

**FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO DE MYRTACEAE DE
FLORESTA ATLÂNTICA: LIMITAÇÕES ECOLÓGICAS E
FILOGENÉTICAS**

ELIANA GRESSLER

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

Março – 2005

**FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO DE MYRTACEAE DE
FLORESTA ATLÂNTICA: LIMITAÇÕES ECOLÓGICAS E
FILOGENÉTICAS**

ELIANA GRESSLER

Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

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

Março – 2005

*D*edico esta dissertação às pessoas mais importantes da minha vida:
meus pais Valdir e Lisane, minha irmã Miriam e meu noivo Jasquer.

(...)

***P**lante seu jardim e decore sua alma,
ao invés de esperar que alguém lhe traga flores.
E você aprende que realmente pode suportar,
que realmente é forte
e que pode ir muito mais longe
depois de pensar que não se pode mais.
E que realmente a vida tem valor
e que você tem valor diante da vida.*

William Shakespeare



Agradecimentos

Este trabalho é fruto de muita dedicação e também de muitas saudades!!! Quero agradecer a todos que de alguma forma contribuíram para que este trabalho fosse realizado, seja através de apoio emocional, profissional ou material:

Universidade Estadual Paulista/ Campus de Rio Claro,

Através de seu Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal.

FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo),

Pela bolsa e auxílio financeiro concedidos (processo 02/11379-6).

Profa. Dra. L. Patrícia C. Morellato,

Por aceitar me orientar neste trabalho dando-me a oportunidade de vir para

Rio Claro e conhecer uma outra realidade científica e cultural, pela amizade e sinceridade, por seus ensinamentos, pela confiança no meu trabalho e por me apoiar e compreender nos momentos difíceis.

Profs. Drs. Marco Antônio P. L. Batalha e Isabel Cristina S. Machado,

Membros da banca examinadora, pelas valiosas críticas e sugestões.

Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo,

Por toda a sua colaboração com este trabalho, cedendo dados fenológicos e de

morfologia dos frutos, estando sempre disposto a esclarecer dúvidas diversas

e por me ajudar a desenvolver muitas das análises estatísticas deste trabalho.

Prof. Dr. Pedro Jordano (Estação Ecológica Donaña – Espanha),

Pelas valiosíssimas sugestões nas análises estatísticas empregadas neste trabalho.

Todos os professores do Departamento de Botânica,

Em especial Marco Antonio de Assis e Vera Lúcia Scatena, pela

ótima convivência diária, pelas conversas e todo o apoio recebido.

Todos os funcionários do Departamento de Botânica e da Unesp,

Em especial Célia M. Hebling, nossa eficiente secretária, pela amizade;
funcionários da biblioteca (principalmente do indispensável “Comut”) e do
Restaurante Universitário; e Heloísa S. Nicoletti, da Seção de Pós-graduação,
sempre bem disposta a esclarecer nossas dúvidas.

Coordenadores do Curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal

Vera L. Scatena e L. Patrícia C. Morellato no primeiro ano, e Adelita Paoli
e Massanori Takaki no último ano, pela infra-estrutura oferecida.

Valesca B. Zipparro,

Que me recebeu em Rio Claro, mesmo eu sendo uma desconhecida,
por ceder a maior parte dos dados fenológicos deste trabalho, pelos tantos
momentos em que me ajudou e ensinou (seja no trabalho ou na adaptação
à vida em “São Paulo”), pela amizade sincera, bate papos, e pela risada
característica que alegra a todos! Valeu “Valê”!!

M. Fátima Silva Almeida e Paula A. Reys,

Por todo o apoio e amizade sincera, pelas inúmeras conversas e conselhos,
pelos ótimos momentos de descontração e pelas tantas caronas!! Brigadão
“Amiga Fátima” e “Paulinha”!!!

Amigos colegas e ex-colegas de pós-graduação,

Adriana, Susana Proença e Ângela, pelo companheirismo e inúmeras
conversas agradáveis; Cristiano, Julieta, Denise Brás, Denise Cidade, Luciana,
Gil, Daniela Simão, Michele, Alessandra, Rodrigo Castro, Édson, João, Aloysio,
Vinícius, Marcelo, Kaila, Renata, Maria Antônia, Marta, Daniela Silva, Ilka,
Rodrigo Fadini, Fábio e as “calouras da pós de 2005” Aline e Tuti, pela ótima
convivência e todos os bons momentos compartilhados.

Amigos colegas e ex-colegas do Laboratório de Banco de Dados,

Adelar Mantovani, pela amizade, por toda a sua ajuda no início deste trabalho e
também pelo churrasco maravilhoso; Débora, amiga querida, pelas boas conversas
e caronas no fusquinha, Fred, Alberti, Antonio e Vagner pela boa convivência.

Pessoal da Hidroginástica,

Pelos momentos de descontração e relaxamento nesses últimos cinco meses.

Raquel Lüdtke, Rafael Trevisan, Giselda Pereira, Maguida Silva, Lizandra Robe, Vania Neu,

Meus amigos e ex-colegas de graduação na UFSM e agora amigos “internéticos”,
pelo apoio e pela descontração nas divertidas mensagens virtuais.

E, enfim, aos meus queridos especiais...

Valdir e Lisane Gressler,

Meus amados pais, por tudo o que fizeram e fazem por mim, dando-me o apoio emocional necessário e apoio financeiro também, pelos seus ensinamentos, incentivo, compreensão pela minha ausência em tantos momentos importantes e sobretudo por todo o amor de vocês!!! Brigadão por tudo, esta conquista também é de vocês!!

Miriam Gressler,

Minha maninha querida, minha confidente, por toda a alegria e momentos compartilhados, pelas nossas conversas intermináveis ao telefone, pelo apoio e companheirismo em todas as horas. Te adoro!!

Jasquer A. Sehnem,

Meu amado e lindo noivo, por todo o seu companheirismo, pelo apoio e incentivo constantes, pela sinceridade, paciência e sobretudo me amar tanto!! Obrigada por sempre despertar o melhor de mim!! Te amo muito!!!

E “agradeço” à Alemanha, por me privar da companhia do meu amado nos últimos e derradeiros cinco meses do mestrado...

Meus familiares,

Meus queridos avós Arnaldo e Zenilda Rick, Kurt (*in memorian*) e Helga Gressler (*in memorian*), meus tios Ezildo e Janete Rick, Cláudio e Nadir Gressler, Nilton e Elisete Rick, e meus primos maravilhosos Caroline, Christiane, Cassiano, Andréa e em especial Vanessa (“Nessinha”, minha amiga e confidente) por todo o apoio e companheirismo. Adoro todos vocês!

Minha segunda e querida família,

Claudete e Flávio Sehnem, meu cunhadinho preferido Ronan Sehnem,
Théa Sehnem e Eduardo Marquardt, por todo apoio, carinho e incentivo
que sempre me deram e por todos os momentos de alegria compartilhados.

Cota e Tom "Gressler",

Meus amados bichinhos de estimação, que me proporcionam
tanta alegria quando estou no sul!!!

Companhias de ônibus, rotas Sul ↔ Sudeste e invenção do telefone,

Pelas viagens seguras (ainda bem!!), embora longas e cansativas demais!

Sem o telefone não ia dar pra agüentar a saudade!!!!

Rio Grande do Sul,

Tchê, minha querida terra natal!!!

Natureza,

Que é maravilhosa, sempre despertando meu interesse e me dando
imenso prazer de apreciar e estudar sua diversidade e exuberância.

Deus,

Que sempre esteve comigo e me deu força, inclusive para superar
obstáculos e saudades na realização deste trabalho.

ÍNDICE

Resumo	1
Abstract	3
Introdução Geral	5
Referências bibliográficas.....	10
Capítulo 1 – Fenologia reprodutiva de Myrtaceae em floresta atlântica: fatores climáticos, previsibilidade e variações interespecíficas	17
Abstract.....	19
Resumo.....	20
Introdução.....	21
Material e métodos.....	22
Resultados.....	26
Discussão.....	29
Referências bibliográficas.....	31
Figuras.....	35
Tabelas.....	39
Capítulo 2 – Limitações filogenéticas e ecológicas na floração e frutificação de Myrtaceae em floresta atlântica no Brasil	45
Abstract.....	47
Resumo.....	48
Introdução.....	49
Material e métodos.....	50
Resultados.....	54
Discussão.....	55
Referências bibliográficas.....	57
Figuras.....	62
Tabelas.....	68
Considerações Finais	76
Apêndice	77

Resumo

(Floração e frutificação em Myrtaceae de floresta atlântica: limitações ecológicas e filogenéticas).

São poucos os estudos que abordam a floração e frutificação em espécies filogeneticamente relacionadas. Myrtaceae é uma das famílias de plantas mais abundantes nas matas brasileiras, em especial na floresta pluvial atlântica. O presente estudo teve como objetivos principais: 1) analisar a fenologia reprodutiva de 38 espécies de Myrtaceae, verificando os padrões fenológicos, relação com os fatores climáticos e previsibilidade das fenofases; e 2) avaliar as teorias propostas para explicar a fenologia de espécies aparentadas e a relação entre a fenologia e o tamanho do fruto. O estudo foi desenvolvido em área de floresta atlântica no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela (24°14'08"S e 48°04'42"W), município de Sete Barras, estado de São Paulo, Brasil. As fenofases botão, antese, fruto imaturo e maduro foram observadas mensalmente durante seis anos não-consecutivos (abril/1994 a março/1997 e abril/1999 a março/2002) em 285 indivíduos. As maiores porcentagens de indivíduos e espécies apresentando botões e flores abertas ocorreram sempre na estação mais quente e chuvosa (outubro a março), e produzindo frutos imaturos e maduros principalmente ao longo da estação menos quente e úmida (abril a setembro). As correlações de Spearman foram significativas entre a floração e o comprimento do dia e a temperatura, e correlações significativas foram raras entre a frutificação e o clima. A análise estatística circular mostrou que as datas de início e pico das fenofases reprodutivas em Myrtaceae foram sazonais para a maioria dos anos estudados. Todas as fenofases apresentaram valores altos de previsibilidade de ocorrência. Para testar a influência da filogenia nas fenofases reprodutivas, foram feitas diversas análises (incluindo análise de correspondência, de agrupamento, e reamostragem) chamadas em conjunto de “análise de restrição filogenética”. Os resultados da análise de restrição filogenética demonstraram que a filogenia limita a época de floração de Myrtaceae e que há gêneros em que a influência da filogenia é mais forte na fenologia reprodutiva (*Gomidesia* e *Marlierea*). Para testar se espécies com frutos maiores possuem períodos de desenvolvimento mais longos e florescem mais cedo na estação do que espécies com frutos pequenos, foram feitas a análise de contrastes independentes e o teste de sinal pareado, respectivamente. As espécies com frutos maiores apresentaram períodos de desenvolvimento significativamente mais longos e floresceram mais cedo na estação do que espécies com frutos pequenos. Os resultados deste estudo confirmaram a forte influência de Myrtaceae no padrão fenológico da comunidade. Myrtaceae apresentou floração sazonal relacionada com a temperatura e o comprimento do dia, e frutificação pouco sazonal e pouco relacionada a fatores abióticos, como observado para árvores de floresta pluvial atlântica. A

alta previsibilidade das fenofases confirmou a importância da família como recurso para a fauna. Além disso, os resultados sugeriram que os padrões fenológicos de floração da família Myrtaceae são limitados pela filogenia e os padrões fenológicos de frutificação são mais bem explicados por diferenças na morfologia do fruto e períodos de desenvolvimento do mesmo.

Palavras-chave – fatores climáticos, filogenia, floração, floresta atlântica, frutificação, Myrtaceae, previsibilidade, tamanho do fruto.

Abstract

(Flowering and fruiting in Myrtaceae of Atlantic forest: ecological and phylogenetic constraints).

There are few studies approaching flower and fruit patterns among phylogenetically related species. Myrtaceae is one of the most abundant plant families in the Brazilian forests, especially in the Atlantic Rain Forest. The present study had the main objectives: 1) to analyze the reproductive phenology of 38 Myrtaceae species, checking the phenological patterns, the relationship with the climatic factors and the predictability of the phenophases; and 2) to evaluate the proposed theories to explain the phenology of related species and the relation between phenology and fruit size. The study was carried out in an Atlantic forest area at Parque Estadual Intervales, Base Saibadela (24°14'08"S and 48°04'42"W), municipality of Sete Barras, São Paulo State, Brazil. The phenophases bud flower, open flowers, unripe and ripe fruits were observed monthly for six non-consecutive years (April/1994 to March/1997 and April/1999 to March/2002) in 285 individuals. The largest percentages of individuals and species presenting buds and open flowers always occurred during the wetter and hotter season (October to March), and unripe and ripe fruits were produced mainly over the less humid and colder season (April to September). The Spearman' correlations were significant between flowering and the day length and the temperature, and significant correlations were rare between fruiting and climate. The circular statistical analysis showed that the first date and peak date of the reproductive phenophases in Myrtaceae were seasonal for most of the years. All the phenophases showed high predictability scores. To test the phylogenetic influence in the reproductive phenophases, several analysis were made (including correspondence analysis, cluster analysis and resampling) all together named "phylogenetic constraint analysis". The results of the phylogenetic constraint analysis demonstrated that the phylogeny limits the flowering time of Myrtaceae and that there are genera where the phylogenetic influence is stronger in the reproductive phenology (*Gomidesia* e *Marlierea*). To test if species with larger fruits have longer development periods and flower early in the season than species with smaller fruits, the independent contrasts analysis and the paired signal test were performed, respectively. Species with larger fruits presented significantly longer development periods and flower early in the season than species with smaller fruits. The results of this study confirmed the strong influence of Myrtaceae in the community phenological patterns. Myrtaceae presented a very seasonal flowering, related to temperature and day length, and a low seasonal fruiting, not correlated to climatic variables, as observed for Atlantic rain forest trees. The high predictability highlights the importance of Myrtaceae as a reliable food resource. Furthermore, the results

suggested that the flowering patterns of Myrtaceae are limited by the phylogeny, and the fruiting phenological patterns are best explained by differences in fruit morphology and period of fruit development.

Key-words – Atlantic forest, climatic factors, flowering, fruiting, fruit size, Myrtaceae, phylogeny, predictability.

Introdução Geral

Fenologia

A fenologia estuda a época de ocorrência de eventos biológicos cíclicos (Lieth 1974). Nas plantas, os eventos fenológicos incluem a floração, a frutificação, o brotamento e a germinação. A época de ocorrência desses eventos e a forma como ocorrem podem ser críticos para a sobrevivência e o sucesso reprodutivo das plantas (Rathcke & Lacey 1985, Sakai 2001).

Devido à importância e complexidade da fenologia, muitos estudos nessa área foram conduzidos sob pontos de vista e métodos diferentes, principalmente na região temperada (revisados por Rathcke & Lacey 1985, Primack 1987, van Schaik *et al.* 1993). A maioria dos estudos fenológicos enfoca as épocas de ocorrência ou sazonalidade da fenologia em nível de comunidade, comumente relacionando a fenologia aos fatores abióticos (Newstrom *et al.* 1994a, b, Sakai 2001, Morellato 2003). Embora a reprodução nas plantas seja constituída de três fases, cada uma associada com uma ampla literatura (flores e polinização, frutos e dispersão de sementes, e sementes e estabelecimento de plântulas) a maioria dos estudos mais especializados consideram apenas uma fase da reprodução (Primack 1987).

Os eventos fenológicos nas plantas podem ser afetados por diversos fatores, sendo estes classificados como próximos ou finais (Rathcke & Lacey 1985). Os fatores próximos incluem principalmente eventos ambientais de curta duração que podem estimular a ocorrência das fenofases, enquanto os fatores finais incluem as forças evolutivas que determinam os padrões fenológicos. No ambiente circundante, mudanças no nível de água reservada pelas plantas (Reich & Borchert 1984, Borchert 1994, mas veja Wright & Cornejo 1990, Wright 1991), variações sazonais na precipitação (Opler *et al.* 1976, Alencar 1979, Morellato *et al.* 1989), mudanças na temperatura (Ashton *et al.* 1988, Williams-Linera 1997), comprimento do dia (Tallak Nilsen & Huller 1981, van Schaik 1986, Morellato *et al.* 2000, Rivera *et al.* 2002) e irradiação solar (Wright & van Schaik 1994), eventos climáticos esporádicos (Sakai *et al.* 1999), e a quantidade de nutrientes disponíveis no solo (Zagt 1997) têm sido mencionados como fatores próximos que acionam eventos fenológicos em plantas tropicais.

Em contraste, fatores bióticos, como a competição por polinizadores ou atração do polinizador (Janzen 1967, Mosquin 1971, Gentry 1974, Stiles 1975, Augspurger 1981, Appanah 1985, Murray *et al.* 1987, Sakai *et al.* 1999), a competição por dispersores de sementes (Snow 1965, Wheelwright 1985), e o escape da herbivoria (Marquis 1988, Aide 1993, van Schaik *et al.* 1993, Coley & Barone 1996) têm sido interpretados como fatores finais responsáveis por padrões fenológicos em espécies tropicais.

Segundo van Schaik *et al.* (1993), a época de ocorrência de um evento fenológico estaria mais associada às variáveis ambientais, enquanto a amplitude ou intensidade de resposta estaria mais relacionada aos fatores bióticos. Além dos fatores ambientais e bióticos, ritmos endógenos e respostas a mudanças no ambiente podem sincronizar ou iniciar a atividade das plantas (Wright 1991).

Por outro lado, a fenologia das plantas pode afetar grandemente os animais que utilizam folhas novas, flores e frutos maduros e imaturos por meio de variações temporais na disponibilidade dos recursos nas plantas (van Schaik *et al.* 1993). A influência da fenologia nas interações entre polinizadores de flores e dispersores de sementes, é um dos parâmetros mais importantes na avaliação da integridade das interações bióticas, especialmente em sistemas ameaçados, e está entre as pesquisas prioritárias para a conservação de sistemas naturais (Bawa *et al.* 1993, Bawa 1995).

Uma das teorias que explicam a influência de fatores bióticos nos padrões de floração e frutificação que mais tem recebido a atenção dos pesquisadores é a do escape da competição por polinizadores e dispersores de sementes (Levin & Anderson 1970). Segundo essa teoria, quando espécies simpátricas compartilham os polinizadores ou dispersores, a seleção favorece épocas segregadas de floração e frutificação, minimizando a sobreposição interespecífica e conseqüentemente a competição pelos vetores animais de pólen e sementes (Snow 1965, Smythe 1970, Frankie *et al.* 1974, Stiles 1977, Wheelwright 1985, Kochmer & Handel 1986, Asthon *et al.* 1988, Wright & Calderón 1995). Nas florestas tropicais, em especial, os vetores de pólen são importantes pois ocorre uma alta porcentagem de espécies auto-incompatíveis ou dióicas que, portanto, necessitam de polinização cruzada (Bawa *et al.* 1985), e espécies polinizadas pelo vento são raras (Frankie *et al.* 1974, Bawa 1990).

Finalmente, a despeito dos fatores próximos e finais, alguns estudos têm sugerido que a fenologia de plantas é principalmente limitada pela afiliação filogenética ou forma de vida (Kochmer & Handel 1986, Wright & Calderón 1995). Essa teoria suporta a idéia de que restrições filogenéticas são mais fortes que a pressão seletiva local, assim, membros de um mesmo taxa possuiriam padrões fenológicos similares, ocorrendo na mesma época do ano (Kochmer & Handel 1986, Feinsinger 1987, Herrera 1992, Jordano 1995). A história de vida, limitações ecológicas e a sazonalidade climática imporiam restrições subseqüentes ao comportamento fenológico (Smith-Ramirez & Armesto 1994). São poucos os trabalhos que abordam a floração e a frutificação dentro de espécies filogeneticamente relacionadas, em uma mesma comunidade (Fleming 1985, Wheelwright 1985, Smith-Ramirez *et al.* 1998). Esse tipo de trabalho permite avaliar o potencial das interações ecológicas e sazonalidade climática como forças seletivas, em relação às restrições filogenéticas impostas à fenologia (Jordano 1995).

Myrtaceae

A família de plantas Myrtaceae compreende 150 gêneros e aproximadamente 3.600 espécies (Cronquist 1981), das quais cerca de 1.000 ocorrem no Brasil (Landrum & Kawasaki, 1997). As mirtáceas se distribuem por todos os continentes, à exceção da Antártica, mas com nítida predominância nas regiões tropicais e subtropicais do mundo (Marchiori & Sobral 1997), possuindo dois grandes centros de dispersão: nas Américas e na Austrália (Joly 1998). Na taxonomia de Myrtaceae distinguem-se as subfamílias ou tribos Myrtoideae e Leptospermoideae (Cronquist 1981), sendo que todas as espécies brasileiras incluem-se na primeira subfamília (Landrum & Kawasaki 1997, Marchiori & Sobral 1997). Recentemente, Wilson *et al.* (2005) discutiram as relações filogenéticas em Myrtaceae propondo uma nova classificação intrafamiliar, reconhecendo duas subfamílias, Myrtoideae e Psiloxylloideae, sendo que os gêneros brasileiros mantiveram-se na subfamília Myrtoideae. Com mais de uma centena de espécies ocorrentes no Brasil, destacam-se os gêneros *Eugenia*, *Myrcia* e *Calyptrocalyx*, sendo que o restante dos gêneros possui menos de 60 espécies brasileiras. Sob o ponto de vista florístico, os gêneros de mirtáceas brasileiras são tipicamente neotropicais, com exceção de *Eugenia*, que apresenta distribuição pantropical (Marchiori & Sobral 1997).

No Brasil, a família Myrtaceae é reconhecida pelas seguintes características: árvores ou arbustos; folhas inteiras, simples, opostas, estipuladas, geralmente com nervura marginal, glândulas oleíferas translúcidas no limbo; flores hermafroditas brancas (raramente rosas, vermelhas ou púrpuras) com 4-5 pétalas livres, cálice geralmente de 4-5 lobos; muitos estames (raramente poucos), ovário ínfero, frutos do tipo baga com uma ou mais sementes (Barroso 1991, Landrum & Kawasaki 1997). Porém, há várias exceções para essas generalidades morfológicas (Schmid 1980, Marchiori & Sobral 1997). McVaugh (1968) citou que as espécies americanas de Myrtaceae assemelham-se muito no aspecto da maioria dos caracteres, tornando-se muito difícil e tedioso o trabalho de identificá-las e classificá-las. Assim, os caracteres crípticos muitas vezes utilizados para o diagnóstico taxonômico e a dificuldade no entendimento dos limites entre os vários gêneros complicam os estudos com mirtáceas (Landrum & Kawasaki 1997).

Diversos estudos têm relatado a importância de Myrtaceae na estrutura das florestas brasileiras, em especial na floresta atlântica, onde costuma ser uma das famílias lenhosas dominantes (Reitz *et al.* 1978, Mori *et al.* 1983, Peixoto & Gentry 1990, Leitão-Filho 1993, Barroso & Perón 1994, Sanchez *et al.* 1999, Tabarelli & Mantovani 1999, Sztutman & Rodrigues 2002, Guilherme *et al.* 2004). Numa revisão de 63 levantamentos florísticos realizados em floresta atlântica, em 98% a família Myrtaceae foi amostrada, sendo a terceira família de arbóreas mais amostrada, após Lauraceae e Euphorbiaceae (Siqueira 1994).

Apesar de sua importância na estrutura das florestas, estudos de cunho ecológico abordando especificamente as Myrtaceae brasileiras são ainda escassos, como foi demonstrado na revisão sobre a biologia reprodutiva de Myrtoideae feita por Nic Lughadha & Proença (1996). Pouco se conhece da fenologia de Myrtaceae no Brasil e em outras partes do mundo, a maioria das informações é sobre a floração, advinda de estudos taxonômicos ou fenológicos em nível de comunidade, que incluem algumas espécies de Myrtaceae (Nic Lughadha & Proença 1996). A polinização por abelhas na qual o pólen aparece como recurso principal parece ser o sistema de polinização predominante (Nic Lughadha & Proença 1996), sendo que estudos detalhados sobre a polinização no Brasil têm sido feitos apenas recentemente e para poucas espécies (Proença 1992, Proença & Gibbs 1994, Torezan-Silingardi & Del-Claro 1998, Maués & Couturier 2002, Torezan-Silingardi & Oliveira 2004). O primeiro estudo compreensivo analisando os padrões de dispersão de sementes na família Myrtaceae foi publicado recentemente por Pizo (2001), que levantou os dispersores e analisou os modos de dispersão entre as espécies de Myrtaceae de floresta atlântica brasileira. O tamanho do fruto foi importante para separar espécies de Myrtaceae dispersas por aves daquelas dispersas por mamíferos, com frutos dispersos por mamíferos sendo maiores do que aqueles dispersos por aves (Pizo 2001).

Floresta Atlântica

A floresta atlântica abriga uma das mais altas diversidades biológicas nos trópicos (Martins 1991), com alta ocorrência de espécies endêmicas (Myers *et al.* 2000), sendo considerada um dos biomas mais ricos e ameaçados do planeta.

