragmento florestal em Lavras, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 31(2):287-302.
- Machado, I.C. & Loiola, M.I. 2000. Fly pollination and pollinator sharing in two synchronopatric species: *Cordia multispicata* (Boraginaceae) and *Borreria alata* (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 23 (3): 305-311.
- Makino, T.T., Ohashi, K. & Sakai, S. 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology* 21: 87-95.
- Mal, T.K. & Lovett-Doust, J. 1997. Morph frequencies and floral variation in a heterostylous colonizing weed, *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Botany* 75: 1034-1045.
- Mantovani, M., Ruschel, A.R., Puchalski, A., Silva, J.Z, Reis, M.S. & Nodari, R.O. 2005. Diversidade de espécies e estrutura sucessional de uma formação secundária da floresta ombrófila densa. *Scientia Forestalis* 67: 14-26.
- Marçom, S.L. 2009. Composição florística e estrutura do componente arbustivo arbóreo do Parque Natural Municipal da Cratera de Colônia, São Paulo, SP. 2009. Dissertação de Mestrado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.
- Marinoni, L., Miranda, G.F.G. & Thompson, F.C. 2004. Abundância e riqueza de espécies de Syrphidae (Diptera) em áreas de borda e interior de floresta no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(4): 553-559.
- 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.
- Matsumura, C. & Washitani, I. 2000. Effects of population size and pollinator limitation on seed-set of *Primula sieboldii* populations in a fragmented landscape. *Ecological Research* 15: 307-322.

- Melo, C., Bento, E.C. & Oliveira, P.E. 2003. Frugivory and dispersal of *Faramea cyanea* (Rubiaceae) in Cerrado woody plant formations. *Brazilian Journal of Biology* 63: 75-82.
- Mesquita, R.C.G., Delamonica, P. & Laurance, W.F. 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- Miller, C.J. 2006. Vegetation on the edge: a gradient analysis of the riparian zone, Poerua River, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 30(3): 357-370.
- Miller, P.M. & Kauffman, J.B. 1998. Seedling and sprout response to slash and burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30: 538-546.
- Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. 2000. Introduction – the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32 (4B): 786-792.
- 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.
- Mustajärvi, K., Siikamäki, P., Rytkönen, S. & Lammi, A. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89: 80-87.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests – implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 58-62.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology* 77: 550-560.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G. Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Newmark, W.D. 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns. *Biotropica* 33:2-11
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 142-159.
- Ogata, H. & Gomes, E.P. 2006. Estrutura e composição da vegetação no Parque CEMUCAM, Cotia, SP. *Hoehnea* 33(3): 371-384.
- Ohashi K. & Yahara T. 2002. Visit larger displays but probe proportionally few flowers: counterintuitive behaviour of nectarcollecting bumblebees achieves an ideal free distribution. *Functional Ecology* 16: 492-503.
- Oliveira, R.J, Mantovani, W. & Melo, M.M.R.F. 2001. Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da floresta atlântica de encosta, Peruíbe, SP. *Acta Botanica Brasilica* 15(3): 391-412.
- Oliveira-Filho, A.T., Carvalho, W.A.C., Machado, E.L.M., Higuchi, P., Appolinário, V., Castro, G.C., Silva, A.C., Santos, R.M., Borges, L.F., Corrêa, B.S. & Alves, J.M. 2007. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). *Revista Brasileira de Botânica* 30(1): 149-161.

- 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: 167-188
- Ornelas, J.F., Jiménez, L., González, C. & Hernández, A. 2004. Reproductive ecology of distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane cloud forest. I. Hummingbirds' effectiveness as pollen vectors. *American Journal of Botany* 91: 1052-1060.
- Pailler, T. & Thompson, J.D. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island. *American Journal of Botany* 84: 315-317.
- Passos, L. & Sazima, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Manettia luteo-rubra* (Rubiaceae). *Botanica Acta* 108: 309-313.
- Pereira, A.R., Angelocci, L.R. & Sentelhas, P.C. 2001. Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas. Ed. Agropecuária, 478 p.
- Pereira, O.J. & Araujo, D.S.D. 2000. Análise florística das restingas dos Estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. In: *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. Macaé, NUPEM/UFRJ (F.A. Esteves & L.D. Lacerda, eds.), pp. 25-63.
- Pereira, Z.V., Vieira, M.F. & Carvalho-Okano, R.M. 2006. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 471-480.
- Pivello, V.R., Petenon, D., Jesus, F.M., Meirelles, S.T., *et al.* 2006. Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade de borda. *Acta Botanica Brasilica* 20(4): 845-859.
- Poulin, B., Wright, S.J., Lefebvre, G. & Calderón, O. 1999. Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 15: 213-227.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. The natural history of pollination. London: Harper Collins Publishers, 479 p.
- 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.
- 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. 2006a. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic Forest fragment. *Biotropica* 38(3): 383-389.
- Ramos, F.N. & Santos, F.A.M. 2006b. Microclimate of Atlantic forest fragments: regional and local scale heterogeneity. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(6): 935-944.

- 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.
- Richards, J.H. & Koptur, S. 1993. Floral variation and distyly in *Guettarda scabra* L. (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 80: 31-40.
- Rocha, O.J. & Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica – a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany* 88 (9): 1607-1614.
- Rossi, A.A.B., Oliveira, L.O. & Vieira, M.F. 2005. Distyly and variation in floral traits in natural populations of *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28(2): 285-294.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H.F. & César, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22 (1): 31-42.
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L.P.C. 2003a. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26 (3): 299-309.
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L.P.C. 2003b. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae – ecology and phylogenetic constraints. *Revista de Biologia Tropical* 51 (3-4): 691-698.
- Santos, O.A., Webber, A.C. & Costa, F.R.C. 2008. Biologia reprodutiva de *Psychotria spectabilis* Steyrm. E *Palicourea* cf. *virens* (Poepp & Endl.) Standl. (Rubiaceae) em uma floresta tropical úmida na região de Manaus, AM, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22 (1): 275-285.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation – a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Schessl, M., Silva, W.L. & Gottsberger, G. 2008. Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rainforest in Pernambuco, Brazil. *Flora* 203: 215-228.
- Sih, A. & Baltus, M.S. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollination limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
- 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.
- Sobrevila, C., Ramirez, N. & Enrech, N.X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* e *Palicourea petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a Tropical Cloud Forest in Venezuela. *Biotropica* 15(3): 161-169.
- Souza V.C. & Lorenzi H. 2005. Botânica Sistemática – Guia ilustrado para identificação das famílias de angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Stehlik, I., Caspersen, J.P. & Barrett, S.C.H. 2006. Spatial ecology of mating success in a sexually polymorphic plant. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 237: 387-394.

- Stone, J. 1995. Pollen donation patterns in a tropical dystilous shrub (*Psychotria surrensis*; Rubiaceae). American Journal of Botany 82: 1390-1398.
- Taylor, C.M. 1996. Overview of the Psychotrieae (Rubiaceae) in the Neotropics. Opera Botanica Belgica 7: 261-270.
- Teixeira, L.A.G. & Machado, I.C. 2004a. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). Acta Botanica Brasilica 18 (4): 853-862.
- Teixeira, L.A.G. & Machado, I.C. 2004b. *Sabicea cinerea* Aubl. (Rubiaceae): distília e polinização em um fragmento de Floresta Atlântica em Pernambuco, Nordeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 27: 193-204.
- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. Biological Conservation 117: 509-519.
- Totland, O. 2001. Environment-dependent pollen limitation and selection on floral traits in an alpine species. Ecology 82:2233-2244
- Washitani, I. 1999. Creeping “fruitless falls”. Reproductive failure in heterostylous plants in fragmented landscapes. In: The biology of biodiversity (M. Kato, ed.). Springer-Verlag, Tokyo, pp. 133-145.
- Washitani, I. Osawa, R., Namai, H. & Niwa, M. 1994. Patterns of female fertility in heterostylous *Primula sienoldii* under severe pollinator limitation. Journal of Ecology 85: 571-579.
- Wesselingh, R., Wittevelde, M., Morissette, J. & Nijs, H.C.M. 1999. Reproductive ecology of understory species in a tropical montane forest in Costa Rica. Biotropica 31: 637-645.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. Journal of Tropical Ecology 78: 356-373.
- Zacarias, R.R. 2008. O componente arbóreo de dois trechos de floresta ombrófila densa aluvial em solos hidromórficos, Guaraqueçaba, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 662 p.
- Zipparro, V.B., Guilherme, F.A.G., Almeida-Scabbia, R.J. & Morellato, L.P.C. 2005. Levantamento florístico de floresta atlântica no sul do Estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, Base Saibadela. Biota Neotropica 5(1): 127-144.
- Zocche, J.J. & Rebelo, M.A. 2007. Estrutura de uma comunidade florestal ciliar e a relação com variáveis ambientais. Revista Brasileira de Biociências 5(1): 798-800.



Figura 1 (parte D). A-C. Inflorescências de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) em desenvolvimento com botões. D-E. Inflorescências com botões e flores abertas dos morfos brevistilo e longistilo, respectivamente. F. Aspecto geral de um indivíduo em plena floração. G. Aspecto da borda natural com indivíduos de *R. jasminoides* assinalados com setas. H. Resto de inflorescência com cicatrizes florais. I. Inflorescência sendo predada por lagarta.

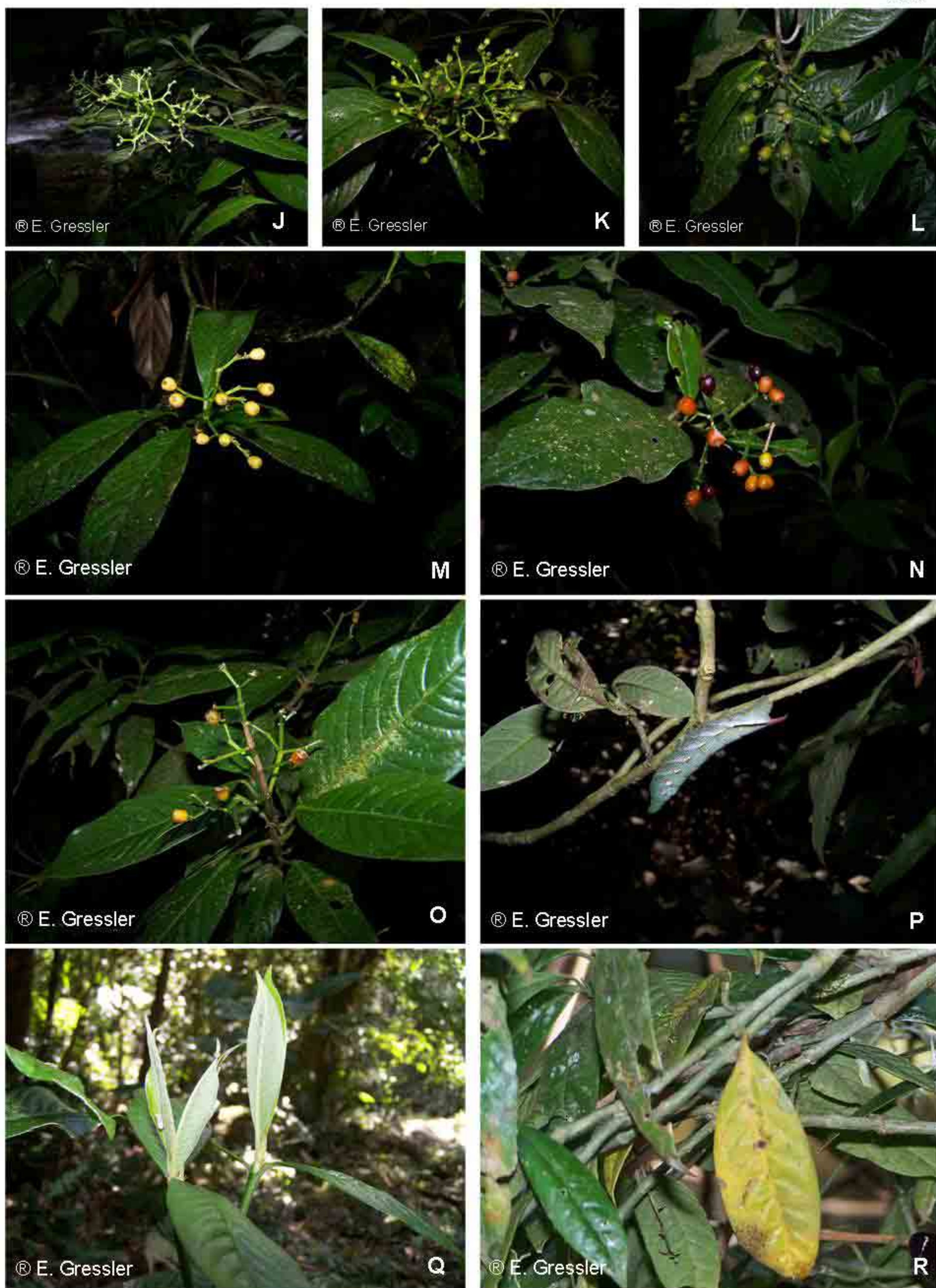


Figura 1 (parte II). J-L. Infrutescências com frutos imaturos em desenvolvimento de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae). M. Infrutescência com frutos amadurecendo. N. Infrutescência com frutos maduros (laranja ou vermelho escuro). O. Infrutescência com frutos predados. P. Lagarta predadora de infrutescências. Q. Brotamento (emissão folhas novas). R. Queda foliar, com folha senescente amarela.

