

**PADRÕES FENOLÓGICOS DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UM FRAGMENTO
DE FLORESTA SEMIDECÍDUA NO ESTADO DE SÃO PAULO:
DEFINIÇÃO DE PADRÕES SAZONAIS E COMPARAÇÃO ENTRE ANOS.**

PAULO RUBIM

Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências do Campus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista, para a
obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas (Biologia Vegetal).**

**Rio Claro
Estado de São Paulo
Junho de 2006**

Agradecimentos

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (*Fapesp*) bolsas concedidas de Iniciação Científica (proc. 01/09575-9) e de Mestrado (proc. 03/11131-7).

À profa. *Patrícia Morellato* pela orientação e paciência durante todo o tempo de coleta de dados e elaboração da dissertação.

A todos os amigos do *Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes*, pelas discussões e troca de conhecimento que tanto auxiliaram para minha formação acadêmica.

Aos cinco irmãos do pesqueiro, Srs. *Nenê, Laerte, Pedro, Bento e Liberato*, por toda amizade e preocupação durante as coletas no campo.

À *Mazinha* pela amizade e ajuda na coleta dos dados.

A todos os amigos do departamento de Botânica, em especial ao *Luís Alberti* e *Bebê* e pelos longos “papos ecológicos”.

Ao prof. *Marco Assis* pela revisão da taxonomia botânica.

Em especial à *Cris*, minha querida companheira, pelo convívio, paciência e atenção durante os finalmente da dissertação.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL	1
------------------	---

Capítulo I - Padrões Sazonais e Influências Climáticas na fenologia da Comunidade

<i>Arbórea em Floresta Semidecídua no Sudeste do Brasil</i>	4
---	---

ABSTRACT	6
----------	---

RESUMO	7
--------	---

INTRODUÇÃO	8
------------	---

MÉTODOS	10
---------	----

RESULTADOS	16
------------	----

DISCUSSÃO	21
-----------	----

LITERATURA CITADA	26
-------------------	----

Capítulo II - Fenologia da Frutificação em Floresta Semidecídua no

<i>Sudeste do Brasil</i>	45
--------------------------	----

ABSTRACT	47
----------	----

RESUMO	48
--------	----

INTRODUÇÃO	49
------------	----

MÉTODOS	51
---------	----

RESULTADOS	55
------------	----

DISCUSSÃO	58
-----------	----

LITERATURA CITADA	61
-------------------	----

INTRODUÇÃO GERAL

Um dos aspectos mais marcantes das florestas tropicais é a variação sazonal de recursos como folhas para herbívoros, flores para polinizadores e frutos para animais frugívoros (Rathcke & Lacey 1985). Essa sazonalidade fenológica é observada em florestas localizadas em regiões com pouca variação climática (Morellato *et al.* 2000, Bawa 2003) e mais evidente em florestas sazonais localizadas em regiões onde há uma forte sazonalidade climática durante o ano (Frankie *et al.* 1976, Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991). Nessas florestas sazonais, fenofases vegetativas como a queda foliar geralmente é relacionada a estação mais seca do ano e o brotamento foliar a estação de transição entre a estação seca e chuvosa (Frankie *et al.* 1976, Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991). Já as fenofases reprodutivas como a floração geralmente ocorrem durante a estação seca (Janzen 1967, Daubenmire 1972) ou durante as primeiras chuvas no início da estação chuvosa (Monastério & Sarmiento 1976, Morellato *et al.* 1989). Em florestas estacionais do sudeste do Brasil, o maior número de espécies em frutificação é encontrado durante a estação seca, principalmente devido a essas florestas possuírem um número relativamente significativo de espécies anemocóricas que dispersam suas sementes durante esse período (Morellato 1991). Já frutos zoocóricos não apresentam sazonalidade evidente (Morellato & Leitão-Filho 1992, Mikich & Silva 2001).

Muitos pesquisadores enfatizam a necessidade de estudos fenológicos de longo prazo, pois estudo em curto prazo (ex: um ano) podem inferir resultados pontuais que não devem ser considerados como padrão (Fenner 1998, Sakai 2001). Dessa forma, o primeiro capítulo dessa dissertação analisa os padrões reprodutivos e vegetativos de 90 espécies arbóreas de floresta semidecídua durante um período de quatro anos, comparando os padrões encontrados em cada ano e se eles se repetem.

O segundo capítulo enfatiza a fenologia da frutificação por síndromes de dispersão, detalhando se a sazonalidade, a duração e sincronia da frutificação são diferentes em espécies com mesma síndrome de dispersão. Características morfológicas dos frutos como o tamanho e a

cor são considerados para auxiliar no entendimento dos padrões encontrados. Geralmente os padrões da fenologia da frutificação são interpretados para toda a comunidade, porém acreditamos que a síndromes de dispersão pode influenciar notavelmente nos padrões particulares de cada grupo específico. Também foi realizado o detalhamento da sincronia da frutificação em cinco espécies em cada síndrome de dispersão para análise intra-específica que quando somados moldam o padrão geral da frutificação em cada síndrome.

LITERATURA CITADA

- BAWA, K. S., H. KANG, AND M. H. GRAYUM. 2003. Relationship among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest. *Am. J. Bot.* 90: 877-887.
- FENNER, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1: 78-91.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, AND P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central América. *Evolution* 21: 620-37.
- MIKICH, S. B., AND S. M. SILVA. 2001. Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de floresta estacional semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta bot. bras.* 15: 89-113.
- MONASTERIO, M., AND G. SARMIENTO. 1976. Phenological strategies of plants species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *J. Biogeogr.* 3: 325-356.

- MORELLATO, L. P. C., R. R. RODRIGUES, H. F. LEITÃO-FILHO, AND C. A. JOLY. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas em floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 12: 85-98.
- . 1991. Fenologia de árvores, arbustos e lianas em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Ecologia, Unicamp.
- , AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1992. Padrões de frutificação e dispersão de sementes na Serra do Japi. In L. P. C. Morellato (Ed.) *Historia Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal o sudeste do Brasil*, pp. 112-140, Editora da Unicamp, Campinas, Brasil.
- . D. C., A. TAKAHASI, C. C. BENCHE, E. C. ROMERA, AND V. B. ZIPARRO. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- RATHCKE, B., AND E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- SAKAI, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Popul. Ecol.* 43: 77-86.

CAPÍTULO I

Padrões Sazonais e Influências Climáticas na fenologia da Comunidade Arbórea em Floresta Semidecídua no Sudeste do Brasil

Rubim e Morellato

Clima e Fenologia em Floresta Semidecídua.

Padrões Sazonais e Influências Climáticas na fenologia da Comunidade Arbórea em Floresta Semidecídua no Sudeste do Brasil¹

PAULO RUBIM² & L. PATRÍCIA C. MORELLATO^{2,3}

¹ Parte da dissertação de mestrado do 1º autor, junto ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

² Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes, Universidade Estadual Paulista, Cx. P. 199. 13506-900 Rio Claro, São Paulo, Brasil.

³ Autor para correspondência: pmorella@rc.unesp.br

Artigo seguindo as normas da revista Biotropica.

Abstract: Tropical forests growing under a seasonal climate with a marked dry and wet season tend to adapt the plant phenology to the environmental seasonality. To describe and understand the reproductive and vegetative phenological patterns of a tropical semideciduous forest we monitored 90 tree species over four years aim to answer the following questions: (i) Are the reproductive and vegetative phenological patterns seasonal? Are the observed patterns repeated over the studied years? (ii) Which climatic factor, mean or in the period, is related to the observed phenophases? (iii) Does the fruiting patterns vary among different seed dispersal modes? We applied circular statistics analyses to test for the phenology seasonality and spearman correlation to test for the influence of mean climate (30 years) and actual climate (four years study period) on the phenological patterns over the years ($N = 48$) and on each year ($N = 12$). Leaf fall and leaf flushing were highly seasonal, leaf fall occurring during the dry season and leaf flushing in the dry to wet season transition during the four years of study. Flowering (anthesis) did not show a significantly seasonal pattern, although more species flowered during the wet season. Fruiting (ripe fruits) of wind dispersed species were highly seasonal, occurring in the dry season, whereas fruiting patterns of animal and self dispersed fruits were not seasonal, occurring all year round. Leaf fall, flowering, ripe fruiting, and wind-dispersed fruiting presented significant correlations with climatic factors, and the correlations were stronger with mean climatic factor than with actual climatic factors. Phenological patterns did not differ among years in the semideciduous forest, suggesting a predictable pattern, at the same time every year, and supporting most of the seasonal patterns described in short term studies.

Key-words: Phenology, seasonality, tropical forest, climate, Brazil, semideciduous forest.

Resumo: Florestas tropicais sob clima com estações seca e chuvosa definidas tendem a apresentar padrões fenológicos adaptados ao regime sazonal das condições ambientais. Para descrever e entender os padrões fenológicos vegetativos e reprodutivos de uma floresta semidecídua, 90 espécies arbóreas foram monitoradas durante quatro anos tentando responder as seguintes perguntas: (i) Existe sazonalidade na fenologia da floresta estudada? O padrão encontrado se repete durante os anos de estudo? (ii) Quais fatores climáticos médios ou atuais estão relacionados a cada fenofase observada? (iii) O padrão de frutificação está relacionado ao modo de dispersão das sementes? Foi utilizada estatística circular para testar a sazonalidade dos eventos fenológicos e correlações para testar as influências do clima médio (30 anos) e atual (período de quatro anos) no padrão fenológico entre os anos ($N= 48$ meses) e em cada ano ($N= 12$ meses). Queda e brotamento foliar apresentaram padrões fortemente sazonais, sendo que a queda foliar ocorreu durante a estação seca e o brotamento na transição seca-chuvosa durante os quatro anos de estudo. Antese não apresentou padrão significativamente sazonal, porém apresentou maior atividade durante toda estação chuvosa. A frutificação (frutos maduros) de espécies anemocóricas foi fortemente sazonal, ocorrendo durante a estação seca, enquanto espécies dispersas por animais e autocóricas não apresentaram padrões significativamente sazonais, frutificando ao longo do ano todo. Queda foliar, antese, frutos maduros e frutos anemocóricos apresentaram correlações significativas mais fortes com as médias climáticas do que com as variações climáticas do período de estudo. A fenologia das espécies de floresta semidecídua não diferiu significativamente entre os quatro anos de estudo, sugerindo um padrão temporal previsível, nos mesmos períodos de cada ano e comprovando a maioria dos padrões sazonais descritos em estudos de curta duração.

Palavras-chave: Fenologia, sazonalidade, clima, floresta tropical, Brasil, floresta semidecídua.

Espécies arbóreas de florestas tropicais, em ambientes que apresentam estação seca e úmida definidas, tendem a se adaptar ao regime sazonal das condições ambientais (Wright & van Schaik 1994), ajustando o período de produção de folhas, flores e frutos à sazonalidade climática (Frankie *et al.* 1974, Monasterio & Sarmiento 1976, Heideman 1989, Morellato *et al.* 1989, Anderson *et al.* 2005). Os padrões reprodutivos e vegetativos destas florestas têm sido relacionados principalmente com a temperatura e com a presença de uma estação seca com precipitações usualmente inferiores a 60 mm (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974, Monastério & Sarmiento 1976, Morellato *et al.* 1989; Morellato 1991) e, secundariamente, a fatores bióticos e endógenos (Reich & Borchert 1984, Rathcke & Lacey 1985). Em florestas tropicais sazonais, o máximo de queda de folhas da comunidade, nas espécies arbóreas, tem sido observado durante o período mais seco do ano (Leigh & Windsor 1982, Morellato *et al.* 1989, Borchert *et al.* 2002), e brotamento seria desencadeado pelas primeiras chuvas, geralmente durante a transição estação seca-chuvosa (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974, Justiniano & Fredericksen 2000). Floração periódica relacionada a uma estação do ano tem sido observada em muitas florestas tropicais sazonais (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974, Morellato *et al.* 1989, Borchert *et al.* 2004) ocorrendo durante o período seco (Janzen 1967, Daubenmine 1972, Frankie *et al.* 1974) ou mais frequentemente durante os primeiros meses da estação chuvosa (Monastério & Sarmiento 1976, Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Stranghetti & Ranga 1997). As primeiras chuvas após a seca desencadeariam a antese em várias espécies arbóreas tropicais (Alvin & Alvin 1976, Opler *et al.* 1976, Borchert *et al.* 2004). A frutificação em florestas sazonais ocorre com máximo em proporção de espécies durante a segunda metade da estação seca (Frankie *et al.* 1974, Monasterio & Sarmiento 1976, Alencar *et al.* 1979, Chapman *et al.* 1999) ou durante a estação chuvosa (White 1994, Funch *et al.* 2002). Porém, quando as espécies são separadas em distintos modos de dispersão, as anemocóricas frutificam preferencialmente durante estação seca (Frankie *et al.* 1974, Morellato 1991, Ibarra-Manriquez *et al.* 1991) e espécies zoocóricas e autocóricas

tendem a apresentar frutificação não sazonal, distribuída durante o ano todo (Frankie *et al.* 1974, Morellato *et al.* 1989, Mikich & Silva 2001).

Portanto, a alternância entre climas quentes e úmidos, frios e secos, com uma estação seca definida, seria o principal fator externo e controlador, direta ou indiretamente, dos padrões de mudança foliar, floração e frutificação em florestas com climas sazonais (Alvim & Alvim 1976; Monasterio & Sarmiento 1976; Morellato & Leitão-Filho 1990, 1992, 1996; Morellato *et al.* 1989, 1990; Morellato 1991; Reich 1995). Adicionalmente, estudos fenológicos em geral têm abordado a relação entre a fenologia das espécies com o clima utilizando dados atuais, ou seja, do período das observações. Seria razoável supor que as espécies estejam adaptadas à média climática e a ocorrência das fenofases, embora apresente variações, estaria mais relacionada ao clima médio, e que este estabeleceria os limites de ocorrência das fenofases em cada espécie e para a comunidade. Entretanto, mesmo em climas sazonais com estação seca e úmida bem definidas, existem variações entre os anos, no início, duração e intensidade das estações. Assim seria esperado que, por exemplo, se uma estação seca se prolonga, a comunidade arbórea também atrase as fenofases, e vice-versa, especialmente aquelas que utilizam as primeiras chuvas como estímulo (*ver* Opler *et al.* 1976). Estudos recentes têm sugerido a luz como fator importante regulando padrões fenológicos de florestas tropicais (Rivera & Borchert 2001). Pequenas mudanças no comprimento do dia poderiam regular o comportamento sazonal das plantas, sendo mais importante em florestas pouco sazonais, sem estação seca definida (Wright & van Schaik 1994, Morellato *et al.* 2000, Marques *et al.* 2004).