Quando os navegadores europeus chegaram ao Brasil, em 1500, a floresta atlântica se estendia por uma faixa contínua de 4.000 km ao longo de quase toda a costa litorânea brasileira, do Rio Grande do Sul ao Rio Grande do Norte, cobrindo aproximadamente 1,2 milhões de km² (SOS Mata Atlântica 1998, Myers *et al.* 2000), área correspondente a 12% do território nacional. Ela formava, juntamente com a floresta amazônica, o conjunto das duas maiores e mais importantes florestas do continente (SOS Mata Atlântica 2005).

Após 500 anos de utilização ininterrupta, a floresta atlântica encontra-se muito reduzida e alterada em praticamente toda a sua extensão, restando apenas 5-8% de matas preservadas de sua extensão original (Mori 1988, Morellato & Haddad 2000). A floresta está presente tanto na região litorânea quanto nos planaltos e serras do interior, ao longo de toda a costa brasileira, com largura que varia entre pequenas faixas e grandes extensões, atingindo em média 200 km de largura (Dean 1996). A parcela mais representativa e preservada do que restou encontra-se nas regiões Sul e Sudeste do Brasil, onde o relevo de escarpas íngremes das Serras do Mar, Geral e da Mantiqueira

dificulta o acesso e a devastação (Leitão-Filho 1993). Além desses remanescentes, restaram ilhas de mata isoladas no planalto e na região Nordeste, que abrigam espécies importantíssimas e que não dispõem de área suficiente para conservá-las, sendo necessária a recomposição dos corredores biológicos (SOS Mata Atlântica 2005).

Apesar de toda a devastação, a floresta atlântica ainda abriga um dos mais importantes conjuntos de espécies vegetais e animais do planeta. Essa condição é resultado, entre outras razões, da distribuição norte-sul dessa floresta, que ocasiona uma grande variabilidade ambiental (altitude, pluviosidade, temperatura, iluminação, fertilidade dos solos, relevo e nichos, entre outros), e conseqüentemente aumenta a diversificação de espécies (SOS Mata Atlântica 2005). Assim, ao longo de toda a sua extensão, a floresta atlântica apresenta uma variedade de formações, engloba um diversificado conjunto de ecossistemas florestais com estruturas e composições florísticas bastante diferenciadas, acompanhando as características climáticas da vasta região onde ocorre, tendo como elemento comum a exposição aos ventos úmidos que sopram do oceano (Dean 1996).

O conhecimento atual sobre a flora e a fauna da floresta atlântica ainda é pouco diante da biodiversidade e complexidade desse bioma, e sobretudo devido ao fato de estar extremamente ameaçado. Assim, é muito importante a implantação de projetos visando o conhecimento da diversidade e dos processos ecológicos na floresta, para posteriormente estabelecer planos de preservação e manejo. Em especial, a preservação das espécies endêmicas da floresta atlântica é extremamente preocupante face à situação atual de devastação, merecendo maior atenção para garantir a sobrevivência das espécies.

Objetivos deste estudo

Dentro do contexto apresentado, este estudo analisou a floração e a frutificação de 38 espécies simpátricas de Myrtaceae ocorrentes em floresta atlântica no sul do estado de São Paulo, Brasil, utilizando um período de seis anos não-consecutivos de observações, com os seguintes objetivos gerais: 1) verificar os padrões fenológicos da família e das espécies; e 2) avaliar as teorias propostas para explicar o comportamento fenológico de espécies taxonomicamente relacionadas.

Até onde é sabido, em floresta neotropical, trata-se do primeiro estudo desse cunho envolvendo um grande número de espécies de uma mesma família e um longo período de observações fenológicas. Apenas San Martín-Gajardo & Morellato (2003) estudaram a fenologia reprodutiva e avaliaram a restrição filogenética em sete espécies de Rubiaceae de floresta atlântica em Ubatuba, São Paulo. Smith-Ramirez *et al.* (1998) abordaram aspectos similares aos do presente estudo para mirtáceas de floresta temperada no Chile, porém com um número bem mais restrito de espécies (12) e por apenas dois anos, e apontaram a existência de limitação filogenética para a

floração. A influência do volume e tempo de maturação dos frutos na época de floração de 51 espécies de *Eucalyptus* (Myrtaceae) foi estudada por Keatley & Hudson (1998) na Austrália, sendo que o volume de fruto se correlacionou com a época de floração e o tempo de maturação.

O primeiro capítulo desta dissertação buscou responder se o padrão de ocorrência das fenofases em Myrtaceae é sazonal e se esse padrão é semelhante ao da comunidade arbórea do local de estudo, verificar qual a relação entre a fenologia e as variáveis climáticas e também determinar a previsibilidade de ocorrência das fenofases reprodutivas nas espécies da família. No segundo capítulo, foi testada a influência de fatores filogenéticos e ecológicos no comportamento fenológico reprodutivo de Myrtaceae, buscando responder se há limitação da filogenia em nível de família e gênero e se o tamanho do fruto influencia a época de ocorrência das fenofases.

Referências bibliográficas

- AIDE, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74: 455-466.
- ALENCAR, J. C., ALMEIDA, R. A. & FERNANDES, N. P. 1979. Fenologia de espécies arbóreas em floresta tropical úmida de terra-firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9 (1): 163-198.
- APPANAH, S. 1985. General flowering in the climax rain forests of south-east Asia. *Journal of Tropical Ecology* 1: 225-240.
- ASTHON, P. S., GIVNISH, T. J. & APPANAH, S. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist* 132 (1): 44-66.
- 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.
- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- BAWA, K. S. 1995. Pollination, seed dispersal and diversification of Angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 10 (8): 311-312.
- BAWA, K. S., GANESHAIAH, K. N. & SHAANKER, R. U. 1993. Pollination biology in tropics. *Current Science* 65 (3): 191-192.
- 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.

- BARROSO, G. M. 1991. Sistemática de angiospermas do Brasil. Impr. Univ. UFV, Viçosa, v. 2.
- BARROSO, G. M. & PERÓN, V. 1994. Myrtaceae. *In*: Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Nova Friburgo, RJ. Aspectos florísticos das espécies vasculares (M. P. M. Lima & R. R. Guedes-Bruni, eds.), Rio de Janeiro, vol. 1, p. 261-302.
- BORCHERT, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- COLEY, P. D. & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- DEAN, W. 1996. A Ferro e Fogo: A história e a devastação da Mata Atlântica Brasileira. São Paulo, Companhia das Letras, p. 334-380.
- FEINSINGER, P. 1987. Effects of plants species on each other's pollination – is community structure influenced? *Tree* 2: 123-126.
- FLEMING, T. H. 1985. Coexistence of 5 sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66 (3): 688-700.
- 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.
- 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.
- HERRERA, C. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73: 1832-1841.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- JOLY, A. B. 1998. Botânica: introdução à taxonomia vegetal. Companhia Editora Nacional, São Paulo.
- JORDANO, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers – a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145: 163-191.
- KEATLEY, M. R. & HUDSON, I. L. 1998. The influence of fruit and bud volumes on eucalypt flowering – an exploratory analysis. *Australian Journal of Botany* 46 (2): 281-304.

- KOCHMER, J. P. & HANDEL, S. N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56 (4): 303-325.
- LANDRUM, L. R. & KAWASAKI, M. L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49 (4): 508-536.
- LEITÃO-FILHO, H. F. (coordenador) 1993. *Ecologia da Mata Atlântica de Cubatão (São Paulo)*. Editora Unesp da Fundação para o Desenvolvimento da Universidade Estadual Paulista, São Paulo, e Editora da Universidade de Campinas, Campinas.
- LEVIN, D. A. & ANDERSON, W. W. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104 (939): 455-467.
- LIETH, H. 1974. Introduction to phenology and modelling of seasonality. *In: Phenology and seasonality modelling* (H. Lieth, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p. 3-19.
- MARCHIORI, J. N. C. & SOBRAL, M. 1997. *Dendrologia das angiospermas – Myrtales*. Editora da UFSM, Santa Maria.
- MARQUIS, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum* – causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.
- MARTINS, F. R. 1991. *Estrutura de uma floresta mesófila*. Editora da Unicamp, Campinas, 246 p.
- MAUÉS, M. M. & COUTURIER, G. 2002. Biologia floral e fenologia reprodutiva do camu-camu (*Myrciaria dubia* (H.B.K.) McVaugh, Myrtaceae) no Estado Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25 (4): 441-448.
- MC VAUGH, R. 1968. The genera of American Myrtaceae – an interim report. *Taxon* 17: 354-418.
- MORELLATO, L. P. C. 2003. South America. *In: Phenology – an integrative environmental science* (M. D. Schwartz, ed.), Kluwer Academic Publishers, Holanda, p. 75-92.
- MORELLATO, L. P. C. & HADAD, 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, Jundiá, 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, p. 428-454.

- 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.
- MOSQUIN, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for evolution of flowering time. *Oikos* 22 (3): 398-402.
- MURRAY, K. G., FEINSINGER, P., BUSBY, W. H., LINHART, Y. B., BEACH, J. H. & KINSMAN, S. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology* 68: 1283-1293.
- 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. 1994a. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- NEWSTROM, L. E., FRANKIE, G. W., BAKER, H. G. & COLWELL, R. K. 1994b. Diversity of long-term flowering patterns. *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, p. 142-160.
- 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.
- 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.
- 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.
- PIZO, M. A. 2001. The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. *In: Seed dispersal and frugivory – ecology, evolution and conservation.* (D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti, eds.). CABI Publishing, Oxon, p. 129-143.
- PRIMACK, R. B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 409-430.
- PROENÇA, C. 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.
- 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.
- REITZ, R., KLEIN, R. M. & REIS, A. 1978. Projeto Madeira de Santa Catarina. *Sellowia*, p. 28-30.
- RIVERA, G., ELLIOT, S., CALDAS, L. S., NICOLOSSI, G., CORADIN, V. T. R. & BORCHERT, R. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* 16: 445-456.
- 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.
- 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 vegetação ripária na mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP., Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22 (1): 31-42.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, L. P. C. 2003. 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.
- SCHMID, R. 1980. Comparative anatomy and morphology of *Psiloxylon* and *Heteropyxis*, and the subfamilial and tribal classification of Myrtaceae. *Taxon* 29: 559-595.
- SIQUEIRA, M. F. 1994. Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários. Dissertação de Mestrado, Unicamp, Campinas.
- SMITH-RAMIREZ, C. & ARMESTO, J. J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rain-forest of Chiloé, Chile – ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82 (2): 353-365.
- 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.
- 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.
- SOS MATA ATLÂNTICA. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da mata atlântica no período de 1990-1995. SOS Mata Atlântica, São Paulo.
- SOS MATA ATLÂNTICA. 2005. Site: <http://www.sosmataatlantica.org.br>

- STILES, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- STILES, F. G. 1977. Coadapted competitors – flowering seasons of hummingbird- pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198 (4322): 1177-1178.
- SZTUTMAN, M. & RODRIGUES, R. R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera-Açu, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25 (2): 161-176.
- 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.
- TALLAK NILSEN, E. & MULLER, W. H. 1981. Phenology of the drought-deciduous shrub *Lotus scoparius*: climatic controls and adaptive significance. *Ecological Monographs* 51: 323-341.
- TORENZAN-SILINGARDI, H. M. & DEL-CLARO, K. 1998. Behavior of visitors and reproductive biology of *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae) in cerrado vegetation. *Ciência e Cultura* 50 (4): 281-284.
- TORENZAN-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, Austria) 44 (1): 23-43.
- VAN SCHAIK, C. P. 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 2: 327-347.
- 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.
- 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.
- WHILLIAMS-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.
- WILSON, P. G., O'BRIEN, M. M., HESLEWOOD, M. M. & QUINN, C. J. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a *matK* phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 251 (1): 3-19.
- WRIGHT, S. J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology* 72: 1643-1657.
- 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 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.
- ZAGT, R. J. 1997. Pre-dispersal and early post-dispersal demography, and reproductive litter production in the tropical tree *Dicymbe altsonii* in Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 13: 511-526.

CAPÍTULO 1

Fenologia reprodutiva de Myrtaceae em floresta atlântica: fatores climáticos, previsibilidade e variações interespecíficas

Fenologia reprodutiva de Myrtaceae em floresta atlântica: fatores climáticos, previsibilidade e variações interespecíficas¹

ELIANA GRESSLER²

Título resumido: Fenologia reprodutiva de Myrtaceae em floresta atlântica

δ Artigo seguindo as normas da Revista Brasileira de Botânica.

¹ Parte da Dissertação de Mestrado de E. Gressler.

² Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia de Plantas e Dispersão de Sementes, Universidade Estadual Paulista, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil.

ABSTRACT – (Reproductive phenology of Myrtaceae in Atlantic forest: climatic factors, predictability and interspecific variations). The objective of this study was to analyze the reproductive phenology of 38 Myrtaceae species in Atlantic forest, aiming to answer the questions: 1) How is the Myrtaceae reproductive phenological pattern? Is the pattern similar among years? Does it reflect the local community phenological pattern? 2) Is the Myrtaceae phenology related to climate? 3) How is the relative contribution of each species to the family phenological pattern? and 4) Is the Myrtaceae phenology predictable? The study was carried out at Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, municipality of Sete Barras, São Paulo State, Brazil. The phenophases bud flower, open flowers, unripe and ripe fruits were observed monthly for six non-consecutive years (April/1994 to March/1997 and April/1999 to March/2002) in 285 individuals. The largest percentages of individuals and species presenting buds and open flowers always occurred during the wetter and hotter season (October to March), mainly between November and February; unripe and ripe fruits were produced mainly over the less humid and colder season (April to September). The Spearman' correlations between the phenology and the climatic variables (temperature, rainfall and day length) were significant for bud and open flowers and the day length and the temperature of the same month of phenological observation. Significant correlations were rare between fruiting and climate. The circular statistical analysis showed that the first date and peak date of the reproductive phenophases in Myrtaceae were seasonal for most of the years. The species' contribution to the family phenological pattern differed in each month and in its duration. All the phenophases showed high predictability scores. The results confirmed the strong influence of Myrtaceae in the community phenological patterns. Myrtaceae presented a very seasonal flowering, related to temperature and day length, and a low seasonal fruiting, not correlated to climatic variables, as observed for Atlantic rain forest trees. The high predictability highlights the importance of Myrtaceae as a reliable food resource and suggests the existence of phylogenetic constraints on the reproductive phenology.

Key-words – Atlantic forest, flowering, fruiting, Myrtaceae, predictability, seasonality.

RESUMO – (Fenologia reprodutiva de Myrtaceae em floresta atlântica: fatores climáticos, previsibilidade e variações interespecíficas). O objetivo deste estudo foi analisar a fenologia reprodutiva de 38 espécies da família Myrtaceae ocorrentes em floresta atlântica, respondendo as questões: 1) Qual o padrão fenológico reprodutivo da família Myrtaceae? Ele é constante entre anos? É similar ao da comunidade local? 2) A fenologia de Myrtaceae está relacionada a fatores climáticos? 3) Como varia a contribuição relativa das espécies para o padrão fenológico da família? e 4) Qual a previsibilidade de ocorrência das fenofases reprodutivas nas espécies da família? O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, município de Sete Barras, estado de São Paulo, Brasil. As fenofases botão, antese, fruto imaturo e maduro foram observadas mensalmente durante seis anos não-consecutivos (abril/1994 a março/1997 e abril/1999 a março/2002) em 285 indivíduos. As maiores porcentagens de indivíduos e espécies apresentando botões e flores abertas ocorreram sempre na estação mais quente e chuvosa (outubro a março), principalmente entre os meses de novembro e fevereiro, e produzindo frutos imaturos e maduros principalmente ao longo da estação menos quente e úmida (abril a setembro). As correlações de Spearman entre a fenologia e as variáveis climáticas (temperatura média, precipitação e comprimento do dia) foram significativas para botão e antese e o comprimento do dia e a temperatura do mesmo mês de observação fenológica. Correlações significativas foram raras entre a frutificação e o clima. A análise estatística circular mostrou que as datas de início e pico das fenofases reprodutivas em Myrtaceae foram sazonais para a maioria dos anos estudados. A contribuição relativa das espécies para o padrão fenológico da família diferiu em cada mês e em sua duração. Todas as fenofases apresentaram valores altos de previsibilidade de ocorrência. Os resultados confirmaram a forte influência de Myrtaceae no padrão fenológico da comunidade. Myrtaceae apresentou floração sazonal relacionada com a temperatura e comprimento do dia, e frutificação pouco sazonal e pouco relacionada a fatores abióticos, como observado para árvores de floresta pluvial atlântica. A alta previsibilidade das fenofases confirmou a importância da família como recurso para a fauna e sugere a existência de restrições filogenéticas na fenologia.

Palavras-chave – floração, floresta atlântica, frutificação, Myrtaceae, previsibilidade, sazonalidade.

Introdução

Uma das áreas da ecologia de plantas que mais tem recebido a atenção dos pesquisadores nos últimos anos é a fenologia, que investiga a periodicidade ou época de ocorrência de eventos biológicos repetitivos e sua relação com o clima e fatores bióticos (Lieth 1974). Nas florestas tropicais, não somente condições ambientais, como a temperatura e a umidade, mas também fatores bióticos que incluem interações com outros organismos como polinizadores, dispersores de sementes e herbívoros, podem ser agentes seletivos da fenologia das plantas (Rathcke & Lacey 1985, Morellato *et al.* 2000, Sakai 2001).

O conhecimento dos padrões temporais de fenômenos biológicos cíclicos e sua previsibilidade ao longo do tempo é de grande interesse ecológico pois permite prever a época em que os recursos (como folhas, flores, frutos e sementes) estariam disponíveis para os animais na comunidade (Colwell 1974). Colwell (1974) definiu a previsibilidade como um parâmetro para descrever o padrão temporal de fenômenos periódicos, admitindo que um fenômeno é previsível quando o padrão de ocorrência se repete em determinadas épocas ou se mantém constante ao longo do tempo. Em florestas tropicais úmidas, com alta diversidade de espécies e sob clima pouco sazonal, a previsibilidade na oferta de recursos é considerada baixa (Bawa *et al.* 2003), embora padrões sazonais tenham sido detectados em alguns estudos (Morellato *et al.* 2000). Entretanto, a definição de previsibilidade depende de observações fenológicas de longo prazo (Colwell 1974), ainda raras em vegetações tropicais (Morellato 2003).

A família Myrtaceae é uma das mais importantes na estrutura das florestas brasileiras, em especial na floresta pluvial atlântica, onde costuma ser a família de plantas dominante (Mori *et al.* 1983, Peixoto & Gentry 1990, Sanchez *et al.* 1999, Tabarelli & Mantovani 1999, Sztutman & Rodrigues 2002, Guilherme *et al.* 2004, entre outros estudos). A América do Sul é um dos principais centros de dispersão da família Myrtaceae (Marchiori & Sobral 1997). Suas flores bissexuais e geralmente brancas são polinizadas principalmente por abelhas (Nic Lughadha & Proença 1996) e os frutos carnosos são procurados por diversas espécies de frugívoros (Pizo 2001), sendo um recurso importante para a manutenção dos animais na floresta atlântica. Apesar da importância de Myrtaceae na estrutura da floresta atlântica, há poucos estudos sobre os ritmos de reprodução de suas espécies assim como para outros tipos de florestas brasileiras. A maioria das informações sobre floração provém, predominantemente, de estudos em nível de comunidade que incluem algumas espécies (Nic Lughadha & Proença 1996, Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000). Como consequência da intensa degradação da floresta atlântica, algumas espécies de Myrtaceae endêmicas desse bioma estão desaparecendo antes que se possa conhecer a sua biologia (Landrum & Kawasaki 1997).

Este estudo teve como objetivo analisar os padrões fenológicos reprodutivos da família Myrtaceae em floresta atlântica no sul do estado de São Paulo (Base Saibadela, Parque Estadual Intervales) respondendo às seguintes questões: 1) Qual o padrão fenológico reprodutivo da família Myrtaceae? Ele é constante entre anos? Por ser a família de plantas dominante na flora local (Guilherme *et al.* 2004, Zipparro *et al.* 2005) espera-se que esta seja fundamental na definição do padrão fenológico observado para a comunidade, apresentando os padrões sazonal e pouco sazonal de floração e frutificação, respectivamente, já verificados para a comunidade arbórea na área de estudo (Zipparro 2004) e para floresta atlântica em geral (Morellato *et al.* 2000); 2) A fenologia de Myrtaceae está relacionada a fatores climáticos? Espera-se que a família apresente floração sazonal relacionada ao comprimento do dia e à temperatura, e que a frutificação seja pouco sazonal e fracamente relacionada a fatores climáticos, como observado para a comunidade arbórea de floresta atlântica (Morellato *et al.* 2000); 3) Como varia a contribuição relativa das espécies para o padrão fenológico da família? Em uma família tão diversificada, é esperada uma contribuição equitativa das espécies no padrão fenológico da família; 4) Qual a previsibilidade de ocorrência das fenofases reprodutivas nas espécies da família? Devido à importância da família na estrutura da comunidade e para a fauna, especialmente de frugívoros (Pizo 2001), espera-se uma previsibilidade alta na oferta de flores e frutos, com pouca variação entre anos.

Material e métodos

Área de estudo – Este estudo foi conduzido numa área de floresta atlântica localizada no Parque Estadual Intervales (PEI), Base de Vigilância Saibadela (24°14'08"S e 48°04'42"W), município de Sete Barras, sul do estado de São Paulo. O PEI abrange uma área de cerca de 48.000 hectares, limitando-se com outras três unidades de conservação: Parque Estadual de Carlos Botelho, Estação Ecológica de Xitué e Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira (PETAR) (Figura 1). As quatro áreas em conjunto formam provavelmente a maior área de floresta atlântica remanescente no estado de São Paulo (Morellato *et al.* 2000).

O clima da região é do tipo Cfa, segundo o sistema de classificação de Köppen (1948), sem períodos de déficit hídrico e com temperatura média do mês mais quente acima de 22°C e temperatura média do mês mais frio abaixo de 18°C. O clima médio de 30 anos (1972 a 2001) para a região estudada mostra a existência de duas estações: uma mais fria e menos chuvosa de abril a setembro, com menor temperatura média em julho (18°C) e precipitação média de 80 a 160 mm; e outra mais quente e chuvosa, de outubro a março, com maior temperatura média em fevereiro (26,2°C) e precipitação média de 170 a 360 mm (Figura 2). A precipitação média anual do período de 30 anos foi de 2303 mm e a temperatura média anual, 22°C. No período de estudo (abril/1994 a

março/1997 e abril/1999 a março/2002) não foram observadas grandes variações em relação ao clima médio, sendo que, em geral, os anos de estudo foram um pouco mais chuvosos e quentes do que a média de 30 anos (Figura 3B). Porém, no ano de 2000, os meses de abril a julho apresentaram pluviosidade bem baixa (três deles com pluviosidade menor que 30 mm), caracterizando um período seco raro na região do estudo. O comprimento do dia na latitude 24° varia de 13,5 horas/dia em dezembro a 10,5 horas/dia em junho (Figura 3A). Os dias mais longos ocorreram na estação mais quente e úmida e os mais curtos na estação mais fria e menos chuvosa. Os dados de temperatura deste trabalho foram fornecidos pela Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) e coletados na Estação Experimental de Pariquera-Açu, no município de Pariquera-Açu, SP. Os dados de precipitação foram fornecidos pelo Departamento de Águas e Energia Elétrica do Estado de São Paulo (DAEE) e coletados no Posto F4-025 no município de Sete Barras, SP. Os dados de comprimento do dia para a latitude 24° foram obtidos de Pereira *et al.* (2001).

A vegetação na área de estudo é predominantemente primária, sendo classificada como Floresta Pluvial Atlântica por Oliveira-Filho & Fontes (2000) e Guilherme *et al.* (2004), onde predominam espécies de Myrtaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae e Sapotaceae. Myrtaceae possui a maior riqueza de espécies em Saibadela (cerca de 50 espécies), destacando-se a alta densidade relativa de *Eugenia mosenii* (3,7%) e *Marlierea obscura* (3,1%), entre as mirtáceas (Guilherme *et al.* 2004). A altura da cobertura vegetal da floresta na área de estudo varia de 15 a 30 metros, sendo que as árvores emergentes, como algumas espécies de *Ficus* (Moraceae), *Pseudopiptadenia warmingii* (Fabaceae), *Sloanea guianensis* (Elaeocarpaceae) e *Cedrela fissilis* (Meliaceae) podem chegar até 35 metros (Zipparro *et al.* 2005). O sub-bosque é formado por muitas espécies de Myrtaceae e Rubiaceae, entre outras. A vegetação epifítica é muito diversificada, destacando-se as abundantes bromélias e também cactáceas, pteridófitos, orquídeas e aráceas. Para descrição detalhada da área de estudo e da vegetação veja Guilherme *et al.* (2004) e Zipparro *et al.* (2005).