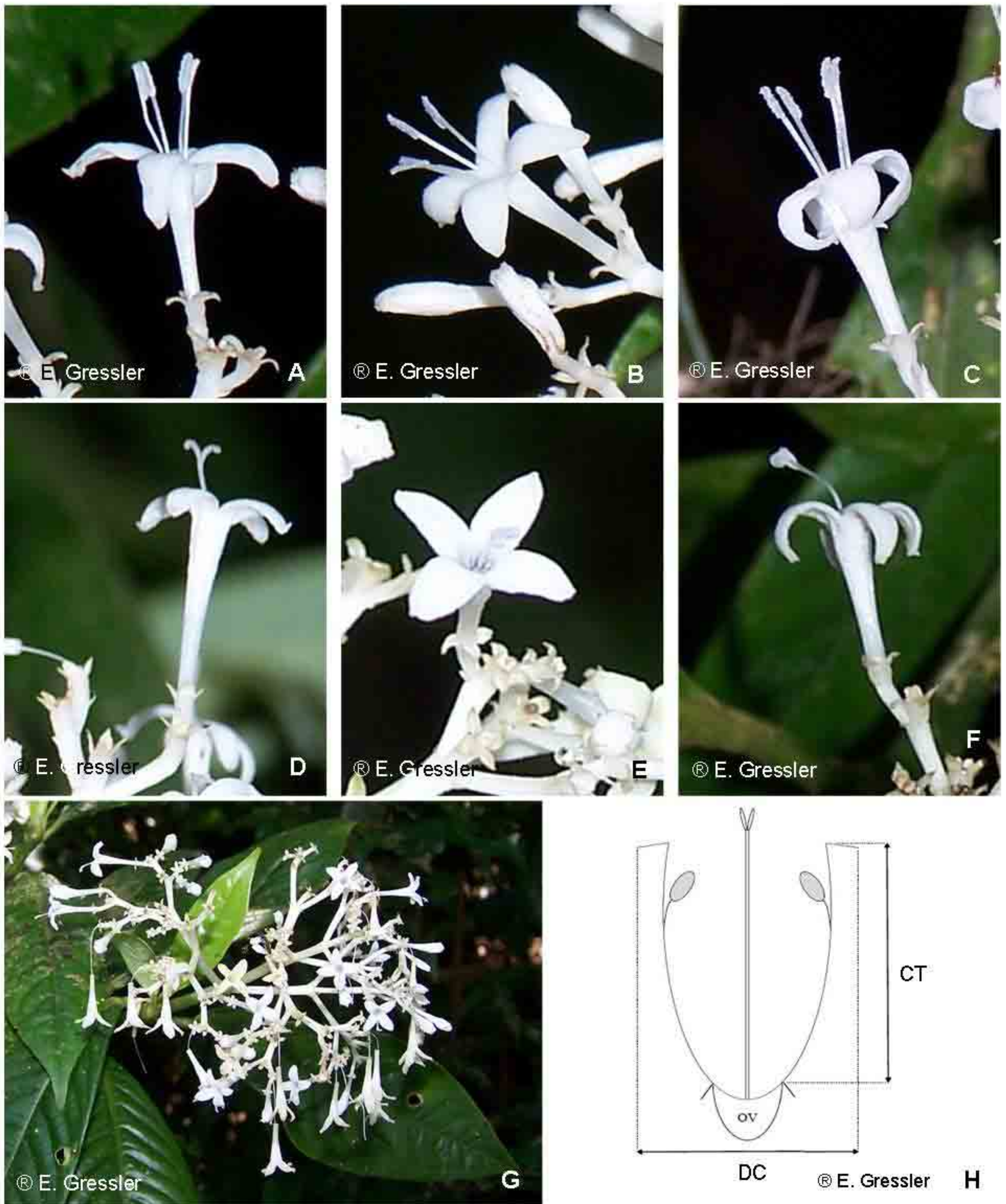


Figura 2. Flores de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae). A-B. Flor brevistila logo após a abertura. C. Flor brevistila em processo de senescência. D-E. Flor longistila logo após a abertura. F. Flor longistila em processo de senescência. G. Inflorescência com flores senescentes no final do dia. H. Mensurações morfométricas (mm) das flores brevistilas e longistilas: DC – diâmetro da corola com as pétalas esticadas, em duas posições perpendiculares entre si, CT – comprimento do tubo da corola); ovário ínfero (OV). Esquema da flor adaptado de Consolaro (2008).

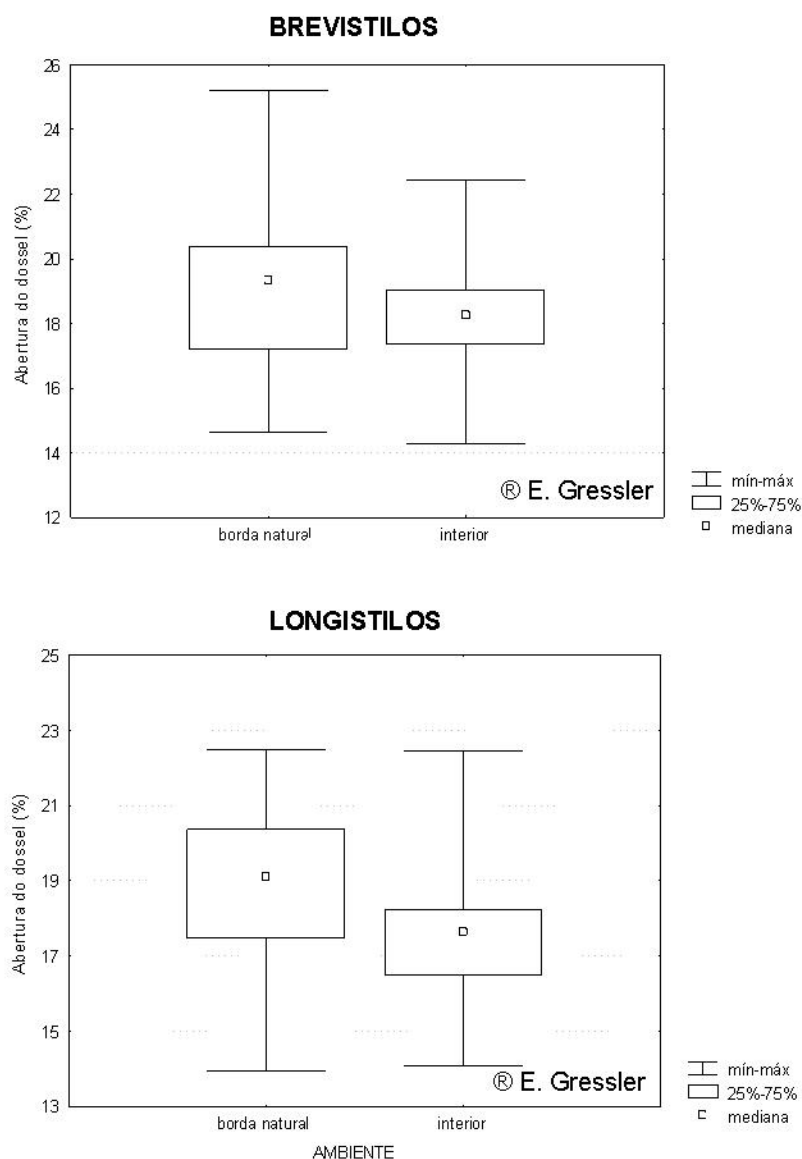


Figura 3. Boxplots da porcentagem média de abertura do dossel dos indivíduos brevistilos e longistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* nos dois ambientes estudados em Picinguaba. O teste de Mann-Whitney apontou que a borda natural apresenta valores de abertura do dossel significativamente maiores que o interior da floresta nos indivíduos longistilos ($Z = 2,63$; $p = 0,008$), mas não apontou diferença significativa entre ambientes nos indivíduos brevistilos ($Z = 1,64$; $0,10$).

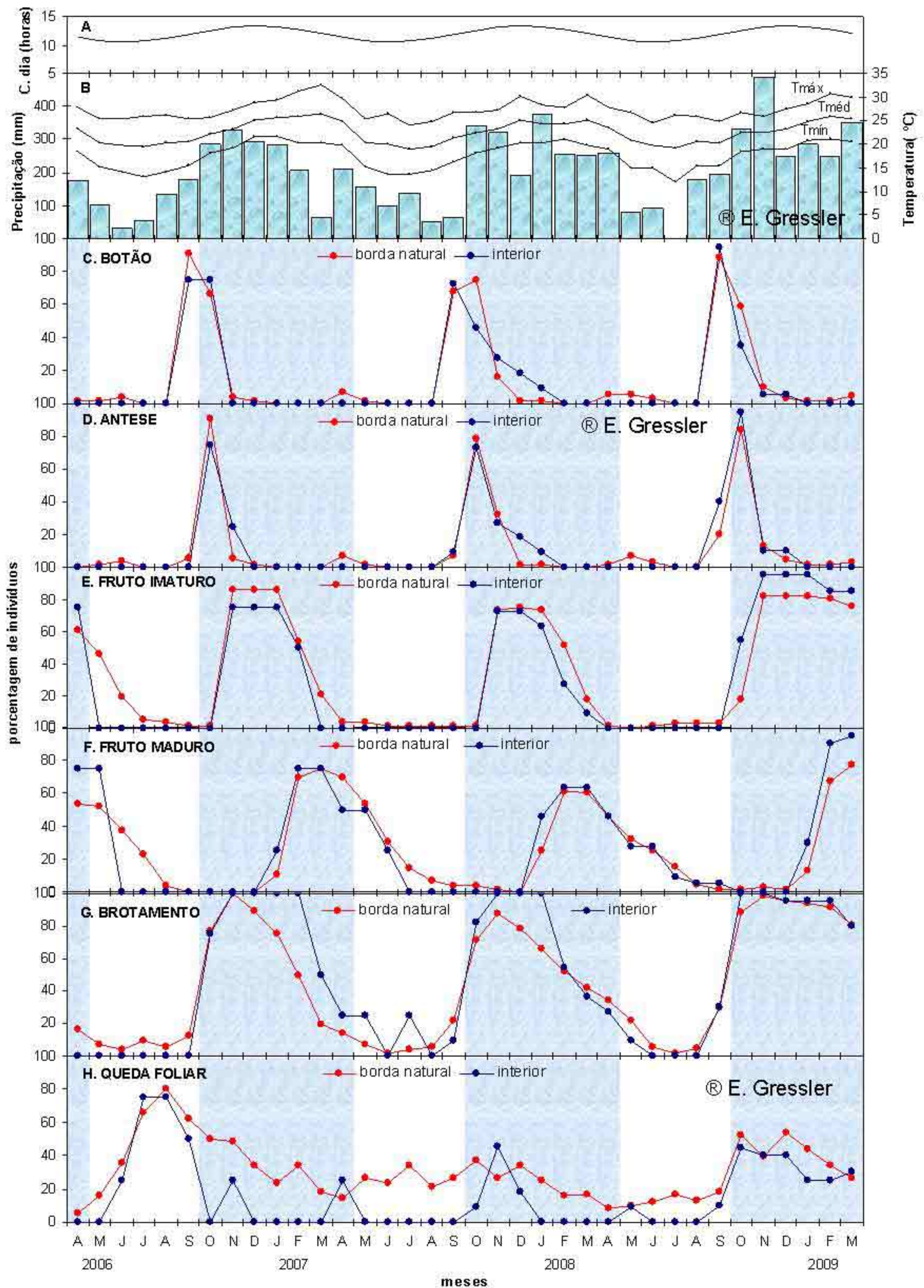


Figura 4. Variáveis climáticas e fenologia de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). A. Comprimento do dia na latitude 24°. Fonte: Pereira *et al.* (2001). B. Variações de temperatura e precipitação. Fonte: IAC/CIAGRO – Estação Experimental de Ubatuba, SP. C-H. Fenologia reprodutiva e vegetativa dos indivíduos brevistilos na borda natural (63 indivíduos) e no interior da floresta (20 indivíduos). O fundo azul representa a estação mais quente e chuvosa, de outubro a abril.

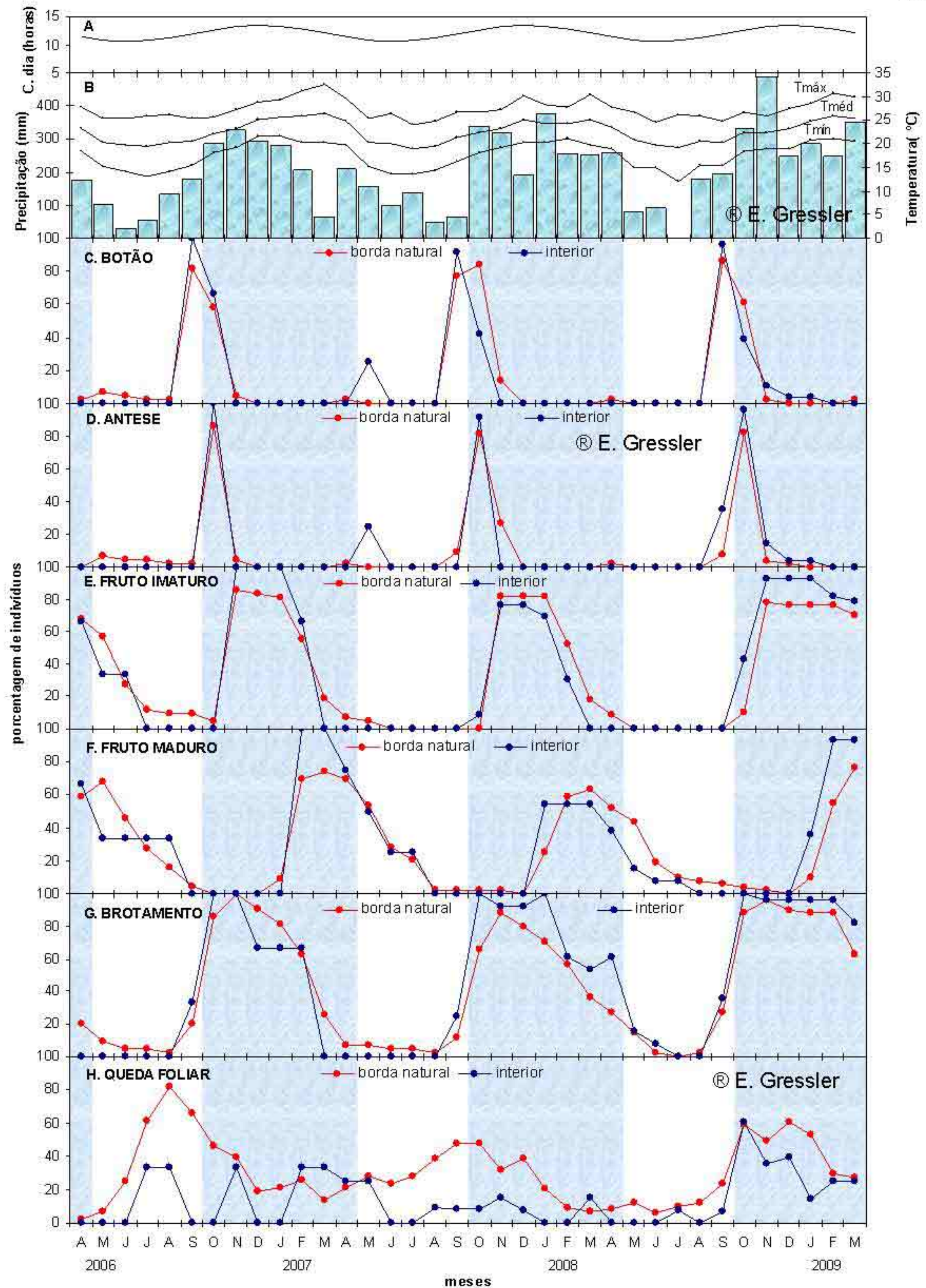


Figura 5. Variáveis climáticas e fenologia de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). A. Comprimento do dia na latitude 24°. Fonte: Pereira *et al.* (2001). B. Variações de temperatura e precipitação. Fonte: IAC/CIAGRO – Estação Experimental de Ubatuba, SP. C-H. Fenologia reprodutiva e vegetativa dos indivíduos **longistilos** na borda natural (51 indivíduos) e no interior da floresta (28 indivíduos). O fundo azul representa a estação mais quente e chuvosa, de outubro a abril.