As espécies arbóreas das florestas semidecíduais no sudeste do Brasil, sob clima com estação seca definida, têm apresentado fenofases vegetativas fortemente sazonais, ocorrendo no período mais seco do ano (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Stranghetti & Ranga 1997), e fenofases reprodutivas (floração e frutificação) sazonais e respondendo fortemente ao regime hídrico dos anos estudados e ao modo de dispersão (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Mikich & Silva 2001). Entretanto, para entender se os padrões fenológicos encontrados são

realmente sazonais e se repetem entre os anos são necessárias séries temporais de vários anos (Rathcke & Lacey 1985, Fenner 1998, Sakai 2001).

Assim, a fenologia reprodutiva e vegetativa de 90 espécies arbóreas em floresta semidecídua foi acompanhada durante quatro anos consecutivos procurando responder as seguintes perguntas: [1] Existe sazonalidade nos padrões fenológicos vegetativos e reprodutivos na floresta estudada? Esses padrões se repetem ao longo dos quatro anos de observações? Nosso prognóstico é que os padrões fenológicos vegetativos e reprodutivos sejam fortemente sazonais e similares entre anos, especialmente quanto à época de ocorrência, refletindo a sazonalidade climática; [2] Os padrões fenológicos estão correlacionados com as variáveis climáticas (precipitação e temperatura) médias dos últimos 30 anos ou atuais, do período de estudo? Esperamos que as fenofases apresentem correlações significativas com o clima médio e que variações entre anos estejam relacionados às variações inter-anuais atuais do clima do período de estudo. Por exemplo, quanto mais adiantado ou atrasado o início das chuvas, mais adiantadas ou atrasadas seriam as fenofases relacionadas a esse fator. [3] O padrão da frutificação está relacionado ao modo de dispersão de sementes? Esperamos que o padrão das espécies anemocóricas seja sazonal e relacionado com a estação seca (Frankie *et al.* 1974, Morellato *et al.* 1989) e que espécies autocóricas e zoocóricas apresentem frutificação contínua durante o ano, com baixa sazonalidade (Frankie *et al.* 1974, Morellato *et al.* 1989, Mikich & Silva 2001).

MÉTODOS

Área de estudo – A Mata São José (MSJ) possui 240 ha de cobertura vegetal, está localizada no município de Rio Claro, estado de São Paulo, Brasil (22°25' S e 47°28' W e 630 metros de altitude) e encontra-se circundada por uma matriz de plantações de cana-de-açúcar (Fig. 1). Sua vegetação pode ser definida como floresta estacional semidecidual ou floresta semidecídua (Vellozo *et al.* 1991), estando dentro do domínio da floresta atlântica (Oliveira-Filho & Fontes

2000) e, pelo sistema de Holdridge (1947), está classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana.

As famílias de plantas mais freqüentes em levantamento fitossociológico foram Euphorbiaceae, Fabaceae, Meliaceae, Myrtaceae, Rubiaceae e Rutaceae que somam 201 espécies de plantas com diâmetro a altura do peito (DAP) acima de 10 cm (Pagano & Leitão-Filho 1987). A vegetação arbórea tem cerca de 20 a 30 metros de altura e não é possível distinguir estratificação nítida, com muitas lianas que formam emaranhados densos e clareiras de diferentes dimensões, principalmente próximos às bordas. As espécies freqüentemente observadas nas bordas são: *Croton floribundus* Spreng., *Platycyamus regnellii* Benth., *Casearia sylvestris* Sw., *Nectandra megapotamica* Spreng., *Anadenantera peregrina* L. (Speg.), *Esembekia febrifuga* (A. St.-Hil.) A. Juss. ex Mart. e *Guazuma ulmifolia* Lam. Várias dessas espécies são heliófitas, adaptando-se ao ambiente seco e com maior intensidade luminosa da borda da floresta (Lorenzi 2002a, 2002b). Entre as emergentes, as mais comuns são: *Astronium graveolens* Jacq., *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg., *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Ravenna, *Copaifera langsdorffii* Desf., *Hymenaea courbaril* L., *Calophyllum brasiliense* Cambess, *Cariniana estrelensis* (Raddi.) Kunze, *C. legalis* (Mart.) Kunze, *Ficus guaranitica* Chodat, *F. enormis* (Mart. ex. Miq.) Mart. e *F. insipida* Willd. Várias espécies aparecem com distribuição agregada em solos hidromórficos como *Calophyllum brasiliense* e *Picramnia selowii* Planch; em solos mais secos *Savia dictyocarpa* Müll. Arg. e *Rudgea jasminioides* (Cham.) Müll. Arg. e no sub-bosque do interior da floresta *Rudgea jasminioides*, *Galipea jasminiflora* (A. St.-Hil.) Engl. e *Metrodorea nigra* A. St.-Hil. (Pagano & Leitão-Filho 1987).

A identificação baseou-se em coletas botânicas, seguida de herborização e comparação com espécimes no Herbário Rio Clarense da Universidade Estadual Paulista (Unesp) e por consulta a literatura e especialistas, utilizando-se famílias reconhecidas pelo sistema do Angiosperm Phylogeny Group (APG II 2003).

O clima no período de 30 anos (1973 a 2002) para a região de Rio Claro mostra precipitação média de 1631 mm e temperatura média 21,1°C, apresentando déficit hídrico entre os meses de julho e agosto, sendo caracterizado por uma estação seca e fria (inverno) de abril a setembro, com precipitação inferior a 60 mm, e uma estação chuvosa e quente (verão), de outubro a março, com precipitação superior a 100 mm (Fig. 2). Durante a estação úmida a precipitação pode ser superior a 200 mm nos meses mais chuvosos (dezembro e janeiro) com temperatura média de 24,4°C e durante a estação seca, a precipitação pode ser inferior a 20 mm nos meses mais secos (junho e julho), com temperatura média de 21,3°C. A precipitação total nos anos de estudo foi inferior a média do período de 30 anos, com 1186 mm (2001), 1534 mm (2002), 1336 mm (2003) e 1472 mm (2004) e a temperatura média foi superior, entre 23 e 24°C, nos quatro anos amostrados (Fig. 3). O período chuvoso que ocorre geralmente entre outubro e março, durante o ano de 2004, se prorrogou com precipitação superior a 60 mm até o mês de julho (Fig. 3).

Todos os dados climáticos foram cedidos pelo Centro de Análise e Planejamento Ambiental (Ceapla) da Universidade Estadual Paulista (Unesp), sendo que a estação meteorológica dista cerca de 20 km da floresta estudada. Os dados do comprimento do dia são para a latitude 22° e seguem Ometto (1981).

Coleta dos Dados — Realizamos observações fenológicas durante a última semana de cada mês, com intervalos de 30 dias entre cada coleta de dados, de janeiro 2001 a dezembro de 2004. Seleccionamos 332 indivíduos arbóreos ao longo de trilhas na borda e interior da mata que possuíssem copa visível a observações de seus estágios reprodutivos e vegetativos, independente de sua altura e com DAP maior que 10 cm, incluindo palmeiras num percurso de 4500 metros. Os mesmo indivíduos foram monitorados durante os quatro anos.

Observamos as árvores com auxílio de um binóculo onde as mesmas foram marcadas e numeradas com placas de alumínio para facilitar sua identificação. Coletamos dados sobre presença e ausência das fenofases: queda foliar, brotamento foliar, botão, antese (flor aberta),

frutos imaturos e frutos maduros, seguindo as definições de Morellato *et al.* (1989). Utilizamos flores, frutos e folhas caídas sob a copa da árvore como indicadores da atividade fenológica de cada indivíduo. Neste trabalho há espécies com apenas um indivíduo amostrado e também espécies mais comuns com até 18 indivíduos amostrados, sendo de 3,66 o número médio de indivíduos por espécie (Tabela 1). Fournier & Charpantier (1975) sugerem que sejam selecionados de cinco a dez indivíduos para um bom tamanho amostral de cada espécie, porém os mesmos autores concordam que em florestas tropicais onde há alta diversidade florística e de frequência das populações de árvores, muitas vezes é difícil encontrar o mesmo número de indivíduos para cada espécie. Um único indivíduo amostrado de uma determinada espécie fornece informações importantes sobre o comportamento da comunidade, assim é sugerida sua inclusão nos resultados (Fournier & Charpantier 1975).

Agrupamos todas as espécies em três modos de dispersão segundo van der Pijl (1982) e Morellato & Leitão-Filho (1992): frutos secos dispersos pelo vento (anemocoria), frutos dispersos de modo passivo pela planta e/ou frutos explosivos (autocoria) e frutos dispersão por animais, dos tipos deiscentes ou indeiscentes carnosos, porém com polpa ou arilo que possui finalidade de atração de um animal dispersor (zoocoria).

Reunimos as espécies segundo três padrões de atividade vegetativa, semelhante aos utilizados por Frankie *et al.* (1974) e Morellato *et al.* (1989): Grupo I: espécies decíduas com queda de produção de folhas concentradas em uma determinada época do ano, ficando durante um período variável sem folhas; Grupo II: espécies semidecíduas com um período de maior intensidade de queda de folhas, porém nunca ficando totalmente sem folhas, e apresentando fluxo de folhas novas, em geral, concentrado em uma época do ano (nestes dois primeiros grupos o brotamento, via de regra, sucede o período de queda de folhas); Grupo III: espécies não-decíduas ou perenifólias, que não apresentaram queda de folhas concentrada em determinada época do ano, mostrando padrões variados de brotamento. Utilizamos o índice de atividade de Fournier (Fournier 1974) para quantificação da intensidade de deciduidade para cada espécie.

Análise dos Dados

Teste de sazonalidade nas fenofases — Foi utilizada a estatística circular para testar a ocorrência de sazonalidade nas fenofases (Zar 1999; Morellato *et al.* 2000), utilizando a frequência de espécies em seis fenofases: queda foliar, brotamento foliar, botão, antese, fruto imaturo e fruto maduro (ver observações em Morellato *et al.* 1989). Para tanto, foram utilizados os seguintes procedimentos: 1: foi calculada, para cada ano de observação, a frequência de ocorrência do evento fenológico para o total das espécies por mês; 2: os meses foram convertidos em ângulos, sendo 0° = janeiro, sucessivamente até 330° = dezembro, em intervalos de 30° ; 3: foi calculado o ângulo médio, o desvio padrão angular e comprimento do vetor r e testada a significância do ângulo pelo teste de Rayleigh (z) para a distribuição circular (Zar 1999). O ângulo médio ($\hat{\alpha}$) quando significativo, foi convertido em data média, para cada variável fenológica. O pacote Oriana (Kovach 2004) foi utilizado para os cálculos da estatística circular. As hipóteses testadas foram: H_0 = as datas estão distribuídas uniformemente ao redor do ano, ou seja, não há sazonalidade; H_A = as datas não estão distribuídas uniformemente ao redor do ano, há um ângulo médio ou data média significativa e, conseqüentemente, há sazonalidade. Se H_A = for aceita, ou seja, o ângulo médio é significativo, a intensidade da concentração em torno de um ângulo médio, representada por r , pode ser considerada uma medida do grau ou intensidade da sazonalidade (Morellato *et al.* 2000). O vetor r não apresenta unidade e pode variar de 0 (não sazonal) a 1 (altamente sazonal); indicando a intensidade da concentração de espécies em cada evento fenológico numa época do ano. Para testar se os eventos fenológicos significativamente sazonais (com ângulos médios significativos) ocorreram no mesmo período entre os anos, foi aplicado o teste (F) de Watson-Williams (ver Zar 1999 e Morellato *et al.* 2000 para detalhes).

Comparações entre estações e entre anos — Foi determinada a data do pico de atividade fenológica para cada espécie representada pelo mês com maior número de indivíduos em atividade fenológica (data de pico de atividade). As espécies foram agrupadas segundo a estação

da data do pico da fenofase em: estação seca (abril a setembro) e estação chuvosa (outubro a março). Algumas espécies que apresentaram sua atividade fenológica na transição entre as estações seca-chuvosa e vice versa (março-abril ou setembro-outubro) foram consideradas em atividade nas duas estações e espécies com atividade contínua, sem distinção de um pico de atividade, foram excluídas dessa análise. Foi aplicado o teste de Mann-Whitney (U) (Zar 1999) agrupando-se as quatro estações secas e as quatro estações chuvosas para comparar as proporções de espécies em uma determinada fenofase em cada estação.

Para determinar se existiu diferença no número de espécies em atividade fenológica entre os anos, independente da estação, foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis (H) (Zar 1999). Para isso foi somado o número de espécies em atividade fenológica em cada mês formando uma sequência de 12 meses ou um ano e comparados entre si. Os testes comparando as proporções de espécies entre as estações (U) e entre os anos (H) foram aplicados para as seis fenofases vegetativas e reprodutivas e por modos de dispersão das espécies com frutos maduros.

Correlações com fatores climáticos — Para investigar a influência de fatores climáticos na fenologia, foram calculadas as correlações de Spearman (r_s , Zar 1999) entre o número de espécies em cada uma das seis fenofases e cada um dos três modos de dispersão em relação a pluviosidade e temperatura médias para um período de 30 anos, e para precipitação e temperatura atuais, do período de estudo, e também com comprimento do dia. Dessa forma, as correlações foram realizadas entre todos os meses contínuos ($N = 48$ meses) com o clima médio de 30 anos (precipitação e temperatura), chamados de correlações com o clima médio. Também foram realizadas correlações entre todos os meses contínuos (48 meses) com os dados do clima (precipitação, temperatura e comprimento do dia) do período de estudo, chamados de correlações atuais ou com o período de estudo. Para diferenciar a relação entre a fenologia e o clima entre os anos, foram realizadas correlações entre as fenofases e as respectivas variáveis climáticas de cada ano de estudo, chamada de correlações ano a ano ($N = 12$). Ainda foram realizadas

correlações entre as variáveis fenológicas e as variáveis climáticas de um a três meses antecedentes.

RESULTADOS

Foram amostradas 90 espécies pertencentes a 37 famílias (Tabela 1), representando 44,7 por cento das espécies levantadas no estudo fitossociológico realizados por Pagano & Leitão Filho (1987). As cinco famílias mais representativas entre as 90 espécies deste estudo foram: Euphorbiaceae (9 espécies), Rutaceae (8), Fabaceae (7), Meliaceae (7) e Myrtaceae (6), que também apresentaram maior número de espécies em levantamento fitossociológico realizado por Pagano & Leitão-Filho (1987).

Queda foliar — A percentagem de espécies arbóreas acompanhadas na MSJ com comportamento de queda de folhas não-decídua (40%) e semidecídua (37%) foi similar, seguido pelas espécies decíduas (23%). A queda de folhas ocorreu de forma concentrada durante a estação seca, de abril a setembro (Fig. 3C). A maior percentagem de espécies perdendo folhas ocorreu a partir de abril, com máximo de atividade em julho (mais de 40% das espécies no ano de 2001, 2002 e 2004) e declinando até outubro nos quatro anos de estudo. Durante a estação chuvosa praticamente não foram observadas espécies em mudança foliar (Fig. 3C). Os testes de sazonalidade mostraram padrão significativamente sazonal para número de espécies com queda de folhas, com padrão muito sazonal durante os quatro anos, com r variando de 0,54 em 2004 a 0,79 em 2001 (Tabela 2). As datas médias da queda foliar não diferiram significativamente entre os anos (Watson-Williams $F = 2,07$, $P = 0,103$).