Coleta de dados – A coleta dos dados que foram analisados neste estudo foi iniciada em abril/1994 durando até março/1997 (Morellato *et al.* 2000) e retomada de abril/1999 a março/2002 (Zipparro 2004), totalizando seis anos não-consecutivos de observações. Na segunda fase da coleta, foram amostrados mais indivíduos e espécies de Myrtaceae com o intuito de aumentar o tamanho da amostra e avaliar melhor a fenologia da família e de suas espécies. Em fevereiro e março de 2001, devido a interações agressivas entre vigilantes e palmiteiros invasores, as observações foram interrompidas, voltando a ser realizadas em abril/2001, sendo necessária a diminuição do número de indivíduos observados devido à redução no tempo de permanência no campo. Assim, o número de

indivíduos por espécie variou ao longo do tempo, bem como a duração da observação sobre cada espécie, que variou de 11 a 70 meses (Tabela 1).

Ao todo, 285 indivíduos arbóreos pertencentes a 38 espécies de Myrtaceae foram acompanhados mensalmente quanto à fenologia reprodutiva em três trilhas de aproximadamente 1 km cada (Tabela 1). As fenofases observadas foram: floração, dividida em botão – período anterior à abertura floral e antese – presença de flores abertas; e frutificação, dividida em fruto imaturo – início da formação de frutos e frutos jovens e fruto maduro – presença de frutos prontos para serem dispersos. As fenofases reprodutivas foram quantificadas considerando-se três categorias de intensidade: 0 – ausência da fenofase; 1 – presença moderada da fenofase, geralmente no início e fim da fenofase e 2 – presença intensa da fenofase, em geral no pico da fenofase (Opler *et al.* 1980, Zipparro 2004). Em algumas ocasiões, flores e frutos caídos foram usados como indicadores da atividade fenológica das árvores maiores e das de difícil observação. O material botânico coletado foi depositado no Herbarium Rioclairense (HRCB).

Análise dos dados – Todas as análises deste trabalho foram baseadas nas épocas de ocorrência das quatro fenofases separadamente (botão, antese, fruto imaturo e fruto maduro) e foram feitas em níveis hierárquicos diferentes (espécie e/ou família), considerando os seis anos de estudo separados (em cada análise foi detalhado o nível hierárquico utilizado). Nos resultados das análises os anos de estudo foram referidos da seguinte forma: Ano 1 (abr/1994 – mar/1995), Ano 2 (abr/1995 – mar/1996), Ano 3 (abr/1996 – mar/1997), Ano 4 (abr/1999 – mar/2000), Ano 5 (abr/2000 – jan/2001) e Ano 6 (abr/2001 – mar/2002). A normalidade dos dados foi testada com o teste de Shapiro & Wilk (Zar 1996) e, como não apresentaram distribuição normal, foram utilizados testes estatísticos não-paramétricos.

Fenologia da família – Para verificar o padrão fenológico reprodutivo geral de Myrtaceae foram calculadas as porcentagens de indivíduos e espécies da família apresentando cada fenofase em cada mês do período de estudo de acordo com o critério presença/ausência da fenofase. A correlação de Spearman (r_s) foi utilizada para testar a relação entre o número de espécies de Myrtaceae nas fenofases e as variáveis climáticas (temperatura média, precipitação e comprimento do dia). Nessa análise, foi verificada a influência das variáveis climáticas na fenologia até dois meses anteriores à ocorrência do evento fenológico.

Variáveis fenológicas – Para caracterizar, quantificar e comparar a fenologia reprodutiva de Myrtaceae em cada ciclo reprodutivo foram calculadas três variáveis fenológicas para os indivíduos em todas as fenofases (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 o critério 0, 1 e 2; c) duração da fenofase – número de meses que cada indivíduo permaneceu na fenofase. As variáveis fenológicas a e b foram utilizadas no teste para sazonalidade (veja adiante) e a variável c foi utilizada no cálculo da duração média das fenofases para todas as espécies, correspondendo ao tempo médio em meses que a fenofase ocorreu nos indivíduos de uma determinada espécie nos seis anos de estudo.

Teste para ocorrência de sazonalidade e comparação entre anos – Para testar a ocorrência de padrão sazonal na família Myrtaceae foi utilizada a análise estatística circular conforme Zar (1996) e Morellato *et al.* (2000) usando o programa Oriana versão 2.02 (Kovach 2004). Para o cálculo da data média ou ângulo médio das quatro fenofases para a família, foram utilizadas as variáveis fenológicas a e b dos indivíduos (citadas anteriormente) em cada um dos anos estudados. As variáveis fenológicas a e b dos indivíduos foram convertidas 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 de coleta no campo dos dados fenológicos: nos três primeiros anos, foi utilizado o ângulo correspondente ao décimo dia do mês e, nos três últimos, o ângulo correspondente ao décimo quinto dia do 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 dos indivíduos da família (Morellato *et al.* 2000). O teste de Rayleigh (p) determina a significância do ângulo médio (Zar 1996). Quando o ângulo médio foi significativo no teste de Rayleigh, o teste de Watson-Williams (F) foi aplicado para comparar o ângulo médio de cada variável fenológica e determinar se os anos exibem o mesmo padrão sazonal ou ângulo médio a (Zar 1996). O teste múltiplo de Watson-Williams verificou se os ângulos médios significativos foram diferentes entre os anos e o teste pareado verificou quais foram os anos que diferiram dos demais. Para mais detalhes sobre o método e hipóteses testadas veja Zar (1996) e Morellato *et al.* (2000).

Contribuição das espécies – A contribuição relativa das espécies nos padrões fenológicos da família, em cada mês, foi analisada através do cálculo das frequências relativas nas fenofases em cada mês (veja San Martin-Gajardo & Morellato 2003). O teste de Kruskal-Wallis foi aplicado para verificar se havia diferença significativa entre as durações (variável fenológica c, citada anteriormente) das fenofases das espécies, ou seja, na sua contribuição individual ao longo do tempo.

Teste de previsibilidade – A previsibilidade da ocorrência das fenofases reprodutivas nas espécies de Myrtaceae e sua significância estatística foram calculadas de acordo com os procedimentos descritos por Colwell (1974). Foram construídas tabelas de contingência, considerando os dados de presença ou ausência das fenofases nos seis anos em conjunto, com as colunas representando os meses e as linhas representando os estados fenológicos de cada espécie (ex: com botão e sem botão, e assim por diante). A previsibilidade (P) das fenofases varia de zero (sem previsibilidade) a um (previsibilidade máxima), sendo que os valores acima de 0,50 foram considerados altos (Colwell 1974). Nesse teste, foram consideradas 28 espécies de Myrtaceae que possuíam período de mais de 60 meses de observação fenológica (veja Tabela 1).

Resultados

Fenologia da família Myrtaceae

Floração – Todas as 38 espécies de Myrtaceae estudadas apresentaram botões e flores abertas em pelo menos um dos anos de observação, sendo que a porcentagem de indivíduos por espécie que produziu botões variou de 85 a 100% e flores abertas de 34,6 a 100%. As fenofases botão e antese nas mirtáceas ocorreram ao longo de todo o período de estudo, havendo sempre pelo menos uma espécie florescendo (com botões e/ou flores abertas) em cada mês, sendo possível, no entanto, distinguir épocas do ano em que havia mais indivíduos e espécies florescendo (Figura 4A e B). As maiores porcentagens de indivíduos e espécies de Myrtaceae apresentando botões e/ou flores abertas (variando de 13 a 54%) ocorreram sempre na estação mais quente e chuvosa do ano (outubro a março), principalmente entre os meses de novembro e fevereiro (Figura 4A e B). Entre abril e agosto, na estação mais fria e menos úmida, foram observadas as menores proporções de indivíduos e espécies em botão e antese.

A correlação de Spearman entre o número de espécies de Myrtaceae em botão e antese e os fatores climáticos apresentou muitos resultados significativos, principalmente quando considerada a relação entre a fenologia e o clima do mês de ocorrência do evento fenológico (Tabela 2). A maioria das correlações significativas ocorreu entre as fenofases botão e antese e as variáveis climáticas comprimento do dia e temperatura média (Tabela 2).

Teste para ocorrência de sazonalidade e variação entre anos – As datas médias de início e pico de botão e antese para a família Myrtaceae, provenientes da análise estatística circular, foram significativas nos seis anos de estudo (entre 05/dez e 12/jan – exceto para o ano 5), demonstrando o forte padrão sazonal de ocorrência destas fenofases, sempre na estação mais quente e chuvosa (Tabela 3). O teste de Watson-Williams apontou que as datas médias foram significativamente diferentes entre os anos com as diferenças ocorrendo principalmente entre o ano 5 e os outros anos

(Tabela 4), indicando que o início e o pico das fenofases da floração foram sazonais e ocorreram na mesma época em cinco dos seis anos estudados.

Frutificação – Das 38 espécies de Myrtaceae, 37 (97,3%) apresentaram frutos imaturos e 34 espécies (89,4%) frutos maduros no período de estudo, sendo que a porcentagem de indivíduos que produziu frutos imaturos e maduros por espécie variou de zero a 100% nas duas fenofases. A produção de frutos imaturos foi mais intensa a partir do final da estação mais quente e chuvosa nos seis anos estudados, sendo que as maiores porcentagens de indivíduos e espécies (variando de 17 a 48%) ocorreram entre março e julho (Figura 4C). Ao longo de todo o período de estudo, havia pelo menos uma espécie apresentando frutos imaturos em cada mês, sendo que *Eugenia cuprea* foi a espécie que mais contribuiu para esse padrão, por possuir mais de um período reprodutivo por ano. Já a produção de frutos maduros foi mais intensa a partir da metade da estação menos úmida, com as maiores porcentagens de indivíduos e espécies ocorrendo entre junho e setembro (variando de 9 a 31%) (Figura 4D). Os períodos com as menores proporções de indivíduos e espécies com frutos ocorreram de setembro a dezembro (fruto imaturo) e de outubro a julho (fruto maduro).

A correlação de Spearman entre o número de espécies de Myrtaceae produzindo frutos imaturos e maduros e os fatores climáticos apresentou poucos resultados significativos (Tabela 2). O maior número de correlações significativas ocorreu entre as fenofases e o comprimento do dia e a temperatura média. Não foi possível detectar uma tendência de relação entre a frutificação e as variáveis climáticas, já que as relações encontradas variaram muito entre os anos e no tipo de correlação (Tabela 2).

Teste para ocorrência de sazonalidade para anos – Na família Myrtaceae, para a fenofase fruto imaturo, os seis anos estudados apresentaram datas médias de início significativas e apenas três anos foram significativos para a data média de pico (Tabela 3). Para fruto maduro, em quatro anos as datas médias de início e pico foram significativas, demonstrando que estas fenofases foram sazonais (Tabela 3). As datas médias de início e pico de fruto imaturo e maduro diferiram significativamente entre os anos no teste de Watson-Williams, demonstrando que as épocas de ocorrência variaram entre os anos (Tabela 4).

Fenologia das espécies e sua influência nos padrões fenológicos de Myrtaceae

Floração – De um modo geral as espécies diferiram entre si quanto à sua contribuição relativa para o padrão de botão e antese da família, sendo que nas épocas de pico das fenofases apenas algumas espécies se destacaram (a contribuição relativa das espécies é demonstrada no APÊNDICE A). Entre novembro e fevereiro, meses com as maiores proporções de indivíduos e espécies da família em botão, *Marlierea obscura* e *Calypttranthes lanceolata* foram as espécies que mais contribuíram

para o padrão da família, apresentando as maiores frequências relativas (22 a 56% e 16 a 24% de contribuição, respectivamente). *Eugenia oblongata*, que produziu botões de forma contínua, ao longo do ano todo, foi a maior responsável pela atividade fenológica fora das épocas com as maiores porcentagens de indivíduos e espécies de Myrtaceae na fenofase, chegando a 100% de contribuição em alguns meses. Já para antese, *Marlierea obscura* e *Eugenia cuprea* foram as espécies que mais contribuíram nas épocas de maior produção de flores abertas (22 a 64% e 18 a 24% de contribuição, respectivamente).

O teste de Kruskal-Wallis indicou que houve diferença significativa na duração da fenofase botão entre as espécies ($H = 113,89$ e $p < 0,01$), mas a duração da antese não diferiu significativamente ($H = 32,95$ e $p = 0,13$). A duração média de botão variou de um mês em nove espécies a sete meses em *Eugenia oblongata*, e a duração de antese variou de um mês em 12 espécies a 2,5 meses em *Eugenia riedeliana* (Tabela 5).

Frutificação – Assim como em botão e antese, em geral a contribuição relativa das espécies para o padrão de fruto imaturo e fruto maduro da família foi variável, sendo que nos meses com maior proporção de indivíduos e espécies frutificando, poucas espécies tiveram destaque (a contribuição relativa das espécies é demonstrada no APÊNDICE A). *Marlierea obscura* e *Gomidesia spectabilis* apresentaram as maiores frequências relativas de fruto imaturo (respectivamente 18 a 54% e 22 a 33%) entre março e julho, meses em que ocorreram as maiores porcentagens de indivíduos e espécies nesta fenofase na família. Nos outros meses, diferentes espécies apresentaram contribuição destacada no padrão de ocorrência da fenofase. *Marlierea obscura* foi a espécie que mais contribuiu (50 a 71%) na época de maior produção de frutos maduros, entre junho e setembro.

O teste de Kruskal-Wallis indicou diferença significativa na duração de fruto imaturo ($H = 228,53$ e $p < 0,01$) e fruto maduro ($H = 99,8$ e $p < 0,01$) entre as 38 espécies de Myrtaceae estudadas. A duração média da fenofase fruto imaturo variou de um mês em *Eugenia cereja* e *Myrcia macrocarpa* a 10,6 meses em *Eugenia melanogyna*, e a da fenofase fruto maduro, de um mês em dez espécies a 2,67 meses em *Marlierea regeliana* (Tabela 5).

Teste de previsibilidade – Todos os valores de previsibilidade das fenofases botão e antese nas mirtáceas foram significativos estatisticamente (Tabela 6). A previsibilidade das fenofases foi alta, sendo que a maioria dos valores ficou acima de 0,70 (representando 63 e 68% dos valores de botão e antese respectivamente), com média de 0,71 para botão e de 0,75 para antese. Também, para as fenofases fruto imaturo e maduro nas mirtáceas todos os valores de previsibilidade foram significativos estatisticamente (Tabela 6). A previsibilidade das fenofases foi alta, sendo que a

maioria dos valores ficou acima de 0,60 (representando 56 e 84% dos valores de fruto imaturo e maduro respectivamente), com média de 0,57 para fruto imaturo e de 0,72 para fruto maduro.

Discussão

Padrões fenológicos, sazonalidade, variação entre anos e relação com fatores climáticos – As maiores porcentagens de indivíduos e espécies de Myrtaceae em botão e antese ocorreram na estação mais quente e chuvosa em todos os anos estudados. As datas médias de início e pico das fenofases da floração na família foram significativamente sazonais em todos os anos de estudo, ocorrendo sempre no período mais quente e úmido. Este padrão é similar ao encontrado por Zipparro (2004) para a comunidade de espécies arbóreas na área de estudo (Base Saibadela), e ressaltando a importância de Myrtaceae na definição dos padrões sazonais da comunidade, como proposto. As correlações significativas entre o comprimento do dia e a temperatura e o padrão geral de floração (botão e antese) da família Myrtaceae coincidiram com as correlações observadas por Zipparro (2004) para a comunidade arbórea da Base Saibadela, conforme esperado, e por Takahasi (1998), Talora & Morellato (2000) e Morellato *et al.* (2000) para espécies de Myrtaceae em outras áreas de floresta atlântica, reforçando a relação entre luz e temperatura e a floração de espécies arbóreas desta floresta. A importância da luz como fator indutor da floração de espécies tropicais tem sido ressaltada em estudos recentes (Morellato *et al.* 2000, Borchert *et al.* 2005). As relações mais fortes ocorreram entre a fenologia e as variáveis climáticas de até um mês anterior à ocorrência de botão e antese, sugerindo uma relação próxima entre o período de produção de botões e flores abertas e os fatores climáticos do mesmo. O florescimento durante a estação mais quente e chuvosa apresentaria como vantagens o aumento da disponibilidade de luz, da quantidade de nutrientes disponíveis para as plantas (Morellato 1992) e na atividade dos animais polinizadores durante esse período (Morellato 1991, Morellato & Leitão-Filho 1996, Sakai 2001).

O padrão geral de frutificação ocorrente ao longo do ano todo, com maiores proporções de indivíduos e espécies de Myrtaceae produzindo frutos imaturos e maduros principalmente na estação menos quente e chuvosa do ano e com poucas correlações com os fatores climáticos, indicando uma fraca influência do clima nas fenofases da frutificação, foi similar ao observado por Zipparro (2004) para a comunidade de espécies arbóreas da Base Saibadela. Takahasi (1998), Talora & Morellato (2000) e Morellato *et al.* (2000) também verificaram padrão de frutificação distribuído ao longo do ano para espécies de Myrtaceae em áreas de floresta atlântica. Como esperado, 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, como sugerido por Talora & Morellato (2000) e Morellato *et al.* (2000) para floresta

atlântica. Entretanto, a maioria dos anos estudados foi sazonal quanto às datas médias de início de fruto imaturo e início e pico de fruto maduro em Myrtaceae, ocorrendo principalmente na estação menos quente e úmida, resultado diferente do padrão pouco sazonal da frutificação da comunidade arbórea de Saibadela (Zipparro 2004), e semelhante ao encontrado para algumas mirtáceas em Ubatuba, São Paulo (Takahasi 1998 e Talora & Morellato 2000). O pico de fruto imaturo foi sazonal em apenas três anos, com época média de ocorrência diferente entre os anos, o que pode ser devido às diferenças na morfologia do fruto e tempo de desenvolvimento do mesmo (Smith-Ramirez *et al.* 1998 e veja CAPÍTULO 2).

Contribuição das espécies no padrão fenológico de Myrtaceae – A contribuição de cada espécie para os padrões fenológicos reprodutivos da família foi diferente ao longo dos meses, diferindo da contribuição equitativa esperada para as espécies da família. Nos meses de pico de produção de botões, flores abertas, frutos imaturos e maduros algumas espécies se destacaram, notadamente as que possuíam o maior número de indivíduos, como *Marlierea obscura* e *Eugenia cuprea*. Além disso, as espécies com as durações médias mais longas das fenofases apresentaram as maiores frequências relativas nos períodos fora da época de pico de produção de flores e frutos, demonstrando uma contribuição diferenciada ao longo do tempo. A contribuição diferenciada já foi relatada para espécies de Rubiaceae ocorrentes em floresta atlântica de Ubatuba, São Paulo (San Martin-Gajardo & Morellato 2003). Esta contribuição diferenciada também é observada em nível de comunidade (Zipparro 2004), e está relacionada à grande diversidade de padrões fenológicos em florestas tropicais (Sakai 2001, Bawa *et al.* 2003).

Previsibilidade das fenofases – As fenofases reprodutivas na família Myrtaceae mostraram previsibilidade alta, conforme esperado, devido à sua importância na estrutura de comunidade da floresta atlântica (Mori *et al.* 1983, Sztutman & Rodrigues 2002, Guilherme *et al.* 2004) e para frugívoros (Pizo 2001). A fenofase antese foi a mais previsível e fruto imaturo a menos previsível, podendo ser reflexo da duração curta da antese e dos diferentes tempos de maturação dos frutos (veja CAPÍTULO 2), respectivamente. A alta previsibilidade de ocorrência das fenofases reprodutivas nas espécies de Myrtaceae deste estudo é importante para o conhecimento da variação temporal da disponibilidade de recursos (como flores, frutos e sementes) para os animais na comunidade. A atividade de polinizadores, frugívoros e outros animais que se alimentam de flores e frutos está relacionada a produção de flores e frutos na comunidade (Heideman 1989, Smith-Ramirez & Armesto 1994). Variações na oferta de recursos entre anos podem ocasionar períodos de escassez que afetam a fauna, inclusive reduzindo populações de frugívoros (Wright *et al.* 1999). Recursos previsíveis ao longo do tempo, como as mirtáceas em floresta atlântica, podem ser

fundamentais na manutenção de polinizadores e dispersores de sementes na floresta atlântica e em outras florestas tropicais pouco sazonais.

A influência de Myrtaceae na definição dos padrões fenológicos da comunidade, somada a alta previsibilidade na oferta de flores e frutos, ressaltaram a importância da família em floresta atlântica, especialmente na manutenção das interações animal-plantas. Pizo (2001) relatou a importância dos frutos carnosos das mirtáceas como recurso para os frugívoros dispersores de sementes na floresta atlântica. A sazonalidade das fenofases e o padrão temporal previsível também podem ser indicativos de que restrições filogenéticas estejam atuando sobre a fenologia de espécies pertencentes à mesma família, limitando a época de ocorrência das fenofases (Kochmer & Handel 1986 e veja CAPÍTULO 2).

Referências bibliográficas

- 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.
- 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.
- COLWELL, R. K. 1974. Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena. *Ecology* 55: 1148-1153.
- GUILHERME, F. A. G., L. P. C. MORELLATO & 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.
- GUIX, J. C., TABANEZ, A. A. & SILVA, J. 1992. Viagem de reconhecimento científico a algumas áreas desconhecidas da Fazenda Intervales, Estado de São Paulo, durante o período de 04-16 de outubro de 1991: Grupo de Estudos Ecológicos. São Paulo, Fundação Florestal e Secretaria do Meio Ambiente (Série Documento, nº 4).
- 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.
- 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. *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..

- LANDRUM, L. L. & KAWASAKI, M. L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil – an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49 (4): 508-536.
- LIETH, H. 1974. Introduction to phenology and modelling of seasonality. *In: Phenology and seasonality modelling* (H. Lieth, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p. 3-19.
- MARCHIORI, J. N. C. & SOBRAL, M. 1997. *Dendrologia das angiospermas – Myrtales*. Editora da UFSM, Santa Maria.
- MORELLATO, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de Campinas, Campinas.
- 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.
- MORELLATO, L. P. C. 2003. South America. *In: Phenology – an integrative environmental science* (M. D. Schwartz, ed.), Kluwer Academic Publishers, Holanda, p. 75-92.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28 (2): 180-191.
- MORELLATO, L. P. C., TALORA, D. C., TAKAHASHI, 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. de & SANTOS, T. S. dos. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian wet forest. *Biotropica* 15: 68-70.
- 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.
- 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.
- 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.
- PEREIRA, A. R., ANGELOCCI, L. R. & SENTELHAS, P. C. 2001. *Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas*. Ed. Agropecuária, 478 p.
- PIZO, M. A. 2001. The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. *In: Seed dispersal and frugivory – ecology, evolution and conservation*. (D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti, eds.). CABI Publishing, Oxon, p. 129-143.

- RATHCKE, B. & LACEY, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- SAKAI, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43: 77-86.
- SANCHEZ, M., PEDRONI, F., LEITÃO-FILHO, H. F. & CESAR, 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, P. C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26 (3): 299-309.
- 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.
- 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.
- SZTUTMAN, M. & RODRIGUES, R. R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera-Açu, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25 (2): 161-176.
- 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.
- 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.
- 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.
- WALTER, H. 1986. *Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global*. EPU, São Paulo.
- WRIGHT, S. J., CARRASCO, C., CALDERÓN, O. & PATON, S. 1999. The El Niño Southern Oscillation variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80 (5): 1632-1647.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 662 p.
- 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).

Legenda das figuras em inglês

Figure 1. Parque Estadual Intervales localization and its limits with the other conservation units
Source: Guix *et al.* 1992.

Figure 2. Climatic diagram for the study region (period from 1972 to 2001), mounted according to Walter (1986). The inferior curve shows the monthly medium temperature and the superior curve shows the monthly total medium rainfall. The black zone indicates the over humid periods, with rainfall bigger than 100 mm per month and the traced zone indicate the humid period. The temperatures read from the top, to left, are: absolute maximum, average of the maximum of the hottest month, day variation of temperature, average of the minimum for the coldest month and absolute minimum. Above, in the graphic, are showed the altitude, annual medium temperature and rainfall (mm). Source: IAC – Estação Experimental de Pariquera-Açu, SP (temperature data) and DAEE – Posto F4-025, Sete Barras, SP (rainfall data).

Figure 3. Climatic data to the study period (April/1994 to March/1997 and April/1999 to March/2002). A. Day length in 24° latitude. Source: Pereira *et al.* (2001). B. Variations of temperature and rainfall. Source: IAC – Estação Experimental de Pariquera-Açu, SP (temperature data) and DAEE – Posto F4-025, Sete Barras, SP (rainfall data).

Figure 4. Percentage of Myrtaceae individuals and species in the reproductive phenophases during the study period in Parque Estadual Intervales, Sete Barras, SP. The grayish part represents the rainy season. Both graphic interruptions denote periods without phenological observation.