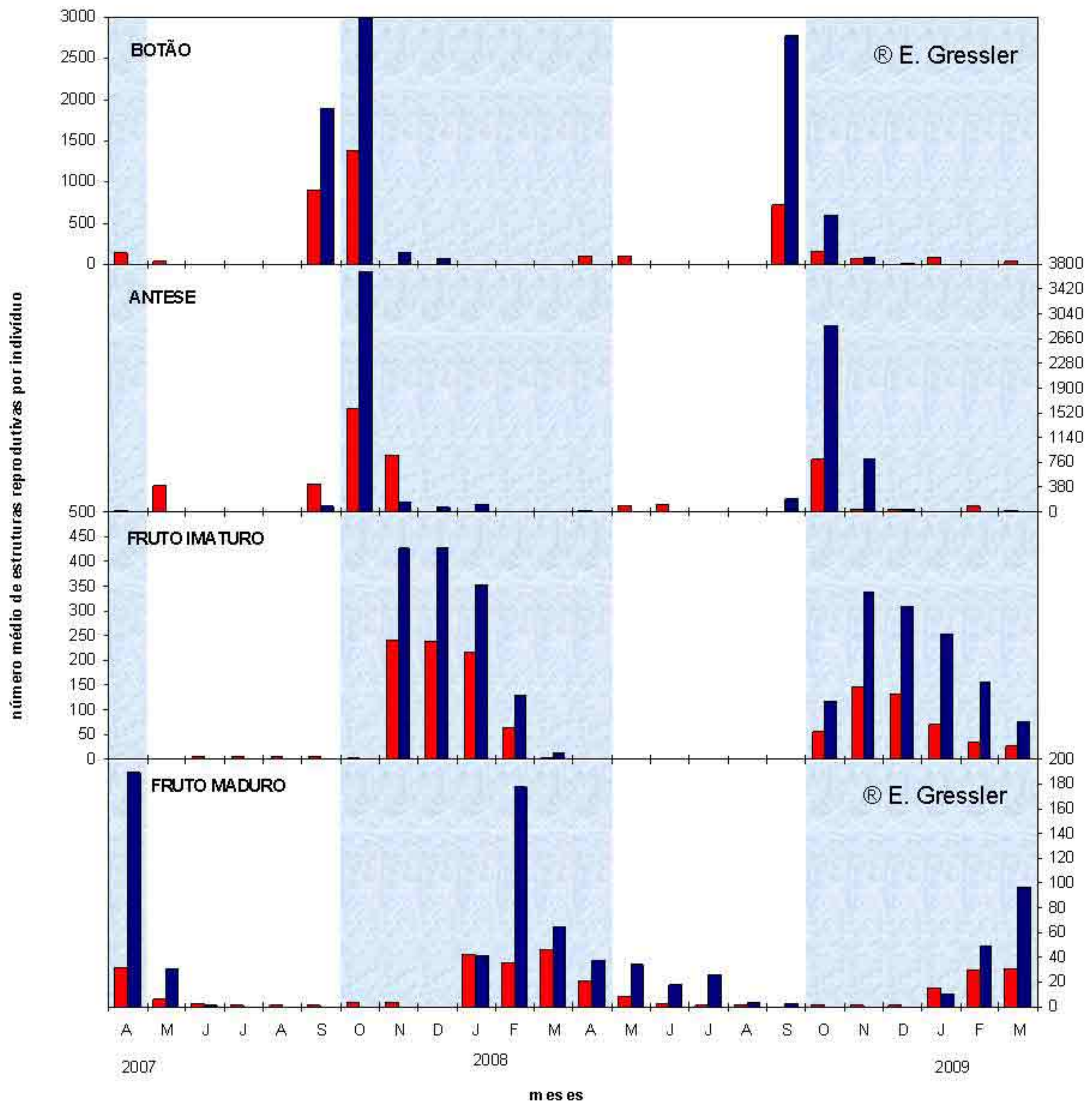


Figura 6. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo *brevistilo* de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) na borda natural (barra vermelha; 28 indivíduos) e interior da floresta (barra azul escura; 20 indivíduos) no período avaliado em Picinguaba (abril/2007 a outubro/2008). O fundo azul representa a estação mais quente e chuvosa, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

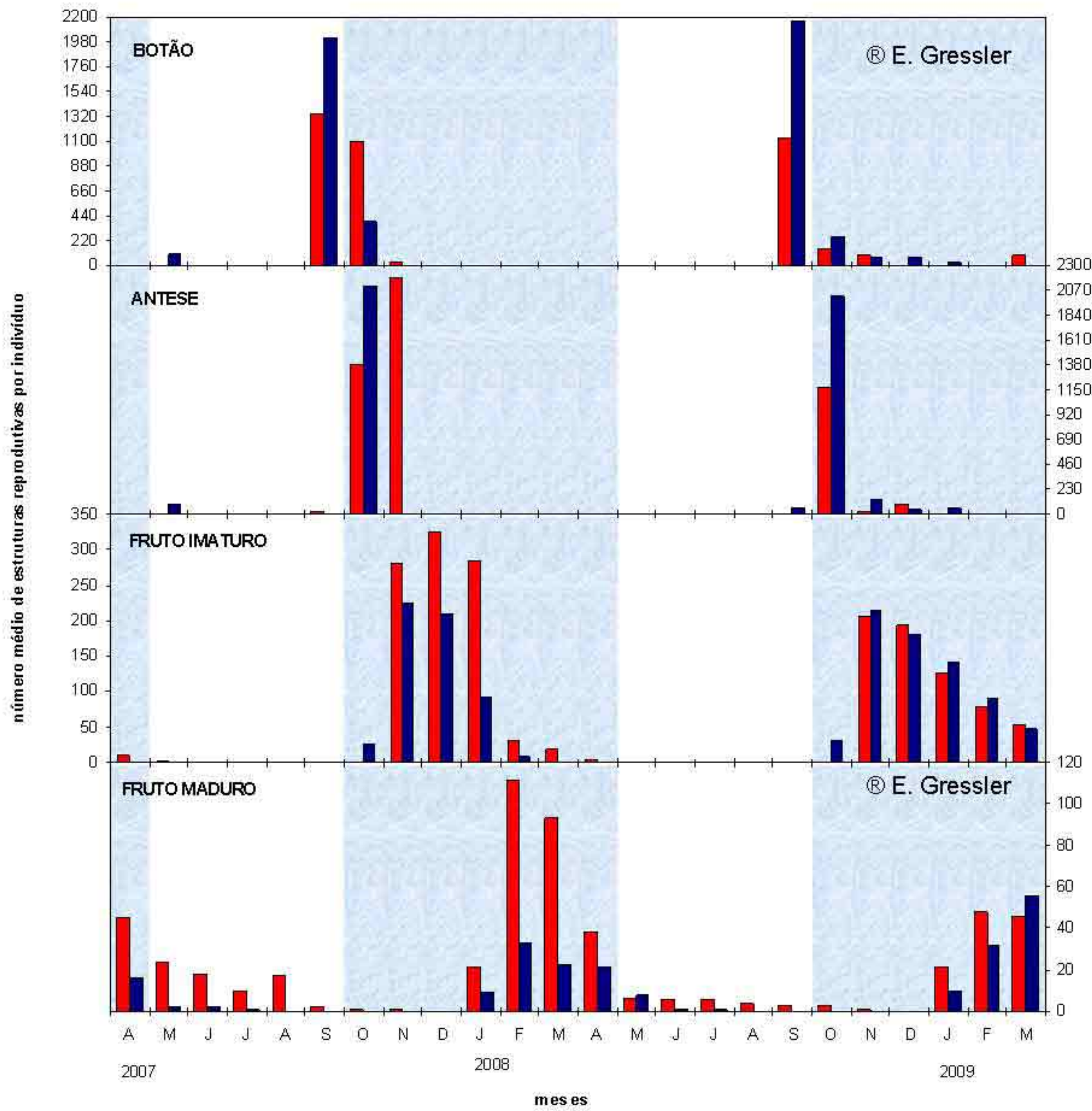


Figura 7. Número médio de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo longistilo de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) na borda natural (barra vermelha; 28 indivíduos) e interior da floresta (barra azul escura; 28 indivíduos) no período avaliado em Picinguaba (abril/2007 a outubro/2008). O fundo azul representa a estação mais quente e chuvosa, de outubro a abril. As escalas dos gráficos variam entre as fenofases.

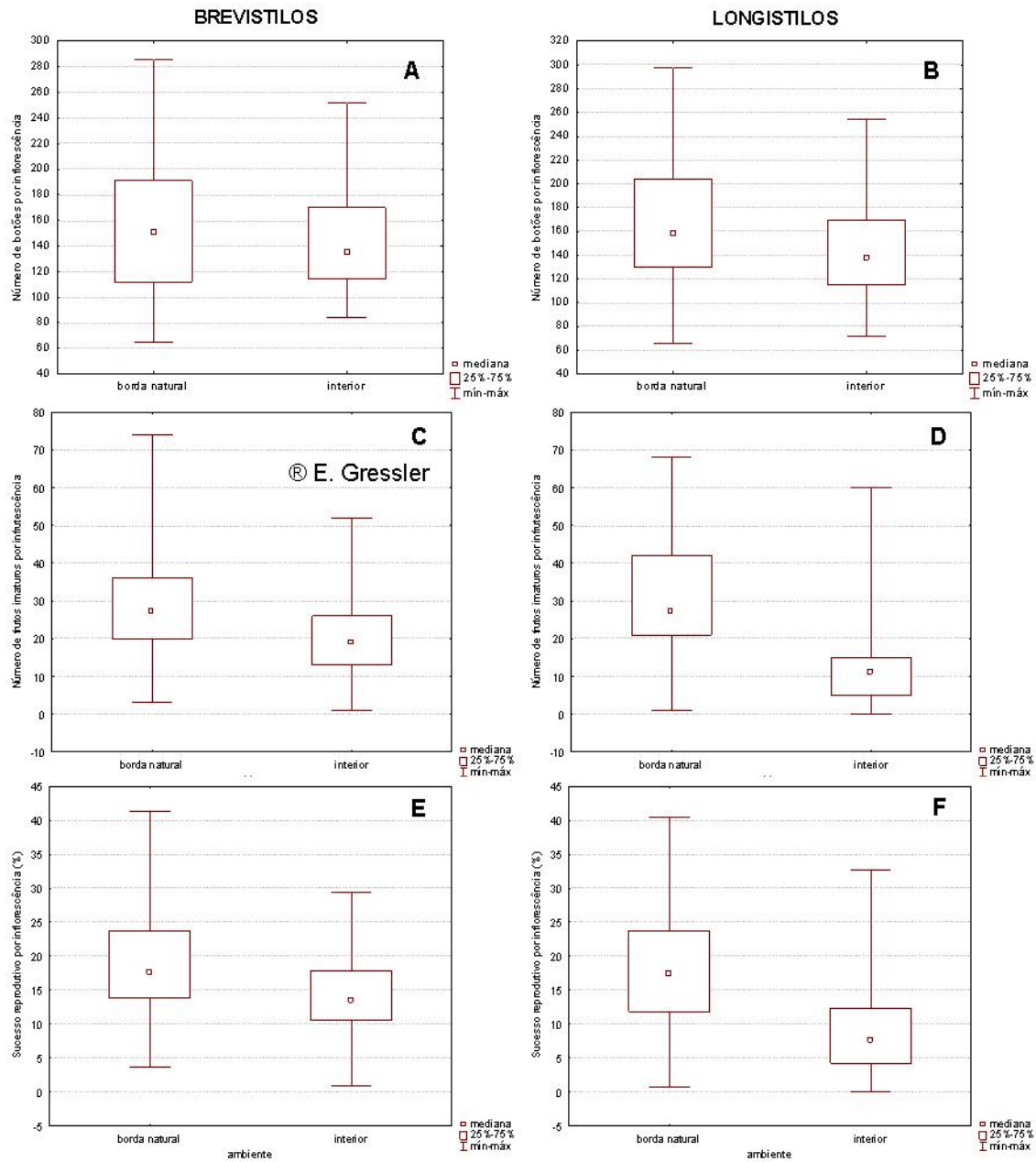


Figura 8. Boxplots das quantificações realizadas nas inflorescências marcadas dos indivíduos brevistilos e longistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* nos dois ambientes estudados em Picinguaba. A-B. Número de botões formados por inflorescência. C-D. Número de frutos imaturos formados por infrutescência. E-F. Porcentagem de sucesso reprodutivo (razão entre o número de frutos imaturos e o número de botões em cada inflorescência marcada). Com exceção da análise “A” (resultado não significativo), em todas as outras análises as variáveis foram significativamente maiores na borda natural (teste de Mann-Whitney, para valores dos testes veja Tabelas 2 e 3).