Houve diferença significativa no número de espécies em pico de queda foliar entre as duas estações (Mann-Whitney $U = 4,340$, $P < 0,001$, $N = 24$), com o maior número de espécies em pico de queda de folhas durante a estação seca. Não houve diferença significativa no número de espécies perdendo folhas entre os quatro anos de estudo (Kruskal-Wallis $H = 2,124$, $gl = 3$; $P = 0,546$).

A queda foliar apresentou forte correlação significativa negativa com o clima médio para precipitação ($r_s = -0,77$, $P < 0,001$, $N = 48$) (Fig. 4A) e temperatura ($r_s = -0,82$, $P < 0,001$, $N = 48$) (Fig. 4B) e menor correlação significativa negativa com a precipitação e temperatura do período (Fig. 4). Em relação às correlações ano a ano, nos quatro anos houve correlação negativa significativa entre a queda de folhas e a precipitação e o comprimento do dia e, nos anos de 2001 a 2003, para a temperatura (Tabela 3). Queda foliar não apresentou correlação com as variáveis climáticas antecedentes.

Brotamento foliar — O brotamento foliar ocorreu principalmente durante os meses de julho a dezembro com maior percentagem de espécies na transição da estação seca para a chuvosa e pico em agosto (2001, 2002 e 2004) e em outubro (2003) (Fig. 3C). O ano que apresentou menor pico foi 2001, com 20 por cento, e o maior pico foi no ano de 2003, com mais de 40 por cento das espécies brotando em outubro. O período com menor percentagem de espécies em brotamento foi durante os meses de dezembro a junho, sendo que nos anos de 2001 a 2003, menos de 5 por cento das espécies apresentaram brotamento (Fig. 3C). O número de espécies em brotamento foliar foi significativamente sazonal, com datas médias variando entre 30/07/2004 a 02/09/2003 e padrão muito sazonal durante os quatro anos, com r variando de 0,55 em 2004 a 0,82 para o ano de 2003 (Tabela 2). As datas médias de brotamento foliar foram significativamente diferentes entre os anos (Watson-Williams $F = 9,47$, $p < 0,001$; Tabela 2).

Não houve diferença significativa entre o número de espécies em pico de brotamento entre as duas estações (Mann-Whitney $U = 1,123$, $P = 0,261$, $N = 24$), já que o pico de atividade dessa fenofase ocorreu nos meses de transição da estação seca para a chuvosa. O número de espécies em brotamento foliar não diferiu significativamente entre os quatro anos (Kruskal-Wallis $H = 1,999$; $gl = 3$; $P = 0,572$).

Brotamento foliar apresentou correlação negativa significativa somente no ano de 2004 com a precipitação do período ($r_s = -0,66$, $P = 0,019$, $N = 12$) e não apresentou correlação

significativa considerando todo o período de estudo (Fig. 4) e com variáveis climáticas antecedentes.

Botão — Não houve período definido com maior percentagem de espécies em botão durante o ano, somente um acréscimo no número de espécies a partir do meio da estação seca (julho) até o meio da estação chuvosa (dezembro) durante os anos de 2001 a 2003, quando mais de 15 por cento das espécies emitiram botões florais (Fig. 3D). Em 2004, uma maior percentagem de espécies em botão ocorreu nos dois meses mais secos do ano, agosto e setembro (Fig. 3D). Os testes de sazonalidade não mostraram padrão significativamente sazonal para número de espécies em botão (Tabela 2) e não houve diferença significativa no número de espécies em pico de botões entre as estações seca e chuvosa, ao longo de quatro anos de estudo (Mann-Whitney $U = 1,804$, $P = 0,071$, $N = 24$). O número de espécies em botão não diferiu significativamente (Kruskal-Wallis $H = 1,827$, $gl = 3$, $P = 0,608$) entre os quatro anos.

Não foram observadas correlações entre o número de espécies em botão e a precipitação e temperatura médias e do período de estudo (Fig. 4), apresentando correlação positiva significativa apenas com o comprimento do dia no ano de 2003 ($r_s = 0,65$, $P = 0,021$, $N = 12$).

Antese — A antese ou floração propriamente dita mostrou, entre os anos de 2001 a 2003, um aumento na percentagem de espécies a partir da metade da estação seca até a metade da estação chuvosa, declinando até o meio da estação seca do ano seguinte. Já em 2004 uma maior percentagem de espécies florescendo foi observada durante os dois meses mais secos do ano, agosto e setembro, declinando até dezembro (Fig. 3D). A menor percentagem de espécies em antese ocorreu no início da estação seca, entre os meses de abril a junho, onde menos de 10 por cento das espécies floresceram. Os testes de sazonalidade não mostraram padrão significativamente sazonal para número de espécies em antese (Tabela 2). Entretanto, houve diferença significativa na proporção de espécies em pico de antese entre as estações (Mann-Whitney $U = 2,804$, $P = 0,005$, $N = 24$), com mais espécies durante a estação chuvosa. Não

houve diferença significativa no número de espécies em antese (Kruskal-Wallis $H = 1,051$, $gl = 3$, $P = 0,788$) entre os quatro anos de estudo.

O número de espécies em antese mostrou correlação positiva significativa similar com a precipitação e temperaturas médias e com a precipitação e temperatura do período de estudo (Fig. 4). Houve correlação positiva significativa entre as espécies em antese e a precipitação nos anos de 2001, 2002 e 2003, entre a temperatura do período no ano de 2001 e o comprimento do dia nos quatro anos amostrados (Tabela 3); não foram observadas correlações significativas com as variáveis climáticas antecedentes.

Fruto imaturo – De modo geral, foi observada uma maior percentagem de espécies com frutos imaturos do que maduros durante todos os anos de estudo (Fig. 3E). Durante a maior parte do ano mais de 20 por cento das espécies apresentaram frutos imaturos e essa percentagem ultrapassou os 30 por cento das espécies na estação chuvosa. A fenofase frutos imaturos não apresentou padrão significativamente sazonal nos testes de estatística circular (Tabela 2) e não houve diferença significativa no número de espécies em pico de frutos imaturos (Mann-Whitney $U = 1,752$, $P = 0,072$, $N = 24$) entre as estações; o número de espécies com frutos imaturos não diferiu significativamente entre os quatro anos (Kruskal-Wallis $H = 1,398$; $gl = 3$; $P = 0,705$).

Houve correlação positiva significativa entre o número de espécies com fruto imaturo e a precipitação média e do período (Fig. 4). Porém quando analisados ano a ano, frutos imaturos apresentaram correlação significativa positiva com a precipitação e comprimento do dia apenas nos anos de 2001 e 2002 (Tabela 3), não apresentando correlação significativa com variáveis climáticas antecedentes.

Fruto maduro — A percentagem de espécies com frutos maduros variou pouco ao longo dos anos, com uma leve tendência a maior percentagem entre os meses de abril a outubro, durante a estação seca, quando mais de 15 por cento das espécies foram encontradas com frutos maduros em sua copa (Fig. 3E). Frutos maduros não apresentaram padrão sazonal significativo nos testes de estatística circular (Tabela 2).

Não houve diferença significativa no número de espécies em pico de frutos maduros (Mann-Whitney $U = 1,082$, $P = 0,279$, $N = 24$) entre as estações. Não houve diferença significativa no número de espécies com frutos maduros (Kruskal-Wallis $H = 0,703$; $gl = 3$; $P = 0,872$) entre os quatro anos.

Frutos maduros apresentaram correlação negativa significativa mais forte com a precipitação e temperatura média do que com a precipitação e temperatura do período de estudo (Fig. 4). Quando analisadas as correlações ano a ano, foi encontrada correlação negativa com precipitação nos anos de 2002 a 2004, temperatura no ano de 2001 e 2002 e comprimento do dia no ano de 2001 a 2003 (Tabela 3). Frutos maduros não apresentaram correlações com variáveis climáticas antecedentes.

Modos de dispersão – A maior percentagem das espécies amostradas são zoocóricas (57,6%), seguidas por espécies anemocóricas (29,4%) e autocóricas (13%). Ao analisarmos o padrão de frutificação (frutos maduros) por modos de dispersão, a maioria das espécies anemocóricas frutificou durante a estação seca nos quatro anos de estudo (Fig. 3F). Já espécies com frutos autocóricos e zoocóricos não apresentaram um período definido com maior percentagem de espécies frutificando (Fig. 3F). Frutos anemocóricos apresentaram padrão significativamente sazonal nos quatro anos, com datas médias sempre no mês de julho e r variando entre 0,44 (2004) e 0,61 (2002) (Tabela 2). Frutos zoocóricos e autocóricos não apresentaram padrão significativamente sazonal.

O número de espécies anemocóricas em pico de frutificação foi significativamente diferente entre as estações (Mann-Whitney $U = 3,05$, $P = 0,002$, $N = 24$), com mais espécies em pico durante a estação seca. O número de espécies autocóricas e zoocóricas em pico de frutificação não diferiu entre as estações (Mann-Whitney $U = 0,216$, $P = 0,828$, $N = 24$) e (Mann-Whitney $U = 1,00$, $P = 0,317$, $N = 24$), respectivamente.

Não houve diferença significativa no número de espécies anemocóricas (Kruskal-Wallis $H = 1,659$; $gl = 3$; $P = 0,645$), autocóricas (Kruskal-Wallis $H = 6,642$; $gl = 3$; $P = 0,084$) e

zoocóricas (Kruskal-Wallis $H = 4,353$; $gl = 3$; $P = 0,225$) em pico de frutificação entre os quatro anos.

Foram observadas correlações negativas significativas entre número de espécies anemocóricas com frutos maduros e a precipitação ($r_s = -0,794$, $P < 0,001$, $N = 48$) (Fig. 4A) e a temperatura ($r_s = -0,78$, $P < 0,001$, $N = 48$) médias (Fig. 4B). O número de espécies com frutos anemocóricos também apresentou correlação negativa significativa com a precipitação em todos os quatro anos de estudos, e com a temperatura do período e comprimento do dia nos anos de 2001 a 2003 (Tabela 3).

As espécies com frutos autocóricos não apresentaram correlação significativa com variáveis climáticas. Frutos zoocóricos apresentaram correlação negativa significativa apenas com o comprimento do dia do período de estudo ($r_s = -0,30$, $P = 0,036$, $N = 48$). A frutificação por modos de dispersão não apresentou correlação com as variáveis nos meses antecedentes.

Correlações entre fenofases — Houve correlação negativa significativa entre o número de espécies em queda foliar e em antese ($r_s = -0,300$, $P = 0,04$, $N = 48$) e entre o número de espécies em queda foliar e com frutos anemocóricos ($r_s = -0,886$, $P < 0,001$, $N = 48$).

DISCUSSÃO

Ocorrência de padrões sazonais — Dentre as fenofases analisadas ao longo deste estudo, padrões fenológicos significativamente sazonais, repetidos em todos os quatro anos, foram encontrados para fenofases vegetativas queda e brotamento foliar e, entre as reprodutivas, somente para a frutificação de espécies anemocóricas. Estes resultados suportam apenas parcialmente nosso prognóstico inicial de que todas as fenofases seriam sazonais em florestas semidecíduais sob clima estacional.

Estudos de curta duração têm mostrado o caráter sazonal da mudança foliar nas florestas semidecíduais brasileiras (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Stranghetti & Ranga 1997) e em florestas tropicais sazonais nas Américas (Janzen 1967, Daubenmire 1972, Frankie *et al.* 1974, Monasterio & Sarmiento 1976). A grande percentagem de espécies decíduas e

semidecíduas que ocorrem nas florestas semidecíduas do sudeste do Brasil indica uma adaptação à alternância de estações seca e úmida e é uma característica marcante nesse tipo de floresta (Morellato 1991). A floresta estudada possui 60 por cento das espécies arbóreas decíduas e semidecíduas, esta proporção é maior do que a descrita para duas outras florestas semidecíduas próximas: Reserva Santa Genebra, com 53 por cento (Morellato 1991) e Serra do Japi, com 40 por cento de espécies (Morellato & Leitão-Filho 1992). Já o brotamento foliar apresentou padrão fortemente sazonal, com pico logo após a queda foliar da maioria das espécies, durante a transição da estação seca para a úmida. Esse comportamento foi similar ao observado em outros estudos em florestas semidecíduas do sudeste do Brasil (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Stranghetti & Ranga 1997) e em florestas tropicais sazonais (Frankie *et al.* 1974, Justiniano & Fredericksen 2000), sendo diretamente relacionada ao início das chuvas após o período seco (Morellato 1991).

O padrão sazonal de frutificação de espécies anemocóricas da MSJ foi significativamente correlacionado ao período de menor precipitação, que favorece a dispersão de diásporos pelo vento.

Esse padrão foi observado em outros estudos em florestas semidecíduas no sudeste do Brasil (Morellato 1991, Morellato & Leitão-Filho 1992) e em florestas tropicais sazonais neotrópicas na Costa Rica (Frankie *et al.* 1974), Venezuela (Monasterio Sarmiento 1976) e México (Ibarra-Manriquez *et al.* 1991), onde a frutificação de espécies anemocóricas sempre ocorreu na estação seca. Ao final da estação seca e início da chuvosa, os diásporos anemocóricos estão prontos para serem dispersos (Morellato 1991) e a estação chuvosa é o período onde se encontra maior percentagem dessas espécies no banco de sementes (Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002).

Embora não tenha apresentado padrão significativamente sazonal, a frutificação na comunidade ocorreu em maior intensidade durante a transição da estação seca para a chuvosa, como observado em outras florestas tropicais sazonais (Daubenmire 1972, Frankie *et al.* 1974, Chapman *et al.* 1999). Como florestas semidecíduas possuem até 60 por cento de suas espécies

com frutos dispersos pelo vento (Morellato 1991) esse pico está relacionado à maior frutificação das espécies anemocóricas durante a estação seca.

O padrão da floração (botão e antese) fracamente sazonal, observado durante os quatro anos de estudo, diferiu do descrito para florestas semidecíduas do sudeste do Brasil (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Stranghetti & Ranga 1997), não suportando nosso prognóstico inicial. Apesar da floração não ter apresentado padrão significativamente sazonal, foi observado um número significativamente maior de espécies em pico de antese na estação chuvosa. Padrão semelhante foi encontrado por Morellato *et al.* (1989), Morellato (1991) e Stranghetti & Ranga (1997) para florestas semidecíduas do sudeste brasileiro, em florestas sazonais da Venezuela (Ramirez 2002), Índia (Singh & Kushwara 2006) e África (Anderson *et al.* 2005). Mesmo em florestas tropicais úmidas e pouco sazonais como na Costa Rica (Bawa *et al.* 2003) e Brasil (Morellato *et al.* 2000) a floração é sazonal, com maior número de espécies em flor na estação úmida. Portanto, apesar da baixa sazonalidade encontrada na fenofase antese, não somente na floresta estudada, mas também em outras florestas tropicais, essa fenofase tende a acontecer de forma concentrada, em uma determinada estação (*ver* Morellato 2003).