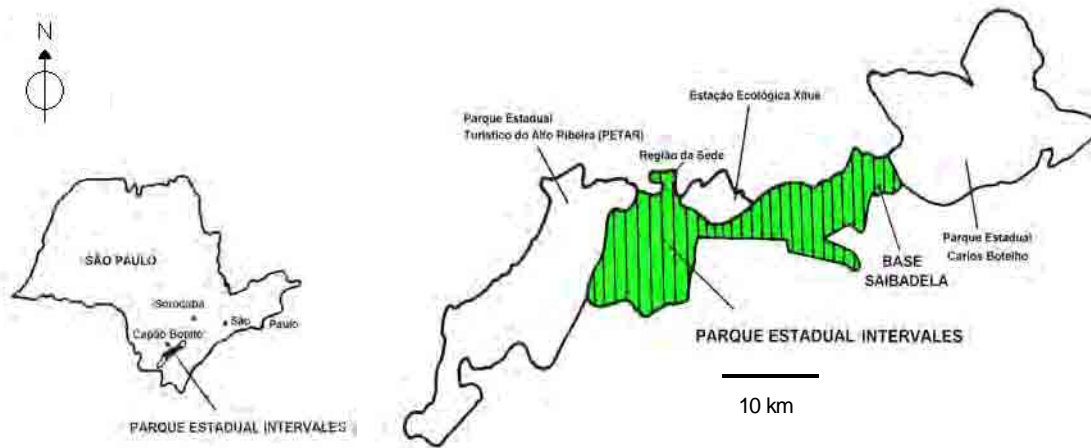


Figura 1. Localização do Parque Estadual Intervales e seus limites com outras unidades de conservação (Guix *et al.* 1992).

Sete Barras (30 m)
Brasil
(24°17'S, 47°57'W)

22,04 °

2303

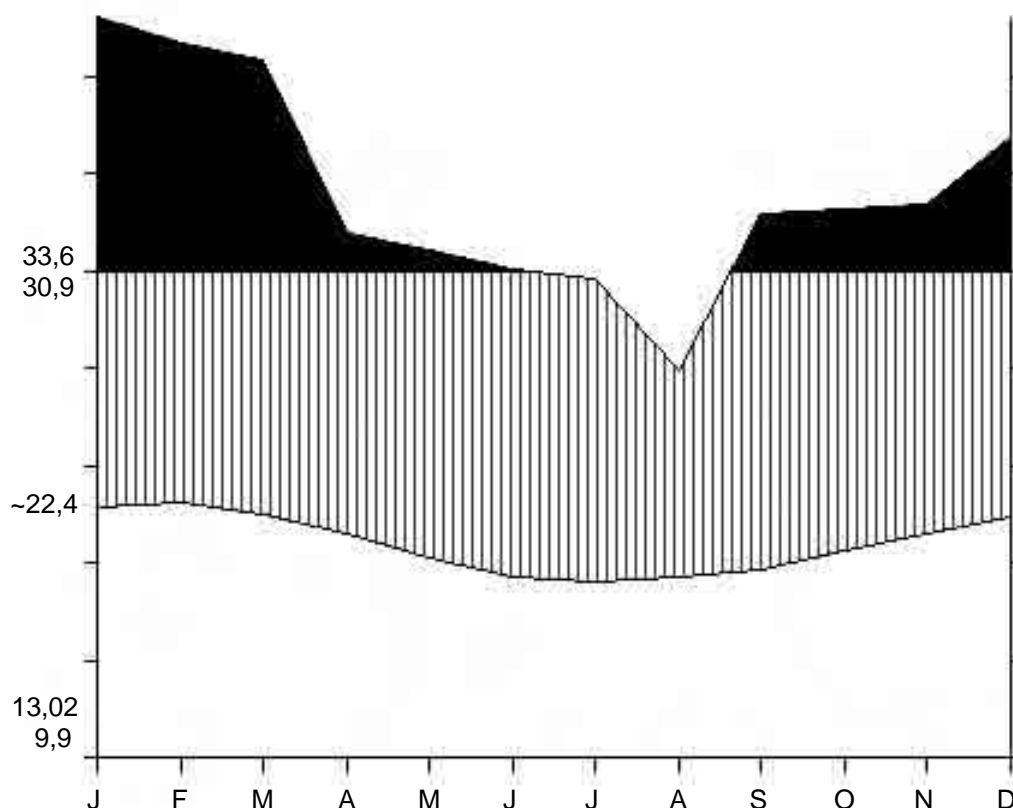


Figura 2. Diagrama climático médio para a região do estudo (período de 1972 a 2001), construído segundo Walter (1986). A curva inferior mostra a temperatura média mensal e a curva superior a precipitação média mensal total. A zona preta indica períodos superúmidos, com precipitação maior que 100 mm por 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 mostradas a altitude, temperatura média anual e precipitação (mm). Fonte: IAC – Estação Experimental de Pariquera-Açu, SP (dados de temperatura) e DAEE – Posto F4-025, Sete Barras, SP (dados de precipitação).

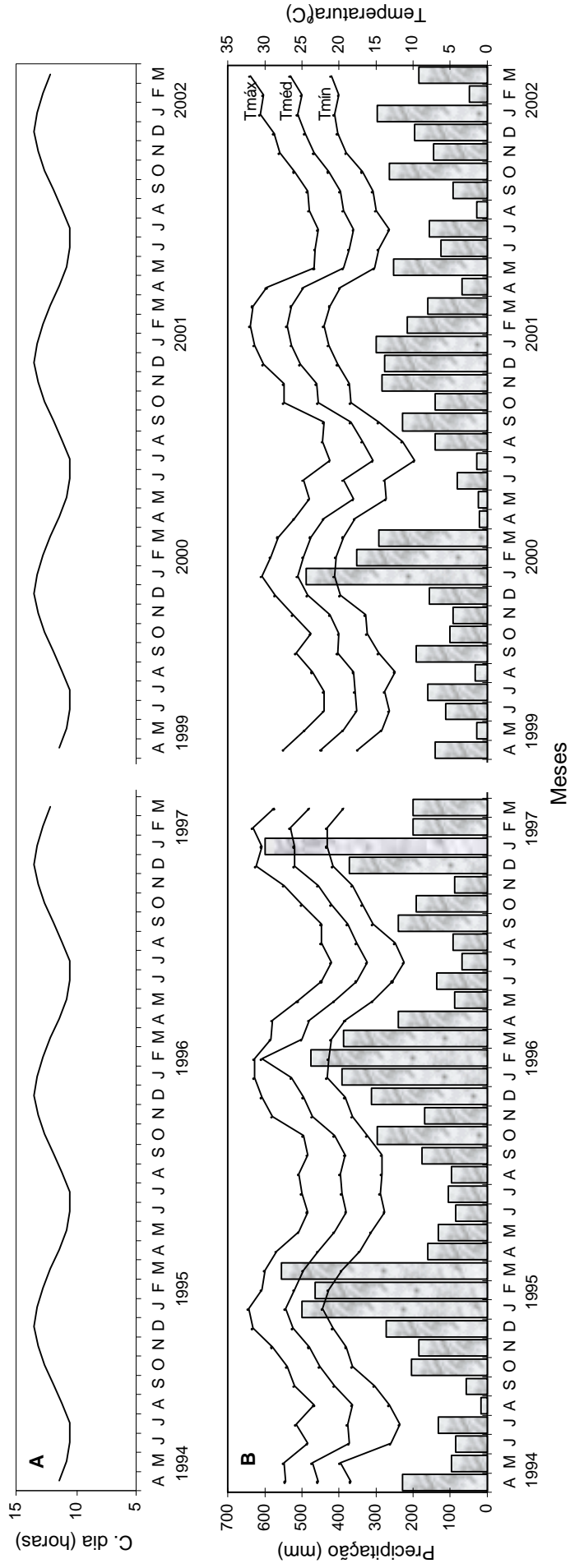


Figura 3. Dados climáticos para o período de estudo (abril/1994 a março/1997 e abril/1999 a março/2002). A. Comprimento do dia na latitude 24°. Fonte: Pereira *et al.* (2001). B. Variações de temperatura e precipitação. Fonte: IAC – Estação Experimental de Pariquera-Açu, SP (dados de temperatura) e DAEE – Posto F4-025, Sete Barras, SP (dados de precipitação).

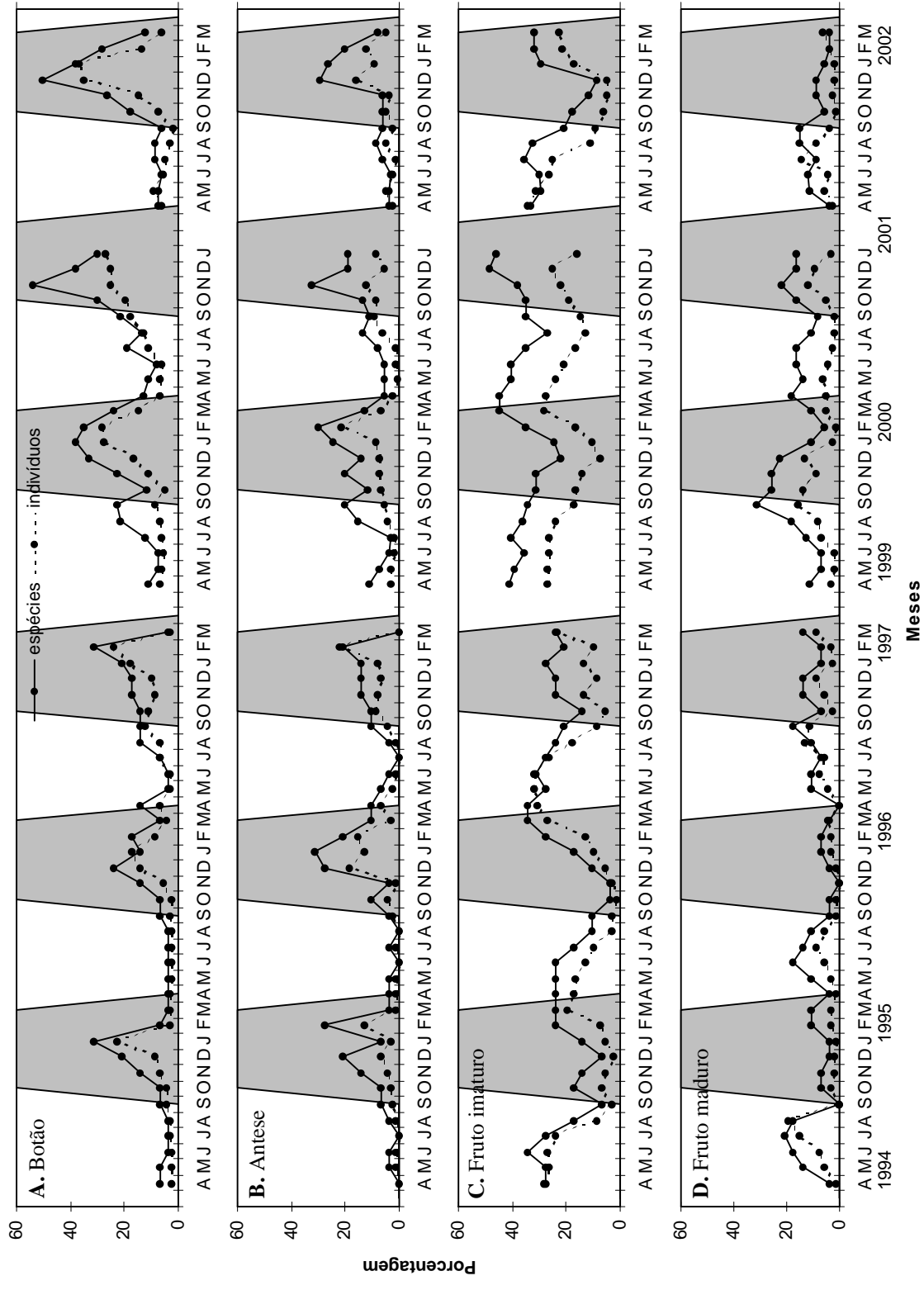


Figura 4. Porcentagem de indivíduos e espécies da família Myrtaceae nas fenofases reprodutivas no período de estudo no Parque Estadual Intervales, Sete Barras, SP. O fundo cinza representa a estação chuvosa. As duas interrupções no gráfico significam períodos sem observação fenológica.

Tabela 1. Espécies de Myrtaceae observadas na Base Saibadela, Parque Estadual Intervales, Sete Barras, SP. N = número de indivíduos; tempo = tempo de observação da espécie em meses.

Espécies	N	Estrato	Tempo
Subtribo Eugeniinae			
<i>Calycorectes acutatus</i> (Miq.) Toledo	8	dossel	70
<i>Calycorectes australis</i> D. Legrand	14	dossel	70
<i>Eugenia bocainensis</i> Mattos	6	sub-dossel	70
<i>Eugenia cambucarana</i> Kiaersk.	14	dossel	70
<i>Eugenia capitulifera</i> O. Berg.	1	sub-dossel	17
<i>Eugenia cf. cereja</i> D. Legrand	1	dossel	70
<i>Eugenia cuprea</i> (O. Berg.) Nied.	24	sub-dossel	70
<i>Eugenia melanogyna</i> (D. Legrand) Sobral	7	dossel	70
<i>Eugenia mosenii</i> (Kausel) Sobral	14	sub-dossel	70
<i>Eugenia multcostata</i> D. Legrand	7	dossel	70
<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	10	sub-dossel	70
<i>Eugenia neoverrucosa</i> D. Legrand	3	sub-dossel	61
<i>Eugenia oblongata</i> O. Berg.	14	sub-dossel	70
<i>Eugenia cf. riedeliana</i> O. Berg.	6	dossel	70
<i>Eugenia stictosepala</i> Kiaersk.	2	dossel	21
<i>Eugenia subavenia</i> O. Berg.	1	sub-dossel	21
<i>Myrciaria floribunda</i> (West ex Willd.) O. Berg.	4	sub-dossel	70
<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand	5	sub-dossel	70
<i>Plinia complanata</i> M. L. Kawasaki & B. Holst	4	sub-dossel	70
<i>Plinia pauciflora</i> M. L. Kawasaki & B. Holst	1	dossel	70
Subtribo Myrciinae			
<i>Calyptanthes lanceolata</i> O. Berg.	26	sub-dossel	70
<i>Gomidesia anacardiaeifolia</i> (Gardner) O. Berg.	9	sub-dossel	70
<i>Gomidesia flagellaris</i> D. Legrand	3	sub-dossel	70
<i>Gomidesia spectabilis</i> (DC.) O. Berg.	11	sub-dossel	70
<i>Gomidesia tijucensis</i> Kiaersk.	4	sub-dossel	26
<i>Marlierea eugeniopsoides</i> (D. Legrand & Kausel) D. Legrand	1	sub-dossel	70
<i>Marlierea obscura</i> O. Berg.	28	sub-dossel	70
<i>Marlierea regeliana</i> O. Berg.	7	sub-dossel	27
<i>Marlierea suaveolens</i> Cambess.	5	dossel	62
<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	20	sub-dossel	70
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg.	11	sub-dossel	70
<i>Myrceugenia reitzii</i> D. Legrand & Kausel	6	sub-dossel	68
<i>Myrcia cf. macrocarpa</i> Barb. Rodr.	1	dossel	11
<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	2	dossel	27
Subtribo Myrtinae			
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	2	dossel	27
<i>Campomanesia neriiflora</i> (O. Berg.) Nied.	1	dossel	70
<i>Campomanesia schlechtendahliana</i> (O. Berg.) Nied.	1	dossel	49
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg.	1	dossel	24
Total: 38 espécies, 11 gêneros	285		

Tabela 2. Fatores climáticos do mês de ocorrência do evento fenológico (0), do mês anterior (1) e de dois meses anteriores (2) que apresentaram correlação de Spearman significativa com o número de espécies da família Myrtaceae nas fenofases. Precip.: precipitação. Tméd: temperatura média. C. dia: comprimento do dia. Entre parênteses é apresentado o valor do coeficiente de Spearman (r_s) para $P < 0,05$.

	Botão			Antese		
	Clima 0	Clima 1	Clima 2	Clima 0	Clima 1	Clima 2
Ano 1	- Tméd (0,73) C. dia (0,80)	- - C. dia (0,70)	- - -	- Tméd (0,58) C. dia (0,80)	- - C. dia (0,64)	- - -
Ano 2	Precip. (0,84) Tméd (0,71) C. dia (0,93)	- - C. dia (0,81)	- - -	Precip. (0,92) Tméd (0,81) C. dia (0,81)	- - C. dia (0,85)	- - C. dia (0,67)
Ano 3	- Tméd (0,63) C. dia (0,79)	- - C. dia (0,64)	- - -	- Tméd (0,74) C. dia (0,78)	- - C. dia (0,72)	- - -
Ano 4	Precip. (0,71) Tméd (0,83) C. dia (0,82)	- - C. dia (0,74)	- - -	- Tméd (0,76) C. dia (0,77)	- - C. dia (0,68)	- - -
Ano 5	Precip. (0,75) Tméd (0,66) C. dia (0,88)	- - C. dia (0,63)	- - -	Precip. (0,90) - C. dia (0,82)	- - -	- - -
Ano 6	- - C. dia (0,85)	- - C. dia (0,66)	- - -	- - C. dia (0,73)	- - -	- - -
	Fruto imaturo			Fruto maduro		
	Clima 0	Clima 1	Clima 2	Clima 0	Clima 1	Clima 2
Ano 1	- - C. dia (-0,77)	- - -	- - -	- - C. dia (-0,67)	- - -	- - -
Ano 2	- - -	- Tméd (0,69) -	Precip. (0,64) Tméd (0,87) C. dia (0,64)	- - C. dia (-0,69)	- - -	- - -
Ano 3	- - -	- - -	- - -	- - -	Precip. (-0,59)	- - -
Ano 4	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	Tméd (-0,75)
Ano 5	- Tméd (0,66) -	- Tméd (0,82) C. dia (0,73)	- Tméd (0,75) C. dia (0,93)	- - -	- Tméd (0,65) -	- - -
Ano 6	- - C. dia (-0,64)	- - -	- - -	- Tméd (-0,74) -	- Tméd (-0,83) C. dia (-0,67)	- Tméd (-0,61) C. dia (-0,83)

Tabela 3. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases, considerando os indivíduos de Myrtaceae em início e pico de fenofase em cada um dos seis anos estudados. Para os valores estatisticamente não significativos (NS), com $P \geq 0,05$, não foi calculada a data média.

	Início de botão	Pico de botão	Início de antese	Pico de antese	Início de fr. imaturo	Pico de fr. imaturo	Início de fr. maduro	Pico de fr. maduro
Ano 1								
Observações (N)	33	30	28	27	40	23	31	31
Ângulo médio (a)	355,66°	352,92°	6,02°	2,42°	62,97°	34,53°	194,60°	207,57°
Data média	26/dez	23/dez	06/jan	02/jan	04/mar	-	16/jul	29/jul
Desvio padrão circular	51,85°	40,30°	64,21°	62,63°	75,30°	104,18°	80,73°	75,28°
Comprimento vetor médio (r)	0,66	0,78	0,53	0,55	0,42	0,19	0,37	0,42
Teste Rayleigh de uniformidade (P)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44 (NS)	0,01	0,00
Ano 2								
Observações (N)	30	26	43	43	39	29	24	24
Ângulo médio (a)	347,44°	348,25°	358,63°	2,84°	40,14°	66,53°	130,56°	144,96°
Data média	18/dez	19/dez	29/dez	02/jan	09/fev	08/mar	-	-
Desvio padrão circular	34,00°	34,05°	45,39°	47,00°	51,94°	63,57°	85,83°	89,49°
Comprimento vetor médio (r)	0,84	0,84	0,73	0,71	0,66	0,54	0,33	0,3
Teste Rayleigh de uniformidade (P)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08 (NS)	0,12 (NS)
Ano 3								
Observações (N)	46	47	47	48	52	42	43	43
Ângulo médio (a)	334,38°	343,93°	359,39°	4,94°	41,96°	103,90°	232,16°	256,40°
Data média	05/dez	14/dez	30/dez	04/jan	11/fev	-	-	-
Desvio padrão circular	72,40°	73,06°	66,60°	65,19°	72,45°	104,80°	123,90°	114,03°
Comprimento vetor médio (r)	0,45	0,44	0,51	0,52	0,45	0,19	0,1	0,14
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23 (NS)	0,67 (NS)	0,44 (NS)
Ano 4								
Observações (N)	148	135	113	111	118	68	87	86
Ângulo médio (a)	7,71°	12,78°	11,72°	17,17°	39,53°	22,17°	293,42°	308,06°
Data média	07/jan	12/jan	11/jan	17/jan	09/fev	22/jan	24/out	08/nov
Desvio padrão circular	55,44°	53,11°	65,47°	63,45°	61,35°	69,92°	91,55°	82,90°
Comprimento vetor médio (r)	0,63	0,65	0,52	0,54	0,56	0,47	0,28	0,35
Teste Rayleigh de uniformidade (P)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ano 5								
Observações (N)	208	158	118	100	125	110	96	96
Ângulo médio (a)	308,06°	299,06°	300,74°	289,96°	330,67°	326,59°	320,14°	318,93°
Data média	08/nov	30/out	31/out	20/out	01/dez	27/nov	20/nov	19/nov
Desvio padrão circular	59,46°	60,58°	65,30°	56,58°	62,44°	95,77°	90,30°	88,14°
Comprimento vetor médio (r)	0,58	0,57	0,52	0,61	0,55	0,25	0,29	0,31
Teste Rayleigh de uniformidade (P)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ano 6								
Observações (N)	88	65	59	55	55	28	49	49
Ângulo médio (a)	343,93°	347,10°	350,34°	358,23°	12,91°	339,78°	180,65°	191,29°
Data média	14/dez	17/dez	21/dez	29/dez	13/jan	-	02/jul	12/jul
Desvio padrão circular	47,54°	52,62°	76,64°	76,48°	79,14°	87,86°	79,87°	83,02°
Comprimento vetor médio (r)	0,71	0,66	0,41	0,41	0,39	0,31	0,38	0,35
Teste Rayleigh de uniformidade (P)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07 (NS)	0,00	0,00

Tabela 4. Resultados do teste de Watson-Williams, onde “F” representa o coeficiente e “P” a significância estatística do teste (valores significativos < 0,05). Os valores de P marcados com asterisco (*) podem ser irreais devido à baixa concentração (ou seja, possuem distribuição uniforme ao longo do ano). Apenas os ângulos médios significativos dos anos nas fenofases (veja Tabela 3) foram comparados: em conjunto (teste múltiplo) e par a par (teste pareado).

Teste múltiplo para os anos								
	Início botão	Pico botão	Início antese	Pico antese	Início fr. imaturo	Pico fr. imaturo	Início fr. maduro	Pico fr. maduro
F	19,48	24,02	14,36	22,52	19,23	17,40	29,13	27,13
P	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00*	0,00*	0,00*

Teste pareado para os anos																
	1 & 2	1 & 3	1 & 4	1 & 5	1 & 6	2 & 3	2 & 4	2 & 5	2 & 6	3 & 4	3 & 5	3 & 6	4 & 5	4 & 6	5 & 6	
Início botão																
F	0,46	1,96	1,28	18,61	1,31	0,72	3,60	12,42	0,13	8,63	5,43	0,70	86,34	11,13	25,40	
P	0,50	0,17	0,26	0,00	0,25	0,40	0,06	0,00	0,72	0,00	0,02	0,41	0,00	0,00	0,00	
Pico botão																
F	0,19	0,37	3,36	19,81	0,25	0,07	4,92	15,84	0,01	6,61	14,35	0,06	111,87	9,92	30,29	
P	0,67	0,54	0,07	0,00	0,62	0,79	0,03	0,00	0,92	0,01	0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	
Início antese																
F	0,29	0,16	0,16	19,85	0,82	0,00	1,52	29,43	0,38	1,06	23,46	0,37	60,61	3,07	16,45	
P	0,59	0,69	0,69	0,00	0,37	0,95	0,22	0,00	0,54	0,31	0,00	0,55	0,00	0,08	0,00	
Pico antese																
F	0,00	0,02	1,09	27,54	0,06	0,03	1,86	52,76	0,11	1,11	43,42	0,20	98,86	2,36	31,26	
P	0,98	0,88	0,30	0,00	0,81	0,87	0,17	0,00	0,74	0,29	0,00	0,65	0,00	0,13	0,00	
Início fruto imaturo																
F	2,19	1,58	3,10	42,54	8,20	0,02	0,00	38,13	3,29	0,04	34,82	3,36	68,03	4,62	11,51	
P	0,14	0,21*	0,08	0,00	0,01*	0,90	0,96	0,00	0,07	0,84	0,00	0,07*	0,00	0,03	0,00	
Pico fruto imaturo																
F							7,93	28,12							14,89	
P							0,01	0,00*							0,00*	
Início fruto maduro																
F			22,97	35,38	0,48								3,16	41,18	62,15	
P			0,00*	0,00	0,49								0,08	0,00	0,00	
Pico fruto maduro																
F			28,50	32,75	0,68								0,61	45,90	52,00	
P			0,00*	0,00	0,41								0,44*	0,00*	0,00*	

Tabela 5. Duração média e respectivo desvio padrão (em número de meses) das fenofases reprodutivas das 38 espécies de Myrtaceae estudadas. (-) Fenofase não observada.