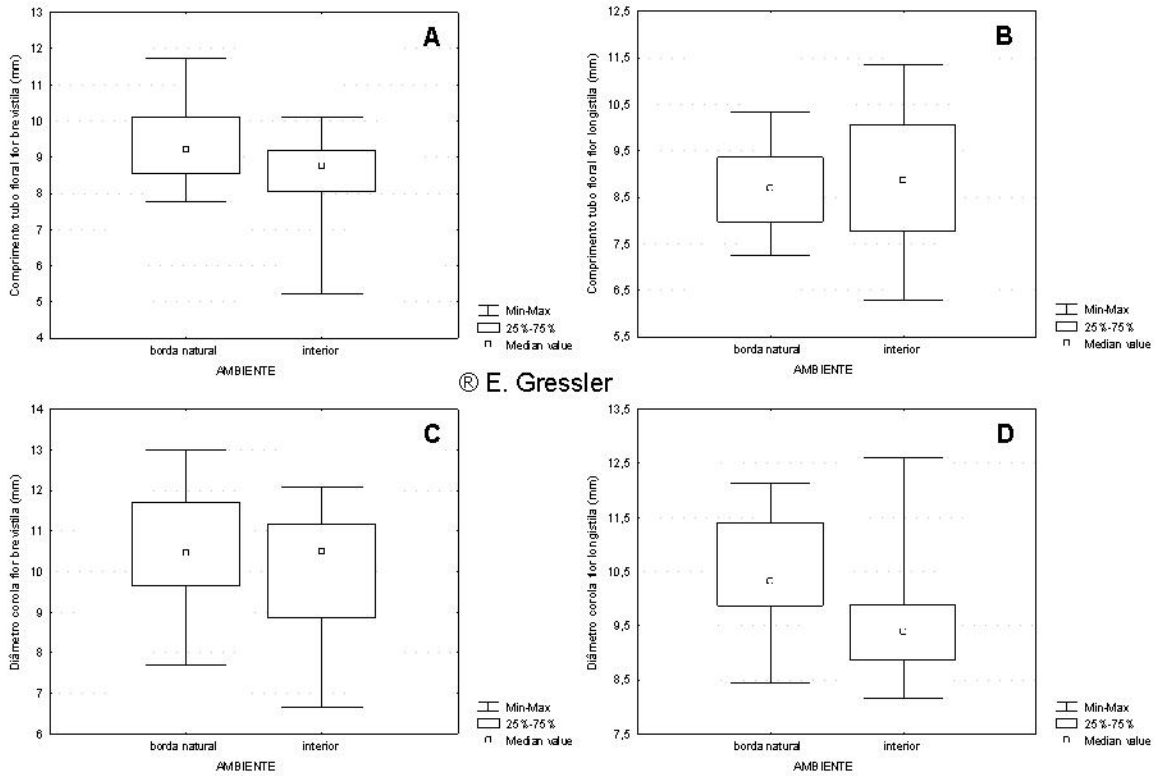


Figura 9. Boxplots das medições de tamanho realizadas nas flores brevistilas e longistilas de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* nos dois ambientes estudados em Picinguaba. Somente nas análises “A” e “D” as variáveis foram significativamente maiores na borda natural, e nas outras duas o resultado não foi significativo (teste de Mann-Whitney, para valores dos testes veja Tabelas 2 e 3).

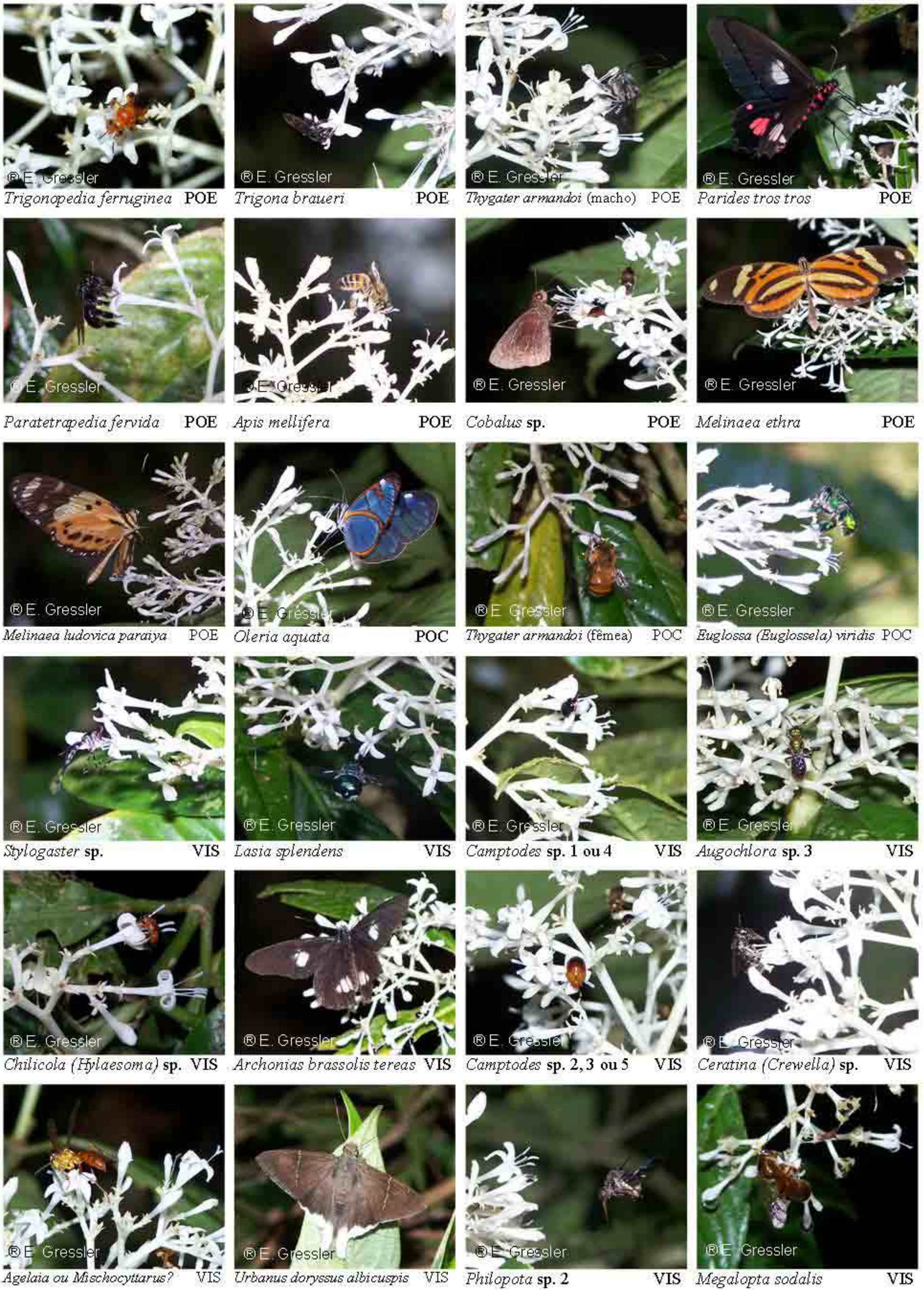


Figura 10. Imagens de algumas espécies que visitaram *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) ordenadas pela classificação (POE - polinizador efetivo, POC - polinizador ocasional, VIS - visitante) e ordem decrescente de número de visitantes registrados.

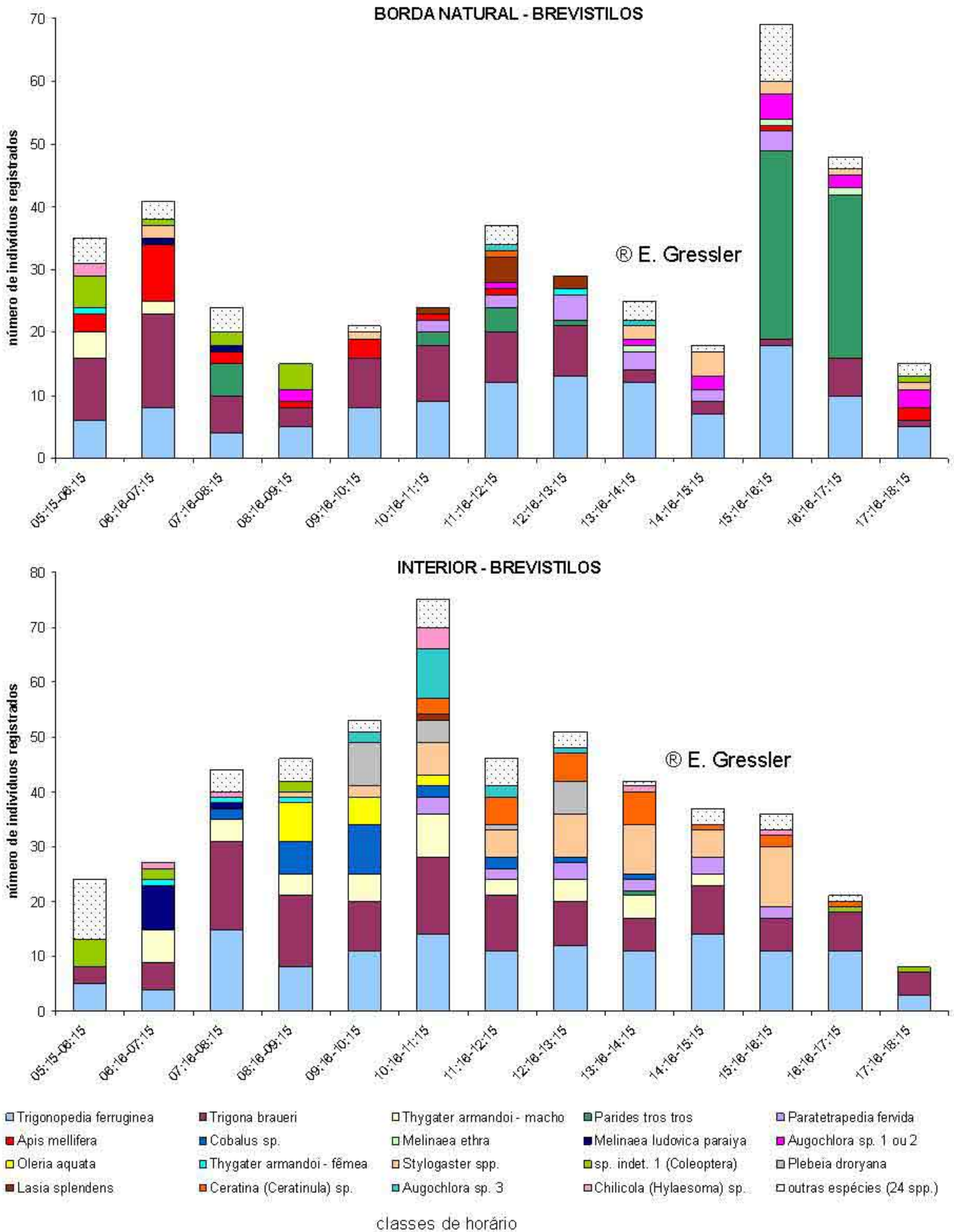


Figura 11. Hora e frequência dos visitantes florais registrados nos indivíduos brevistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) ao longo do dia (26h de observação em cada ambiente). As abelhas *Trigonopedia ferruginea*, *Trigona braueri*, *Thygater armandoi* (macho), *Paratetrapedia fervida* e *Apis mellifera*, e os lepidópteros *Parides tros tros*, *Cobalus* sp., *Melinaea ethra* e *Melinaea ludovica paraiya* foram considerados os polinizadores efetivos da espécie. As visitas foram separadas em treze períodos de acordo com a hora de chegada do visitante e respectivo tempo de permanência na planta. Quando o visitante permaneceu na planta por mais de um período, ele foi considerado em cada período que estava presente.

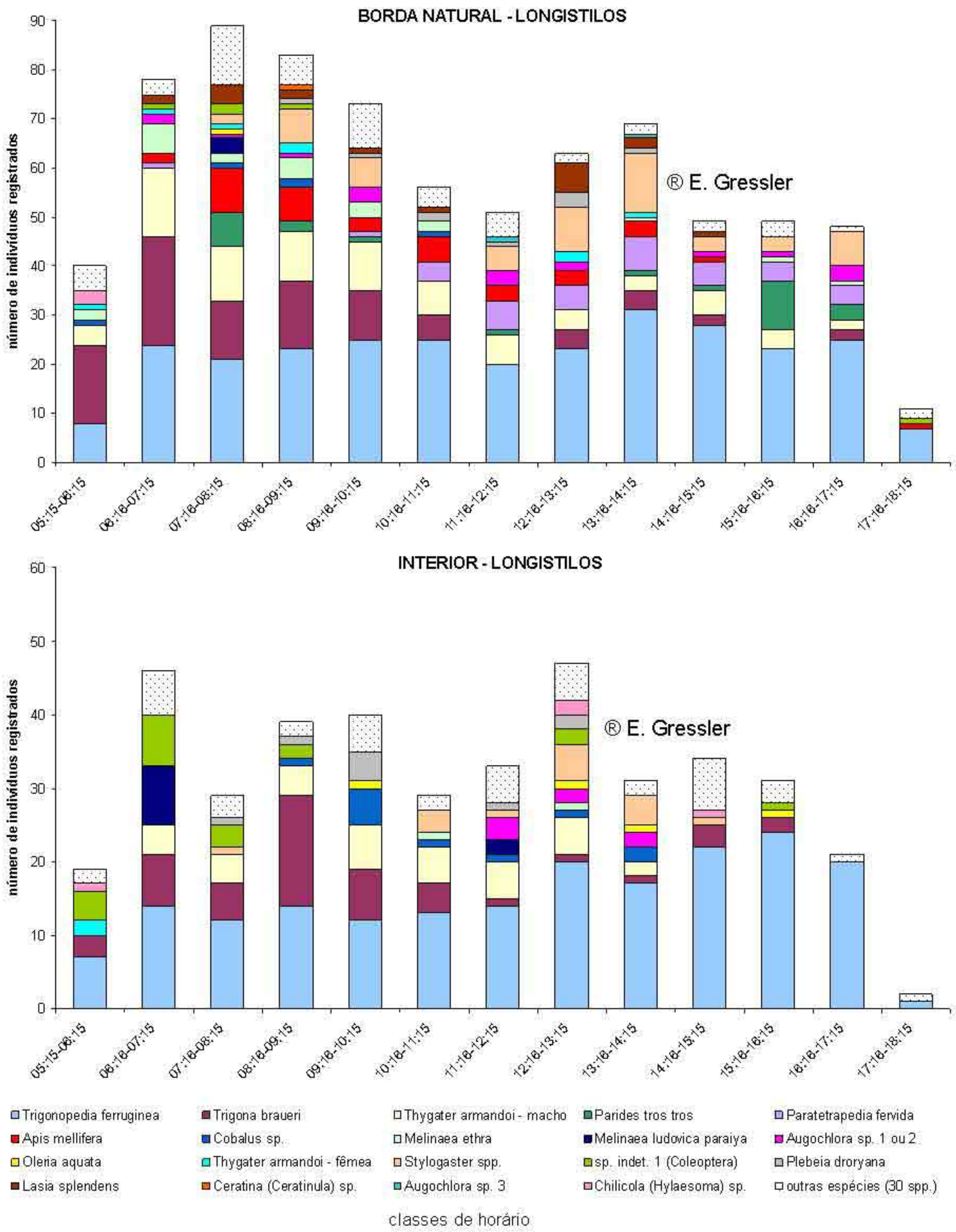
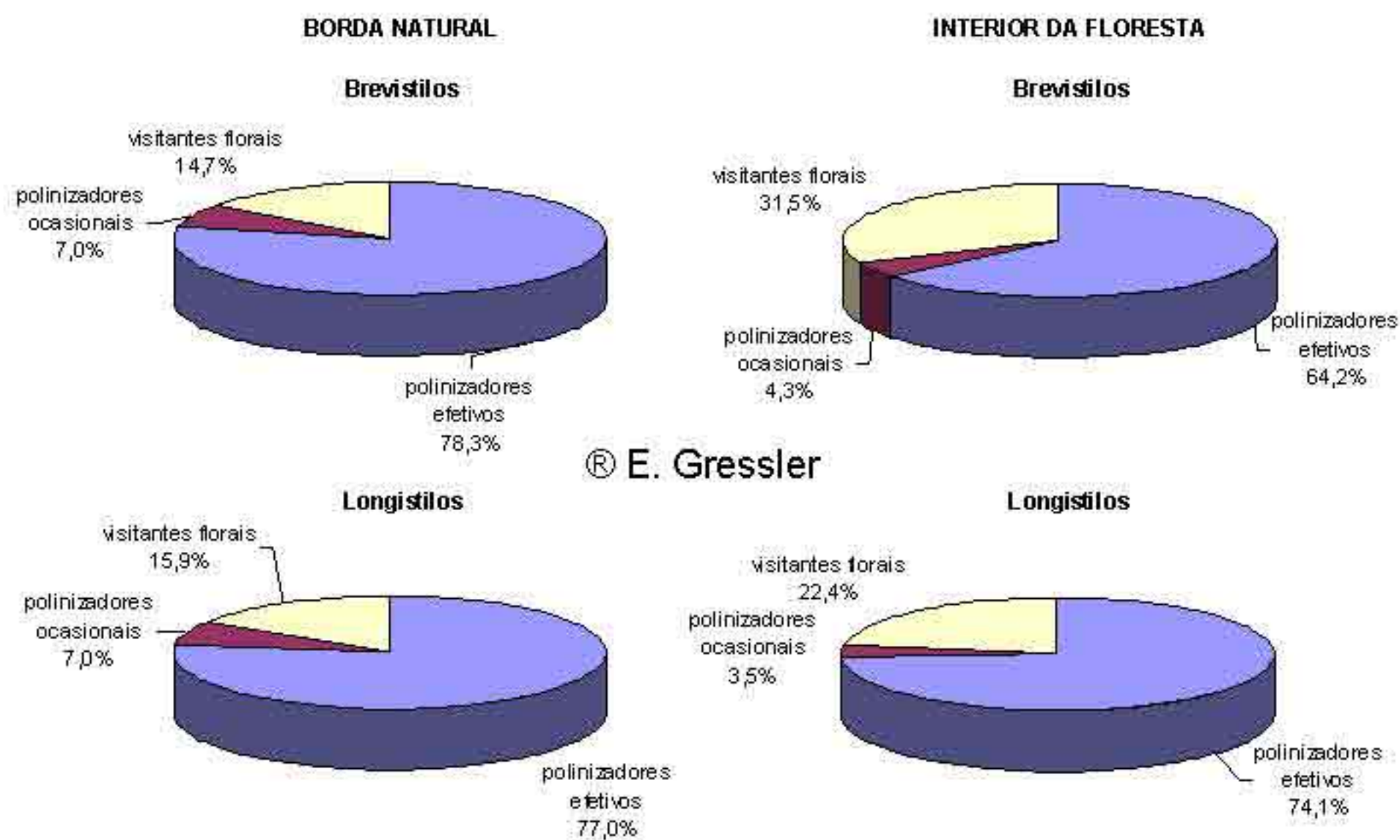