Não houve diferenças nos padrões entre anos na floresta estudada, ou seja, fenofases que alternassem anos sazonais e não sazonais, caracterizando uma floresta bastante previsível em relação aos padrões fenológicos gerais da comunidade.

Correlação com o clima médio e atual e variação entre anos – A maioria das fenofases apresentou correlações mais fortes com o clima médio do que com o clima durante o período de estudo, suportando nosso prognóstico de que as espécies com fenofases relacionadas a fatores climáticos sazonais estariam mais adaptadas ao clima médio.

Entre as fenofases significativamente sazonais, a queda foliar ocorreu durante a estação seca e, conseqüentemente, apresentou correlações negativas significativas com o clima médio e atual e em todos os anos do período de estudo, confirmando a forte correlação da queda foliar com o período seco como discutido acima.

A frutificação das espécies anemocóricas também apresentou forte correlação negativa significativa com o clima médio, porém com o clima atual de 2001 a 2003 apenas. A antese, embora não significativamente sazonal, também apresentou correlação positiva significativa com o clima médio e com o clima atual de 2001 a 2003. Esses resultados sugerem que as variações climáticas durante o ano de 2004, quando ocorreu um prolongamento da estação chuvosa (precipitação > 60 mm) até julho, provavelmente afetaram essas fenofases, que modificaram o padrão fenológico e as correlações observadas durante três anos anteriores (2001 a 2003) em 2004. O prolongamento da estação chuvosa em 2004 também deve ter influência na única correlação positiva significativa entre a precipitação e o brotamento foliar observada durante o período de estudo. Estes resultados suportam nosso prognóstico de que uma fenofase pode atrasar ou adiantar sua ocorrência em função de uma variação climática atual, no período de estudo. Portanto, na floresta estudada, o ajuste do melhor período de floração seria dado, primariamente, pelo clima médio e, secundariamente, pela variação anual da precipitação. Opler *et al.* (1976) sugerem que as primeiras chuvas ao final da estação seca induziriam a floração em algumas espécies de floresta semidecídua na Costa Rica. Assim a antecipação ou atraso das primeiras chuvas refletiriam no período de ocorrência dessa fenofase.

As correlações entre a antese e o comprimento do dia, observadas na MSJ, são semelhantes ao relatado em vários outros estudos realizados em florestas tropicais asazonais (Njoku 1963, Wright & van Schaik 1994, Morellato *et al.* 2000). A luz também pode ser um importante fator indutor da floração na floresta estudada. Estudos recentes tentando entender os mecanismos fisiológicos das plantas que induzem a emissão floral tem ressaltado a importância ao comprimento do dia e da radiação solar como um dos principais fatores indutores dessa fenofase, mesmo em regiões tropicais (Hamann 2004, Blásquez 2005).

Além de correlações com variáveis ambientais, a antese e a frutificação de espécies anemocóricas mostraram correlação positiva com a queda foliar nos quatro anos de estudo sugerindo que, além das adaptações à sazonalidade climática, essa floresta apresenta ajustes

entre as fenofases que favorecem a dispersão pelo vento (anemocoria) ou polinização (antese). Janzen (1967) já sugeria que copas de árvores com menos folhas facilitariam a dispersão de sementes pelo vento e a visualização das flores pelos polinizadores.

O brotamento foliar, apesar de apresentar alta sazonalidade, ocorreu durante a transição entre a estação seca e chuvosa e, por esse motivo, não apresentou correlações com variáveis climáticas. Já as fenofases reprodutivas não sazonais e que não apresentaram correlações com variáveis climáticas como botão, frutos zoocóricos e autocóricos, provavelmente pressões bióticas devem modelar mais fortemente o seu padrão fenológico do que as pressões das variações sazonais do clima, como discutido adiante.

Padrão de frutificação em diferentes modos de dispersão — Frutos anemocóricos apresentaram padrão de frutificação fortemente sazonais durante a estação seca como discutido anteriormente, enquanto frutos zoocóricos e autocóricos não apresentaram sazonalidade evidente ao longo dos quatro anos de observação, concordando com estudos prévios em floresta semidecídua (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Mikich & Silva 2001). Em relação à frutificação zoocórica, fatores bióticos exerceriam forças seletivas mais importantes como a redução de competição por dispersores, ou manutenção de dispersores, como proposto por vários autores (Snow 1965, Smithe 1970, Whellwright 1985), mesmo em florestas com o clima fortemente sazonal (*ver* Morellato *et al.* 1989, Mikich & Silva 2001). Portanto, os padrões de frutificação difeririam em relação aos modos de dispersão, concordando com nosso prognóstico inicial, e se repetiram durante os quatro anos de estudo, indicando certa previsibilidade temporal no padrão de frutificação entre os diferentes modos de dispersão.

Variações climáticas pontuais (atuais) podem alterar a ocorrência de algumas fenofases num determinado ano, como nos casos da floração na MSJ, mas as variáveis climáticas médias parecem determinar o período de maior atividade das fenofases sazonais, tornando os padrões fenológicos bastante previsíveis, quanto a época de ocorrência, e a sua duração ao longo dos anos. Observações por períodos ainda mais longos em florestas sazonais podem auxiliar a

compreender o efeito das mudanças climáticas atuais na reprodução e crescimento de árvores tropicais.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos proprietários da Fazenda São José por permitir o desenvolvimento da pesquisa na área; à FAPESP pelas bolsas de Iniciação Científica (proc.01/09575-9) e de Mestrado (proc. 03/11131-7) concedidas para P. R.; ao CNPq pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa de L. P. C. M. e a L. F. Alberti e V. B. Ziparro pela leitura e sugestões em versões prévias do manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ALENCAR, J. C., R. A. ALMEIDA, AND N. P. FERNANDEZ. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amaz.* 9: 163-198.
- ALVIN, P. T., AND R. ALVIN. 1976. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. *In* (Eds.) P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann, *Tropical trees as living systems*, pp. 455-464. Cambridge Univ. Press.
- ANDERSON, D. P., E.V. NORDHEIM, T. C. MOERMOND, Z. B. G. BI, AND C. BOESCH. 2005. Factors Influencing Tree Phenology in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Biotropica* 37: 631-640.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
- BAWA, K. S., H. KANG, AND M. H. GRAYUM. 2003. Relationship among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest. *Am. J. Bot.* 90: 877-887.
- BLÁSQUEZ, M. A. 2005. The right time and place for making flowers. *Science* 309: 1024-1025.
- BORCHERT, R., G. RIVERA, AND W. HAGNAUER. 2002 Modification of vegetative phenology in a tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34: 27-39.

- , S.A. MEYER, R. S. FELGER, AND L. PORTER-BOLLAND. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Gl. Ecol. Biogeogr.* 13: 409-425.
- CHAPMAN, C. A., R. W. WRANGHAM, L. J. CHAPMAN, D. K. KENNARD, AND A. E. ZANNE. 1999. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *J. Trop. Ecol.* 15: 189-211.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- FENNER, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1: 78-91.
- FOURNIER, L. A., AND C. CHARPANTIER. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25: 45-48.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, AND P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- FUNCH, L. S, R. FUNCH, AND G. M. BARROSO. 2002. Phenology of Gallery and Montane Forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica* 34: 40-50.
- GROMBONE-GUARATINI, M. T., AND R. R. RODRIGUES. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 18: 759-774.
- HAMANN, A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *J. Ecol.* 92: 24-31.
- HEIDEMAN, P. D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *J. Ecol.* 77: 1059-1079.
- HOLDRIDGE, L. R. 1947. Determination of word plant formation from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.

- IBARRA-MANRIQUEZ, G, B. SANCHEZ-GARFIAS, AND L. SANCHEZ-GARFIAS. 1991. Fenologia de lianas e arboles anemocoros en una selva calido-humeda de Mexico. *Biotropica* 23: 242-254.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central América. *Evolution* 21: 620-37.
- JUSTINIANO, M. J., AND T. S. FREDERICKSEN. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forest. *Biotropica* 32: 276-281.
- KOVACH. 2004. Oriana for Windows, Kovach Computing Services, Wales, UK.
- LEIGH, E., G. J.R., AND D. M. WINDSOR. 1982. Forest production regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. In E G LEIGH JR, A S RAND AND D M WINDSOR (Eds.) *The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long Term Changes*, pp 111-122. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- LORENZI, H. 2002a. vol: 1. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. 2º ed. Editora Plantarum, São Paulo, Brasil.
- 2002b. vol: 2. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. 2º ed. Editora Plantarum, São Paulo, Brasil.
- MARQUES, M. C. M., J. J. ROPER, AND A. P. B. SALVALAGGIO. 2004. Phenological patterns among plant life forms in a Subtropical Forest in Southern Brazil. *Plant Ecol.* 173: 203-213.
- MIKICH, S. B., AND S. M. SILVA. 2001. Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de floresta estacional semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta bot. bras.* 15: 89-113.
- MONASTERIO, M., AND G. SARMIENTO. 1976. Phenological strategies of plants species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *J. Biogeogr.* 3: 325-356.

- MORELLATO, L. P. C., R. R. RODRIGUES, H. F. LEITÃO-FILHO, AND C. A. JOLY. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas em floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 12: 85-98.
- , H. F. LEITÃO-FILHO, R. R. RODRIGUES, AND C. A. JOLY. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev. Bras. Biol.* 50: 149-162.
- , AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1990. Estratégia fenológica de espécies arbóreas em floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev. Bras. Biol.* 50: 163-173.
- . 1991. Fenologia de árvores, arbustos e lianas em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Ecologia, Unicamp.
- , AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1992. Padrões de frutificação e dispersão de sementes na Serra do Japi. In L. P. C. Morellato (Ed.) *Historia Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal o sudeste do Brasil*, pp. 112-140, Editora da Unicamp, Campinas, Brasil.
- , AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1996. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- . D. C., A. TAKAHASI, C. C. BENCHE, E. C. ROMERA, AND V. B. ZIPARRO. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- . 2003. Phenological data, networks, and research: South America, In (Ed.) Mark D. Schwartz *Phenology: An Integrative Environmental Science*. pp. 75-92. Tasks for Vegetation Sciences Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. Netherlands.
- NJOKU, E. 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. observations on mature trees. *J. Ecol.* 51: 617-624.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., AND M. A. L. FONTES. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.

- OMETTO, J. C. 1981. Bioclimatologia vegetal. Piracicaba, Agronomica Ceres.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE, AND H. G. BAKER. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3: 231-236.
- PAGANO, S. N., AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1987. Estudo florístico do estrato arbóreo de mata mesófila semidecídua, no município de Rio Claro (Estado de São Paulo). *Rev. Bras. Bot.* 10: 37-47.
- RAMIREZ, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitat of the Venezuelan Central Plain. *Am. J. Bot.* 89: 836-842.
- RATHCKE, B., AND E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- REICH, P. B. 1995. Phenology of tropical forest. Patterns, causes and consequences. *Can. J. Bot.* 73: 164-174.
- REICH, P. B., AND R. BORCHERT. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 61-74.
- RIVERA, G., AND R. BORCHERT. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree phys.* 21: 201-212.
- SAKAI, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Popul. Ecol.* 43: 77-86.
- SINGH, K. P., AND C. P. KUSHWAHA. 2006. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a Tropical Deciduous forest in Índia. *Ann. Bot.* 97: 265-276.
- SMITHE, N. 1970. Relationship between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.* 104: 25-35.
- SNOW, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- STRANGUETTI, V., AND N. T. RANGA. 1997. Phenological aspects of flowering and fruiting at the Ecological Station of Paulo de Faria-SP-Brazil. *Trop. Ecol.* 38: 323-327.

- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VELLOZO, H. P., A. L. R. RANGEL-FILHO, AND J. C. A. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE.
- WALTER, H., AND H. LIETH. 1960. Klimadiagramm-Weltatlas. VEB Gustav Fischer Verlag Jena.
- WHELLWRIGHT, N. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- WHITE, L. J. T. 1994. Patterns of fruit-fall phenology in the Lope Reserve, Gabon. *J. Trop. Ecol.* 10: 289-312.
- WRIGHT, S. J., AND C. P. VAN SCHAIK. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Am. Nat.* 143: 192-199.
- ZAR, J. H. 1999. Bioestatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey.

[illegible]

Família /Gênero espécie	N	Estação de				Estação com				Estação em				Estação em				Modo de
		floração (antese)				frutos maduros				queda foliar				brotamento				
		2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	
Asteraceae																		
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	2	S	*	S	S	S	S	*	*	S	*	*	*	*	*	*	*	Anemocórica
<i>Vernonia diffusa</i> Less.	6	S	S	S	S	C	C	SC	*	S	S	S	S	*	*	*	S	Anemocórica
Bignoniaceae																		
<i>Jacaranda macrantha</i> Cham.	2	*	C	*	C	*	*	*	*	S	S	S	S	C	S	C	S	Anemocórica
<i>Zeyhera tuberculosa</i> (Vell.) Bureau	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	S	S	*	*	C	S	Anemocórica
Boraginaceae																		
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	1	*	S	S	*	C	*	S	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica
Burseraceae																		
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	1	*	*	C	*	C	C	C	C	*	S	*	S	*	*	*	*	Zoocórica
Cannabaceae																		
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	1	C	*	*	*	C	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	S	Zoocórica
Caricaceae																		
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	1	*	*	S	*	C	C	C	C	S	S	S	S	*	S	S	S	Zoocórica
Celastraceae																		
<i>Maytenus aquifolium</i> Mart.	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica
Clusiaceae																		
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	11	*	*	C	*	S	S	C	C	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica
Combretaceae																		
<i>Terminalia brasiliensis</i> (Cambess. ex A. St.-Hil.) Eichler	1	*	S	*	*	*	S	S	*	S	*	S	*	*	*	C	*	Anemocórica
Euphorbiaceae																		
<i>Actinostemon estrellensis</i> (Müll. Arg.) Pax	3	S	*	S	*	*	*	*	C	*	*	*	S	*	*	C	*	Autocórica