Espécie	Botão	Antese	Fruto imaturo	Fruto maduro
<i>Calycorectes acutatus</i>	1,64 ± 0,63	1,36 ± 0,84	1,69 ± 0,60	1,00 ± 0
<i>Calycorectes australis</i>	1,73 ± 0,53	1,35 ± 0,57	1,45 ± 0,51	1,14 ± 0,36
<i>Calyptranthes lanceolata</i>	1,81 ± 0,92	1,20 ± 0,42	6,00 ± 0	1,00 ± 0
<i>Campomanesia guaviroba</i>	1,25 ± 0,50	1,00 ± 0	1,80 ± 0,84	1,00 ± 0
<i>Campomanesia neriiflora</i>	1,00 ± 0	1,00 ± 0	2,50 ± 1,29	1,00 ± 0
<i>Campomanesia schlechtendahliana</i>	1,00 ± 0	1,00 ± 0	3,33 ± 1,53	1,67 ± 0,58
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	1,00 ± 0	1,00 ± 0	2,00 ± 0	1,00 ± 0
<i>Eugenia bocainensis</i>	1,14 ± 0,38	1,10 ± 0,32	2,50 ± 0,71	1,00 ± 0
<i>Eugenia cambucarana</i>	1,93 ± 0,88	1,08 ± 0,29	1,89 ± 0,74	1,00 ± 0
<i>Eugenia capitulifera</i>	1,00 ± 0	1,00 ± 0	3,00 ± 0	1,00 ± 0
<i>Eugenia cereja</i>	1,00 ± 0	1,00 ± 0	1,00 ± 0	-
<i>Eugenia cuprea</i>	1,46 ± 0,70	1,45 ± 0,71	1,67 ± 0,83	1,30 ± 0,51
<i>Eugenia melanogyna</i>	1,29 ± 0,49	1,38 ± 0,74	10,60 ± 0,89	1,44 ± 0,73
<i>Eugenia mosenii</i>	1,62 ± 0,56	1,00 ± 0	4,27 ± 0,47	1,11 ± 0,33
<i>Eugenia multicostata</i>	1,00 ± 0	1,07 ± 0,26	2,63 ± 0,50	1,00 ± 0
<i>Eugenia neoglomerata</i>	1,14 ± 0,38	1,00 ± 0	9,57 ± 1,13	1,82 ± 0,98
<i>Eugenia neoverrucosa</i>	-	1,00 ± 0	4,00 ± 0	1,50 ± 0,71
<i>Eugenia oblongata</i>	7,00 ± 1,73	1,33 ± 0,48	1,64 ± 0,73	1,08 ± 0,28
<i>Eugenia riedeliana</i>	3,50 ± 0,71	2,50 ± 2,12	4,00 ± 0	1,80 ± 1,10
<i>Eugenia stictosepala</i>	1,00 ± 0	1,00 ± 0	5,00 ± 0	1,33 ± 0,58
<i>Eugenia subavenia</i>	1,00 ± 0	1,00 ± 0	2,00 ± 0	-
<i>Gomidesia anacardiaefolia</i>	2,20 ± 0,92	1,20 ± 0,42	3,60 ± 0,84	2,21 ± 1,19
<i>Gomidesia flagellaris</i>	1,78 ± 0,67	1,50 ± 0,84	7,75 ± 2,63	2,10 ± 1,45
<i>Gomidesia spectabilis</i>	2,03 ± 0,86	1,36 ± 0,5	5,18 ± 1,33	2,19 ± 0,90
<i>Gomidesia tijuensis</i>	1,50 ± 0,58	1,00 ± 0	9,00 ± 0	2,17 ± 0,75
<i>Marlierea eugeniopsoides</i>	1,20 ± 0,45	1,50 ± 0,58	7,50 ± 2,12	5,00 ± 0
<i>Marlierea obscura</i>	1,36 ± 0,52	1,20 ± 0,41	5,54 ± 1,64	1,44 ± 0,50
<i>Marlierea regeliana</i>	1,79 ± 0,58	1,67 ± 0,58	7,00 ± 1,41	2,67 ± 1,12
<i>Marlierea suaveolens</i>	1,45 ± 0,52	1,13 ± 0,35	5,75 ± 0,5	2,14 ± 0,90
<i>Marlierea tomentosa</i>	1,45 ± 0,76	1,62 ± 0,94	4,10 ± 0,57	1,60 ± 1,34
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	1,27 ± 0,46	1,40 ± 0,52	3,80 ± 0,92	1,30 ± 0,48
<i>Myrceugenia reitzii</i>	1,75 ± 0,46	2,00 ± 1,00	3,67 ± 0,58	1,67 ± 0,58
<i>Myrcia macrocarpa</i>	2,00 ± 0	-	1,00 ± 0	1,00 ± 0
<i>Myrcia pubipetala</i>	2,00 ± 0	-	3,00 ± 0	2,25 ± 0,50
<i>Myrciaria floribunda</i>	1,29 ± 0,49	1,14 ± 0,38	-	-
<i>Neomitranthes glomerata</i>	2,11 ± 1,05	1,22 ± 0,44	1,75 ± 0,46	1,29 ± 0,49
<i>Plinia complanata</i>	1,63 ± 0,52	1,25 ± 0,46	1,40 ± 0,55	1,25 ± 0,50
<i>Plinia pauciflora</i>	1,00 ± 0	1,33 ± 0,58	3,00 ± 0	-

Tabela 6. Valores de previsibilidade (P) das fenofases reprodutivas nas 28 espécies de Myrtaceae com mais de 60 meses de observação. (-) fenofase não observada.

Espécie	Botão	Antese	Fruto imaturo	Fruto maduro
<i>Calycorectes acutatus</i>	0,63	0,68	0,26	0,82
<i>Calycorectes australis</i>	0,73	0,66	0,70	0,84
<i>Calyptranthes lanceolata</i>	0,52	0,74	0,50	0,89
<i>Campomanesia neriiflora</i>	0,92	0,87	0,71	0,81
<i>Eugenia bocainensis</i>	0,79	0,77	0,56	0,89
<i>Eugenia cambucarana</i>	0,60	0,74	0,68	0,82
<i>Eugenia cereja</i>	0,95	0,95	0,95	-
<i>Eugenia cuprea</i>	0,18	0,26	0,33	0,31
<i>Eugenia melanogyna</i>	0,76	0,79	0,05	0,70
<i>Eugenia mosenii</i>	0,72	0,95	0,61	0,82
<i>Eugenia multicostata</i>	0,85	0,81	0,73	0,76
<i>Eugenia neoglomerata</i>	0,81	0,87	0,13	0,68
<i>Eugenia neoverrucosa</i>	-	0,95	0,56	0,89
<i>Eugenia oblongata</i>	0,84	0,63	0,57	0,76
<i>Eugenia riedeliana</i>	0,60	0,69	0,68	0,82
<i>Gomidesia anacardiaeifolia</i>	0,68	0,81	0,76	0,68
<i>Gomidesia flagellaris</i>	0,66	0,73	0,60	0,37
<i>Gomidesia spectabilis</i>	0,72	0,89	0,64	0,60
<i>Marlierea eugeniopsoides</i>	0,82	0,79	0,31	0,73
<i>Marlierea obscura</i>	0,68	0,66	0,68	0,39
<i>Marlierea suaveolens</i>	0,72	0,79	0,57	0,70
<i>Marlierea tomentosa</i>	0,53	0,50	0,42	0,52
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	0,65	0,70	0,65	0,79
<i>Myrceugenia reitzii</i>	0,84	0,68	0,49	0,84
<i>Myrciaria floribunda</i>	0,73	0,76	-	-
<i>Neomitranthes glomerata</i>	0,71	0,87	0,84	0,85
<i>Plinia complanata</i>	0,73	0,74	0,84	0,87
<i>Plinia pauciflora</i>	0,89	0,82	0,84	-

CAPÍTULO 2

**Limitações filogenéticas e ecológicas na floração e frutificação de
Myrtaceae em floresta atlântica no Brasil**

Limitações filogenéticas e ecológicas na floração e frutificação de Myrtaceae em floresta atlântica no Brasil³

ELIANA GRESSLER⁴

Título resumido: Limitações filogenéticas e ecológicas na floração e frutificação de Myrtaceae

^δ Artigo seguindo as normas da Revista Brasileira de Botânica.

³ Parte da Dissertação de Mestrado de E. Gressler.

⁴ Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes, Universidade Estadual Paulista, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil.

ABSTRACT – (Phylogenetic and ecological constraints in flowering and fruiting of Brazilian Atlantic Forest Myrtaceae). There are few studies approaching flower and fruit patterns among phylogenetically related species. Myrtaceae is one of the most abundant plant families in the Brazilian forests, especially the Atlantic Rain Forest. The objective of this study was to evaluate the proposed theories to explain the phenology of related species through the analysis of the reproductive phenology of 38 sympatric species of Myrtaceae. The observations were carried out monthly for six non-consecutive years (April/1994 to March/1997 and April/1999 to March/2002) in the Parque Estadual Intervales, Base Saibadela (24°14'08"S and 48°04'42"W), municipality of Sete Barras, São Paulo State, Brazil. To test the phylogenetic influence in the reproductive phenophases, several analysis were made (including correspondence analysis, cluster analysis and resampling) all together named “phylogenetic constraint analysis”. The results of the phylogenetic constraint analysis demonstrated that the phylogeny limits the flowering time of Myrtaceae and that there are genera in which the phylogenetic influence is stronger in the reproductive phenology (*Gomidesia* and *Marlierea*). To test if species with larger fruits have longer development periods and flower early in the season than species with smaller fruits, the independent contrasts analysis and the paired signal test were performed, respectively. Species with larger-sized fruits presented significantly longer development periods and flower early in the season than species with smaller fruits. The results of this study suggested that the flowering patterns of Myrtaceae are limited by the phylogeny, and the fruiting phenological patterns are best explained by differences in fruit morphology and period of fruit development.

Key words – flowering, fruiting, fruit size, Myrtaceae, phenology, phylogenetic constraint.

RESUMO – (Limitações filogenéticas e ecológicas na floração e frutificação de Myrtaceae em floresta atlântica no Brasil). São poucos os estudos que abordam a floração e frutificação em espécies filogeneticamente relacionadas. Myrtaceae é uma das famílias de plantas mais abundantes nas matas brasileiras, em especial na floresta pluvial atlântica. O objetivo deste estudo foi avaliar as teorias propostas para explicar a fenologia de espécies aparentadas, por meio da análise da fenologia reprodutiva de 38 espécies simpátricas de Myrtaceae. As observações foram mensais durante seis anos não-consecutivos (abril/1994 a março/1997 e abril/1999 a março/2002) no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela (24°14'08"S e 48°04'42"W), município de Sete Barras, São Paulo, Brasil. Para testar a influência da filogenia nas fenofases reprodutivas, foram feitas diversas análises (incluindo análise de correspondência, de agrupamento, e reamostragem) chamadas em conjunto de “análise de restrição filogenética”. Os resultados da análise de restrição filogenética demonstraram que a filogenia limita a época de floração de Myrtaceae e que há gêneros em que a influência da filogenia é mais forte na fenologia reprodutiva (*Gomidesia* e *Marlierea*). Para testar se espécies com frutos maiores possuem períodos de desenvolvimento mais longos e florescem mais cedo na estação do que espécies com frutos pequenos, foram feitas a análise de contrastes independentes e o teste de sinal pareado, respectivamente. As espécies com frutos maiores apresentaram períodos de desenvolvimento significativamente mais longos e floresceram mais cedo na estação do que espécies com frutos pequenos. Os resultados deste estudo sugeriram que os padrões fenológicos de floração da família Myrtaceae são limitados pela filogenia e os padrões fenológicos de frutificação são mais bem explicados por diferenças na morfologia do fruto e períodos de desenvolvimento do mesmo.

Palavras-chave – floração, frutificação, Myrtaceae, restrição filogenética, tamanho do fruto.

Introdução

Nos últimos anos, um grande número de trabalhos tem descrito padrões fenológicos para florestas tropicais, mas os possíveis fatores determinando esses padrões ainda permanecem, em grande parte, obscuros (Rathcke & Lacey 1985, van Schaik *et al.* 1993, Bawa 1995, Morellato *et al.* 2000, Sakai 2001). A maioria desses estudos enfocou grupos taxonômicos diversos e investigou fatores como a sazonalidade climática e interações bióticas e sua influência sobre os padrões reprodutivos das plantas (Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Opler *et al.* 1980, Koptur *et al.* 1988, Smith-Ramirez & Armesto 1994, Morellato *et al.* 2000).

Entretanto, alguns estudos procuraram entender a influência de limitações filogenéticas na fenologia de comunidades, principalmente sobre a floração (Smith-Ramirez & Armesto 1994, Wright & Calderón 1995, Bawa *et al.* 2003). Relativamente poucos estudos analisaram a fenologia de espécies taxonomicamente relacionadas em nível de família (Gentry 1974, Kochmer & Handel 1986, Proença & Gibbs 1994, Smith-Ramirez *et al.* 1998, Gross *et al.* 2000, Lobo *et al.* 2003, San Martín-Gajardo & Morellato 2003) ou em nível de gênero (Smith-Ramirez *et al.* 1998, Davies & Asthon 1999, Madeira & Fernandes 1999, Osada *et al.* 2003). Segundo Newstrom *et al.* (1994), os padrões fenológicos de plantas tropicais podem ser diferentes dependendo do nível (comunidade, população ou indivíduo) em que são analisados. Estudos recentes têm destacado a importância de proceder as análises em níveis hierárquicos mais baixos para melhor entendimento dos padrões fenológicos (Sun *et al.* 1996). Trabalhos que envolvem o estudo da época de ocorrência dos eventos reprodutivos em espécies aparentadas são úteis para avaliar o potencial das interações ecológicas e sazonalidade climática como forças seletivas, em relação às restrições filogenéticas impostas à fenologia (Jordano 1995).

Uma série de teorias tem sido proposta para explicar os padrões sazonais de floração e frutificação em espécies taxonomicamente relacionadas em uma comunidade. Na teoria do compartilhamento (“shared-pollinator ou dispersers hypotheses”), padrões fenológicos não sincrônicos ou divergentes seriam esperados entre espécies que compartilham os mesmos polinizadores e dispersores devido à competição interespecífica por estes agentes (Wheelwright 1985, Kochmer & Handel 1986, Wright & Calderón 1995). Kochmer & Handel (1986) propuseram a teoria filogenética segundo a qual os padrões fenológicos seriam afetados por restrições filogenéticas, predizendo que as espécies, por serem aparentadas, teriam fenologia de floração e frutificação similares entre elas, ocorrendo na mesma época do ano. Evidências recentes advindas de estudos em florestas tropicais e outras regiões indicaram que a floração seria conservativa dentro de linhagens evolutivas (Kochmer & Handel 1986, Johnson 1992, Ollerton & Lack 1992, Wright & Calderón 1995).

Adicionalmente, Primack (1987) propôs várias teorias para explicar a fenologia de comunidades vegetais, destacando-se as da relação entre o tamanho do fruto e a fenologia, em que o autor prediz que espécies com frutos maiores possuíam períodos de desenvolvimento dos frutos mais longos e floresceriam mais cedo na estação propícia do que espécies com frutos menores. Segundo Keatley & Hudson (1998), poucos estudos analisaram as teorias de Primack (1987) sendo necessários estudos adicionais para determinar quais idéias são realmente válidas.

A família Myrtaceae abrange mais de 1000 espécies no Brasil (Landrum & Kawasaki 1997), sendo uma das mais abundantes nas florestas brasileiras, em especial na floresta atlântica, onde costuma ser a família de plantas dominante (Mori *et al.* 1983, Sanchez *et al.* 1999, Tabarelli & Mantovani 1999, Sztutman & Rodrigues 2002, Guilherme *et al.* 2004, entre outros estudos). Suas flores bissexuais e geralmente brancas são polinizadas principalmente por abelhas (Nic Lughadha & Proença 1996) e os frutos carnosos são procurados por diversas espécies de frugívoros (Pizo 2001).

O objetivo deste estudo foi avaliar as teorias propostas acima por meio da análise dos padrões fenológicos reprodutivos (produção de botões, flores, frutos imaturos e maduros) de 38 espécies simpátricas de Myrtaceae ocorrentes em floresta atlântica no sul do estado de São Paulo, umas das áreas remanescentes mais preservadas e com grande diversidade de espécies da família.

Material e métodos

Área de estudo – Este estudo foi conduzido numa área de floresta atlântica localizada no Parque Estadual Intervales, Base de Vigilância Saibadela (24°14'08"S e 48°04'42"W, 70 a 150m de altitude), município de Sete Barras, no sul do estado de São Paulo, Brasil (Figura 1). A vegetação na área de estudo foi classificada como Floresta Pluvial Atlântica por Oliveira-Filho & Fontes (2000) e Guilherme *et al.* (2004). Para descrição detalhada da área de estudo e da vegetação veja Guilherme *et al.* (2004) e Zipparro *et al.* (2005). O clima do local de estudo é do tipo Cfa, segundo o sistema de classificação de Köppen (1948), sem períodos de déficit hídrico, com duas estações definidas: uma mais fria e menos chuvosa de abril a setembro, e outra mais quente e chuvosa, de outubro a março. Para descrição detalhada do clima veja CAPÍTULO 1.

Coleta de dados – Os dados fenológicos analisados neste estudo foram coletados de abril/1994 a março/1997 (Morellato *et al.* 2000) e de abril/1999 a março/2002 (Zipparro 2004), totalizando seis anos não-consecutivos de observações. Ao todo, 285 indivíduos pertencentes a 38 espécies de Myrtaceae (Tabela 1) foram acompanhados mensalmente quanto à fenologia reprodutiva, sendo que as fenofases observadas foram: botão – período anterior à abertura floral, antese – presença de flores abertas, fruto imaturo – início da formação de frutos e frutos jovens e fruto maduro – presença de frutos prontos para serem dispersos. Para mais detalhes sobre o método de coleta dos

dados fenológicos, veja CAPÍTULO 1. Os dados morfológicos dos frutos das espécies foram obtidos durante o período de estudo ou, para alguns dados e algumas espécies, foram compilados de bibliografia pertinente (Tabela 1 – fotos dos frutos são mostradas no APÊNDICE B).

Análise dos dados – Todas as análises deste estudo foram baseadas nas épocas de ocorrência das quatro fenofases separadamente (botão, antese, fruto imaturo e fruto maduro).

Fenologia das espécies – Para verificar o padrão fenológico reprodutivo das espécies foram calculadas as porcentagens de indivíduos apresentando cada fenofase em cada mês do período de estudo de acordo com o critério presença/ausência da fenofase.

Teste para ocorrência de sazonalidade – Para testar a ocorrência de padrão sazonal nas espécies da família Myrtaceae foi utilizada a análise estatística circular conforme Zar (1996) e Morellato *et al.* (2000) usando o programa Oriana versão 2.02 (Kovach 2004). Para o cálculo da data média ou ângulo médio das quatro fenofases para cada uma das espécies, foram utilizadas as variáveis fenológicas data de início e data de pico das fenofases dos indivíduos, considerando os dados de todos os seis anos estudados juntos. 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 dos indivíduos de determinada espécie (Morellato *et al.* 2000). O teste de Rayleigh (p) determina a significância do ângulo médio (Zar 1996). Quando o número de observações foi menor que quatro, não foi aplicado o teste de Rayleigh. Quando o ângulo médio foi significativo no teste de Rayleigh, o teste múltiplo de Watson-Williams (F) foi aplicado para comparar o ângulo médio de cada variável fenológica e determinar se as espécies exibem o mesmo padrão sazonal ou ângulo médio a (Zar 1996). Para mais detalhes da descrição do método e cálculo das variáveis, veja Morellato *et al.* (2000) e CAPÍTULO 1.

Análise de restrição filogenética – Para investigar a possível influência da afiliação taxonômica (filogenia) sobre a fenologia reprodutiva das mirtáceas deste estudo (Tabela 1), foi feita uma série de análises que foram chamadas em conjunto de “análise de restrição filogenética”. Essa análise foi aplicada em dois níveis taxonômicos: a) família, em que as 38 espécies Myrtaceae foram comparadas a 90 espécies (43 famílias) da comunidade arbórea de Saibadela (Zipparro 2004, veja APÊNDICE C) e b) gênero, em que as espécies de determinado gênero foram comparadas às demais espécies da família Myrtaceae, sendo utilizados os quatro gêneros mais bem representados na área de estudo (*Campomanesia*, *Eugenia*, *Gomidesia* e *Marlierea*). A hipótese a ser testada na análise de restrição filogenética foi que se há algum “conservantismo” filogenético que leva a uma

limitação nos padrões fenológicos, as distâncias entre as espécies de Myrtaceae ou congênicas, quando plotadas em um plano multidimensional definido pelas variáveis fenológicas, são menores do que seria esperado ao acaso. Ou seja, se as espécies de Myrtaceae ou congênicas estiverem mais próximas entre si do que outras espécies escolhidas ao acaso, a afiliação taxonômica determina, ao menos em parte, o padrão fenológico das espécies.

Primeiramente, foram construídos três tipos de matrizes para cada uma das fenofases (botão, antese, fruto imaturo e fruto maduro), um considerando o critério presença/ausência da fenofase, outro considerando as datas de início dos indivíduos e outro considerando as datas de pico dos indivíduos das espécies (veja Material e métodos do CAPÍTULO 1 para detalhes sobre a obtenção das datas de início e pico das fenofases dos indivíduos). As matrizes foram montadas com as espécies nas linhas e os 12 meses do ano nas colunas, sendo calculada a proporção de anos em que as fenofases ocorreram em cada uma das espécies. Por exemplo, se determinada espécie apresentou botões em quatro anos no mês de setembro, tendo sido observada por seis anos, a proporção encontrada para esse mês é $4/6 = 0,67$. Da mesma forma, em outra matriz, considerando as datas de início dos indivíduos da espécie em questão, se em dois anos havia pelo menos um indivíduo com data de início no mês de outubro, tendo a espécie sido observada por seis anos, a proporção deste mês é dada pela fração $2/6 = 0,33$.

Os dados das matrizes de proporções foram utilizados numa Análise de Correspondência (programa Statistica versão 5.5), em que foram obtidos os autovalores de 11 eixos e o percentual cumulativo de explicação da variação de cada um, e também as coordenadas das espécies para cada um dos eixos (plano multidimensional). As espécies que não apresentaram determinada fenofase (ou seja, quando a linha dos 12 meses era composta só de zeros) não foram inseridas nas análises. As coordenadas das espécies em cada um dos 11 eixos foram utilizadas como novas “variáveis” em uma Análise de Agrupamento (programa Statistica versão 5.5), que produziu uma matriz de distâncias euclidianas entre os pontos que representavam as espécies no plano multidimensional, ou seja, entre todos os pares de espécies. Para testar se as distâncias entre espécies de Myrtaceae e congênicas eram menores do que seria esperado ao acaso, dado o conjunto de distâncias na matriz resultante da Análise de Agrupamento, foi utilizada a técnica de reamostragem (“resampling”) utilizando um dispositivo adicional do Excel (Resampling Add-in for Excel – Peter Bruce). No nível taxonômico de família, a distância média entre as espécies de Myrtaceae foi calculada e depois toda a matriz de distâncias euclidianas entre todos os pares de espécies (espécies de Myrtaceae mais as espécies da comunidade arbórea de Saibadela) foi rearranjada 10.000 vezes ao acaso. Da mesma forma, no nível taxonômico de gênero, a distância média entre as espécies de determinado gênero de Myrtaceae foi calculada e toda a matriz de distâncias euclidianas entre todos os pares de espécies (de Myrtaceae) foi rearranjada 10.000 vezes ao acaso. A cada rearranjo, novas

distâncias médias eram calculadas. Ao final do processo de reamostragem, foi contado o número de distâncias médias obtidas ao acaso inferiores àquela previamente calculada para a família ou gênero em questão. Por exemplo, se entre as quatro espécies de *Gomidesia* a distância média foi de 1,53 para início de antese e, depois de 10.000 reamostragens apenas 21 distâncias médias entre quatro espécies de Myrtaceae tomadas ao acaso foram inferiores a 1,53 então, a probabilidade de haver distâncias médias inferiores ao valor 1,53 é de 21/10.000 ou 0,0021. Como esse valor é significativo ($< 0,05$), isso indica que as espécies de *Gomidesia* estão mais próximas entre si no plano multidimensional do que seria esperado ao acaso e, portanto, a filogenia importa para determinar o início da antese nesse gênero.