Figura 12. Hora e frequência dos visitantes florais registrados nos indivíduos longistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) ao longo do dia (39h de observação em cada ambiente). As abelhas *Trigonopedia ferruginea*, *Trigona braueri*, *Thygater armandoi* (macho), *Paratetrapedia fervida* e *Apis mellifera*, e os lepidópteros *Parides tros tros*, *Cobalus sp.*, *Melinaea ethra* e *Melinaea ludovica paraiya* foram considerados os polinizadores efetivos da espécie. As visitas foram separadas em treze períodos de acordo com a hora de chegada do visitante e respectivo tempo de permanência na planta. Quando o visitante permaneceu na planta por mais de um período, ele foi considerado em cada período que estava presente.

A



B

POLINIZADORES EFETIVOS

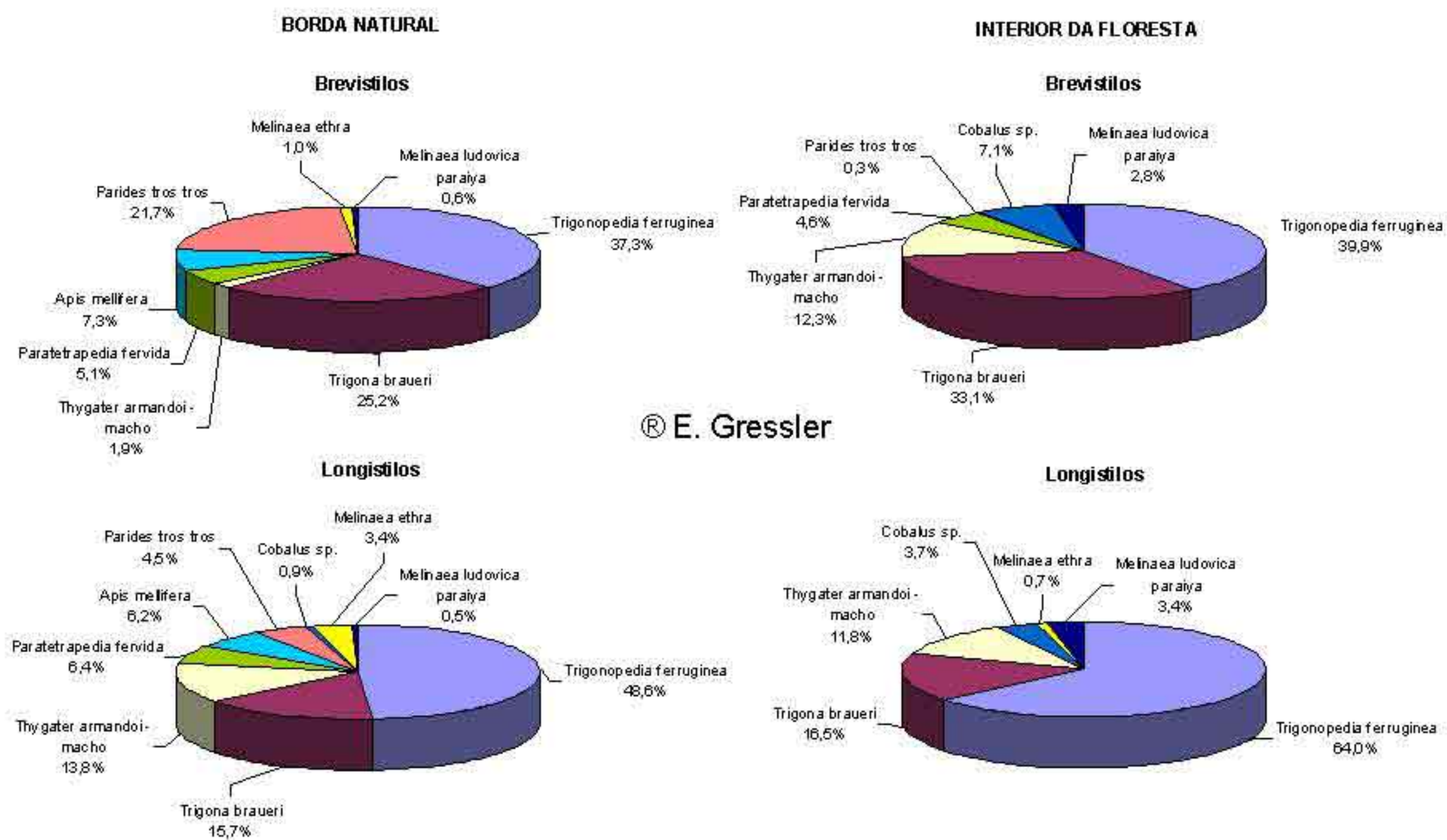


Figura 13. A. Proporção de indivíduos polinizadores efetivos, polinizadores ocasionais e visitantes nos morfos florais *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* na borda natural e interior da floresta. B. Proporção de visitantes registrados das cinco espécies de abelhas e quatro de lepidópteros considerados como polinizadores efetivos nos morfos florais e ambientes estudados.

Tabela 1. Número de indivíduos amostrados de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* em Picinguaba e dados coletados de referentes à ecologia reprodutiva e polinização em cada estação reprodutiva e ambiente.

	Borda natural		Interior da floresta	
	transecções	adicionais	transecções	adicionais
Indivíduos brevístilos	63	0	4	16
Indivíduos longístilos	50	1	4	22

	Borda natural			Interior da floresta		
	2007/ 2008	2008/ 2009	total	2007/ 2008	2008/ 2009	total
Número de:						
Inflorescências marcadas (morfo brevístilo)	26	47	73	21	45	66
Inflorescências marcadas (morfo longístilo)	26	49	75	25	47	72
Flores frescas medidas (morfo brevístilo)	30	10	40	30	10	40
Flores frescas medidas (morfo longístilo)	30	10	40	30	10	40
Horas de observação focal dos visitantes florais (morfo brevístilo)	13h	13h	26h	13h	13h	26h
Horas de observação focal dos visitantes florais (morfo longístilo)	26h	13h	39h	26h	13h	39h
Total horas de observação focal dos visitantes florais por estação	39h	26h	65h	39h	26h	65h

Tabela 2. Dados obtidos nos indivíduos brevistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* em cada ambiente, e respectivo resultado do teste comparativo entre os ambientes (teste de Mann-Whitney – nível de significância $p < 0,05$). Os resultados significativos estão assinalados com um asterisco no valor de “p”. **A.** Medidas individuais. **B.** Número de indivíduos coespecíficos próximos dos 76 indivíduos marcados. **C.** Duração das fenofases ao longo dos três anos de estudo. **D.** Dados da ecologia reprodutiva obtidos nas duas estações reprodutivas avaliadas conjuntamente (2008 e 2009). Legenda: N = N amostral da análise; mín-máx = número mínimo e máximo registrados; Med = mediana; percentis - intervalo em que estão 25% - 75% dos dados. Indeterminados: indivíduos com morfo floral indeterminado.

A.		Borda natural		Interior		Mann-Whitney		
Medidas tamanho dos indivíduos	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Perímetro basal (cm)	63	2,5 - 27,4	11,4 (9 - 13,5)	20	7,2 - 23,7	13,4 (8,45 - 14,65)	-1,04	0,30
Perímetro à altura do peito (cm)	53	5,6 - 55,0	18,5 (14,6 - 28,9)	20	5,8 - 46,3	13,8 (10 - 22,75)	1,87	0,06
Altura do tronco (m)	63	0,7 - 3,7	2,3 (1,5 - 2,7)	20	1,6 - 5,0	2,75 (1,95 - 3,45)	-2,54	0,01*
Altura da copa (m)	63	0,4 - 3,7	1,7 (1,3 - 2,4)	20	1,6 - 3,7	2,4 (1,90 - 3,45)	-3,84	< 0,01*
Comprimento/largura da copa (m)	62	0,55 - 2,95	1,44 (1,09 - 1,77)	20	0,79 - 3,50	1,85 (1,32 - 2,20)	-2,36	0,02*
Nº de extremidades reprodutivas	62	4 - 299	95 (58 - 188)	20	19 - 321	106 (60 - 139)	0,08	0,94
B.				Interior		Mann-Whitney		
Número de indivíduos coespecíficos	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Brevistilos - raio de 5m	62	0 - 9	3 (2 - 6)	28	0 - 1	0 (0 - 1)	5,23	< 0,01*
Longistilos - raio de 5m	62	0 - 16	3 (1 - 6)	28	0 - 7	0 (0 - 1)	4,00	< 0,01*
Indeterminados - raio de 5 m	62	4 - 68	14,5 (7 - 29)	28	0 - 22	3 (1,5 - 5,5)	5,23	< 0,01*
Brevistilos - raio de 10 m	62	0 - 17	7,5 (3 - 12)	28	0 - 3	1 (0 - 2)	5,44	< 0,01*
Longistilos - raio de 10 m	62	0 - 29	5 (3 - 9)	28	0 - 11	1,5 (0 - 3,5)	3,93	< 0,01*
Indeterminados - raio de 10 m	62	6 - 112	28,5 (18 - 43)	28	1 - 25	9,5 (4,5 - 15)	5,23	< 0,01*
C.				Interior		Mann-Whitney		
Duração das fenofases (meses)	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Botão	125	1 - 4	2 (1 - 2)	42	1 - 5	1 (1 - 2)	1,95	0,05
Antese	123	1 - 4	1 (1 - 1)	42	1 - 4	1 (1 - 2)	-2,13	0,03*
Fruto imaturo	88	1 - 7	4 (3 - 5)	22	2 - 5	4 (3 - 4)	1,46	0,14
Fruto maduro	71	1 - 8	4 (3 - 5)	14	1 - 9	4 (3 - 4)	0,38	0,70
Brotamento	114	1 - 11	5 (3 - 6)	20	1 - 8	5 (4,5 - 6,5)	-1,28	0,20
Queda foliar	115	1 - 12	2 (1 - 4)	27	1 - 5	1 (1 - 3)	2,31	0,02*
D.				Interior		Mann-Whitney		
Ecologia reprodutiva	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Nº de inflorescências/indivíduo [◇]	116	0,00 - 0,35	0,07 (0,03 - 0,15)	31	0,00 - 0,53	0,13 (0,05 - 0,22)	-2,36	0,02*
Produção total de botões/indivíduo [◇]	116	0,00 - 63,96	5,96 (2,60 - 13,13)	31	0,00 - 61,11	16,73 (7,59 - 27,22)	-3,31	< 0,01*
Produção total de frutos imaturos/ind. [◇]	116	0,00 - 8,39	0,72 (0,09 - 1,9)	31	0,00 - 5,61	2,07 (0,30 - 3,10)	-2,43	0,01*
Sucesso reprodutivo/indivíduo (%)	117	0,00 - 40,48	11,30 (1,77 - 18,89)	31	0,00 - 26,92	9,43 (3,21 - 14,19)	0,83	0,40
Nº de botões/inflorescência [°]	73	65 - 286	151 (112 - 191)	66	84 - 252	135 (114 - 170)	1,18	0,24
Nº de frutos imaturos/inflorescência [°]	69	3 - 74	27 (20 - 36)	64	1 - 52	19 (13 - 26)	3,68	< 0,01*
Sucesso reprodutivo/inflorescência (%) [°]	69	3,66 - 41,34	17,70 (13,83 - 23,77)	64	0,85 - 29,46	13,53 (10,63 - 17,91)	3,23	< 0,01*
Comprimento tubo da flor (mm)	40	7,78 - 11,73	9,21 (8,51 - 10,10)	40	5,24 - 10,10	8,76 (8,02 - 9,18)	2,86	< 0,01*
Diâmetro da corola (mm)	40	7,71 - 12,99	10,45 (9,64 - 11,71)	40	6,67 - 12,10	10,49 (8,84 - 11,16)	1,29	0,20

[◇] Os valores obtidos no campo foram ponderados pelo número de extremidades potencialmente reprodutivas de cada indivíduo para a realização da análise.