Família /Gênero espécie	N	Estação de				Estação com				Estação em				Estação em				Modo de	
		floração (antese)				frutos maduros				queda foliar				brotamento					dispersão
		2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004		
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	11	C	C	C	C	C	*	C	C	S	S	S	S	S	*	SC	S	Autocórica	
<i>Croton piptocalyx</i> Müll. Arg.	6	C	C	C	C	C	C	C	C	S	S	S	S	S	S	S	S	Autocórica	
<i>Croton salutaris</i> Casar.	1	*	C	*	*	*	*	*	*	S	*	S	S	S	*	*	*	Autocórica	
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Plax	2	*	*	*	C	*	*	*	C	S	S	S	S	*	S	C	*	Zoocórica	
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll. Arg.	6	C	S	C	*	C	S	C	S	S	S	S	S	*	S	C	*	Autocórica	
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	1	*	*	*	C	*	*	*	*	*	*	S	S	*	*	*	S	Autocórica	
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm.& Downs	3	*	C	*	S	*	*	*	*	S	*	S	S	S	*	C	S	Autocórica	
<i>Sebastiania klotzschiana</i> (Müll. Arg.) Müll. Arg.	1	C	*	*	*	*	*	S	*	*	*	S	*	*	*	*	*	Autocórica	
Fabaceae																			
<i>Bauhinia forficata</i> Link.	4	C	C	C	C	S	S	S	S	S	S	S	S	*	*	*	S	Anemocórica	
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	9	S	C	C	*	*	*	S	*	S	*	S	S	S	S	S	S	Zoocórica	
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	4	*	S	*	*	S	S	C	*	*	S	*	*	*	S	C	S	Zoocórica	
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	5	*	*	C	S	S	*	S	S	S	*	S	S	S	S	S	S	Zoocórica	
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg	11	C	C	C	C	S	S	S	S	S	S	S	S	*	S	S	S	Anemocórica	
<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	4	S	S	S	S	*	*	*	*	*	*	C	S	*	*	*	S	Zoocórica	
<i>Inga uruguensis</i> Hook. & Arn.	2	*	S	S	S	*	*	*	*	*	C	S	C	*	*	*	S	Zoocórica	
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F. Macbr.	3	C	C	C	*	S	S	S		*	S	*	S	*	*	*	S	Anemocórica	
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemain ex Benth.	8	C	C	C	C	S	S	S	S	S	*	S	S	*	S	C	S	Anemocórica	
<i>Lonchocarpus guillemineanus</i> (Tul.) Malme	7	*	C	*	*	S	S	C	S	S	S	S	S	S	S	C	S	Anemocórica	
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	1	*	*	C	C	*	C	S	*	S	S	S	S	*	*	C	S	Anemocórica	
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	2	*	*	*	*	*	*	S	*	S	S	*	S	*	C	*	*	Anemocórica	
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	2	S	*	S	S	C	*	C	*	S	*	S	S	S	S	*	S	Anemocórica	

Família /Gênero espécie	N	Estação de				Estação com				Estação em				Estação em				Modo de dispersão
		floração (antese)				frutos maduros				queda foliar				brotamento				
		2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth.	2	C	C	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	*	*	C	S	Anemocórica
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	1	*	*	*		*	*	*	S	S	S	S	S	*	S	C	S	Anemocórica
Icacinaceae																		
<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R. A. Howard	1	*	S	*	*	*	*	*	*	S	C	S	C	C	C	*	C	Zoocórica
Lauraceae																		
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	7	S	S	C	S	C	C	*	C	*	*	*	S	C	C	C	S	Zoocórica
Lecythidaceae																		
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi.) Kuntze	2	*	*	*	C	*	*	S	S	S	*	S	S	*	S	*	S	Anemocórica
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	5	C	C	*	C	*	*	S	S	S	*	S	S	S	S	S	S	Anemocórica
Lythraceae																		
<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.	1	C	C	*	*	*	C	S	S	*	*	S	*	*	*	C	*	Anemocórica
Malvaceae																		
<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Ravenna	6	C	C	C	C	S	*	S	*	S	S	S	S	S	S	C	S	Anemocórica
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	5	C	S	*	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	Zoocórica
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	7	C	C	*	C	S	S	S	S	S	*	S	S	S	*	C	S	Anemocórica
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns	6	S	S	S	S	SC	*	S	S	S	S	S	S	S	S	C	S	Anemocórica
Meliaceae																		
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	4	*	S	S	S	S	C	*	S	S	*	S	S	*	*	S	S	Zoocórica
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	2	S	S	C	S	*	S	S	*	S	S	S	S	S	S	SC	S	Anemocórica
<i>Cedrela odorata</i> L.	1	*	*	*	*	*	*	*	C	*	*	S	S	*	*	S	*	Anemocórica
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	6	C	C	C	C	C	*	*	*	S	S	*	S	S	*	*	C	Zoocórica

Família /Gênero espécie	N	Estação de floração (antese)				Estação com frutos maduros				Estação em queda foliar				Estação em brotamento				Modo de dispersão
		2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	1	C	C	C	*	*	*	*	*	*	S	*	*	*	*	C	*	Zoocórica
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	3	*	C	S	C	*	S	S	*	*	C	C	S	*	C	*	S	Zoocórica
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	1	C	C	C	C	C	C	C	*	*	*	*	*	*	S	S	C	Zoocórica
Moraceae																		
<i>Ficus dendrocida</i> Kunth	1	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica
<i>Ficus enormis</i> (Mart. ex Miq) Mart.	2	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	S	*	S	S	S	S	S	S	Zoocórica
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	4	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	S	*	S	S	S	S	S	S	Zoocórica
<i>Ficus insipida</i> Willd.	5	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	S	S	S	S	*	*	S	S	Zoocórica
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	4	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	S	S	S	S	S	*	C	*	Zoocórica
Myrtaceae																		
<i>Eugenia</i> sp.	4	C	*	*	*	C	*	*	*	*	*	S	*	*	*	C	*	Zoocórica
<i>Myrciaria cauliflora</i> (Mart.) O.Berg	1	S	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica
<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O. Berg.	3	*	S	*	*	*	*	*		*	*	S	S	*	*	C	*	Zoocórica
<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	1	*	*	C	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	C	C	Zoocórica
<i>Psidium guajava</i> L.	4	*	*	*	*	C	C	*	*	S	S	S	S	*	S	C	S	Zoocórica
Rhamnaceae																		
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	2	S	S	C	C	C	*	*	*	S	*	S	S	*	S	C	S	Zoocórica
Rubiaceae																		
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll. Arg.	18	C	*	C	*	C	C	C	C	S	*	*	*	*	*	C	*	Zoocórica
Rutaceae																		
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	1	*	*	*	*	S	S	S	S	S	*	*	*	S	*	*	*	Anemocórica

Família /Gênero espécie	N	Estação de				Estação com				Estação em				Estação em				Modo de	
		floração (antese)				frutos maduros				queda foliar				brotamento					dispersão
		2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004	2001	2002	2003	2004		
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A. St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	3	C	C	C	C	S	S	S	S	*	*	S	*	*	*	*	*	Autocórica	
<i>Galipea jasminiflora</i> (A. St.-Hil.) Engl.	5	C	C	C	*	S	S	*	S	S	*	*	S	*	*	C	*	Autocórica	
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	6	C	*	*	*	C	*	*	*	S	*	*	S	S	*	C	S	Autocórica	
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A. St.-Hil.	1	C	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica	
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	2	*	C	*	*	*	*	*	*	S	S	S	S	*	C	C	S	Zoocórica	
<i>Zanthoxylum rugosum</i> A. St.-Hil. & Tul.	1	*	*	*	S	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica	
Salicaceae																			
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	2	C	*	*	*	*	*	*	*	S	S	S	S	*	*	*	S	Anemocórica	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	3	S	*	S	S	S	S	S	S	*	*	*	S	*	*	*	S	Zoocórica	
Simaroubaceae																			
<i>Picramnia sellowii</i> Planch.	7	C	*	C	*	C	C	*	C	S	*	S	S	*	*	C	*	Zoocórica	
Urticaceae																			
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	3	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica	
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	2	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	*	*	*	*	*	*	*	*	Zoocórica	
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	5	*	C	C	C	*	C	C	C	*	S	S	S	*	S	C	S	Zoocórica	
Verbenaceae																			
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	2	*	S	*	*	C	*	*	*	S	S	S	S	*	S	C	S	Zoocórica	
Vochysiaceae																			
<i>Qualea jundiahy</i> Warm.	1	*	*	*	*	*	*	*	*	S	C	S	*	S	*	*	*	Anemocórica	

TABELA 2. *Análise estatística circular das seis fenofases estudadas em floresta semidecídua, Rio Claro, SP, nos anos de 2001 a 2004.*

2001	queda foliar	brotamento foliar	botão	antese	fruto imaturo	fruto maduro
Observações (n)	124	42	75	115	258	163
Ângulo médio (μ)	186,94°	213,592°	267,891°	307,589°	348,912°	173,347°
Data média	6/jul	2/ago				
Desvio padrão angular	39,375°	41,555°	85,256°	110,146°	136,551°	115,309°
Comprimento do vetor (r)	0.79	0.769	0.331	0.158	0.058	0.132
Teste de Rayleigh (p)	0.000	0.000	NS	NS	NS	NS
2002	queda foliar	brotamento foliar	botão	antese	fruto imaturo	fruto maduro
Observações (n)	106	46	134	118	272	136
Ângulo médio (μ)	194,612°	223,16°	262,489°	308,227°	348,542°	158,524°
Data média	14/jul	11/ago				
Desvio padrão angular	54,93°	41,506°	90,572°	98,312°	117,18°	99,11°
Comprimento do vetor (r)	0.632	0.769	0.287	0.229	0.124	0.224
Teste de Rayleigh (p)	0.000	0.000	NS	NS	NS	NS
2003	queda foliar	brotamento foliar	botão	antese	fruto imaturo	fruto maduro
Observações (n)	165	86	101	98	254	142
Ângulo médio (μ)	196,658°	252,908°	293,977°	318,755°	68,511°	174,214°
Data média	16/jul	2/set				
Desvio padrão angular	47,522°	36,528°	95,682°	94,63°	120,078°	93,212°
Comprimento do vetor (r)	0.709	0.816	0.248	0.256	0.111	0.266
Teste de Rayleigh (p)	0.000	0.000	NS	NS	NS	NS
2004	queda foliar	brotamento foliar	botão	antese	fruto imaturo	fruto maduro
Observações (n)	201	145	130	127	247	189
Ângulo médio (μ)	183,602°	221,666°	271,078°	307,889°	76,206°	205,576°
Data média	1/jul	30/jul				
Desvio padrão angular	63,204°	63,022°	93,756°	102,304°	153,998°	108,138°
Comprimento do vetor (r)	0.544	0.546	0.262	0.203	0.027	0.168
Teste de Rayleigh (p)	0.000	0.000	NS	NS	NS	NS

NS = não significativo

TABELA 3. *Correlações de Spearman entre quatro fenofases e anemocoria que apresentaram maior número de correlações significativas com a precipitação, a temperatura e o comprimento do dia durante o período de estudo (2001 a 2004) em floresta semidecídua (MSJ), Rio Claro, São Paulo. Correlações na região cinza foram significativas.*

	ANO	queda foliar		antese		fruto imaturo		fr maduro		anemocoria	
		r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
precipitação	2001	-0.602	0.038	0.598	0.040	0.620	0.031	-0.485	0.110	-0.498	0.099
	2002	-0.661	0.019	0.645	0.023	0.635	0.027	-0.654	0.021	-0.686	0.014
	2003	-0.637	0.026	0.709	0.010	0.292	0.357	-0.614	0.034	-0.686	0.014
	2004	-0.774	0.003	0.081	0.802	0.330	0.295	-0.687	0.014	-0.884	0.000
temperatura	2001	-0.813	0.001	0.598	0.040	0.418	0.176	-0.768	0.004	-0.724	0.008
	2002	-0.718	0.009	0.414	0.181	0.542	0.069	-0.703	0.011	-0.836	0.001
	2003	-0.724	0.008	0.535	0.073	-0.053	0.871	-0.549	0.065	-0.677	0.016
	2004	-0.427	0.166	0.380	0.222	0.348	0.268	-0.487	0.109	-0.488	0.107
comprimento do dia	2001	-0.598	0.040	0.669	0.017	0.598	0.040	-0.707	0.010	-0.743	0.006
	2002	-0.729	0.007	0.671	0.017	0.698	0.012	-0.785	0.002	-0.804	0.002
	2003	-0.638	0.025	0.810	0.001	-0.079	0.806	-0.656	0.021	-0.671	0.017
	2004	-0.821	0.001	0.651	0.022	-0.042	0.898	-0.441	0.151	-0.560	0.058

FIGURA 1. Localização da Mata São José no estado de São Paulo e Brasil.

FIGURA 2. Diagrama climático para a região de Rio Claro no período de 1973 a 2002, segundo WALTER & LIETH (1960). Fonte: Centro de Análise e Planejamento Ambiental (Ceapla).

FIGURA 3. Comprimento do dia (A), temperaturas (B) e fenogramas com percentagem de espécies em mudança foliar (C), em floração (D), frutificação (E) e frutos por modos de dispersão (F), para os quatro anos de estudo em floresta semidecídua (MSJ) no sudeste do Brasil.

Barras cinza = precipitação durante o período de estudo.

FIGURA 4. Teste de Correlação mostrando a tendência da correlação da Spearman (r_s) (+ ou -) entre o número mensal de espécies em cada fenofase e (A) a precipitação média de 30 anos e do período de estudo e (B) a temperatura média de 30 anos e do período de estudo ($N = 48$). * valores de r_s inferiores a 0,5, porém com $P < 0,05$. [Siglas: q fo = Queda foliar, brot = Brotamento foliar, bot = Botão, ant = Antese, fr im = Fruto imaturo, fr mat = Fruto maduro, anem = Anemocoria, zoo = Zoocoria e aut = Autocoria.]

FIGURA 1.