Relação entre a fenologia e o tamanho do fruto – As teorias de Primack (1987) sobre a influência do tamanho do fruto na fenologia de Myrtaceae foram testadas utilizando três variáveis: a) tamanho do fruto – obtido através do cálculo da média geométrica entre a largura e o comprimento do fruto (Tabela 1); b) período de desenvolvimento do fruto – definido como a duração média em meses entre o início da fenofase fruto imaturo e início da fenofase fruto maduro nos indivíduos de cada uma das espécies e c) início da floração nas espécies – definido como a data média de início da antese originada da estatística circular, incluindo tanto as datas médias significativas quanto as não-significativas no teste de Rayleigh, e também das espécies com menos de quatro observações. As espécies com dados incompletos de tamanho do fruto ou de fenologia não foram consideradas nas análises.

A primeira teoria de Primack (1987), que prediz que espécies com frutos maiores possuem períodos de maturação dos frutos mais longos que espécies com frutos menores, foi testada em Myrtaceae por meio da Análise de contrastes independentes não-padrionizada (veja Harvey & Pagel 1993 e Herrera 2002 para mais detalhes do método). O teste binomial determinou a significância do resultado da Análise de contrastes independentes. Os gêneros com apenas uma espécie foram excluídos da análise. O Teste pareado de sinal (para detalhes do método veja Zar 1996 e Smith-Ramirez *et al.* 1998) foi utilizado para testar a segunda teoria de Primack (1987) em Myrtaceae, que prediz que espécies com frutos maiores florescem antes na estação propícia do que espécies com frutos menores. Foram comparadas entre si as espécies que iniciaram a antese na estação mais quente e chuvosa (outubro a março) e, do mesmo modo, as que iniciaram a antese na estação mais fria e menos chuvosa (abril a setembro). A hipótese nula infere que as espécies possuem datas de início da antese iguais.

Resultados

Fenologia das espécies – A maioria das espécies apresentou picos de porcentagem de indivíduos de botão e antese na estação mais quente e úmida (Figura 2). Frutos imaturos apresentaram padrão levemente sazonal, mais concentrado na estação menos úmida enquanto espécies com frutos maduros ocorreram ao longo do ano todo (Figura 3).

Teste para ocorrência de sazonalidade – As datas médias de início e pico foram significativas para todas as espécies consideradas na análise de botão (27 espécies em início e 26 em pico) e de antese (23 espécies) (Tabela 2). As datas médias significativas de início e pico de botão e antese ocorreram principalmente entre o final da estação menos úmida e o final da mais úmida, sendo que a maioria das datas significativas de botão ocorreu entre outubro e janeiro e as de antese entre dezembro e fevereiro (77 e 59% das datas, respectivamente) (Tabela 2). As datas médias foram significativamente diferentes entre as espécies no teste múltiplo de Watson-Williams ($P < 0,05$).

Para o início de fruto imaturo, 22 espécies apresentaram data média significativa (apenas *Eugenia bocainensis* e *Marlierea eugeniopsoides* não apresentaram datas médias significativas), enquanto as datas médias de pico de fruto imaturo foram significativas para todas as espécies consideradas na análise (17 espécies) (Tabela 2). As datas médias de início e pico de fruto maduro foram significativas para 20 das 24 espécies analisadas (Tabela 2). A maioria das datas médias de início de fruto imaturo (95%) ocorreu entre outubro e março. Já as datas médias de início de fruto maduro e pico de fruto imaturo e maduro das espécies ocorreram ao longo do ano todo (Tabela 2). As datas médias de início e pico diferiram significativamente entre as espécies de Myrtaceae em ambas as fenofases (teste múltiplo de Watson-Williams, $P < 0,05$).

Análise de restrição filogenética – Os resultados da análise de restrição filogenética em nível de família (Tabela 3) indicaram que a afiliação taxonômica foi determinante para as fenofases da floração (botão e antese) em Myrtaceae, enquanto para as fenofases da frutificação (fruto imaturo e maduro) a influência da filogenia foi praticamente inexistente. Já os resultados da análise de restrição filogenética em nível de gênero (Tabela 3) indicaram que nos gêneros *Gomidesia* e *Marlierea* a afiliação taxonômica exerce grande influência sobre as fenofases da floração e frutificação, sendo determinante para a definição dos padrões fenológicos das espécies destes gêneros. Por outro lado, os poucos resultados significativos encontrados para os gêneros *Campomanesia* e *Eugenia* indicaram que a filogenia não foi importante para a determinação dos padrões fenológicos das espécies.

Relação entre a fenologia e o tamanho do fruto – Os resultados dos cálculos e definições das variáveis utilizadas nas análises que testaram as teorias de Primack (1987) para a família Myrtaceae são apresentados na Tabela 4. O tamanho do fruto variou amplamente entre as espécies de Myrtaceae assim como os períodos de desenvolvimento do fruto e as datas de início de antese das espécies ocorreram nas duas estações do ano, mas com nítida predominância na estação mais quente e chuvosa (outubro a março) (Tabela 4). Ao observar o gráfico com o resultado da análise de contrastes independentes (Figura 4), percebeu-se que para todos os gêneros de Myrtaceae a linha é ascendente, ou seja, de maneira consistente e independente da afiliação nos diferentes gêneros, frutos maiores possuem maior tempo de desenvolvimento do fruto. O padrão encontrado foi estatisticamente significativo segundo o teste binomial ($P < 0,05$). Esse resultado demonstrou que na família Myrtaceae espécies com frutos maiores requerem mais tempo para a maturação de seus frutos. O teste pareado de sinal resultou em 232 comparações positivas e 156 negativas, resultado significativo estatisticamente por estar fora do intervalo 174-214 e, portanto rejeitando a hipótese nula, segundo a qual as espécies possuem datas de início da antese iguais. Este resultado demonstrou que na família Myrtaceae espécies com frutos maiores florescem mais cedo na estação propícia do que espécies com frutos menores.

Discussão

Os resultados da análise de restrição filogenética ressaltaram a importância da afiliação taxonômica como fator limitante da floração na família Myrtaceae em Saibadela. O padrão de floração de Myrtaceae ocorrente na estação mais quente e úmida reforça este resultado, concordando com a teoria da limitação filogenética proposta por Kochmer & Handel (1986), que prediz que as restrições impostas pela filogenia seriam confirmadas pela ocorrência de épocas de floração convergentes, ou seja, na mesma época do ano. A alta previsibilidade das fenofases verificada no CAPÍTULO 1 também é outro indicativo de que há influência da filogenia na fenologia das mirtáceas em Saibadela. Limitação filogenética na floração em nível de família foi verificada também por Smith-Ramirez *et al.* (1998) para a família Myrtaceae no Chile, e por Kochmer & Handel (1986), Wright & Calderón (1995), Johnson (1992), Bawa (2003) e Lobo *et al.* (2003) em outros ambientes tropicais e não tropicais.

A existência de variação no padrão sazonal de ocorrência das fenofases da floração entre as espécies de Myrtaceae estudadas dentro da estação mais úmida não exclui a hipótese da limitação filogenética, pois a maioria das datas médias de início e pico de botão e antese ocorreu dentro da mesma estação. Essa variação pode estar relacionada à competição interespecífica por polinizadores, que seleciona para padrões divergentes entre espécies que compartilham os mesmos

polinizadores dentro da mesma estação (Kochmer & Handel 1986, Wright & Calderón 1995) e para evitar a interferência entre polinizadores – transferência de pólen da espécie A para a espécie B (Mazer 1989). Porém, o atual conhecimento sobre a ecologia da polinização de Myrtaceae em floresta atlântica é praticamente inexistente, não sendo possível analisar com mais detalhes a hipótese da competição por polinizadores, embora seja conhecido que os principais e mais comuns polinizadores de mirtáceas da subfamília Myrtoideae são as abelhas (Nic Lughadha & Proença 1996).

A escassez de resultados significativos para as fenofases da frutificação na análise de restrição filogenética em nível de família demonstrou que os padrões fenológicos de fruto imaturo e maduro aparentemente não sofrem restrições por inércia filogenética, o que pode ser confirmado pelo fato de a frutificação das mirtáceas em Saibadela ter ocorrido de forma mais distribuída ao longo dos anos, sem se concentrar em uma mesma estação. A variação no padrão sazonal da frutificação pode estar relacionada à competição interespecífica por dispersores, que seleciona para padrões segregados entre espécies que compartilham os mesmos dispersores (Wheelwright 1985). Todavia, as sementes das mirtáceas de Saibadela são dispersas por uma grande variedade de taxa de dispersores (Pizo 2001), o que leva a acreditar que a competição por dispersores seja pequena ou inexistente.

Os resultados dos testes que verificaram a relação entre a fenologia e o tamanho do fruto demonstraram que na família Myrtaceae as espécies com frutos maiores possuem períodos de desenvolvimento do fruto mais longos e florescem mais cedo na estação propícia do que espécies com frutos menores. Provavelmente as espécies que possuem frutos grandes florescem mais cedo na estação pois requererem maior tempo para a maturação dos frutos. Recentemente, Keatley & Hudson (1998) e Smith-Ramirez *et al.* (1998) testaram as duas teorias de Primack (1987) citadas no presente estudo em espécies de *Eucalyptus* (Myrtaceae) na Austrália e em mirtáceas no Chile, respectivamente. Os resultados encontrados por Keatley & Hudson (1998) sustentaram as duas teorias, e Smith-Ramirez *et al.* (1998) encontraram relação significativa apenas entre o tamanho do fruto e a duração do período de desenvolvimento do fruto. Estes resultados somados aos do presente estudo sugerem que, pelo menos na família Myrtaceae, em diversos locais há uma forte relação entre o tamanho do fruto e a fenologia reprodutiva. Sendo assim, pode-se concluir que os padrões de frutificação da família Myrtaceae são mais bem explicados por diferenças na morfologia do fruto e períodos de desenvolvimento e secundariamente por interações com dispersores durante o ano, assim como foi verificado também por Smith-Ramirez *et al.* (1998).

Os resultados da análise de restrição filogenética também demonstraram que a filogenia limita a fenologia reprodutiva em nível de gênero, sendo que a sua influência é mais evidente em alguns gêneros (*Gomidesia* e *Marlierea*). Possivelmente, a determinação filogenética em *Gomidesia*

e *Marlierea* é mais marcante nas fenofases da floração, botão e antese e, a partir daí, outros fatores como o tamanho do fruto, ganham importância na época de ocorrência das fenofases subsequentes (frutificação). Como as espécies de *Gomidesia* e *Marlierea* possuem frutos de tamanhos semelhantes (ao contrário de *Campomanesia* e *Eugenia*), acabam possuindo períodos de desenvolvimento do fruto e época de ocorrência de frutos maduros semelhantes. Dessa forma, o “sinal” filogenético se perpetua por todas as fenofases nestes gêneros. Wright & Calderón (1995) mencionaram que a influência da filogenia tende a ser mais forte e distinta entre espécies congêneres do que entre cofamiliares. No gênero *Eugenia*, que apresentou apenas um resultado significativo na análise de restrição filogenética, as espécies provavelmente não sofrem influência da filogenia, e esse resultado pode ser devido aos limites gerais do gênero ainda serem vagos (Landrum & Kawasaki 1997), sendo necessários mais estudos taxonômicos para sua delimitação adequada. Algumas espécies podem estar inseridas equivocadamente no gênero, originando os padrões fenológicos divergentes. No gênero *Campomanesia*, que apresentou apenas dois resultados significativos na análise de restrição filogenética, é possível que o baixo número de indivíduos por espécie tenha prejudicado a análise. Vários estudos envolvendo espécies congêneres encontraram restrição filogenética na floração (Wright & Calderón 1995, Smith-Ramirez *et al.* 1998, Davies & Asthon 1999, Madeira & Fernandes 1999, Osada *et al.* 2003). O único estudo encontrado que analisou a influência filogenética na frutificação de espécies congêneres foi o de Smith-Ramirez *et al.* (1998), que constataram que os padrões de frutificação dos gêneros da família Myrtaceae no Chile não sofrem restrições por inércia filogenética.

A falta de uma árvore filogenética definida para a família não permitiu relacionar de forma adequada as espécies mais aparentadas e definir melhor a influência da filogenia e fatores ecológicos nos padrões fenológicos reprodutivos genéricos de Myrtaceae.

Fatores filogenéticos e ecológicos possuem papéis importantes na formação dos padrões fenológicos das espécies de Myrtaceae estudadas. A influência da filogenia foi avaliada em duas fases importantes do ciclo de vida das plantas, a floração e a frutificação. Os padrões fenológicos de floração da família Myrtaceae foram limitados pela filogenia, no que se refere à época de ocorrência das fenofases, sendo que os padrões fenológicos de frutificação foram mais bem explicados por diferenças na morfologia do fruto e períodos de desenvolvimento do mesmo.

Referências bibliográficas

BAWA, K. S. 1995. Pollination, seed dispersal and diversification of Angiosperms. Trends in Ecology & Evolution 10 (8): 311-312.

- 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.
- DAVIES, S. J. & ASTHON, P. S. 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86 (12): 1786-1795.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46(3): 257-291.
- 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.
- GUILHERME, F. A. G., L. P. C. MORELLATO & 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.
- GUIX, J. C., TABANEZ, A. A. & SILVA, J. 1992. Viagem de reconhecimento científico a algumas áreas desconhecidas da Fazenda Intervales, Estado de São Paulo, durante o período de 04-16 de outubro de 1991: Grupo de Estudos Ecológicos. São Paulo, Fundação Florestal e Secretaria do Meio Ambiente (Série Documento, no 4).
- GROSS, C. L., MACKAY, D. A. & WHALEN, M. A. 2000. Aggregated flowering phonologies among three sympatric legumes. *Plant Ecology* 148: 13-21.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D. 1993. The comparative method in evolutionary biology. Series in Ecology and Evolution. Oxford, New York, 239 p.
- HERRERA, C. M. 2002. Correlated evolution of fruit and leaf size in bird-dispersed plants – species-level variance in fruit traits explained a bit further? *Oikos* 97 (3): 426-432.
- HILTY, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain-forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12 (4): 292-306.
- JOHNSON, S. D. 1992. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape Flora. *Journal of Ecology* 81 (3): 567-572.
- JORDANO, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers – a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145:163-191.
- KEATLEY, M. R. & HUDSON, I. L. 1998. The influence of fruit and bud volumes on eucalypt flowering – an exploratory analysis. *Australian Journal of Botany* 46 (2): 281-304.
- 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. *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.
- LANDRUM, L. R. & KAWASAKI, M. L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil – an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49 (1): 508-536.
- LOBO, J. A., QUESADA, M., STONER, K. E., FUCHS, E. J., HERRERÍAS-DIEGO, Y., ROJAS, J. & SABORÍO, G. 2003. Factors affecting phenological patterns of Bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90 (7): 1054-1063.
- MADEIRA, J. A. & FERNANDES, W. 1999. Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 15: 463-479.
- MAZER, S. J. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune Angiosperms. *Ecological Monographs* 59 (2): 153-175.
- 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. de & SANTOS, T. S. dos. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian wet forest. *Biotropica* 15: 68-70.
- 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.
- 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 lowland tropical rainforest* (L. A. Mc Dade et al., eds). University of Chicago Press, Chicago, p. 142-160.
- 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.
- OLLERTON, J. & LACK, A. J. 1992. Flowering phenology – an example of relaxation of natural-selection. *Trends in Ecology & Evolution* 7 (8): 274-276.
- 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.

- OSADA, N., SUGIURA, S., KAWAMURA, K., CHO, M. & TAKEDA, H. 2003. Community-level flowering phenology and fruit set – comparative study of 25 woody species in a secondary forest in Japan. *Ecological Research* 18: 711-723.
- PIZO, M. A. 2001. The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. *In: Seed dispersal and frugivory – ecology, evolution and conservation.* (D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti, eds.). CABI Publishing, Oxon, p. 129-143.
- PRIMACK, R. B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 409-430.
- PROENÇA, C. E. B. & GIBBS, P. E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytologist* 126: 343-354.
- RATHCKE, B. & LACEY, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- SANCHEZ, M., PEDRONI, F., LEITÃO-FILHO, H. F. & CESAR, 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.
- SAKAI, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43 (1): 77-86.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, L. P. C. 2003. 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.
- 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.
- 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.
- SUN, C., KAPLIN, B. A., KRISTENSEN, K. A., MUNYALIGOGA, V., MVUKIYUMWAMI, J., KAJONDO, K. K. & MOERMOND, T. C. 1996. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. *Biotropica* 28: 668-681.
- SZTUTMAN, M. & RODRIGUES, R. R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera-Açu, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25 (2): 161-176.
- 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.

- 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.
- 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.
- WRIGHT, S. J. & CALDERÓN, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83 (6): 937-948.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey, 662 p.
- 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).

Legenda das figuras em inglês

Figure 1. Parque Estadual Intervales localization and its limits with the other conservation units. Adapted from Guix *et al.* 1992.

Figure 2. Individuals' percentage of Myrtaceae species in the flowering phenophases during the study period. The grayish part represents the rainy season. Both graphic interruptions denote periods without phenological observation.

Figure 3. Individuals' percentage of Myrtaceae species in the fruiting phenophases during the study period. The grayish part represents the rainy season. Both graphic interruptions denote periods without phenological observation.

Figure 4. Results of the Independent contrasts analysis (no standardized) between the fruit size of the species (geometric mean of average fruit length and width) and the duration (in months) between the first date of unripe fruit and first date of ripe fruit (representing the period of fruit development). The result was statistically significant according to the binomial test ($p < 0,05$).

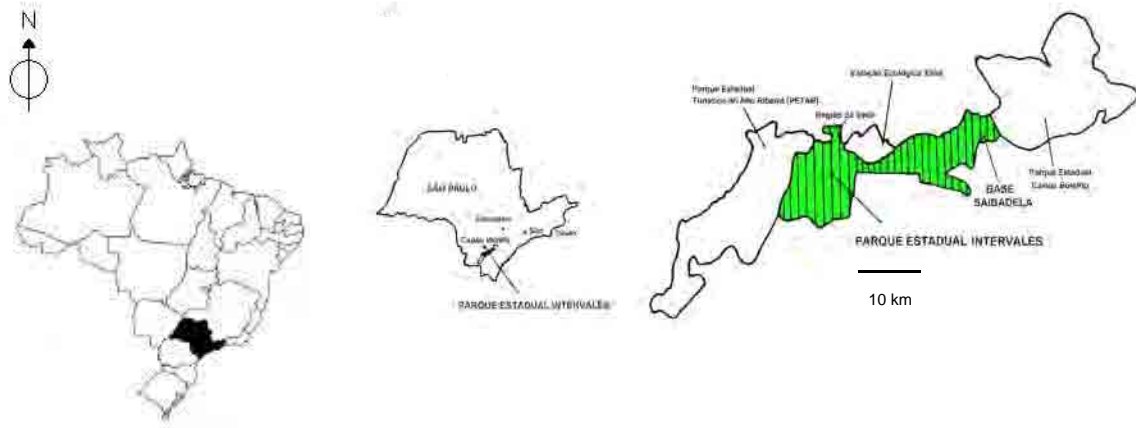


Figura 1. Localização do Parque Estadual Intervales e seus limites com outras unidades de conservação. Adaptado de (Guix *et al.* 1992).

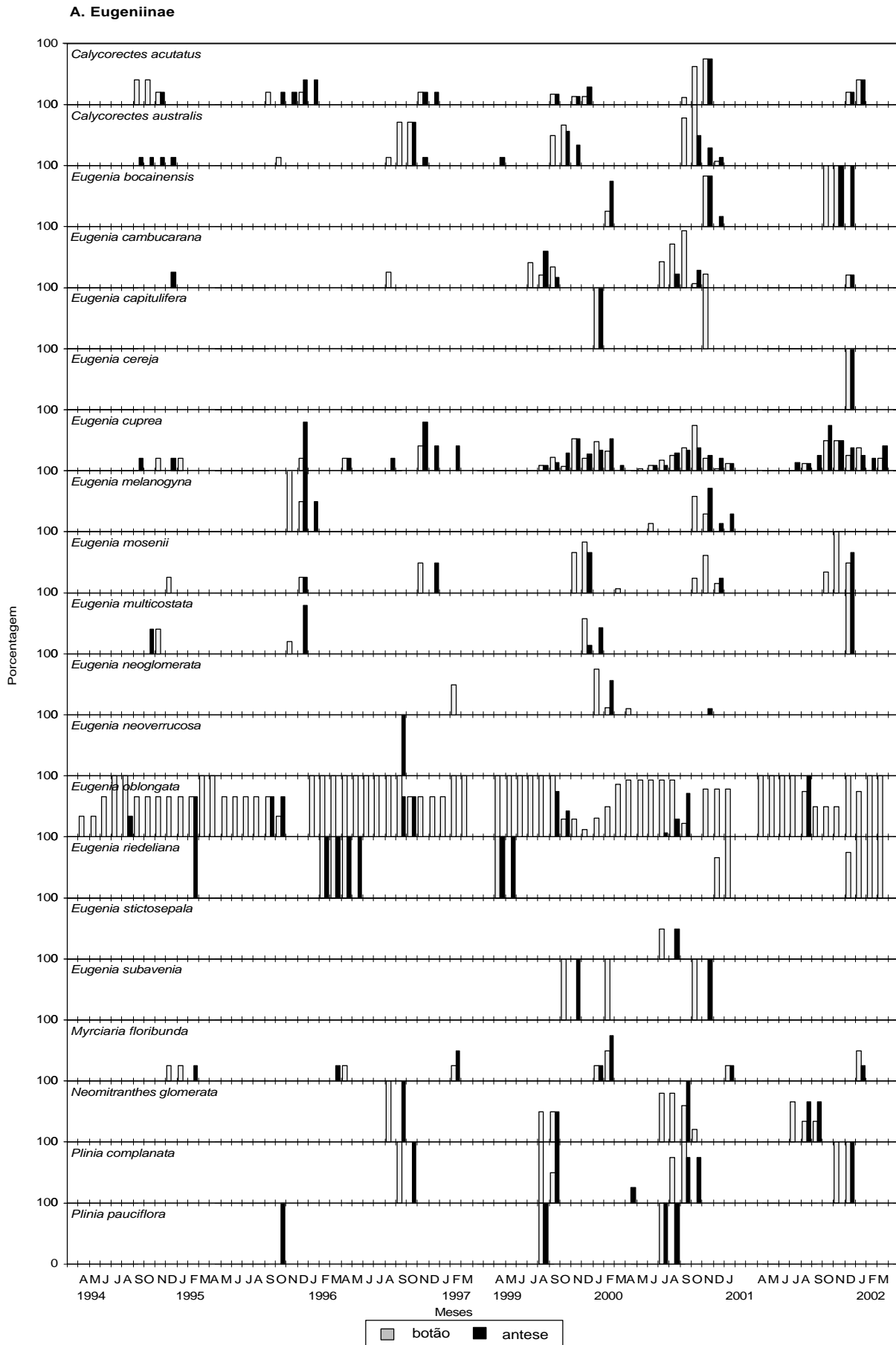
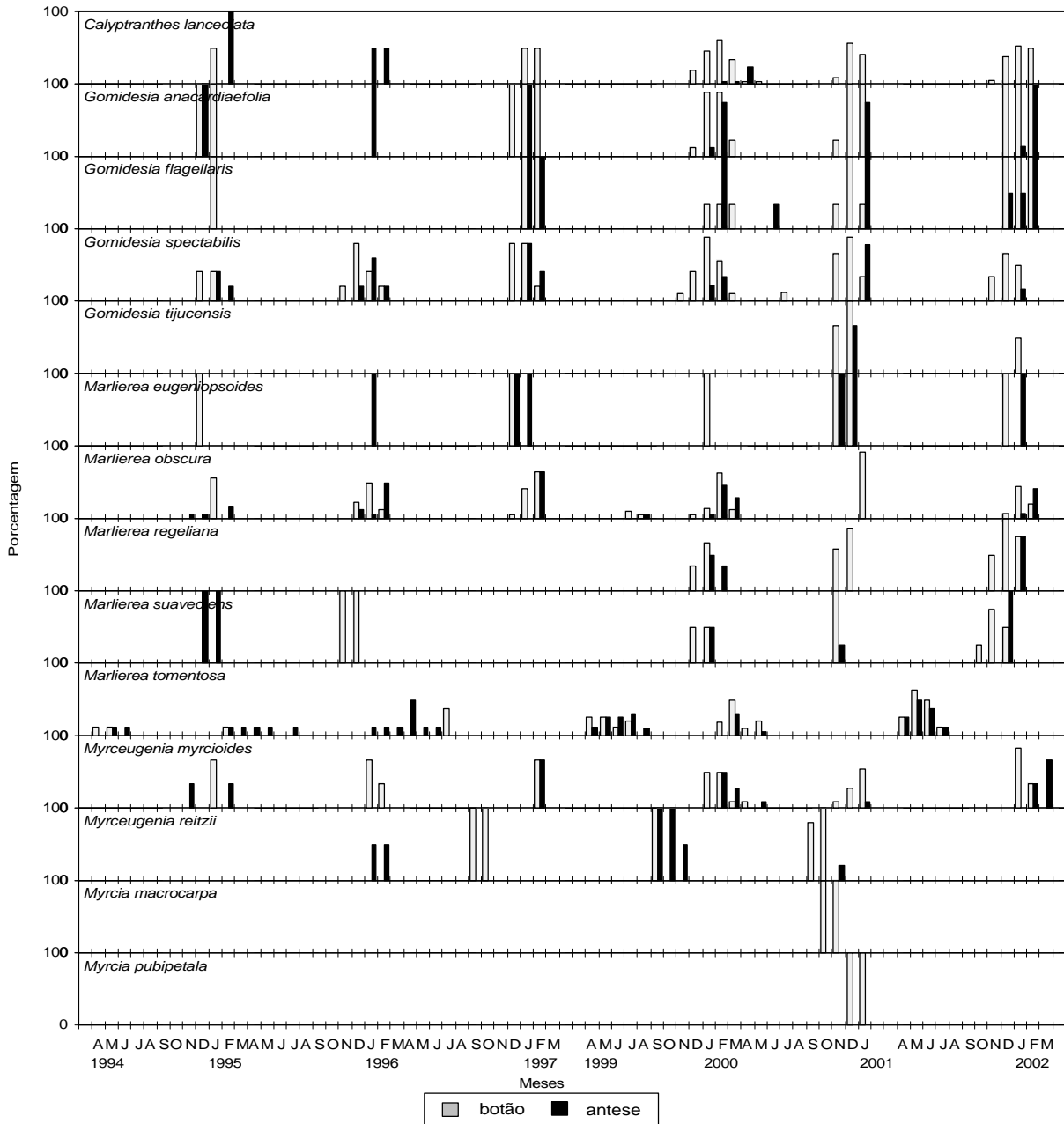


Figura 2. Porcentagem de indivíduos das espécies de Myrtaceae nas fenofases da floração durante o período de estudo. O fundo cinza representa a estação chuvosa. As duas interrupções no gráfico significam períodos sem observação fenológica.