[°] Nas inflorescências marcadas.

Tabela 3. Dados obtidos nos indivíduos longistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* em cada ambiente, e respectivo resultado do teste comparativo entre os ambientes (teste de Mann-Whitney – nível de significância $p < 0,05$). Os resultados significativos estão assinalados com um asterisco no valor de “p”. **A.** Medidas individuais. **B.** Número de indivíduos coespecíficos próximos dos 76 indivíduos marcados. **C.** Duração das fenofases ao longo dos três anos de estudo. **D.** Dados da ecologia reprodutiva obtidos nas duas estações reprodutivas avaliadas conjuntamente (2008 e 2009). Legenda: N = N amostral da análise; mín-máx = número mínimo e máximo registrados; Med = mediana; percentis - intervalo em que estão 25% - 75% dos dados. Indeterminados: indivíduos com morfo floral indeterminado.

A.		Borda natural		Interior			Mann-Whitney	
Medidas tamanho dos indivíduos	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Perímetro basal (cm)	51	4,0 - 32,8	10,8 (8,5 - 14)	28	8,6 - 25,6	12,15 (10,5 - 15,0)	-2,09	0,04*
Perímetro à altura do peito (cm)	44	5,4 - 47,3	16,55 (10,0 - 22,3)	28	6,5 - 33,6	12,6 (10,05 - 14,85)	1,87	0,07
Altura do tronco (m)	51	0,5 - 3,5	2,2 (1,6 - 2,6)	28	1,8 - 4,8	2,7 (2,2 - 3,35)	-3,60	0,01*
Altura da copa (m)	51	0,5 - 2,9	1,8 (1,3 - 2,0)	28	1,4 - 4,0	2,5 (2,05 - 2,80)	-4,65	0,01*
Comprimento/largura da copa (m)	51	0,28 - 2,28	1,3 (0,99 - 1,63)	28	0,95 - 3,25	1,69 (1,35 - 2,18)	-3,65	0,01*
Nº de extremidades reprodutivas	51	8 - 400	85 (47 - 139)	28	31 - 273	98,5 (75,5 - 140)	-0,95	0,34
B.		Interior			Mann-Whitney			
Número de indivíduos coespecíficos	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Brevistilos - raio de 5m	51	0 - 10	2 (1 - 6)	28	0 - 3	0 (1 - 2)	5,10	0,01*
Longistilos - raio de 5m	51	0 - 15	3 (1 - 6)	28	0 - 5	0,5 (0 - 1)	5,22	0,01*
Indeterminados - raio de 5 m	51	3 - 68	18 (8 - 30)	28	0 - 15	2 (2 - 85)	5,94	0,01*
Brevistilos - raio de 10 m	51	0 - 17	5 (3 - 11)	28	0 - 4	1 (0 - 2)	5,67	0,01*
Longistilos - raio de 10 m	51	1 - 28	6 (3 - 11)	28	0 - 8	2 (1 - 4)	4,63	0,01*
Indeterminados - raio de 10 m	51	8 - 112	32 (19 - 61)	28	0 - 34	10 (5 - 16,5)	5,49	0,01*
C.		Interior			Mann-Whitney			
Duração das fenofases (meses)	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Botão	161	1 - 7	2 (1 - 2)	31	1 - 5	1 (1 - 2)	2,70	0,01*
Antese	159	1 - 6	1 (1 - 2)	31	1 - 4	1 (1 - 2)	-1,88	0,06
Fruto imaturo	102	1 - 7	4 (3 - 5)	15	3 - 6	3 (3 - 4)	0,82	0,41
Fruto maduro	91	1 - 10	4 (3 - 5)	13	1 - 7	4 (2 - 5)	0,84	0,40
Brotamento	131	1 - 10	4 (3 - 5)	21	3 - 7	5 (4 - 6)	-2,41	0,02*
Queda foliar	153	1 - 12	2 (1 - 5)	24	1 - 4	1 (1 - 2)	2,02	0,04*
D.		Interior			Mann-Whitney			
Ecologia reprodutiva	N	mín-máx	Med (percentis)	N	mín-máx	Med (percentis)	Z	p
Nº de inflorescências/indivíduo [◇]	95	0,00 - 0,52	0,08 (0,04 - 0,14)	41	0,00 - 0,27	0,13 (0,07 - 0,19)	-2,16	0,03*
Produção total de botões/indivíduo [◇]	95	0,00 - 105,45	8,02 (2,61 - 14,47)	41	0,00 - 34,89	17,55 (7,11 - 22,01)	-2,93	0,01*
Produção total de frutos imaturos/ind. [◇]	95	0,00 - 17,70	1,08 (0,07 - 2,77)	41	0,00 - 7,48	1,40 (0,54 - 2,21)	-0,96	0,34
Sucesso reprodutivo/indivíduo (%)	95	0,00 - 100,00	12,08 (3,06 - 21,67)	41	0,00 - 33,51	8,39 (5,24 - 12,99)	1,61	0,11
Nº de botões/inflorescência [°]	75	66 - 298	159 (130 - 204)	72	72 - 254	138 (115 - 169,5)	2,62	< 0,01*
Nº de frutos imaturos/inflorescência [°]	65	1 - 68	27 (21 - 42)	63	0 - 60	11 (5 - 15)	6,82	< 0,01*
Sucesso reprodutivo/inflorescência (%) [°]	65	0,69 - 40,38	17,29 (11,85 - 23,69)	63	0,00 - 32,61	7,50 (4,28 - 12,33)	6,66	< 0,01*
Comprimento tubo da flor (mm)	40	7,26 - 10,34	8,69 (7,95 - 9,35)	40	6,29 - 11,35	8,86 (7,75 - 10,05)	-0,29	0,77
Diâmetro da corola (mm)	40	8,43 - 12,13	10,32 (9,85 - 11,40)	40	8,16 - 12,60	9,39 (8,84 - 9,89)	3,98	< 0,01*

◇ Os valores obtidos no campo foram ponderados pelo número de extremidades potencialmente reprodutivas de cada indivíduo para a realização da análise.

° Nas inflorescências marcadas.

Tabela 4. A. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases dos indivíduos **brevistilos** de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha*, considerando a frequência de indivíduos em início de fenofase nos ambientes e morfos florais em Picinguaba nos três anos de estudo em conjunto. A data média foi calculada somente para os valores estatisticamente significativos no teste de Rayleigh ($p < 0,05$). NS: valores considerados não significativos. **B.** Resultados da comparação par a par entre os dois ambientes do estudo (teste de Watson-Williams) para as datas de início e pico das fenofases; o resultado é significativo quando $p < 0,05$, indicando diferença entre as variáveis comparadas.

A. Sazonalidade das fenofases							Interior					
Borda natural												
Início das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Observações (N)	164	160	143	140	183	168	31	31	30	30	37	30
Ângulo médio (μ)	260,00°	285,55°	317,54°	49,17°	288,35°	246,76°	261,63°	282,32°	309,09°	38,99°	283,91°	313,31°
Data média	20/set	16/out	17/nov	18/fev	19/out	-	22/set	13/out	08/nov	08/fev	14/out	13/nov
Desvio padrão circular	30,95°	30,95°	17,40°	29,59°	40,55°	92,27°	10,20°	15,19°	14,52°	16,45°	27,48°	74,50°
Comprimento vetor médio (r)	0,86	0,86	0,96	0,88	0,78	0,27	0,98	0,97	0,97	0,96	0,89	0,43
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pico das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Observações (N)	162	159	142	111	174	131	31	31	30	20	35	23
Ângulo médio (μ)	267,23°	289,70°	333,43°	73,22°	316,55°	289,13°	264,99°	291,86°	330,98°	59,96°	302,03°	323,93°
Data média	27/set	20/out	04/dez	15/mar	16/nov	-	25/set	22/out	01/dez	01/mar	02/nov	24/nov
Desvio padrão circular	30,51°	27,08°	19,22°	35,66°	38,75°	84,31°	13,28°	7,32°	10,21°	17,92°	31,75°	59,56°
Comprimento vetor médio (r)	0,87	0,89	0,95	0,82	0,80	0,34	0,97	0,99	0,98	0,95	0,86	0,58
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
B. Comparação entre ambientes												
	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda						
Datas médias início das fenofases	0,76	0,55	0,01	0,06	0,51	0,00*						
Datas médias pico das fenofases	0,68	0,65	0,49	0,09	0,03	0,04						

* Dados podem não ser confiáveis devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme das datas ao longo do ano).

Tabela 5. A. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases dos indivíduos longistilos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha*, considerando a frequência de indivíduos em início de fenofase nos ambientes e morfos florais em Picinguaba nos três anos de estudo em conjunto. A data média foi calculada somente para os valores estatisticamente significativos no teste de Rayleigh ($p < 0,05$). NS: valores considerados não significativos. **B.** Resultados da comparação par a par entre os dois ambientes do estudo (teste de Watson-Williams) para as datas de início e pico das fenofases; o resultado é significativo quando $p < 0,05$, indicando diferença entre as variáveis comparadas.

A. Sazonalidade das fenofases							Interior					
Borda natural												
Início das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Observações (N)	127	123	114	108	148	136	42	42	39	37	43	33
Ângulo médio (μ)	260,13°	287,53°	318,43°	51,45°	289,93°	242,97°	258,77°	281,93°	310,10°	36,24°	282,22°	310,96°
Data média	20/set	18/out	18/nov	21/fev	20/out	-	19/set	12/out	10/nov	05/fev	13/out	11/nov
Desvio padrão circular	24,16°	23,84°	16,25°	23,80°	37,93°	83,37°	15,40°	21,35°	14,20°	15,04°	19,28°	69,18°
Comprimento vetor médio (r)	0,92	0,92	0,96	0,92	0,80	0,35	0,97	0,93	0,97	0,97	0,95	0,48
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00* (NS)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pico das fenofases	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda
Observações (N)	125	122	114	89	137	103	42	42	39	24	41	26
Ângulo médio (μ)	265,11°	290,33°	335,52°	77,81°	313,13°	285,65°	259,48°	289,29°	326,95°	63,86°	299,37°	321,32°
Data média	25/set	21/out	06/dez	19/mar	13/nov	16/out	20/set	20/out	27/nov	05/mar	30/out	21/nov
Desvio padrão circular	24,08°	21,72°	17,21°	29,41°	43,42°	73,31°	16,13°	17,26°	11,67°	20,25°	20,85°	53,04°
Comprimento vetor médio (r)	0,92	0,93	0,96	0,88	0,75	0,44	0,96	0,96	0,98	0,94	0,94	0,65
Teste Rayleigh (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
B. Comparação entre ambientes												
	Botão	Antese	Fr. imaturo	Fr. maduro	Brotamento	Queda						
Datas médias início das fenofases	0,73	0,18	0,01	0,00	0,18	0,00*						
Datas médias pico das fenofases	0,15	0,78	0,00	0,03	0,04	0,02						

* Dados podem não ser confiáveis devido à baixa concentração (i.e., distribuição uniforme das datas ao longo do ano).

Tabela 6. Resultados das correlações de Spearman ($p < 0,05$) entre as variáveis climáticas do mês de ocorrência do evento fenológico (0), do mês anterior ao do evento (1), de dois meses anteriores (2) e de três meses anteriores (3) e o número de indivíduos de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* nas fenofases durante o período de estudo em Picinguaba (abril/2006 a março/2009). Legenda: Precip (precipitação), Tméd (temperatura média), C. dia (comprimento do dia). Entre parênteses é apresentado o valor do coeficiente de Spearman (r_s), sendo assinalados com asterisco (*) os valores de $p < 0,001$.

Fenofase	Clima 0	Clima 1	Clima 2	Clima 3
Botão	-	-	-	-
	-	-	-	-
	-	-	-	-
Antese	-	-	-	-
	-	-	-	Tméd (-0,53)
	-	-	-	-
Fruto imaturo	Precip (0,60)*	Precip (0,69)*	Precip (0,52)	-
	Tméd (0,65)*	-	-	-
	C. dia (0,75)*	C. dia (0,77)*	C. dia (0,61)*	-
Fruto maduro	-	-	-	Precip (0,70)*
	-	Tméd (0,58)*	Tméd (0,74)*	Tméd (0,76)*
	-	-	C. dia (0,60)*	C. dia (0,84)*
Brotamento	Precip (0,83)*	Precip (0,72)*	-	-
	Tméd (0,69)*	-	-	-
	C. dia (0,88)*	C. dia (0,80)*	C. dia (0,51)	-
Queda foliar	-	-	-	-
	-	-	Tméd (-0,57)*	Tméd (-0,63)*
	-	-	-	C. dia (-0,53)*

Tabela 7. Espécies observadas nas flores de *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* (Rubiaceae) em Picinguaba. O número total de visitantes registrados/espécie em cada ambiente e o registro das espécies em cada morfo-floral (B: brevistilo, L: longistilo) são assinalados nas colunas correspondentes. Entre parênteses a taxa de visitação das espécies (número de indivíduos registrados/65h de observação focal). Frequência de visitantes/dia: freqüente (n° de visitantes/dia $n > 7$), eventual ($3 < n > 7$), rara ($n < 3$). O número médio de flores visitadas é referente a cada abordagem à planta focal. Classificação dos visitantes: POE – polinizador efetivo, POC – polinizador ocasional, VIS – visitante floral. (*) Em alguns casos não foi possível distinguir uma ou mais espécies no campo, sendo que estas foram consideradas como uma única morfo-espécie. * Espécies que também atuaram como pilhadoras.