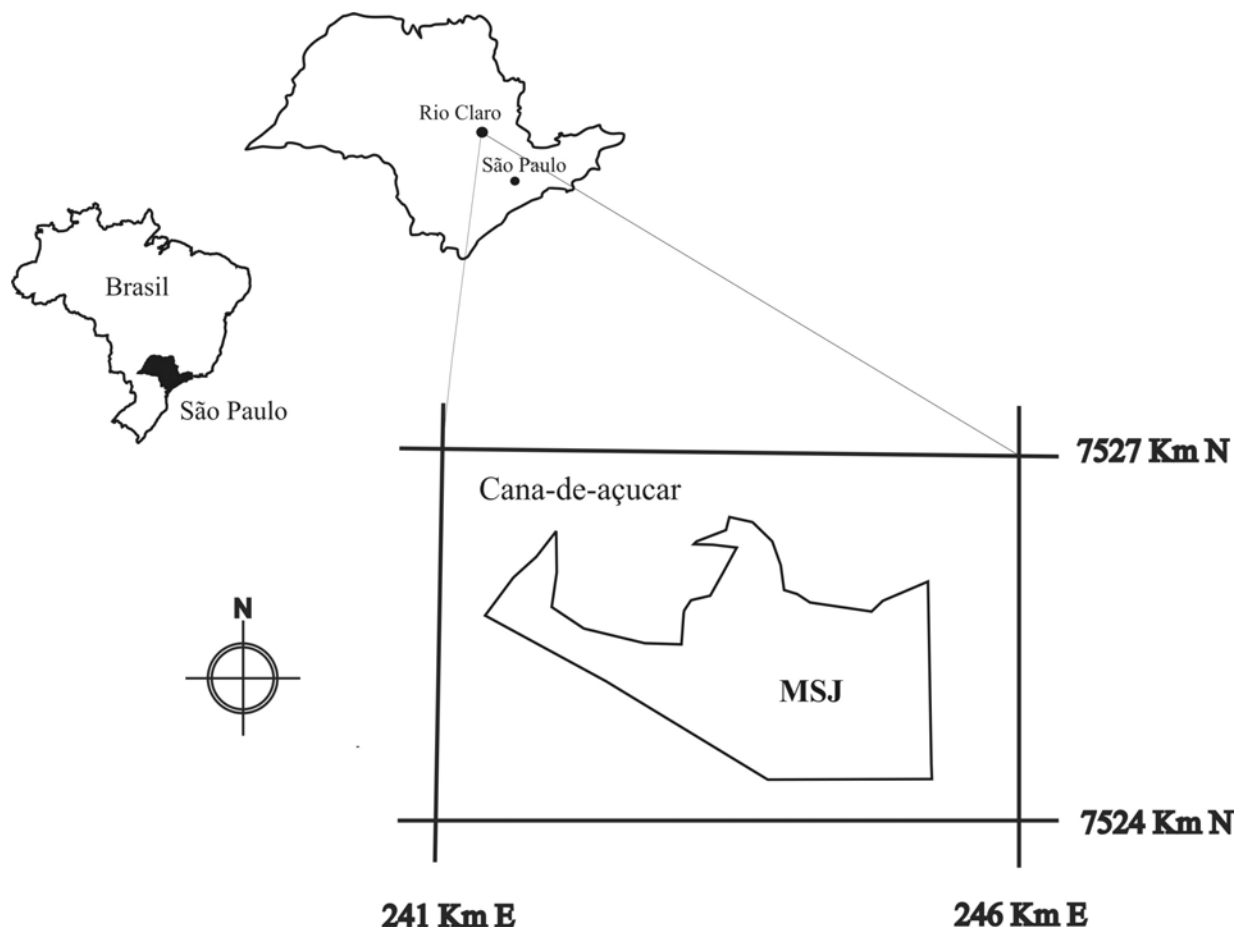


FIGURA 2.

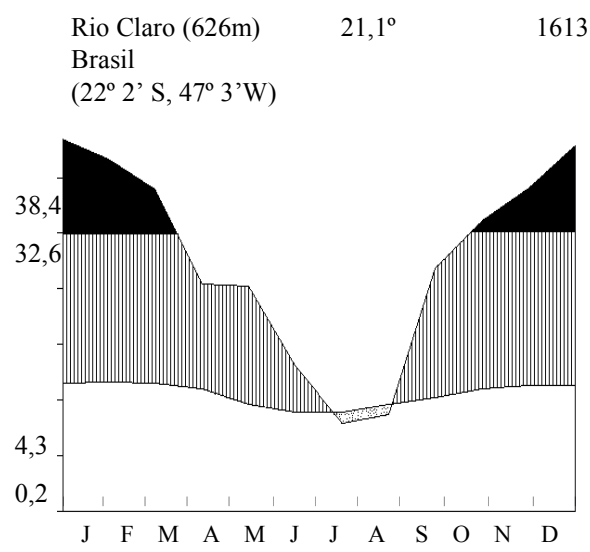


FIGURA 3.

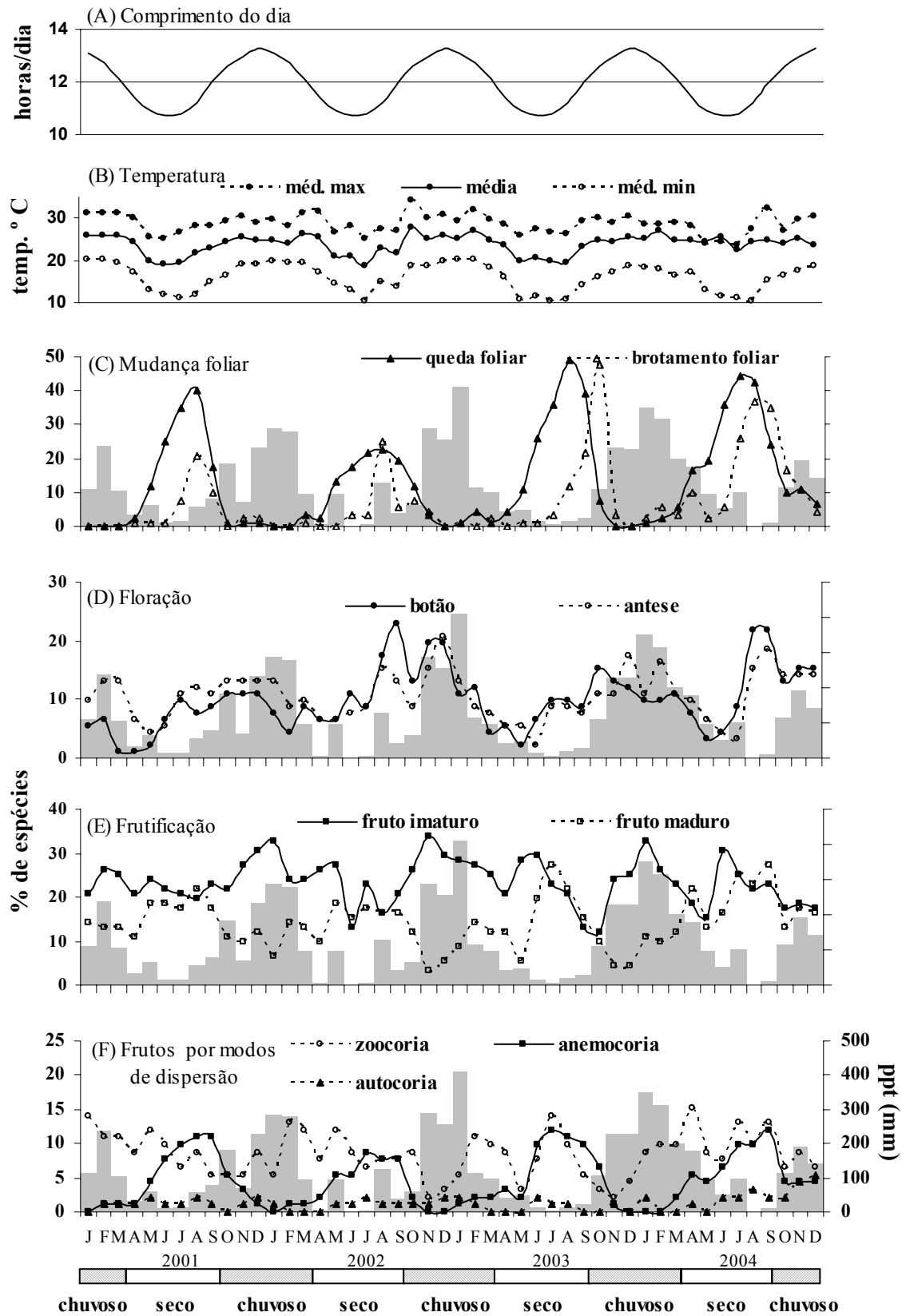
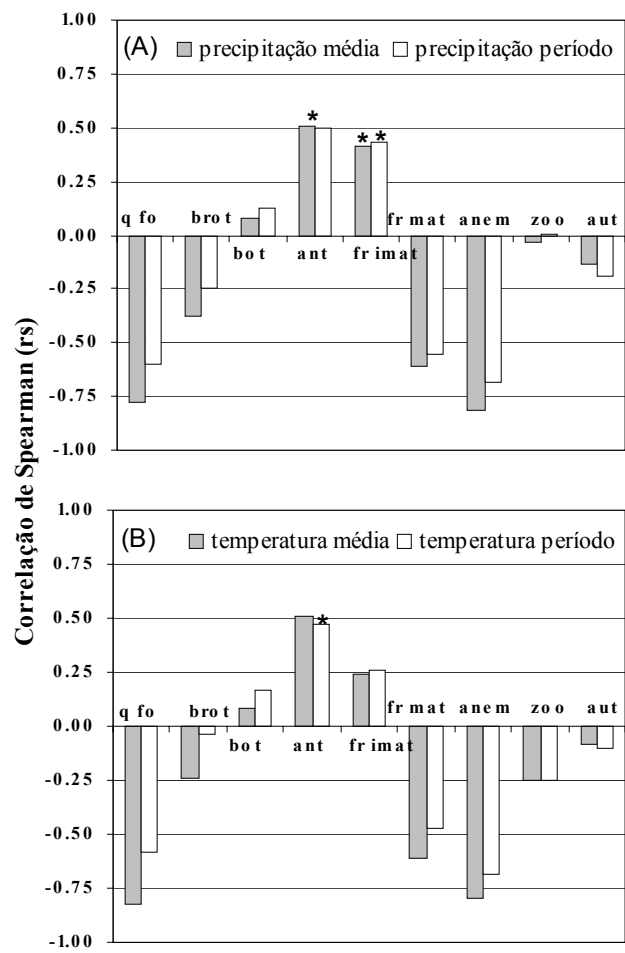


FIGURA 4.



Capítulo II

Fenologia da Frutificação em Floresta Semidecídua no Sudeste do Brasil

Rubim e Morellato

Frutificação em Floresta Semidecídua.

Fenologia da Frutificação em Floresta Semidecídua no Sudeste do Brasil. ¹

PAULO RUBIM² & L. PATRÍCIA C. MORELLATO^{2,3}

¹ Parte da dissertação de mestrado do 1º autor, junto ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

² Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes, Universidade Estadual Paulista, Cx. P. 199. 13506-900, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

³ Autor para correspondência: pmorella@rc.unesp.br

Artigo seguindo as normas da revista Biotropica.

Abstract: Fruiting patterns of a tropical forest vary among different seed dispersal syndromes. To understand the fruiting phenology in four dispersal syndrome of a tropical semideciduous forest we monitored 89 species tree species over four years. The main question was to test whether if the time, duration and synchrony of fruiting vary in relation to species respective seed dispersal syndrome. Morphological characteristics of fruiting were used to recognize the fruiting patterns founded. Wind-dispersed fruiting occurred during the dry season with 3,6 month duration and higher medium-size fruits, and higher synchrony between populations than dispersal syndrome. Autochory fruiting were not seasonal with 3,5 month duration medium-size fruiting with 1,3 cm and asynchrony fruiting. Bird-dispersal fruiting were not seasonal, with smallest duration and high intraespecific synchrony. Mammals-dispersed fruiting were not season, with higher duration and higher-size fruiting, and low interespecífic synchrony. Species with bird and mammals dispersed fruits which were not seasonal presented significant differences in fruiting duration and fruit size determining different fruiting patterns. In general, intraespecific synchrony was higher, determining general and sequential fruiting patterns observed in different seed dispersal syndrome.

Key-words: fruiting, seed dispersal syndrome, semideciduous forest, Brazil.

Resumo: O padrão da frutificação em florestas tropicais varia em relação às síndromes de dispersão das sementes. Nós analisamos a fenologia da frutificação em quatro síndromes de dispersão de 89 espécies durante quatro anos em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Como pergunta geral, nos atentamos em verificar se a época da frutificação (sazonalidade), a duração e a sincronia varia em relação a síndrome de dispersão que as espécies pertencem. Utilizamos de características morfológicas dos frutos para auxiliar na interpretação dos padrões encontrados na frutificação. Anemocoria ocorreu durante a estação seca, com duração de 3,6 meses e maior tamanho médio de frutos, e sincronia mais alta entre as populações que na síndrome. Autocoria não mostrou sazonalidade, duração média de 3,5 meses, frutos com tamanho médio de 1,3 cm e frutificação assincrônica. Ornitocoria apresentou frutificação asazonal, menor duração e pequeno tamanho médio de frutos (1,1 cm), com baixa sincronia interespecífica e alta sincronia intraespecífica. Mamaliocoria apresentou frutificação asazonal, maior duração da frutificação de frutos grandes e baixa sincronia interespecífica. Principalmente em espécies com frutificação ornitocórica e mamaliocórica, que apresentaram frutificação asazonal, porém há uma diferença significativa na duração e tamanho de seus frutos que moldam padrões distintos de frutificação. Houve maior sincronia intraespecífica que molda o padrão geral e seqüencial de frutificação observado na síndrome de dispersão. Em geral, os padrões da frutificação segundo a sua sazonalidade, duração e sincronia foram distintos entre as síndromes de dispersão que compõe a comunidade amostrada.

Palavras-chave: frutificação, síndromes de dispersão, floresta semidecídua, Brasil.

Durante o ciclo de vida de uma planta, a fase de produção e dispersão de suas sementes é uma das que mais sofre pressões naturais seletivas bióticas e abióticas, levando as espécies a apresentarem diferentes estratégias para dispersão de suas sementes (van Schaik *et al.* 1993, Simon *et al.* 2003). As florestas tropicais possuem diferentes padrões de frutificação, sendo que esses padrões estão diretamente relacionados à síndrome de dispersão de suas sementes (Rathcke & Lacey 1985, Morellato & Leitão-Filho 1992, Newstrom *et al.* 1994). Dessa forma, espécies com síndromes de dispersão semelhantes deveriam apresentar padrões de frutificação similares. Em florestas sazonais, o período de frutificação de plantas com dispersão pelo vento (anemocóricas), sem dependência de relações mutualísticas com fauna dispersora, está diretamente relacionado ao período de menor precipitação e maior intensidade dos ventos, que condiciona a melhor estação, a duração e a sincronização da frutificação e dispersão de suas sementes (Frankie *et al.* 1974, Ibarra-Manriquez *et al.* 1991, van Schaik *et al.* 1993, Hamann 2004). Frutos autocóricos aparentemente não possuem período definido para dispersão de suas sementes em florestas semidecíduas (Morellato *et al.* 1989), porém na Caatinga brasileira, que também é uma formação vegetacional localizada em clima sazonal, essa fenofase ocorre durante a estação das chuvas (Machado *et al.* 1997). Espécies que produzem frutos carnosos que, durante sua evolução, desenvolveram adaptações aos animais como agentes dispersores de sementes, apresentam características particulares em relação ao tamanho, coloração e textura dos frutos como consequência direta da relação com os animais frugívoros (Janson 1983, Gautier-Hion *et al.* 1985), e conseqüentemente moldando o padrão de frutificação entre grupos de espécies com características dos frutos e dispersores semelhantes (Howe & Smallwood 1982, Gautier-Hion *et al.* 1985). Dessa forma, frutos mamaliocóricos tendem a possuir maior tamanho, coloração amarela ou verde, polpa fibrosa e casca espessa, enquanto frutos dispersos por aves, tendem a possuir frutos de pequeno tamanho, carnosos ou com sementes ariladas e casca com fina proteção, de cor vermelha, preto ou roxo (Snow 1965, Janson 1983, Gautier-Hion *et al.* 1985, Wheelwright & Janson 1985). Em relação ao padrão de frutificação de espécies

mamaliocóricas e ornitocóricas, a maior atividade geralmente ocorre durante a estação chuvosa (Mitani 1999) ou durante todo o ano em florestas fortemente sazonais (Morellato 1991, Mikich & Silva 2001, Cap. 1) e a sincronia do padrão de frutificação dessas espécies pode ser influenciado pela competição intra e interespecífica por agentes dispersores de sementes (Croat 1978, Terborgh 1986, Poulin *et al.* 1999).