B. Myrciinae



C. Myrtinae

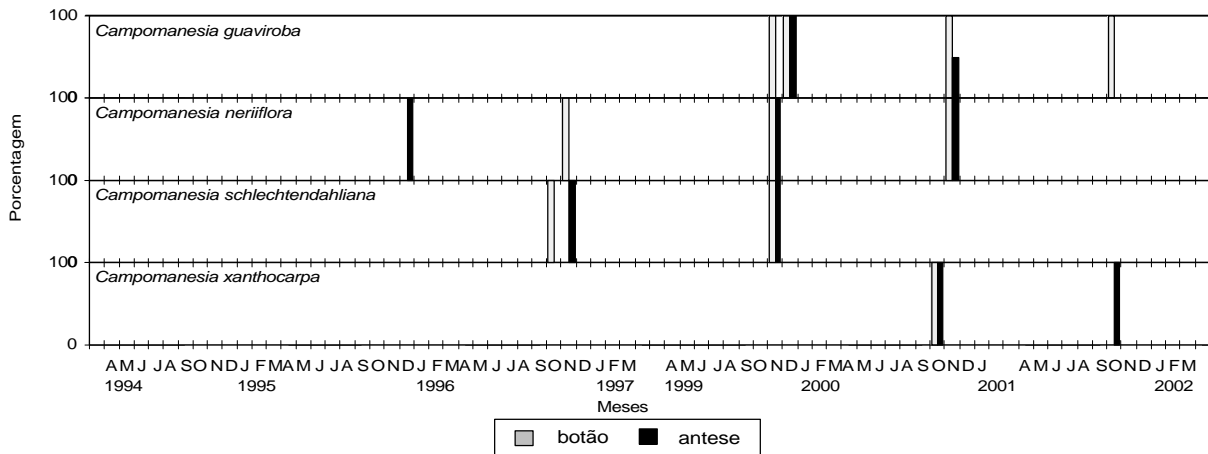


Figura 2. Cont.

A. Eugeniinae

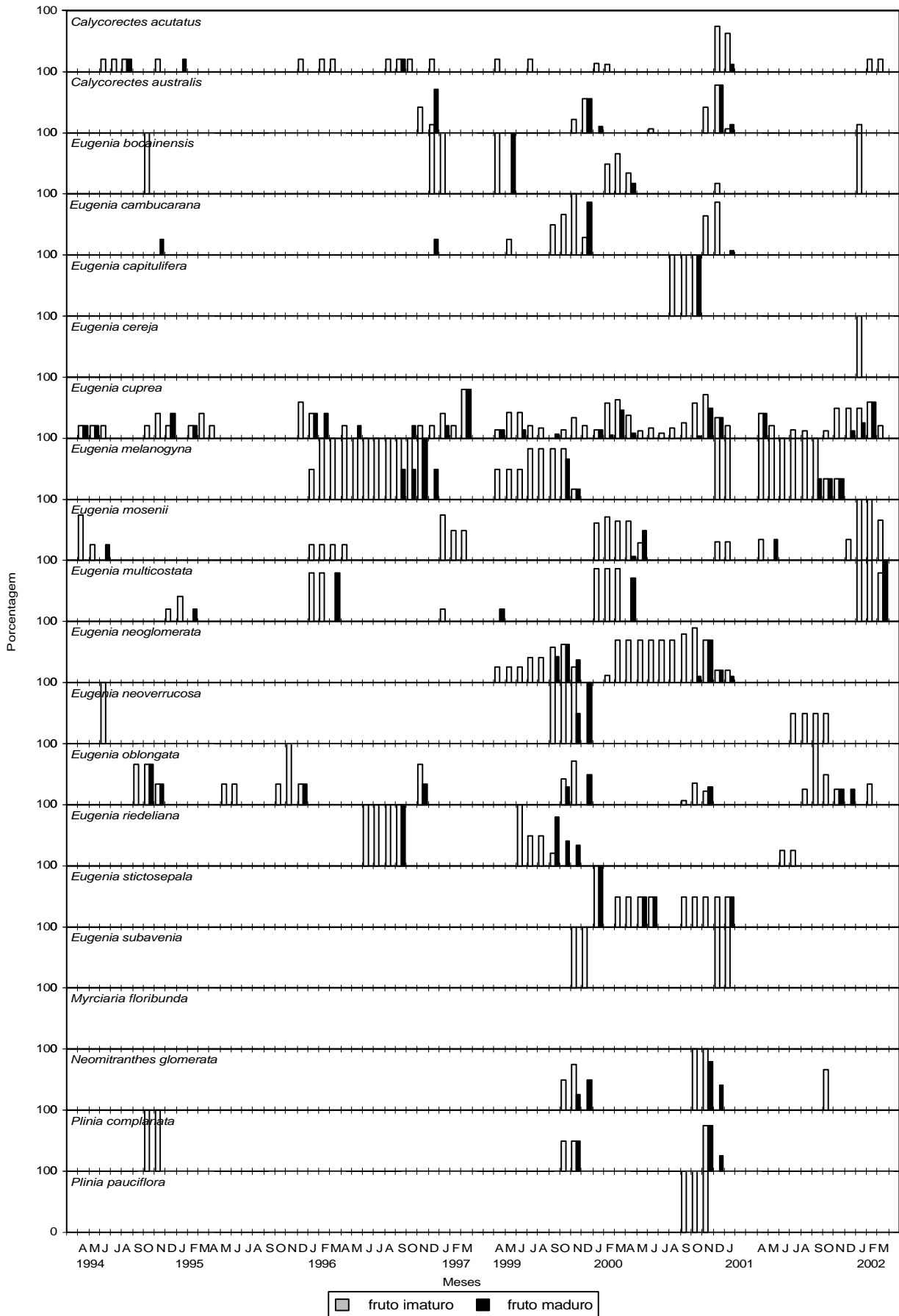
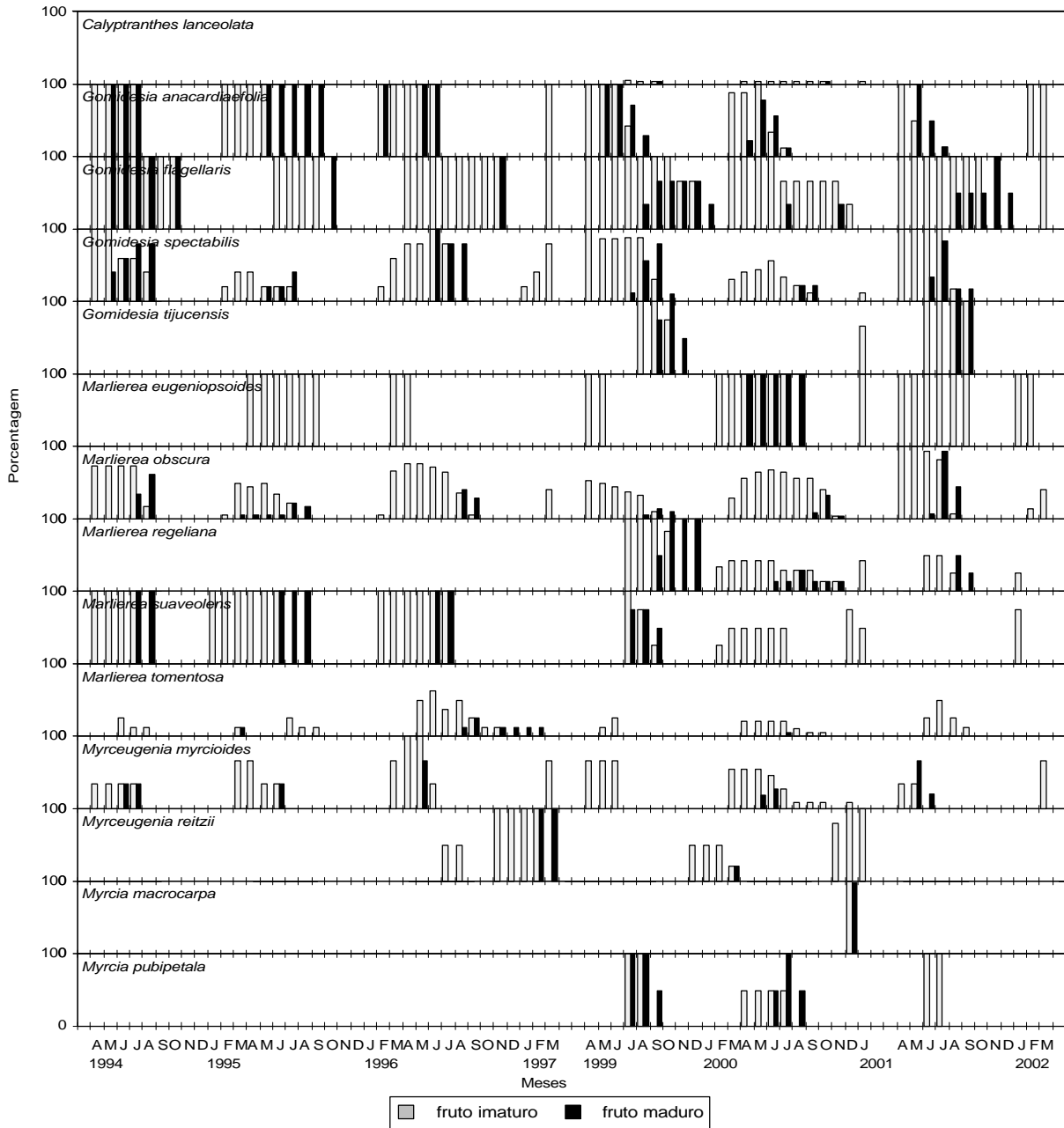


Figura 3. Porcentagem de indivíduos das espécies de Myrtaceae nas fenofases da frutificação durante o período de estudo. O fundo cinza representa a estação chuvosa. As duas interrupções no gráfico significam períodos sem observação fenológica.

B. Myrciinae



C. Myrtinae

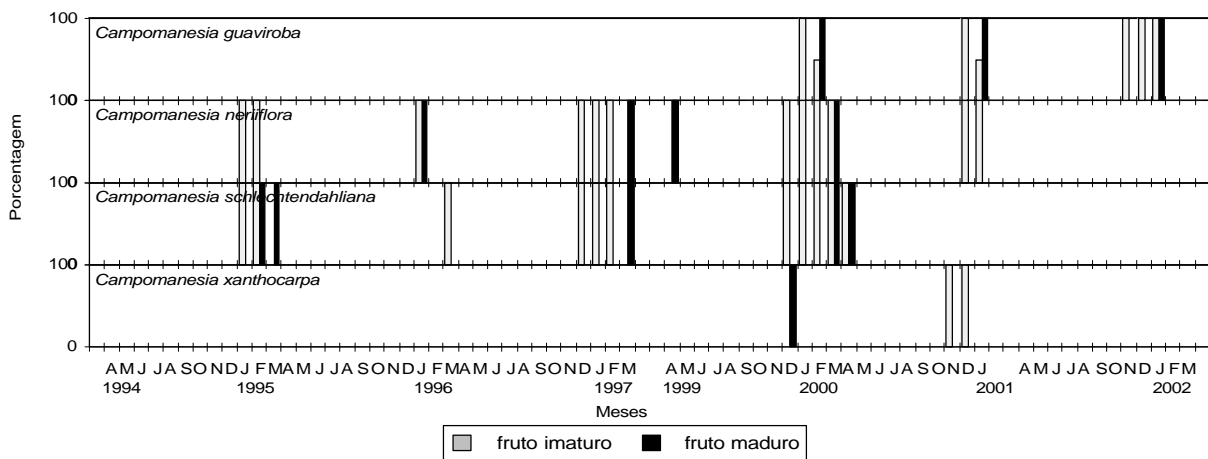


Figura 3. Cont.

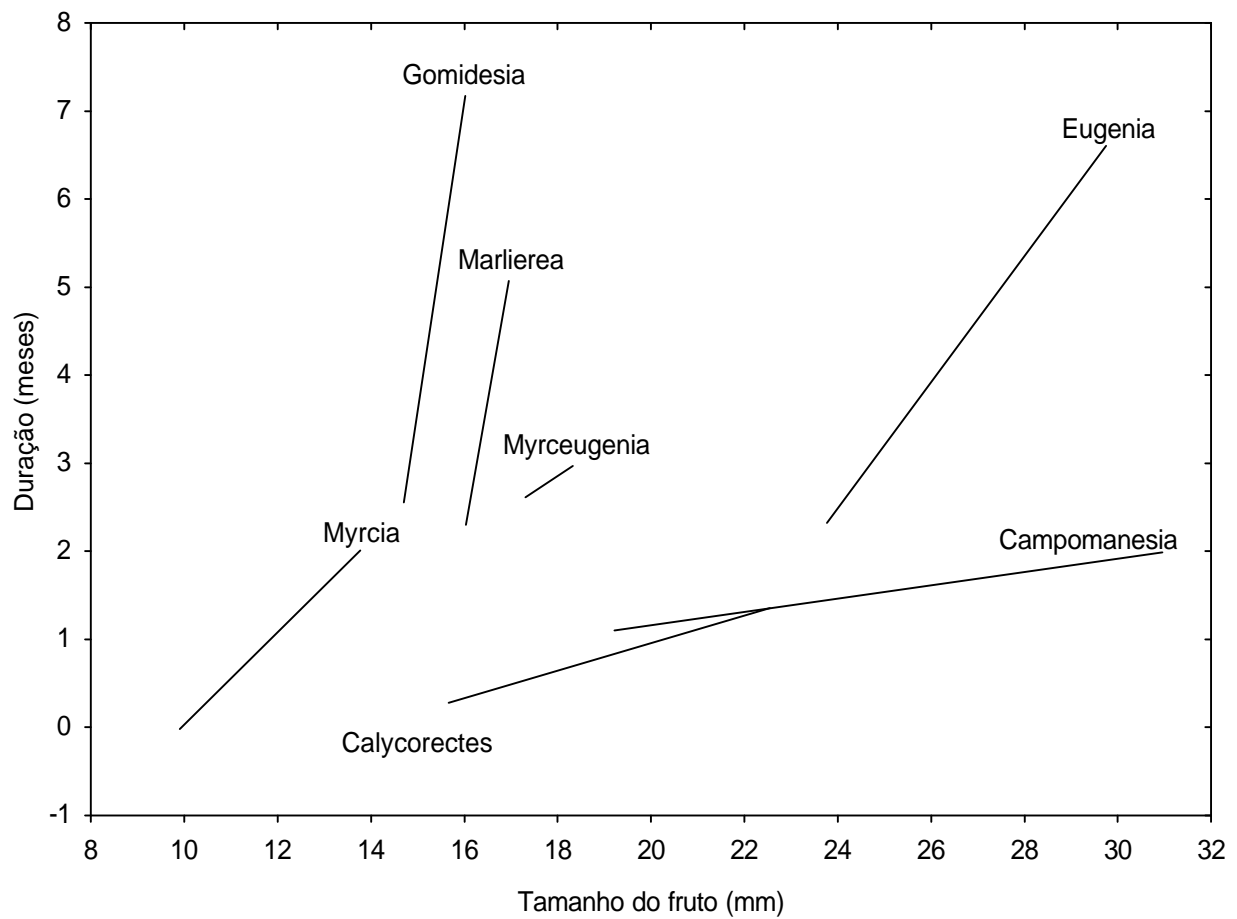


Figura 4. Resultado da Análise de contrastes independentes não-padronizada entre o tamanho do fruto das espécies (dado pela média geométrica entre largura e comprimento) e a duração (em meses) entre o início da fenofase fruto imaturo e início da fenofase fruto maduro (representando o período de desenvolvimento do fruto). O resultado foi estatisticamente significativo segundo o teste binomial ($p < 0,05$).

Tabela 1. Espécies de Myrtaceae observadas na Base Saibadela, Parque Estadual Intervales, Sete Barras, SP. N ind. = número de indivíduos; Obs = tempo de observação da espécie em meses; Larg. = largura do fruto (mm); Compr. = comprimento do fruto (mm); N sementes = número médio de sementes por fruto.

Espécies	N Ind.	Obs	Cor fruto	Larg. fruto	Compr. fruto	Nº sementes
Subtribo Eugeniinae						
<i>Calycorectes acutatus</i> (Miq.) Toledo	8	70	amarelo	23	22	1
<i>Calycorectes australis</i> D. Legrand	14	70	vermelho	17,5	14	1,1
<i>Eugenia bocainensis</i> Mattos	6	70	vermelho	43	36	4
<i>Eugenia cambucarana</i> Kiaersk.	14	70	verde	41,4	36,5	1,3
<i>Eugenia capitulifera</i> O. Berg.	1	17	-	-	-	-
<i>Eugenia</i> cf. <i>cereja</i> D. Legrand	1	70	laranja	15	-	-
<i>Eugenia cuprea</i> (O. Berg.) Nied.	24	70	vermelho	15,4	18,1	1
<i>Eugenia melanogyna</i> (D. Legrand) Sobral	7	70	preto	30,3	33,9	1
<i>Eugenia mosenii</i> (Kausel) Sobral	14	70	cinza	19,5	31,1	1
<i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand	7	70	verde	30,1	27,1	1
<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	10	70	preto	17,5	19,6	1
<i>Eugenia neoverrucosa</i> D. Legrand	3	61	amarelo	46,7	43,7	1
<i>Eugenia oblongata</i> O. Berg.	14	70	preto	25,2	20,8	1,3
<i>Eugenia</i> cf. <i>riedeliana</i> O. Berg.	6	70	preto	21,3	14,9	1
<i>Eugenia stictosepala</i> Kiaersk.	2	21	laranja	18,3	31,1	1
<i>Eugenia subavenia</i> O. Berg.	1	21	vermelho	14	-	-
<i>Myrciaria floribunda</i> (West ex Willd.) O. Berg.	4	70	preto	11	-	1
<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand	5	70	preto	19,3	15,6	1,7
<i>Plinia complanata</i> M. L. Kawasaki & B. Holst	4	70	vermelho	-	-	1
<i>Plinia pauciflora</i> M. L. Kawasaki & B. Holst	1	70	vermelho	-	-	1,5
Subtribo Myrciinae						
<i>Calyptanthes lanceolata</i> O. Berg.	26	70	preto	12,9	11,4	1,1
<i>Gomidesia anacardiaeifolia</i> (Gardner) O. Berg.	9	70	preto	15,2	11,9	1,1
<i>Gomidesia flagellaris</i> D. Legrand	3	70	preto	17,8	14,3	1
<i>Gomidesia spectabilis</i> (DC.) O. Berg.	11	70	cinza	16,3	16,3	1,5
<i>Gomidesia tijucensis</i> Kiaersk.	4	26	preto	17	15,5	1,3
<i>Marlierea eugeniopsoides</i> (D. Legrand & Kausel) D. Legrand	1	70	preto	12	16	1
<i>Marlierea obscura</i> O. Berg.	28	70	preto	14	11,6	1,4
<i>Marlierea regeliana</i> O. Berg.	7	27	preto	23,2	22,1	1,2
<i>Marlierea suaveolens</i> Cambess.	5	62	preto	16,5	15,2	1,5
<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	20	70	preto	19,2	17,7	2
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg.	11	70	laranja	16,3	18,7	2,6
<i>Myrceugenia reitzii</i> D. Legrand & Kausel	6	68	cinza	17	20	4
<i>Myrcia</i> cf. <i>macrocarpa</i> Barb. Rodr.	1	11	preto	10	-	-
<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	2	27	cinza	12,5	15,3	1,1
Subtribo Myrtinae						
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	2	27	amarelo	21,6	17,5	8
<i>Campomanesia neriiflora</i> (O. Berg.) Nied.	1	70	amarelo	30,2	32,5	13
<i>Campomanesia schlechtendahliana</i> (O. Berg.) Nied.	1	49	amarelo	34,1	27,6	11
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg.	1	24	amarelo	20,7	18,1	8
Total: 38 espécies, 11 gêneros	285					

Tabela 2. Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade nas fenofases, considerando o início e pico das fenofases nos indivíduos das espécies de Myrtaceae nos seis anos de estudo juntos. A data média não foi calculada para os valores estatisticamente não significativos (NS), com $p \geq 0,05$, e marcados com asterisco (valores podem ser irreais devido à baixa concentração, ou seja, possuem distribuição uniforme ao longo do tempo). As variáveis fenológicas com $N < 4$ não foram testadas estatisticamente.

	Início de botão	Pico de botão	Início de antese	Pico de antese	Início de fr. imaturo	Pico de fr. imaturo	Início de fr. maduro	Pico de fr. maduro
<i>Calycorectes acutatus</i>								
Observações (N)	15	14	15	14	16	16	4	4
Ângulo médio (a)	288,80°	300,27°	321,54°	330,94°	340,79°	347,17°	306,19°	306,19°
Data média	19/out	31/out	21/nov	01/dez	11/dez	17/dez	-	-
Desvio padrão circular	37,86°	34,74°	29,75°	21,84°	63,18°	67,45°	82,79°	82,79°
Comprimento vetor médio (r)	0,80	0,83	0,87	0,93	0,54	0,50	0,35	0,35
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,64 (NS)	0,64 (NS)
<i>Calycorectes australis</i>								
Observações (N)	27	26	23	23	21	21	21	21
Ângulo médio (a)	260,31°	275,07°	288,32°	295,03°	329,58°	337,64°	343,81°	345,93°
Data média	20/set	05/out	19/out	26/out	30/nov	08/dez	14/dez	16/dez
Desvio padrão circular	15,35°	12,11°	17,68°	19,92°	18,20°	16,16°	2,13°	6,09°
Comprimento vetor médio (r)	0,96	0,98	0,95	0,94	0,95	0,96	1,00	0,99
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Calyptanthes lanceolata</i>								
Observações (N)	51	30	10	10	2	1	2	2
Ângulo médio (a)	2,35°	23,10°	77,79°	80,25°	-	-	-	-
Data média	02/jan	23/jan	19/mar	22/mar	-	-	-	-
Desvio padrão circular	27,14°	29,16°	35,95°	32,01°	-	-	-	-
Comprimento vetor médio (r)	0,89	0,88	0,82	0,86	-	-	-	-
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
<i>Campomanesia guaviroba</i>								
Observações (N)	4	4	2	2	5	5	5	5
Ângulo médio (a)	307,63°	311,40°	-	-	351,21°	2,90°	27,33°	27,33°
Data média	07/nov	11/nov	-	-	22/dez	02/jan	27/jan	27/jan
Desvio padrão circular	13,01°	16,40°	-	-	22,62°	17,59°	15,27°	15,27°
Comprimento vetor médio (r)	0,97	0,96	-	-	0,93	0,95	0,97	0,97
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,01	0,01	-	-	0,01	0,00	0,00	0,00
<i>Campomanesia neriiflora</i>								
Observações (N)	3	3	3	3	5	4	4	4
Ângulo médio (a)	-	-	-	-	353,96°	11,53°	65,33°	65,33°
Data média	-	-	-	-	24/dez	11/jan	-	-
Desvio padrão circular	-	-	-	-	13,24°	19,59°	34,45°	34,45°
Comprimento vetor médio (r)	-	-	-	-	0,97	0,94	0,83	0,83
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	-	-	-	-	0,00	0,02	0,05 (NS)	0,05 (NS)
<i>Eugenia bocainensis</i>								
Observações (N)	7	7	10	10	7	2	2	2
Ângulo médio (a)	319,88°	322,10°	342,19°	344,00°	31,84°	-	-	-
Data média	20/nov	22/nov	12/dez	14/dez	-	-	-	-
Desvio padrão circular	34,00°	31,91°	41,84°	40,89°	36,66°	-	-	-
Comprimento vetor médio (r)	0,84	0,86	0,77	0,78	0,81	-	-	-
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00 (*)	-	-	-

Cont.