Ordem	Família	Subfamília	Tribo	Gênero/espécie	Borda natural	Interior	B	L	Frequência visitantes/dia	Nº médio de flores visitadas	Classif.
INSETOS											
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticinae		sp. indeterminada 1 (Coleoptera)	16 (0,25)	30 (0,46)	x	x	eventual	1,17	VIS*
Coleoptera	Coleoptera	Staphylinidae	Aleocharinae	sp. indeterminada 2 (Coleoptera)	1 (0,02)	3 (0,05)		x	rara	1,00	VIS*
Coleoptera	Elateridae	Agrypninae		<i>Conoderus</i> cf. sp.	1 (0,02)	0		x	rara	1,00	VIS*
Coleoptera	Megalopodidae	Megalopodinae		<i>Bothromegalopus</i> sp.	0	1 (0,02)		x	rara	1,00	VIS*
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulinae		<i>Camptodes</i> sp. 1 ou 4*	1 (0,02)	21 (0,32)	x	x	rara	1,00	VIS*
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulinae		<i>Camptodes</i> sp. 2, 3 ou 5*	0	10 (0,15)	x	x	rara	1,00	VIS*
Coleoptera				sp. indeterminada 3 (Coleoptera)	0	1 (0,02)	x		rara	1,00	VIS*
Coleoptera				sp. indeterminada 4 (Coleoptera)	0	1 (0,02)		x	rara	1,00	VIS*
Diptera	Acroceridae	Panopinae		<i>Lasia splendens</i> (Wiedemann, 1824)	26 (0,40)	1 (0,02)	x	x	eventual	22,56	VIS*
Diptera	Acroceridae	Philopotinae		<i>Philopota</i> sp. 1 (SP. NOVA)	2 (0,03)	0	x	x	rara	7,00	VIS*
Diptera	Acroceridae	Philopotinae		<i>Philopota</i> sp. 2 (SP. NOVA)	0	3 (0,05)	x		rara	75,50	VIS*
Diptera	Conopidae	Stylogasterinae		<i>Stylogaster</i> spp.*	67 (1,03)	62 (0,95)	x	x	freqüente	2,92	VIS*
Diptera				sp. indeterminada 1 (Diptera)	0	1 (0,02)	x		rara	2,00	VIS*
Hemiptera				sp. indeterminada 1 (Hemiptera)	0	2 (0,03)		x	rara	1,00	VIS*
Hymenoptera	Apidae	Apinae		<i>Apis mellifera</i> (Linnaeus, 1758)	59 (0,91)	0	x	x	eventual	11,78	POE
Hymenoptera	Apidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Ariphanarthra palpalis</i> (Moure, 1951)	3 (0,05)	1 (0,02)	x	x	rara	1,00	VIS*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Bombini	<i>Bombus</i> sp.	0	2 (0,03)	x	x	rara	1,00	VIS*
Hymenoptera	Apidae	Xylocopinae	Ceratinini	<i>Ceratina</i> (<i>Ceratinula</i>) sp.	2 (0,03)	23 (0,35)	x	x	rara	3,25	VIS*
Hymenoptera	Apidae	Xylocopinae	Ceratinini	<i>Ceratina</i> (<i>Crewella</i>) sp.	0	8 (0,12)	x		rara	2,00	VIS*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Euglossini	<i>Euglossa</i> (<i>Euglossella</i>) <i>viridis</i> (Perty, 1833)	7 (0,11)	6 (0,09)	x	x	rara	12,83	POC*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Tapinotaspidini	<i>Paratetrapedia fervida</i> (Smith, 1879)	53 (0,82)	15 (0,23)	x	x	freqüente	16,22	POE
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Meliponini	<i>Partamona helleri</i> (Friesse, 1900)	30 (0,46)	0	x	x	eventual	4,67	POC*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Meliponini	<i>Plebeia droryana</i> (Friesse, 1900)	9 (0,14)	28 (0,43)	x	x	eventual	2,25	VIS*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Eucerini	<i>Thygater armandoi</i> (Urban, 1999) - fêmea	10 (0,15)	5 (0,08)	x	x	rara	65,25	POC*
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Eucerini	<i>Thygater armandoi</i> (Urban, 1999) - macho	86 (1,32)	75 (1,15)	x	x	freqüente	21,46	POE
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Meliponini	<i>Trigona braueri</i> (Friesse, 1900)	170 (2,62)	157 (2,42)	x	x	freqüente	7,94	POE
Hymenoptera	Apidae	Apinae	Tapinotaspidini	<i>Trigonopedia ferruginea</i> (Friesse, 1899)	399 (6,14)	320 (4,92)	x	x	freqüente	8,71	POE

Tabela 7. Cont.

Ordem	Família	Subfamília	Tribo	Gênero/espécie	Borda natural	Interior	B	L	Frequência visitantes/dia	Nº médio de flores visitadas	Classif.
Hymenoptera	Colletidae	Xeromelissinae		<i>Chilicola (Hylaesoma)</i> sp.	5 (0,08)	12 (0,18)	x	x	rara	3,86	VIS*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Augochlora</i> sp. 1 ou 2*	32 (0,49)	7 (0,11)	x	x	eventual	6,14	POC*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Augochlora</i> sp. 3	4 (0,06)	14 (0,22)	x	x	rara	3,50	VIS*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Halictini	<i>Dialictus</i> sp.	1 (0,02)	0		x	rara	1,00	VIS*
Hymenoptera	Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Megalopta sodalis</i> (Vachal, 1904)	2 (0,03)	0	x	x	rara	3,00	VIS*
Hymenoptera	Pompilidae			<i>Pepsis</i> (?)	0	1 (0,02)	x		rara	1,00	VIS
Hymenoptera	Vespidae			<i>Agelaia</i> (?) ou <i>Mischocyttarus</i> (?)	4 (0,06)	2 (0,03)	x	x	rara	3,00	VIS*
Hymenoptera	Vespidae			<i>Polybia</i> (?) ou <i>Agelaia</i> (?)	2 (0,03)	2 (0,03)	x	x	rara	1,00	VIS*
Hymenoptera				sp. indeterminada 1 (Hymenoptera)	0	1 (0,02)		x	rara	2,00	VIS
Hymenoptera				sp. indeterminada 2 (Hymenoptera)	0	14 (0,22)		x	rara	1,92	VIS
Lepidoptera	Hesperiidae	Hesperiinae		<i>Cobalus</i> sp.	5 (0,08)	34 (0,52)	x	x	eventual	8,89	POE
Lepidoptera	Hesperiidae	Hesperiinae		<i>Miltomiges cinnamomea</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	5 (0,08)	0	x	x	rara	6,00	POC*
Lepidoptera	Hesperiidae	Hesperiinae		<i>Saliana</i> sp.	0	1 (0,02)	x		rara	7,00	VIS*
Lepidoptera	Hesperiidae	Pyrginae		<i>Urbanus doryssus albicuspis</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	5 (0,08)	0	x	x	rara	7,00	VIS*
Lepidoptera	Nymphalidae	Itomiinae		<i>Ithomea zikani</i> (D'Almeida, 1940)	0	1 (0,02)		x	rara	1,00	VIS*
Lepidoptera	Nymphalidae	Ithomiinae		<i>Melinaea ethra</i> (Godart, 1819)	23 (0,35)	2 (0,03)	x	x	rara	10,00	POE
Lepidoptera	Nymphalidae	Ithomiinae		<i>Melinaea ludovica paraiya</i> (Reakirt, 1866)	5 (0,08)	19 (0,29)	x	x	rara	14,13	POE
Lepidoptera	Nymphalidae	Ithomiinae		<i>Oleria aquata</i> (Weymer, 1875)	1 (0,02)	18 (0,28)	x	x	rara	4,13	POC*
Lepidoptera	Papilionidae	Papilioninae		<i>Parides tros tros</i> (Fabricius, 1793)	94 (1,45)	1 (0,02)	x	x	frequente	4,98	POE
Lepidoptera	Pieridae	Pierinae		<i>Archonias brassolis tereas</i> (Godart, 1819)	13 (0,20)	0	x	x	rara	1,00	VIS*
Lepidoptera	Pieridae	Coliadinae		cf. <i>Phoebis</i> sp.	1 (0,02)	0		x	rara	2,00	VIS*
Lepidoptera	Pieridae	Pierinae		sp. indeterminada 1 (Lepidoptera)	1 (0,02)	0	x		rara	2,00	VIS*
Lepidoptera				sp. indeterminada 2 (Lepidoptera)	0	1 (0,02)	x		rara	3,00	VIS*
Lepidoptera				sp. indeterminada 3 (Lepidoptera)	0	1 (0,02)	x		rara	1,00	VIS*
Lepidoptera				sp. indeterminada 4 (Lepidoptera)	0	1 (0,02)		x	rara	1,00	VIS*
Lepidoptera				sp. indeterminada 5 (Lepidoptera)	5 (0,08)	0	x	x	rara	4,50	VIS*
Lepidoptera				sp. indeterminada 6 (Lepidoptera)	1 (0,02)	0		x	rara	2,00	VIS*
Lepidoptera				sp. indeterminada 7 (Lepidoptera)	1 (0,02)	0		x	rara	1,00	VIS*
Lepidoptera				sp. indeterminada 8 (Lepidoptera)	2 (0,03)	0	x	x	rara	1,00	VIS*
AVES											
Trochiliformes	Trochilidae			sp. indeterminada 1 (Apodiformes)	0	1 (0,02)		x	rara	2,00	VIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os padrões fenológicos da comunidade vegetal de Picinguaba encontrados no presente estudo coincidiram com os verificados em outras áreas de floresta atlântica do Sudeste (Zipparro 1994, Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000). Este estudo também contribuiu com novas informações sobre a fenologia de formas de vida pouco estudadas, como arvoretas, arbustos e ervas, em especial para a floresta atlântica de encosta de Picinguaba, em que havia somente um estudo fenológico com um ano de duração.

A diferença fenológica marcada entre os hábitos lenhoso e herbáceo não havia sido demonstrada para florestas tropicais continentais neotropicais em um estudo de comunidade abrangendo grande número de espécies. Estudos prévios, em sua maioria, têm os hábitos representados por poucas espécies e indivíduos. Os poucos estudos extensivos comparando hábitos confirmam as diferenças aqui observadas (Koptur *et al.* 1988, Ramírez 2002, Selwyn & Parthasarathy 2007), e revelam uma grande importância do sub-bosque na estruturação de recursos em floresta atlântica, como sugerido por Morellato *et al.* (2000). Para que se possa caracterizar e compreender a dinâmica das florestas tropicais em toda sua complexidade, são necessários estudos fenológicos abrangentes que considerem a diversidade de formas de vida. Ramírez (2002) enfatiza que a proporção de formas de vida deve ser considerada como fator próximo no ajuste dos eventos reprodutivos ao longo do tempo em nível de comunidade. Mesmo constituindo parte importante e com funções específicas na comunidade vegetal das florestas, as espécies dos estratos inferiores da floresta, herbáceas e arbustos, freqüentemente são negligenciadas nos estudos fenológicos e ecológicos em relação às arbóreas (Laska 1997, Smith 1987).

Estudos que comparam o padrão fenológico de plantas da borda e interior geralmente encontram pouca ou nenhuma diferença (Williams-Linera 2003, Ramos & Santos 2005). A revisão dos estudos sobre os efeitos de bordas naturais ou antrópicas feita nesta tese de doutorado sugere que as condições ambientais das bordas naturais pouco influenciam a época de ocorrência das fenofases na maioria das espécies. Entretanto, existem efeitos significativos em diferentes etapas da reprodução, como na quantidade de botões, flores, frutos imaturos e maduros produzidos e até mesmo nas fenofases vegetativas. A influência da borda natural do rio da Fazenda na fenologia das plantas apresentou características próprias cujos efeitos podem eventualmente se assemelhar aos causados pelas bordas de grandes clareiras, mas sem apresentar os danos pela queda de árvores. Nos mais de quatro anos de visitas à floresta de Picinguaba, observamos a queda de árvores e conseqüente formação de clareiras somente no interior da floresta (decorrentes de tempestades), embora tenha sido referido que nas bordas as plantas estão mais expostas aos ventos (Lovejoy *et al.* 1986, Williams-Linera 1990). Estudos recentes têm demonstrado a influência da heterogeneidade

de fatores microambientais das florestas, como luz e temperatura, na fenologia das plantas (Dahlgren *et al.* 2007, Kudo *et al.* 2008), ficando clara a importância da condução de pesquisas considerando os diferentes ambientes dentro das florestas tropicais, pois os resultados obtidos para cada ambiente podem representar importantes implicações para a ecologia e conservação das espécies.

Na maioria das espécies que sofreram influência discreta ou acentuada borda natural, as variações representaram pontos benéficos para a reprodução das mesmas, diferentemente do efeito causado pelas bordas antrópicas. O equilíbrio das populações no mosaico florestal de Picinguaba é fator fundamental para a sua sobrevivência e perturbações antrópicas em seu habitat podem modificar irreversivelmente a fenologia e reprodução das espécies. A maior quantidade de polinizadores e visitantes florais observada nos indivíduos da borda natural em *Gomidesia blanchetiana* e *Rudgea jasminoides* subsp. *micrantha* foi influenciada de forma direta e indireta pela maior disponibilidade de luz nesse ambiente; entretanto, é importante salientar que a maior visitação somente ocorreu pelo fato da matriz florestal próxima da borda natural estar bem conservada. Boti *et al.* (2005) verificaram que a maioria das abelhas de maior porte (as mais eficientes na polinização de *Psidium guajava*, Myrtaceae) só foi registrada em pomares próximos de fragmentos florestais (comparado com pomares longe de fragmentos), demonstrando a importância da matriz circundante para a manutenção dos sistemas de polinização das espécies.

Portanto, é fundamental para o entendimento dos efeitos de borda o estudo detalhado das diversas etapas do ciclo reprodutivo das plantas, para que se possa entender exatamente em que fase ocorrem os gargalos impostos pelas variações ambientais, sendo que esse gargalo pode variar para cada espécie. As respostas fenológicas das plantas às bordas podem ser neutras, positivas ou negativas dependendo da espécie e do tipo de borda estudados, e é essencial a quantificação dessas respostas. Estudos que tenham como objetivo a quantificação das fenofases devem ser incentivados, pois a análise mais detalhada da produção e disponibilidade de flores frutos e folhas são fundamentais para a compreensão das relações planta-animal, capacidade de auto-regeneração e produtividade de comunidades vegetais (Morellato & Leitão-Filho 1992, Peres 1994, Oliveira & Paula 2001). O presente estudo mostrou como as espécies respondem às variações microambientais naturais (borda natural) e a diversidade de respostas entre as espécies indica que cada uma possui capacidade de tolerância diferenciada às potenciais alterações ambientais resultantes da fragmentação (bordas antrópicas), trazendo a possibilidade de apontar espécies indicadoras de perturbação.

Referências bibliográficas

- Boti, J.B., Campos, L.A.O., Marco Junior, P. & Vieira, M.F. 2005. Influência da distância de fragmentos florestais na polinização da goiabeira. *Revista Ceres* 52(304): 863-874.
- Dahlgren, J.P., Zeiper, H.V. & Ehrlén, J. 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany* 94: 1570-1576.
- Kudo, G., Ida, T.Y. & Tani, T. 2008. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology* 89: 321-331.
- 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.
- Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica* 29(1): 29-37.
- 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.
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil* (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, pp. 112-140.
- 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.
- Oliveira, P.E.A.M. & Paula, F.R. 2001. Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de matas de galeria. In: *Cerrado – caracterização e recuperação de matas de galeria* (J.F. Ribeiro, C.E.L. Fonseca & J.C. Souza-Silva, eds.). Embrapa Cerrados, Planaltina, pp. 303-332.
- Peres, C.A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in the Amazonian Terra-Firme Forest. *Biotropica* 26: 285-294.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* 89(5): 836-842.
- 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* 38(3): 383-389.
- 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.
- Smith, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35(supl. 1): 111-118.
- 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.

- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 78: 356-373.
- Williams-Linera, G. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica* 35(1): 28-36.
- 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.

APÊNDICE 1. Imagens de 216 espécies ocorrentes em Picinguaba incluídas neste estudo (em ordem alfabética de família). Sp. indeterminada.: espécie indeterminada até o momento. Fenofases nas imagens: B – botão, A – antese ou flor aberta, V – fruto verde (imaturo), M – fruto maduro, VEG – vegetativa.



Aphelandra prismatica
Acanthaceae B,A



Herpetacanthus rubiginosus
Acanthaceae B,A



Justicia meyeniana
Acanthaceae B,A



Lepidagathis sp.
Acanthaceae VEG



Celosia corymbifera
Amaranthaceae V,M



Tapirira guianensis
Anacardiaceae B,A



Guatteria australis
Annonaceae M



Rollinia sericea
Annonaceae V



Tabernaemontana hystrix
Apocynaceae V



Astrocaryum aculeatissimum
Arecaceae M



Euterpe edulis
Arecaceae B,A,V



Geonoma gamiova
Arecaceae V,M



Geonoma pauciflora
Arecaceae A



Syagrus pseudococos
Arecaceae B,A



Adenostemma lavenia
Asteraceae B,A



Conyza bonariensis
Asteraceae B,A,V,M



Impatiens sp.
Balsaminaceae A,V,M



Begonia hookerana
Begoniaceae B,A



Cordia taguahyensis
Boraginaceae B,A,M



Citronella paniculata
Cardiopteridaceae A



Cheiloclinium cognatum
Celastraceae V



Maytenus ardisiaefolia
Celastraceae V



Salacia grandifolia
Celastraceae B,A



Couepia venosa
Chrysobalanaceae V

APÊNDICE 1. Cont.



© E. Gressler
Hirtella hebeclada
 Chrysobalanaceae B,A



© E. Gressler
Garcinia gardneriana
 Clusiaceae V,M



© E. Gressler
Kielmeyera decipiens
 Clusiaceae A



© E. Gressler
Buchenavia kleinii
 Combretaceae V



© E. Gressler
Dichorisandra thyrsiflora
 Commelinaceae B,A



© E. Gressler
Tradescantia fluminensis
 Commelinaceae B,A



© E. Gressler
Lamanonia ternata
 Cunoniaceae B,A,V



© E. Gressler
Asplundia rivularis
 Cyclanthaceae B,A



© E. Gressler
Eleocharis seticulmis
 Cyperaceae V



© E. Gressler
Hypolytrum schraderianum
 Cyperaceae B,A



© E. Gressler
Pleurostachys puberula
 Cyperaceae VEG



© E. Gressler
Sloanea guianensis
 Elaeocarpaceae M



© E. Gressler
Sloanea monosperma
 Elaeocarpaceae B,A



© E. Gressler
Erythroxylum cuspidifolium
 Erythroxylaceae M



© E. Gressler
Actinostemon concolor
 Euphorbiaceae V



© E. Gressler
Alchornea triplinervia
 Euphorbiaceae V



© E. Gressler
Caryodendron janeirense
 Euphorbiaceae B,A



© E. Gressler
Mabea piriri
 Euphorbiaceae B,A



© E. Gressler
Pausandra morisiana
 Euphorbiaceae B



© E. Gressler
Sapium glandulosum
 Euphorbiaceae V



© E. Gressler
Tetrorchidium rubrivenium
 Euphorbiaceae B,V



© E. Gressler
Copaifera langsdorffii
 Fabaceae B,A



© E. Gressler
Dahlstedtia pinnata
 Fabaceae B,A



© E. Gressler
Inga striata
 Fabaceae V

APÊNDICE 1. Cont.



© E. Gressler
Lonchocarpus cultratus
Fabaceae B,A



© E. Gressler
Myrocarpus frondosus
Fabaceae B,A



© E. Gressler
Platymiscium floribundum
Fabaceae V



© E. Gressler
Senna multijuga
Fabaceae B,A



© E. Gressler
Swartzia oblata
Fabaceae V



© E. Gressler
Swartzia simplex var. *grandiflora*
Fabaceae B,A



© E. Gressler
Tachigali multijuga
Fabaceae B,A



© E. Gressler
sp. indeterminada 2
Fabaceae VEG



© E. Gressler
Besleria longimucronata
Gesneriaceae B,A



© E. Gressler
Napeanthus primulifolius
Gesneriaceae A



© E. Gressler
Hypoxis decumbens
Hypoxidaceae A



© E. Gressler
Neomarica decorata
Iridaceae A



© E. Gressler
Scutellaria uliginosa
Lamiaceae B,A,V



© E. Gressler
Scutellaria sp.
Lamiaceae B,A,V



© E. Gressler
Vitex cf. *cymosa*
Lamiaceae B,A



© E. Gressler
Aniba viridis
Lauraceae V,M



© E. Gressler
Cryptocarya mandioccana
Lauraceae B,A



© E. Gressler
Cryptocarya saligna
Lauraceae V



© E. Gressler
Endlicheria paniculata
Lauraceae V



© E. Gressler
Licaria armeniaca
Lauraceae V



© E. Gressler
Ocotea dispersa
Lauraceae B,A



© E. Gressler
Ocotea divaricata
Lauraceae B,A



© E. Gressler
Ocotea laxa
Lauraceae V



© E. Gressler
Cariniana estrellensis
Lecythidaceae V,M

APÊNDICE 1. Cont.

 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler
<i>Spigelia</i> aff. <i>amplexicaulis</i> Loganiaceae B,A,V	<i>Spigelia beyrichiana</i> Loganiaceae B,A	<i>Spigelia pusilla</i> Loganiaceae A,V	<i>Strychnos atlantica</i> Loganiaceae M
 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler
<i>Cuphea calophylla</i> Lythraceae B,A,V,M	<i>Magnolia ovata</i> Magnoliaceae V,M	<i>Eriotheca pentaphylla</i> Malvaceae VEG	<i>Quararibea turbinata</i> Malvaceae B,A
 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler
<i>Calathea lindbergii</i> Marantaceae B,A	<i>Calathea</i> aff. <i>monophylla</i> Marantaceae B,A	<i>Calathea</i> sp. Marantaceae B,A	<i>Maranta bicolor</i> Marantaceae A
 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler
<i>Maranta gibba</i> Marantaceae V	<i>Stromanthe tonckat</i> Marantaceae B,A	<i>Leandra dasytricha</i> Melastomataceae V	<i>Leandra reversa</i> Melastomataceae B,A,V
 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler
<i>Miconia centrodesma</i> Melastomataceae A,V	<i>Ossaea sanguinea</i> Melastomataceae V,M	<i>Tibouchina mutabilis</i> Melastomataceae B,A	<i>Cabrera canjerana</i> subsp. <i>canjerana</i> Meliaceae V,M
 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler	 © E. Gressler
<i>Guzrea macrophylla</i> var. <i>tuberculata</i> Meliaceae B,A,V,M	<i>Trichilia silvatica</i> Meliaceae B,A	<i>Mouriri chamissoana</i> Memecylaceae B,A	<i>Mollinedia</i> cf. <i>lamprophylla</i> Monimiaceae V

APÊNDICE 1. Cont.



© E. Gressler
Mollinedia oligantha
Monimiaceae B



© E. Gressler
Mollinedia schottiana
Monimiaceae M



© E. Gressler
Mollinedia triflora
Monimiaceae B



© E. Gressler
Mollinedia uleana
Monimiaceae V



© E. Gressler
Mollinedia sp. 1
Monimiaceae A



© E. Gressler
Mollinedia sp. 2
Monimiaceae A



© E. Gressler
Mollinedia sp. 3
Monimiaceae VEG



© E. Gressler
Brosimum glaziovii
Moraceae V



© E. Gressler
Brosimum guianense
Moraceae VEG



© E. Gressler
Brosimum lactescens
Moraceae B



© E. Gressler
Ficus gomelleira
Moraceae V,M



© E. Gressler
Ficus insipida
Moraceae B,A



© E. Gressler
Ficus pulchella
Moraceae VEG



© E. Gressler
Sorocea hilarii
Moraceae B,A



© E. Gressler
Sorocea racemosa
Moraceae V



© E. Gressler
Virola bicuhyba
Myristicaceae V,M



© E. Gressler
Ardisia martiana
Myrsinaceae B



© E. Gressler
Cybianthus sp.
Myrsinaceae A



© E. Gressler
Myrsine hermogenesii
Myrsinaceae VEG



© E. Gressler
Calypttranthes cf. *grandifolia*
Myrtaceae V



© E. Gressler
Calypttranthes cf. *lucida*
Myrtaceae VEG



© E. Gressler
Calypttranthes lanceolata
Myrtaceae A,M



© E. Gressler
Calypttranthes strigipes
Myrtaceae VEG



© E. Gressler
Calypttranthes sp.
Myrtaceae B

APÊNDICE 1. Cont.



Campomanesia guaviroba
Myrtaceae M



Campomanesia xanthocarpa
Myrtaceae VEG



Eugenia cerasiflora
Myrtaceae B,A



Eugenia cereja
Myrtaceae M



Eugenia copacabanensis
Myrtaceae VEG



Eugenia excelsa
Myrtaceae A



Eugenia fusca
Myrtaceae V



Eugenia longipetiolata
Myrtaceae VEG



Eugenia magnibracteolata
Myrtaceae B,A



Eugenia magnifica (= mosenii)
Myrtaceae B



Eugenia monosperma
Myrtaceae B,A



Eugenia neoaustralis
Myrtaceae V



Eugenia oblongata
Myrtaceae B,A



Eugenia plicata
Myrtaceae M



Eugenia prasina
Myrtaceae M



Eugenia subavenia
Myrtaceae V,M



Eugenia xiriricana
Myrtaceae V,M



Eugenia sp. 1 (umbellatae)
Myrtaceae B



Eugenia sp. 2 (aff. mosenii)
Myrtaceae V



Eugenia sp. 3
Myrtaceae M



Gomidesia blanchetiana
Myrtaceae A



Marlierea excoriata
Myrtaceae M



Marlierea cf. involucrata
Myrtaceae B



Marlierea obscura
Myrtaceae B,A

APÊNDICE 1. Cont.



© E. Gressler
Marlierea suaveolens
Myrtaceae V



© E. Gressler
Marlierea sp. 1
Myrtaceae V



© E. Gressler
Marlierea sp. 3
Myrtaceae V



© E. Gressler
Myrcia aethusa
Myrtaceae VEG



© E. Gressler
Myrcia pubipetala
Myrtaceae V



© E. Gressler
Myrcia spectabilis
Myrtaceae V,M



© E. Gressler
Myrcia tenuivenosa
Myrtaceae V,M



© E. Gressler
Myrcia tijucensis
Myrtaceae B,A



© E. Gressler
Myrcia sp.
Myrtaceae VEG



© E. Gressler
Myrcia sp. nov.
Myrtaceae B,A



© E. Gressler
Myrciaria floribunda
Myrtaceae B,A



© E. Gressler
Neomitranthes glomerata
Myrtaceae B,A



© E. Gressler
Plinia edulis
Myrtaceae V,M



© E. Gressler
Guapira nitida
Nyctaginaceae V



© E. Gressler
Guapira opposita
Nyctaginaceae B,A



© E. Gressler
Ouratea multiflora
Ochnaceae B,A



© E. Gressler
Ouratea parviflora
Ochnaceae V,M



© E. Gressler
Ouratea verticillata
Ochnaceae B,A,M



© E. Gressler
Heisteria silvianii
Olacaceae M



© E. Gressler
Tetrastylidium grandifolium
Olacaceae B,A,V



© E. Gressler
Hyeronima alchorneoides
Euphorbiaceae B,A



© E. Gressler
Ottonia leptostachya
Piperaceae VEG



© E. Gressler
Piper cernuum
Piperaceae V



© E. Gressler
Piper cf. *permucronatum*
Piperaceae V

APÊNDICE 1. Cont.

*Piper* sp. 1

Piperaceae

B,A

*Ichnanthus pallens*

Poaceae

B

*Panicum pilosum*

Poaceae

VEG

*Roupala brasiliensis*

Proteaceae

A

*Alseis floribunda*

Rubiaceae

VEG

*Amaioua* sp.

Rubiaceae

V

*Bathysa australis*

Rubiaceae

M

*Bathysa mendoncae*

Rubiaceae

B,A

*Coccocypselum hasslerianum*

Rubiaceae

M

*Cordia myrciifolia*

Rubiaceae

V,M

*Coussarea accedens*

Rubiaceae

B

*Coussarea meridionalis* var. *porophylla*

Rubiaceae

V

*Faramea involuclata*

Rubiaceae

M

*Faramea picinguabae*

Rubiaceae

A

*Ixora heterodoxa*

Rubiaceae

V,M

*Ixora* sp.

Rubiaceae

B

*Margaritopsis astrellantha*

Rubiaceae

V,M

*Posoqueria latifolia*

Rubiaceae

A

*Psychotria brachypoda*

Rubiaceae

B,A

*Psychotria deflexa*

Rubiaceae

V

*Psychotria fluminensis*

Rubiaceae

B,A

*Psychotria leitana*

Rubiaceae

V,M

*Psychotria nemorosa*

Rubiaceae

B,A

*Psychotria nuda*

Rubiaceae

B,A

APÊNDICE 1. Cont.



Randia armata
Rubiaceae A



Rudgea francavillana
Rubiaceae M



Rudgea jasminoides subsp. *micrantha*
Rubiaceae V



Rudgea vellerea
Rubiaceae B,A



Rustia formosa
Rubiaceae V



Sabicea sp.
Rubiaceae B,A



Conchocarpus fontanesianus
Rutaceae A,V



Allophylus petiolulatus
Sapindaceae B,A



Cupania furfuracea
Sapindaceae M



Cupania oblongifolia
Sapindaceae V,M



Matayba cf. *elaeagnoides*
Sapindaceae B,A



Chrysophyllum flexuosum
Sapotaceae M



Ecclinusa ramiflora
Sapotaceae B,A,V,M



Pouteria venosa
Sapotaceae M



Pouteria caimito
Sapotaceae B



Picramnia ramiflora
Simaroubaceae M



Siparuna brasiliensis
Siparunaceae V,M



Cestrum schlechtendalii
Solanaceae B



Solanum stipulatum
Solanaceae V



Cecropia glaziovii
Urticaceae V,M



Pourouma guianensis
Urticaceae V,M



Urera caracasana
Urticaceae V,M



sp. indeterminada 2
B,A



sp. indeterminada 13
V