Outro fator que pode influenciar o padrão de frutificação, independente da síndrome de dispersão, é a duração do fruto na copa da árvore, onde plantas que amadurecem seus frutos mais rapidamente tenderiam a possuir menor chance de predação de suas sementes devido ao menor tempo de exposição à patógenos (Janzen 1969, Herrera 1982). Por outro lado, compostos secundários nos frutos e sementes podem prolongar o tempo de exposição na copa da árvore, aumentando a chance de dispersão (Janzen 1969, Rehr *et al.* 1973, Cipollini & Levey 1997). Adicionalmente, frutos de cor verde quando maduros ficariam mais tempo expostos na copa das árvores, já que estes auxiliam na produção fotossintética da planta (Cipollini & Levey 1991).

Para definir o padrão da fenologia da frutificação, Rathcke & Lacey (1985) sugerem três variáveis temporais: estacionalidade, duração e sincronia. Utilizando estas variáveis, nós examinamos dados de 48 meses da fenologia da frutificação de 328 indivíduos e 89 espécies em floresta semidecídua no sudeste do Brasil, procurando responder a seguintes questões: (i) a estacionalidade, duração e sincronia da frutificação diferem quando as espécies são analisadas segundo sua síndrome de dispersão (anemocoria, autocoria, ornitocoria e mamaliocoria)? Geralmente a sazonalidade na frutificação tem sido analisada para toda a comunidade ou por modos gerais de dispersão (Morellato & Leitão-Filho 1992, Mikich & Silva 2001, Cap. 1), onde os frutos anemocóricos frutificam durante a estação seca e os zoocóricos sem estação definida. Nosso prognóstico é que espécies com dispersão abióticas apresentem padrão sazonal, relacionado a uma estação, e que espécies ornitocóricas e mamaliocórica mantenham a oferta constante ao longo do ano. (ii) a duração da frutificação varia conforme a síndrome de dispersão e características morfológicas dos frutos? A duração média da frutificação é geralmente

calculada para toda a comunidade, variando de um a quatro meses (Jordano 1992, White 1994, Anderson *et al.* 2005). Nos examinamos a duração média da frutificação em toda a comunidade e em cada síndrome de dispersão, relacionando-a as características morfológicas dos frutos que poderiam influenciar na duração do fruto na copa da árvore. Nosso prognóstico é que a duração na copa das árvores seja maior em espécies que produzem frutos grandes e com coloração verde (Cipollini & Levey 1991). (iii) A sincronia foi calculada para cada síndrome de dispersão e também para populações de cinco espécies de cada síndrome para examinar se a sincronia encontrada na síndrome (interespecífica) também acontece dentro de suas receptivas populações (intraespecífica). A sincronia geralmente é calculada em estudos populacionais e está diretamente relacionada a aumentar a chance de atração de agentes dispersores de sementes ou diminuir a sobreposição dos períodos de frutificação entre espécies que competem por dispersores, no caso de espécies zoocóricas (Janzen 1967, Burns 2005), porém espécies anemocóricas de florestas sazonais tendem a sincronizar sua frutificação com o período mais seco do ano (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Cap. 1). Nosso prognóstico é que a sincronia seja mais evidente dentro das populações do que quando analisada por síndrome de dispersão, independente da síndrome de dispersão (Janzen 1967, Burns 2005).

MÉTODOS

Área de estudo – O estudo foi realizado num fragmento de floresta com 240 ha localizada no município de Rio Claro, estado de São Paulo, Brasil (22°25' S e 47°28' W e 630 metros de altitude; Fig. 1). Sua vegetação pode ser definida como floresta estacional semidecidual (Vellozo *et al.* 1991) ou floresta tropical sazonal, estando dentro do domínio da floresta atlântica (Oliveira-Filho & Fontes 2000) e, pelo sistema de Holdridge (1947) está classificada como floresta subtropical úmida baixo - montana.

A floresta semidecídua da mata São José (MSJ) é composta por espécies em avançado estágio sucessional, sendo que as famílias de plantas mais freqüentes em levantamento fitossociológico foram Euphorbiaceae, Fabaceae, Meliaceae, Myrtaceae, Rubiaceae e Rutaceae

que somam cerca de 201 espécies de plantas com diâmetro a altura do peito (DAP) acima de 10 cm (Pagano & Leitão-Filho 1987). Sua vegetação arbórea tem cerca de 20-30 metros de altura e não é possível distinguir estratificação nítida, com muitas lianas que formam emaranhados densos e clareiras de diferentes dimensões, principalmente próximo às bordas.

O clima para a região de Rio Claro tem precipitação média de 1631 mm e temperatura média 21,1°C no período de 1973 a 2002, apresentando déficit hídrico entre os meses de julho e agosto, caracterizando uma estação seca e fria (inverno) de abril a setembro, com precipitação inferior a 60 mm, e uma estação chuvosa e quente (verão), de outubro a março com precipitação superior a 100 mm. Durante a estação úmida, a precipitação pode ser superior a 200 mm nos meses mais chuvosos (dezembro e janeiro) com temperatura média de 24,4°C. Durante a estação seca a precipitação pode ser inferior a 20 mm nos meses mais secos (junho e julho), com temperatura média de 21,38°C. Todos os dados climáticos foram cedidos pelo Centro de Análise e Planejamento Ambiental (Ceapla) que dista cerca de 20 km da floresta estudada.

Coleta dos dados – As observações fenológicas foram realizadas durante a última semana de cada mês, com intervalos de 30 dias entre cada coleta de dados, de janeiro 2001 a dezembro de 2004. Foram marcados 328 indivíduos arbóreos ao longo de trilhas na borda e interior da mata que possuíam copa visível a observações de seus estágios reprodutivos e vegetativos, independente de sua altura e com diâmetro a altura do peito (DAP) maior que 10 cm, incluindo palmeiras num percurso de 4500 metros. Os mesmo indivíduos foram monitorados durante os quatro anos.

Todos os indivíduos foram marcados e numerados com fita para facilitar sua identificação. Com um binóculo e uma planilha de campo, foram coletados dados sobre presença e ausência de frutos maduros, seguindo as definições de Morellato *et al.* (1989). Frutos caídos sob a copa da árvore foram usados como indicadores da atividade fenológica de cada indivíduo. A identificação baseou-se em coletas botânicas, seguida de herborização e comparação com espécimes no Herbário Rio Clarense da Universidade Estadual Paulista

(UNESP) e por consulta a literatura e especialistas, utilizando-se famílias reconhecidas pelo sistema do Angiosperm Phylogeny Group (APG II 2003). Uma análise geral dos padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos da comunidade foi apresentada no Cap. 1.

Análise dos dados

Classificação das síndromes de dispersão, cor e tamanho dos frutos – As espécies amostradas pertencem a quatro síndromes de dispersão e foram agrupadas seguindo a classificação proposta por van der Pijl (1982) e Morellato & Leitão-Filho (1992) em: (i): frutos anemocóricos = frutos dos tipos secos deiscentes ou indeiscentes, com diásporos geralmente alados adaptados à dispersão pelo vento; (ii): frutos autocóricos = frutos dos tipos secos explosivos deiscentes com dispersão passiva pela planta; (iii): frutos ornitocóricos = frutos dos tipos deiscentes e indeiscentes e unidade de dispersão carnosa com pequeno tamanho, e que poderia ser ingerido inteiro por uma ave frugívora conforme descrito por Whellwright (1985a); (iv): frutos mamaliocóricos = frutos do tipo carnoso e indeiscente que pode ser ingerido totalmente ou parcialmente por um mamífero frugívoro, incluindo frutos quiropterocóricos que geralmente apresentam coloração verde e odor típico para atração de morcegos. A coloração dos frutos ornitocóricos foi considerada a cor da unidade de dispersão, ou seja, no caso de frutos secos deiscentes com cápsula de coloração marrom foi considerada a cor da unidade de dispersão (semente + arilo) de coloração geralmente vermelha, preta ou roxa, responsável pela atração de uma ave frugívora (Stiles 1982).

No caso de frutos carnosos, foi considerada a coloração do fruto maduro. A coloração dos frutos foi observada em campo e o comprimento médio dos frutos para cada espécie foi estimado medindo-se 20 frutos coletados no solo da floresta sob diferentes indivíduos. Para as espécies que não frutificaram durante o período de estudo foi feita a medição em frutos de material da espécie depositado no Herbário Rio Clarense da Unesp de Rio Claro ou utilizados dados do estudo de Galetti (1992) em floresta semidecídua de Campinas, SP, que possui grande similaridade florística e estrutural à do presente estudo. Para avaliar as diferenças nos tamanhos

de frutos entre as síndromes de dispersão, foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis (H) (Zar 1999).

Análise do padrão de frutificação – A análise do padrão fenológico da frutificação foi baseada em Rathcke & Lacey (1985) que propõe três parâmetros para classificação: época de ocorrência (sazonalidade), duração e sincronia da frutificação. (i) Época de ocorrência: para cada ano de estudo, a época de frutificação de cada espécie foi definida como estação seca (abril a setembro) e estação chuvosa (outubro a março), utilizando a data de pico da frutificação, ou seja, o mês com maior número de indivíduos em frutificação. Foi utilizado o teste não paramétrico de Mann-Whitney (U) (Zar 1999) para verificar se havia diferença na época de ocorrência da frutificação entre as estações do ano nas quatro síndromes de dispersão [É o mesmo método utilizado no Cap. 1, porém aplicado em síndromes de dispersão]. (ii) Duração: a duração da frutificação por espécie, em cada síndrome de dispersão, foi estimada para cada espécie que frutificou durante o período de estudo, e selecionando o maior período contínuo de sua frutificação definido como duração máxima da frutificação em meses. A duração média da frutificação para cada síndrome foi calculada pela razão do somatório da duração máxima da frutificação das espécies pertencentes a uma determinada síndrome dividida pelo número de espécies que frutificaram naquela síndrome de dispersão. Foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (H) para comparar a duração da frutificação entre as quatro síndromes de dispersão. Para estimar a sincronia (iii) foi utilizado o índice de atividade ou percentagem de indivíduos segundo Bencke & Morellato (2002), que considera três classes: não sincrônico = < 20 por cento dos indivíduos em fruto; pouco sincrônico ou baixa sincronia = entre 20 e 60 por cento dos indivíduos em frutificação; e alta sincronia = onde > 60% dos indivíduos das espécies manifestaram atividade fenológica num mesmo mês. Essa classificação foi utilizada para o total de indivíduos das espécies por síndrome (ou sincronia por síndrome), e também para populações amostrais de cinco espécies por síndrome que possuísem amostras ≥ 5 de indivíduos, ou sincronia intraespecífica.

RESULTADOS

Padrão geral da comunidade – Das 89 espécies acompanhadas durante os quatro anos de estudo, 22,5 por cento não frutificaram (Tabela 1). Dentre as espécies que frutificaram, a síndrome de dispersão ornitocórica apresentou maior percentagem de espécies (34,5%), seguida pela anemocórica (31,1%), mamaliocórica (21,1%) e autocórica (13,3%).

Época de frutificação e estacionalidade — O maior número de espécies frutificando, no total das quatro síndromes de dispersão ocorreu durante a estação seca em todos os anos amostrados (Fig. 2). Quando se analisa por síndrome de dispersão, nos quatro anos houve um maior número de espécies anemocóricas frutificando durante a estação seca, principalmente entre os meses de junho a setembro (Fig. 2). Houve diferença significativa no número de espécies anemocóricas em pico de frutificação entre as estações (Mann-Whitney $U = 3,05$, $P = 0,002$, $N = 24$), com mais espécies frutificando durante a estação seca. Não houve diferença significativa no número de espécies autocóricas (Mann-Whitney $U = 0,216$, $P = 0,828$, $N = 24$), ornitocóricas (Mann-Whitney $U = 25,0$, $P = 0,064$, $N = 24$) e mamaliocóricas (Mann-Whitney $U = 0,00$, $P = 1,00$, $N = 24$) em pico de frutificação entre as estações.

Duração da frutificação – A duração total das espécies em frutificação, independente da síndrome de dispersão, variou de um mês a dez meses, sendo que a maioria das espécies (75,3%) frutificou entre um a quatro meses (Fig. 3A). Quando a duração foi analisada por síndromes de dispersão, em espécies anemocóricas a duração da frutificação variou de um a oito meses, com 91,6 por cento das espécies frutificando entre um e seis meses de duração (Fig. 3B). A duração da frutificação de espécies autocóricas variou de dois e sete meses, com 62,5 por cento das espécies frutificando entre dois e três meses de duração (Fig. 3B). Espécies ornitocóricas apresentaram frutificação entre um e seis meses, sendo que 80% das espécies frutificaram entre um e três meses de duração (Fig. 3C). A duração da frutificação de espécies com frutos mamaliocóricos variou de um a dez meses, com 67,4 por cento das espécies frutificando entre

dois e quatro meses, e também cinco espécies (29,4%) apresentaram frutificação entre sete e dez meses (Fig. 3C).

A duração da frutificação para o total de espécies, independente de sua síndrome, foi de 3,5 meses ($\pm 2,20$ DP, $N = 89$). Quando analisamos a duração média da frutificação por síndromes de dispersão, espécies mamaliocóricas apresentaram a maior duração média, com 4,6 meses ($\pm 2,84$ DP, $N = 17$), seguido por espécies anemocóricas com média de 3,6 meses ($\pm 2,06$ DP, $N = 24$), autocóricas, média de 3,5 meses ($\pm 1,77$ DP, $N = 8$) e por último as espécies ornitocóricas com duração média de 2,4 meses ($\pm 1,31$ DP, $N = 20$). Houve diferença significativa na duração média da frutificação por síndrome de dispersão (Kruskal-Wallis $H = 8,17$, $gl. = 3$, $P = 0,04$).

Sincronia por síndromes de dispersão – Entre as síndromes de dispersão, indivíduos com síndrome de dispersão anemocóricas mostraram sincronia baixa na frutificação. A maior percentagem de indivíduos frutificando ocorreu no mês de julho de 2004, com 37 por cento dos indivíduos durante a estação seca (Fig. 4A). Indivíduos autocóricos não apresentaram sincronia (Fig. 4B). Indivíduos ornitocóricos também não foram sincrônicos, com sincronia baixa (20%) apenas nos meses de fevereiro de 2001 e 2004 (Fig. 4C). Indivíduos mamaliocóricos apresentaram frutificação assincrônica durante 2001 a 2003, sendo que em apenas um momento (fev. 2002) mais de 20 por cento dos indivíduos sincronizaram sua frutificação, porém durante quase todo o ano de 2004, a frutificação de espécies mamaliocóricas apresentou baixa sincronia (entre 20 e 40%; Fig. 4D).