	Início de botão	Pico de botão	Início de antese	Pico de antese	Início de fr. imaturo	Pico de fr. imaturo	Início de fr. maduro	Pico de fr. maduro
<i>Marlierea regeliana</i>								
Observações (N)	14	14	6	6	7	-	9	9
Ângulo médio (a)	336,21°	349,23°	15,00°	19,99°	31,74°	-	249,29°	275,68°
Data média	06/dez	20/dez	15/jan	20/jan	01/fev	-	-	-
Desvio padrão circular	21,10°	14,40°	0,00°	7,08°	21,58°	-	42,67°	44,62°
Comprimento vetor médio (r)	0,93	0,97	1,00	0,99	0,93	-	0,76	0,74
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-	0,00 (*)	0,00 (*)
<i>Marlierea suaveolens</i>								
Observações (N)	11	11	8	8	10	4	7	7
Ângulo médio (a)	319,99°	329,43°	348,11°	348,11°	16,38°	101,50°	187,56°	206,85°
Data média	20/nov	29/nov	18/dez	18/dez	16/jan	12/abr	09/jul	28/jul
Desvio padrão circular	17,48°	20,08°	18,22°	18,22°	27,89°	26,50°	21,08°	15,64°
Comprimento vetor médio (r)	0,95	0,94	0,95	0,95	0,89	0,90	0,93	0,96
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00
<i>Marlierea tomentosa</i>								
Observações (N)	20	20	26	26	21	10	5	5
Ângulo médio (a)	113,85°	124,29°	104,95°	115,19°	152,91°	186,28°	243,04°	243,17°
Data média	25/abr	06/mai	16/abr	26/abr	04/jun	07/jul	-	-
Desvio padrão circular	53,02°	48,48°	46,33°	48,73°	34,92°	30,62°	39,44°	54,51°
Comprimento vetor médio (r)	0,65	0,70	0,72	0,70	0,83	0,87	0,79	0,64
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04 (*)	0,13 (NS)
<i>Myceugenia myrcioides</i>								
Observações (N)	24	15	11	10	16	10	10	10
Ângulo médio (a)	12,95°	22,10°	49,96°	60,24°	71,29°	116,69°	143,94°	148,48°
Data média	13/jan	22/jan	19/fev	02/mar	13/mar	28/abr	25/mai	30/mai
Desvio padrão circular	19,80°	21,39°	27,60°	25,51°	29,54°	30,78°	14,56°	15,63°
Comprimento vetor médio (r)	0,94	0,93	0,89	0,91	0,88	0,87	0,97	0,96
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Myrcueugenia reitzii</i>								
Observações (N)	8	8	3	3	8	3	3	3
Ângulo médio (a)	257,37°	270,61°	-	-	321,10°	-	-	-
Data média	17/set	01/out	-	-	21/nov	-	-	-
Desvio padrão circular	10,56°	9,51°	-	-	13,89°	-	-	-
Comprimento vetor médio (r)	0,98	0,99	-	-	0,97	-	-	-
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	-	-	0,00	-	-	-
<i>Myrcia pubipetala</i>								
Observações (N)	2	2	-	-	1	1	4	4
Ângulo médio (a)	-	-	-	-	-	-	186,63°	205,40°
Data média	-	-	-	-	-	-	08/jul	27/jul
Desvio padrão circular	-	-	-	-	-	-	13,01°	16,40°
Comprimento vetor médio (r)	-	-	-	-	-	-	0,97	0,96
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	-	-	-	-	-	-	0,01	0,01
<i>Myrciaria floribunda</i>								
Observações (N)	8	7	9	8	-	-	-	-
Ângulo médio (a)	26,63°	32,92°	36,52°	43,16°	-	-	-	-
Data média	26/jan	02/fev	06/fev	12/fev	-	-	-	-
Desvio padrão circular	32,38°	30,77°	17,32°	13,66°	-	-	-	-
Comprimento vetor médio (r)	0,85	0,87	0,96	0,97	-	-	-	-
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-

Cont.

	Início de botão	Pico de botão	Início de antese	Pico de antese	Início de fr. imaturo	Pico de fr. imaturo	Início de fr. maduro	Pico de fr. maduro
<i>Neomitranthes glomerata</i>								
Observações (N)	9	9	9	9	8	8	7	7
Ângulo médio (a)	206,28°	221,80°	247,69°	250,91°	285,00°	296,27°	323,45°	327,83°
Data média	28/jul	12/ago	08/set	11/set	15/out	27/out	23/nov	28/nov
Desvio padrão circular	20,34°	16,75°	12,69°	6,54°	0,00°	6,50°	13,59°	12,53°
Comprimento vetor médio (r)	0,94	0,96	0,98	0,99	1,00	0,99	0,97	0,98
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Plinia complanata</i>								
Observações (N)	8	8	8	8	5	5	4	4
Ângulo médio (a)	240,17°	249,18°	270,85°	272,94°	296,84°	302,46°	315,00°	318,73°
Data média	31/ago	09/set	01/out	03/out	27/out	02/nov	15/nov	19/nov
Desvio padrão circular	29,36°	30,74°	28,97°	28,28°	25,93°	19,41°	0,00°	6,50°
Comprimento vetor médio (r)	0,88	0,87	0,88	0,89	0,90	0,94	1,00	0,99
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01

Tabela 3. Resultados obtidos com a “Análise de restrição filogenética”. Os valores se referem à probabilidade de haver distâncias médias inferiores ao valor da distância média entre as espécies da família ou de determinado gênero, após 10.000 reamostragens. O asterisco (*) indica os valores significativos.

	Botão	Antese	Fruto imaturo	Fruto maduro
Myrtaceae	0,0000*	0,0002*	1,0000	0,6874
<i>Campomanesia</i>	0,4802	0,6077	0,3021	0,9946
<i>Eugenia</i>	0,9527	0,9998	0,4579	0,3532
<i>Gomidesia</i>	0,0000*	0,0223*	0,0052*	0,0003*
<i>Marlierea</i>	0,0250*	0,0039*	0,0000*	0,0000*
	Início botão	Início antese	Início fruto imaturo	Início fruto maduro
Myrtaceae	0,0000*	0,0000*	0,9109	0,3688
<i>Campomanesia</i>	0,0754	0,4043	0,0257*	0,8667
<i>Eugenia</i>	0,9317	0,9996	0,9904	0,0311*
<i>Gomidesia</i>	0,0000*	0,0021*	0,0667	0,0174*
<i>Marlierea</i>	0,0519	0,0612	0,0002*	0,0694
	Pico botão	Pico antese	Pico fruto imaturo	Pico fruto maduro
Myrtaceae	0,0000*	0,0000*	0,9995	0,0062*
<i>Campomanesia</i>	0,0253*	0,2726	0,0726	0,8972
<i>Eugenia</i>	1,0000	0,9994	0,9973	0,0592
<i>Gomidesia</i>	0,0000*	0,0076*	0,0170*	0,0318*
<i>Marlierea</i>	0,0040*	0,0994	0,0564	0,0295*

Tabela 4. Variáveis utilizadas nas análises que testaram as hipóteses de Primack (1987) em Myrtaceae (Análise de contrastes independentes e Teste pareado de sinal).

	Espécie	Tamanho fruto*	Duração (meses)**	Início antese***
				Estação: out - mar
1	<i>Calycorectes acutatus</i>	22,5	1,33	21/nov
2	<i>Calycorectes australis</i>	15,7	0,3	19/out
3	<i>Calyptranthes lanceolata</i>	12,1	5	19/mar
4	<i>Campomanesia guaviroba</i>	19,3	1,2	30/nov
5	<i>Campomanesia neriiflora</i>	31,3	1,67	23/nov
6	<i>Campomanesia schlechtendahliana</i>	30,7	2,33	12/nov
7	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	19,3	1	15/out
8	<i>Eugenia bocainensis</i>	39,3	3	12/dez
9	<i>Eugenia capitulifera</i>	-	-	15/jan
10	<i>Eugenia cereja</i>	15	1	15/dez
11	<i>Eugenia cuprea</i>	16,7	1,05	06/nov
12	<i>Eugenia melanogyna</i>	32	9,4	28/nov
13	<i>Eugenia mosenii</i>	24,6	3,87	14/dez
14	<i>Eugenia multicostata</i>	28,6	2,33	10/dez
15	<i>Eugenia neoglomerata</i>	18,5	8	15/fev
16	<i>Eugenia riedeliana</i>	17,8	3	10/fev
17	<i>Eugenia subavenia</i>	14	-	15/nov
18	<i>Gomidesia anacardiaeifolia</i>	13,4	1,67	22/jan
19	<i>Gomidesia flagellaris</i>	15,9	7,5	22/jan
20	<i>Gomidesia spectabilis</i>	16,3	3,5	15/jan
21	<i>Gomidesia tijuensis</i>	16,2	7	15/dez
22	<i>Marlierea eugeniopsoides</i>	13,8	2	22/dez
23	<i>Marlierea obscura</i>	12,7	4,91	06/fev
24	<i>Marlierea regeliana</i>	22,6	6	15/jan
25	<i>Marlierea suaveolens</i>	15,8	4,5	18/dez
26	<i>Myrceugenia myrcioides</i>	17,4	2,67	19/fev
27	<i>Myrceugenia reitzii</i>	18,4	3	14/nov
28	<i>Myrcia macrocarpa</i>	10	0	-
29	<i>Myrcia pubipetala</i>	13,8	2	-
30	<i>Myrciaria floribunda</i>	11	-	06/fev
31	<i>Plinia complanata</i>	10,9	0	01/out
				Estação: abr - set
32	<i>Eugenia cambucarana</i>	38,9	1,8	21/set
33	<i>Eugenia neoverrucosa</i>	45,1	5	10/set
34	<i>Eugenia oblongata</i>	22,9	1,36	06/set
35	<i>Eugenia stictosepala</i>	23,8	4	15/ago
36	<i>Marlierea tomentosa</i>	18,4	2,67	16/abr
37	<i>Neomitranthes glomerata</i>	17,3	0,6	08/set
38	<i>Plinia pauciflora</i>	-	2	22/ago

* Média geométrica entre a largura e o comprimento do fruto.

** Tempo médio (em meses) entre o início da fenofase fruto imaturo e o início da fenofase fruto maduro.

*** Data obtida através do ângulo médio da estatística circular.

Considerações Finais

Os padrões fenológicos encontrados no presente estudo, como a floração ocorrente na estação mais quente e úmida e apresentando muitas correlações com os fatores climáticos e a frutificação ocorrente ao longo do ano todo, embora com tendência para a estação menos quente e chuvosa, e com poucas correlações com os fatores climáticos, confirmaram as tendências encontradas para comunidades em outros estudos na floresta atlântica.

A alta previsibilidade de ocorrência das fenofases reprodutivas nas espécies de Myrtaceae verificada neste estudo é importante para o conhecimento da variação temporal da disponibilidade de recursos (como flores, frutos e sementes) para os animais na comunidade. Além disso, a continuidade dos padrões entre os anos é importante para a manutenção dos polinizadores e dispersores de sementes do local de estudo, uma das áreas mais bem preservadas de floresta atlântica do país, embora a crescente exploração do palmito-juçara (*Euterpe edulis*, Arecaceae) e o cultivo de banana estejam oferecendo grande risco à biodiversidade local.

A influência de Myrtaceae na definição dos padrões fenológicos da comunidade, somada a alta previsibilidade na oferta de flores e frutos, ressaltou a importância da família em floresta atlântica, especialmente na manutenção das interações animal-planta.

Os fatores abióticos e bióticos possuem papéis importantes na formação dos padrões fenológicos das espécies de Myrtaceae estudadas, sendo que a afiliação taxonômica influenciou fortemente a floração da família, enquanto os padrões fenológicos da frutificação foram mais bem explicados por diferenças na morfologia do fruto e tempo de maturação dos frutos.

Este estudo demonstrou a importância de investigar os diversos fatores desencadeadores dos eventos fenológicos, que ainda são bastante obscuros, apesar do crescente número de estudos fenológicos que vem sendo desenvolvido nos últimos anos. Ressalta-se também a necessidade de mais estudos a longo prazo, que permitam compreender melhor o comportamento fenológico das espécies ao longo dos anos. Além disso, é importante que sejam desenvolvidos mais estudos sobre a biologia da reprodução das mirtáceas, incluindo a verificação dos polinizadores e dispersores de sementes das espécies, em especial na floresta atlântica onde a família Myrtaceae costuma ser a família dominante.

APÊNDICE

Apêndice A (ver Capítulo 1). Cont.

BOTÃO	Ano 3												Ano 4											
	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar
<i>Calycorectes acutatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	4	3	0	0	0
<i>Calycorectes australis</i>	0	0	0	0	17	45	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	60	0	0	0	0	0
<i>Calyptanthus lanceolata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	20	24	23
<i>Campomanesia guaviroba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	3	0	0	0
<i>Campomanesia neriiflora</i>	0	0	0	0	0	0	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0
<i>Campomanesia schlechtendahliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia bocainensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Eugenia cambucarana</i>	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	9	12	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia capitulifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Eugenia cereja</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia cuprea</i>	17	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	9	18	10	35	9	12	9	0	0
<i>Eugenia melanogyna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia mosenii</i>	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	29	0	0	3	0
<i>Eugenia multicostata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0
<i>Eugenia neoglomerata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	0
<i>Eugenia neoverrucosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia oblongata</i>	50	100	100	50	50	27	20	25	22	13	14	100	50	67	80	40	36	24	20	9	3	5	9	30
<i>Eugenia riedeliana</i>	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia stictosepala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia subavenia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	1	0
<i>Gomidesia anacardiaeifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	11	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	12	10	5
<i>Gomidesia flagellaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3
<i>Gomidesia spectabilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	44	25	5	0	0	0	0	0	0	0	4	11	13	7	3	3
<i>Gomidesia tifucensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marlierea eugeniopteroxoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Marlierea obscura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	11	44	50	0	0	0	0	20	9	0	0	0	3	5	22	8
<i>Marlierea regeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	7	0	0
<i>Marlierea suaveolens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	0	0
<i>Marlierea tomentosa</i>	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	33	33	20	20	0	0	0	0	0	0	4	25
<i>Myrcueugenia myrcioides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	6	3
<i>Myrcueugenia reitzii</i>	0	0	0	0	0	18	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcia macrocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcia pubipetala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrciaria floribunda</i>	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0
<i>Neomitranthes glomerata</i>	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	6	0	0	0	0	0	0
<i>Plinia complanata</i>	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	6	0	0	0	0	0	0
<i>Plinia pauciflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0

Apêndice A (ver Capítulo 1). Cont.

ANTESE Espécie	Ano 1												Ano 2											
	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar
<i>Calycorectes acutatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	100	12	17	0	0
<i>Calycorectes australis</i>	0	0	0	0	0	50	33	25	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calyptranthes lanceolata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	7	0
<i>Campomanesia guaviroba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campomanesia neriiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0
<i>Campomanesia schlechtendahliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia bocainensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia cambucarana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia capitulifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia cereja</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia cuprea</i>	0	0	0	0	0	50	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0
<i>Eugenia melanogyna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	8	0	0
<i>Eugenia mosenii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0
<i>Eugenia multicostata</i>	0	0	0	0	0	0	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0
<i>Eugenia neoglomerata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia neoverrucosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia oblongata</i>	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	100	50	0	0	0	0	0
<i>Eugenia riedeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	33
<i>Eugenia stictosepala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia subavenia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gomidesia anacardiifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0
<i>Gomidesia flagellaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gomidesia spectabilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	25	7	0
<i>Gomidesia tijuensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marlierea eugeniopteroxoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0
<i>Marlierea obscura</i>	0	0	0	0	0	0	0	25	17	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	8	64	0
<i>Marlierea regeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marlierea suaveolens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	17	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marlierea tomentosa</i>	0	100	100	0	0	0	0	0	0	0	8	100	0	0	0	100	0	0	0	0	0	8	7	33
<i>Myrcogenia myrcioides</i>	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcogenia reitzii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	7	0
<i>Myrcia macrocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcia pubipetala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrciaria floribunda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
<i>Neomitranthes glomerata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plinia complanata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plinia pauciflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0

Apêndice B (ver Capítulo 2). Fotos dos frutos de 28 das 38 espécies de Myrtaceae estudadas neste trabalho. Fotos de Marco Aurélio Pizo na Base Saibadela.



*Calycorectes
australis*



*Calyptranthes
lanceolata*



*Campomanesia
guaviroba*



*Campomanesia
schlechtendahliana*



*Campomanesia
xanthocarpa*



*Eugenia
cambucarana*



*Eugenia
cuprea*



*Eugenia
melanogyna*



*Eugenia
mosenii*



*Eugenia
multcostata*



*Eugenia
neoglomerata*



*Eugenia
neoverrucosa*



*Eugenia
oblongata*



*Eugenia
riedeliana*

Apêndice B (ver Capítulo 2). Cont.



*Eugenia
stictosepala*



*Gomidesia
anacardiaefolia*



*Gomidesia
flagellaris*



*Gomidesia
spectabilis*



*Gomidesia
tijucensis*



*Marlierea
eugeniopsoides*



*Marlierea
obscura*



*Marlierea
regeliana*



*Marlierea
suaveolens*



*Myrceugenia
myrcioides*



*Myrceugenia
reitzii*



*Myrcia
pubipetala*



*Neomitranthes
glomerata*



*Plinia
complanata*

APÊNDICE C (ver Capítulo 2). Espécies da comunidade arbórea de Saibadela (Zipparro 2004) utilizadas na “Análise de restrição filogenética” para verificar a influência da filogenia no nível de família. N – número de indivíduos observados. S – síndrome de dispersão: ZOO (zoocórica), ANE (anemocórica), AUT (autocórica) e IND (síndrome indeterminada). Somente os indivíduos reprodutivos foram selecionados da lista original de Zipparro (2004).

Espécie	Família	N	S
<i>Guatteria australis</i> A. St. Hill.	Annonaceae	1	ZOO
<i>Rollinia sericea</i> R. E. Fr.	Annonaceae	2	ZOO
<i>Aspidosperma</i> cf. <i>compactinervium</i> Kuhlmann.	Apocynaceae	2	ANE
<i>Malouetia cestroides</i> Muell. Arg.	Apocynaceae	2	ZOO
<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	Araliaceae	1	ZOO
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott.)	Arecaceae	4	ZOO
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Arecaceae	29	ZOO
<i>Vernonia petiolaris</i> DC.	Asteraceae	1	ANE
<i>Vernonia puberula</i> Less.	Asteraceae	1	ANE
<i>Jacaranda</i> cf. <i>montana</i> Morawetz	Bignoniaceae	1	ANE
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl) G. Nicholson	Bignoniaceae	3	ANE
<i>Cordia silvestris</i> Fresen.	Boraginaceae	1	ZOO
<i>Protium</i> sp.	Burseraceae	1	ZOO
<i>Cinnamodendron dinisii</i> Schwacke	Canellaceae	1	ZOO
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	Caricaceae	1	ZOO
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	Cecropiaceae	1	ZOO
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	Cecropiaceae	1	ZOO
<i>Maytenus alaternoides</i> Reissek	Celastraceae	1	ZOO
<i>Maytenus aquifolium</i> Mart.	Celastraceae	1	ZOO
<i>Maytenus robusta</i> Reissek	Celastraceae	2	ZOO
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	Chrysobalanaceae	1	IND
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	Clusiaceae	9	ZOO
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	7	ZOO
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	Elaeocarpaceae	2	ZOO
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Muell. Arg.	Euphorbiaceae	4	AUT
<i>Alchornea</i> cf. <i>glandulosa</i> Poepp.	Euphorbiaceae	3	ZOO
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	5	ZOO
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	Euphorbiaceae	4	ZOO
<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne	Fabaceae	1	ZOO
<i>Dahlstedtia pentaphylla</i> (Taub.) Burkart	Fabaceae	1	IND
<i>Hymenaea courbaril</i> (Ducke) Y.T. Lee & Langenh.	Fabaceae	3	ZOO
<i>Inga</i> cf. <i>sessilis</i> (Vell.) Mart.	Fabaceae	1	ZOO
<i>Inga edulis</i> Mart.	Fabaceae	2	ZOO
<i>Lonchocarpus</i> cf. <i>cultratus</i> (Vell.) A.M.G. Azevedo & H.C. Lima	Fabaceae	2	ANE
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Fabaceae	1	IND
<i>Pseudopiptadenia warmingii</i> (Harms) Bukart	Fabaceae	6	ANE
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Fabaceae	1	ANE
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	Fabaceae	5	ANE
<i>Swartzia flaemingii</i> Raddi	Fabaceae	5	ZOO
<i>Citronella megaphylla</i> (Miers.) Howard	Icacinaceae	1	ZOO
<i>Cryptocaria moschata</i> Nees & Martius ex Nees	Lauraceae	7	ZOO
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	Lauraceae	2	ZOO
Lauraceae sp.	Lauraceae	2	ZOO
<i>Ocotea</i> cf. <i>elegans</i> Mez	Lauraceae	2	ZOO

Cont.

Espécie	Família	N	S
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	1	ZOO
<i>Ocotea elegans</i> Mez	Lauraceae	2	ZOO
<i>Ocotea tabacifolia</i> (Meisn.) Rohwer	Lauraceae	1	ZOO
<i>Ocotea teleiandra</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	4	ZOO
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Lecythidaceae	3	ANE
<i>Talauma ovata</i> A. St.-Hil.	Magnoliaceae	1	ZOO
<i>Spirotheca passifloroides</i> Cuatrec.	Malvaceae	3	ANE
<i>Miconia cabussu</i> Hoehne	Melastomataceae	1	IND
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	Melastomataceae	1	IND
<i>Miconia holosericea</i> (L.) DC.	Melastomataceae	1	ZOO
<i>Tibouchina regnelli</i> Cogn.	Melastomataceae	1	ANE
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	3	ZOO
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	1	ANE
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Meliaceae	1	ZOO
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	Monimiaceae	4	ZOO
<i>Mollinedia uleana</i> Perkins	Monimiaceae	2	ZOO
<i>Brosimum</i> sp.	Moraceae	1	ZOO
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex A.DC.) Warb.	Myristicaceae	3	ZOO
<i>Virola gardneri</i> (A. DC.) Warb.	Myristicaceae	1	ZOO
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Myrsinaceae	1	ZOO
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz.	Nyctaginaceae	15	ZOO
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	Olacaceae	1	ZOO
<i>Tetrastylidium grandifolium</i> (Baill.) Sleumer	Olacaceae	1	ZOO
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemao	Phyllanthaceae	10	ZOO
<i>Phytolacca dioica</i> L.	Phytolaccaceae	1	ZOO
<i>Roupala</i> cf. <i>brasiliensis</i> Klotzsch	Proteaceae	1	ANE
<i>Rhamnidium</i> cf. <i>elaecarpum</i> Reissek	Rhamnaceae	1	ZOO
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	Rubiaceae	1	ZOO
<i>Bathysa australis</i> (St. Hil.) Benth. & Hook. f.	Rubiaceae	8	AUT
<i>Ixora burchelliana</i> Müll. Arg.	Rubiaceae	2	ZOO
<i>Psychotria suterella</i> Muell. Arg.	Rubiaceae	5	ZOO
<i>Simira</i> sp.	Rubiaceae	3	ANE
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A. St.-Hil.	Rutaceae	4	AUT
<i>Meliosma sinuata</i> Urb.	Sabiaceae	2	ZOO
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	Sapindaceae	4	ZOO
<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	Sapotaceae	4	ZOO
<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler	Sapotaceae	4	ZOO
<i>Diploon cuspidatum</i> (Hoehne) Cronquist	Sapotaceae	3	ZOO
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	Sapotaceae	1	ZOO
<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	Sapotaceae	3	ZOO
<i>Solanum inaequale</i> Vell.	Solanaceae	2	ZOO
<i>Symplocos</i> sp.	Symplocaceae	3	ZOO
<i>Aegiphyla sellowiana</i> Cham.	Verbenaceae	2	ZOO
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Verbenaceae	2	ZOO
<i>Vitex</i> sp.	Verbenaceae	1	ZOO
<i>Callisthene</i> cf. <i>dryadum</i> A.P. Duarte	Vochysiaceae	3	IND
90 espécies	43 famílias	259	