Sincronia intraespecífica por síndromes de dispersão – Foram analisadas 20 populações distribuídas nas quatro síndromes de dispersão (Fig. 5). As cinco espécies anemocóricas analisadas, quanto à sincronia intraespecífica na frutificação, apresentaram de baixa a alta sincronia, durante a estação seca. Em algumas espécies essa variação ocorreu entre anos, como no caso de *Anadenanthera peregrina*, que foi altamente sincrônica no ano de 2004, enquanto nos anos de 2002 e 2003 apresentou comportamento asincrônico (Fig. 5). *Anadenanthera peregrina*,

Ceiba speciosa e *Centrolobium tomentosum* foram as três espécies que em pelo menos algum dos anos mostraram-se altamente sincrônicas, porém *Luehea divaricata* e *Vernonia diffusa* mostraram baixa sincronia durante os quatro anos de estudo (Fig. 5A). Entre as espécies autocóricas, somente *Galipea jasminiflora* mostrou-se altamente sincrônica no ano de 2004 (Fig. 5). *Croton floribundus* e *Metrodorea nigra* mostrou frutificação assincrônica e *Croton piptocalyx* apresentou baixa sazonalidade em dez/2001 e jan/2002, e dez/2002. *Savia dictyocarpa* apresentou baixa sincronia nos anos de 2002 a 2004 durante a estação chuvosa e também na estação seca (Fig. 5B). De modo geral, as populações de espécies ornitocóricas mostraram-se altamente sincronicas, principalmente entre as populações de *Picramnia sellowii*, *Copaifera langsdorffii* e *Urera baccifera* (Fig. 5C), porém *Rudgea jasminioides* mostrou baixa sincronia no ano de 2004 e *Nectanda megapotamica* não apresentou sincronia durante todo o período de estudo (Fig. 5C). Entre as espécies mamaliocóricas, *Calophyllum brasiliense*, *Annona cacans* e *Syagrus romanzoffiana* e *Guazuma ulmifolia* apresentaram alta sincronia e *Ficus insipida*, mostrou frutificação baixa sincronia (Fig. 5D).

Tamanho e cor dos frutos em relação às síndromes de dispersão – Houve diferença significativa no tamanho dos frutos entre as espécies com diferentes síndromes de dispersão (Kruskal - Wallis $H = 44,93$, $gl = 3$, $P < 0,001$; Fig. 6). Espécies com síndrome de dispersão anemocóricas apresentaram frutos com maior comprimento médio, com 6,61 cm ($\pm 4,95$ DP, $N = 28$). O segundo maior tamanho de frutos foram os mamaliocóricos, com média de 5,8 cm ($\pm 4,93$ DP, $N = 22$), seguido por espécies com frutos autocóricos, média de 1,3 cm ($\pm 0,6$ DP, $N = 11$) e finalmente ornitocóricos tamanho médio de 1,1 cm ($\pm 0,51$ DP, $N = 25$; Fig. 6).

Todas as espécies anemocóricas e autocóricas possuem frutos com coloração bege ou marrom quando maduros (Tabela 1). Frutos ornitocóricos de cor vermelha apresentaram maior percentagem de espécies (34,6%), seguido por frutos pretos (30,8%), amarelos (15,4%), brancos (11,5%) e roxos (7,7%). A maioria das espécies mamaliocóricas apresentaram cor de fruto verde e amarelo 34,8 por cento e 26,1 por cento, respectivamente. A minoria das espécies

mamaliocóricas apresentaram coloração roxa (13 %), vermelha (8,7 %), branca (8,7 %), marrom (4,3 %) e preta (4,3 %) (Tabela 1).

DISCUSSÃO

Sazonalidade nas espécies com diferentes síndromes de dispersão – A frutificação das espécies com síndrome de dispersão anemocóricas ocorreu durante a estação seca. Esse resultado concorda com outros estudos em florestas semidecíduas brasileiras (Morellato 1991, Morellato & Leitão-Filho 1992), florestas tropicais sazonais neotrópicas na Costa Rica (Frankie *et al.* 1974), Venezuela (Monasterio Sarmiento 1976) e México (Ibarra-Manriquez *et al.* 1991). Durante a estação seca, quando há maior intensidade de ventos e menos folhas nas copas das árvores, é o período que essas espécies se adaptaram a dispersar suas sementes (Morellato 1991). Frutos autocóricos apresentou sazonalidade, corroborando com em floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Morellato 1991) e discordando de estudo realizado na caatinga brasileira (Machado *et al.* 1997). Fatores bióticos podem atuar mais fortemente e definindo o padrão estacional da frutificação de espécies autocóricas (Morellato 1991). Frutos ornitocóricos e mamaliocóricos não apresentaram sazonalidade durante os quatro anos de estudo, padrão observado em outros estudos em florestas semidecíduas brasileiras (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Mikich & Silva 2001) em floresta tropical da Costa Rica (Wheelwright 1985) e Chile (Smith-Ramírez *et al.* 1998), e floresta temperada do Canadá (Burns 2005). Muitos autores enfatizaram que esse fato é devido à manutenção de frugívoros dispersores de sementes, principalmente entre espécies ornitocóricas (Snow 1965, Wheelwright 1985b), mas também ocorreria em espécies mamaliocóricas (Smithe 1970). Porém, em estudo realizado na Índia por Murali & Sukumar (1994), foi encontrada sazonalidade na produção de frutos dispersos por animais enquanto em outras síndromes de dispersão esta não foi evidente, diferindo dos resultados encontrados no presente estudo ou para florestas tropicais sazonais. Portanto nossos resultados concordam com o prognóstico de que não haveria sazonalidade na frutificação, mesmo quando desmembramos entre síndromes mamaliocórica e ornitocóricas.

Aparentemente, espécies com síndromes anemocóricas possuem frutificação sazonal em diversas florestas do mundo e síndromes zoocóricas são assazonais. Um dos fatores que podem influenciar esse padrão poderia ser a composição florística peculiar de cada floresta, com diferentes proporções de espécies distribuídas nas síndromes de dispersão.

Duração da frutificação e tamanho e cor dos frutos em diferentes síndromes de dispersão –

Em florestas temperadas a frutificação ocorre ao final do verão ou outono, com duração inferior a 1,5 meses; já em florestas tropicais, a frutificação tende a ocorrer durante o ano todo e alguns indivíduos apresentam longos períodos de frutificação, superiores a quatro meses (Jordano 1992). A duração média da frutificação, independente da síndrome foi 3,5 meses, similar ao observado em outros estudos em floresta sazonal africana (White 1994, Anderson *et al.* 2005) e indiana (Singh & Kushwaha 2006). Porém, quando analisamos a duração da frutificação para cada síndrome de dispersão, o tempo maior de exposição de frutos maduros foi encontrado principalmente em frutos mamaliocóricos. Alguns estudos mostraram que frutos mamaliocóricos, incluindo quiropterocóricos, apresentam longa duração de frutificação (Galletti & Morellato 1994, Mitani 1999). A maioria dos frutos mamaliocóricos apresentaram coloração verde e amarela, concordando com o estudo de Janson (1983) em floresta neotropical e de Gautier-Hion *et al.* (1985) em floresta tropical africana. Frutos mamaliocóricos geralmente possuem coloração verde e tamanho grande, levando um maior tempo para chegar ao estágio final de maturação. Portanto, é provável que fatores como o tamanho do fruto e maturação influenciem o tempo de permanência do fruto na copa da árvore, concordando com nosso prognóstico inicial de uma relação direta entre tamanho e duração. Além disso, frutos de cor verde, quando maduros, ficariam mais tempo expostos na copa das árvores, já que auxiliam na produção fotossintética da planta (Cipollini & Levey 1991). O segundo maior tempo duração de frutificação foi encontrado na síndrome anemocórica. Espécies anemocóricas de floresta semidecíduas florescem principalmente durante a estação úmida (Morellato 1991, Cap. 1) e a dispersão de suas sementes ocorre exclusivamente no período mais seco do ano (Cap.1).

Portanto, muitas espécies anemocóricas retêm seus frutos e sementes durante um longo período, até a estação seca, mais favorável à dispersão dos diásporos. Essa variação na duração da frutificação de espécies anemocóricas, relacionada à estação seca, é descrita por Morellato & Leitão Filho (1996) e Morellato (1991), para florestas semidecíduas, com destaque para o longo período de maturação dos frutos anemocóricos de leguminosas e bignoniáceas. As florestas semidecíduas possuem muitas espécies de leguminosas (Pagano & Leitão-Filho 1987). Também muitas espécies de leguminosas possuem compostos secundários em suas sementes que poderiam aumentar a proteção e duração na exposição de frutos nas copa das árvores (Rehr *et al.* 1973).

Espécies ornitocóricas possuíram a menor tamanho e duração dos frutos entre as síndromes de dispersão, apoiando também nosso prognóstico inicial. Dois fatores poderiam influenciar esse resultado: 1 Vários estudos enfatizam que aves frugívoras tendem a consumir frutos menores que 2 cm (Wheelwright 1985a, Obeso & Herrera 1994, Alcántara & Rey 2003), dessa forma, o menor tamanho médio dos frutos ornitocóricos poderiam ser influenciados por aves frugívoras; 2 Frutos de espécies ornitocóricas possuíram menor tamanho que consequentemente demoraria menos tempo para alcançar o estágio de maturação.

Sincronia nas síndromes de dispersão e em cinco espécies em cada síndrome de dispersão –

Nenhuma síndrome de dispersão foi altamente sincrônica, porém quando analisamos as espécies separadamente, percebemos que várias populações apresentaram frutificação altamente sincrônica, concordando com nosso prognóstico inicial. Porém algumas espécies, ano apresentou alta sincronia e noutro ano apresentou frutificação assincrônica. Esse resultado demonstra irregularidade temporal de frutificação nas populações, onde indivíduos ano frutificam, ano não frutificam. O resultado geral para a frutificação das espécies que compõem cada síndrome de dispersão é o somatório das diversas populações que possuíram padrão de frutificação alto, baixo e assincônicos naquele dado momento, e que as populações com alta sincronia diluem na média de todas as espécies e consequentemente abaixando a percentagem

geral da sincronia entre as espécies que compõem cada síndrome. As síndromes de dispersão asincrônicas entre espécies da mesma síndrome pode ser uma estratégia utilizada para diminuir a competição por agentes dispersores de sementes (Smithe 1970, Poulin *et al* 1999). Entre as espécies mamaliocóricas as figueiras, que mantém relação mutualísticas com as vespas polinizadoras (Janzen 1979), apresentaram frutificações longas e asincrônicas. Essa relação mutualística poderia estar influenciando o comportamento asincrônico desses indivíduos com frutos mamaliocóricos e diferenciando do padrão geral da mamaliocoria.

O padrão de frutificação de todas as espécies que compõem a comunidade amostrada, quando separados em síndromes de dispersão, apresentaram distintos padrões de frutificação em relação à sazonalidade, duração e sincronia, sugerindo que forças seletivas distintas poderiam influenciar de forma diferente cada grupo de espécies que compõe cada síndrome de dispersão.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos proprietários da Fazenda São José por permitir o desenvolvimento da pesquisa na área; à FAPESP bolsas de Iniciação Científica (proc. 01/09575-9) e de Mestrado (proc. 03/11131-7) concedidas a P.R.; ao CNPq pelo programa de bolsas de IC longa duração e pela bolsa de Produtividade à Pesquisa concedidas à L. P. C. M.; à Mariana Martins Villas pelo auxílio nos trabalhos de campo.

LITERATURA CITADA

- ALCÁNTARA, J. M., AND P. J. REY. 2003. Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *J. Evol. Biol.* 16: 1168-1176.
- ANDERSON, D. P., E. V. NORDHEIM, T. C. MOERMOND, Z. B. G. BI, AND C. BOESCH. 2005. Factors Influencing Tree Phenology in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Biotropica* 37: 631-640.

- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 141: 399-436.
- BENCKE, C. S. C., AND L. P. C. MORELLATO. 2002. Estudo comparativo da fenológica de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. Rev. Bras. Bot. 25: 237-248.
- BURNS, K. C. 2005. Is there limiting similarity in the phenology of fleshy fruits? J. Veg. Sci. 16: 617-624.
- CIPOLLINI, M. L., AND D. L. LEVEY. 1991. Why some fruits are green when are ripe : carbon balance in fleshy fruits. Oecologia 88: 371-377.
- , AND D. L. LEVEY. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrates-dispersed fruits: Adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. Am. Nat. 150: 346-372.
- CROAT, T. C. 1978. Phenological behavior of habitat and habitat classes on Barro Colorado island (Panamá Canal Zone). Biotropica 7: 270-277.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. J. Ecol. 60:147-170.
- FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba 24: 422-423.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, AND P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62: 881-919.
- GALETTI, M. 1991. Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- , AND L. P. C. MORELLATO. 1994. Diet of the fruit-eating *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brasil. Mammalia 58: 661-665.
- GAUTIER-HION, A., J. -M., DUPLANTIER, R. QURIS, F. FEER, C. SOURD, J. -P. DECOUX., G. DUBOST, L. EMMONS, C. ERARD, P. HECHETSWEILER, A. MOUNGAZI, C. ROUSSILHON, AND

- J. -M. THIOLLAY. 1985. Fruit characters as basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecol.* 65: 324-337.
- HAMANN, A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *J. Ecol.* 92: 24-31.
- HERRERA, C. M. 1982. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plants-dispersal interaction. *Am. Nat.* 120: 218-241.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G, B. SANCHEZ-GARFIAS, AND L. SANCHEZ-GARFIAS. 1991. Fenologia de lianas e arboles anemocoros en una selva calido-humeda de Mexico. *Biotropica* 23: 242-254.
- HOWE, H. F., AND J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 01- 228.
- HOLDRIDGE, L. R. 1947. Determination of word plant formation from simple climatic data. *Science.* 105: 367-368.
- JANSON, C, H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agent in a Neotropical Forest. *Science* 219: 187-189.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central América. *Evol.* 21: 620-37.
- . 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution.* 23: 1-27.
- . 1979. How to be a Fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 13-51.
- . 1982. Variation in average seed size and fruit seediness in a fruit crop of a Guanacaste tree (Leguminosae: *Enterolobium cyclocarpum*). *Am. J. Bot.* 69: 1169-1178.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. In M. Fenner (Ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, pp. 105-156, CABI public, Wallingford, UK.
- MACHADO, I. C. S., L. M. BARROS, AND E. V. S. B. SAMPAIO. 1997. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29: 57-68.

- MIKICH, S. B., AND S. M. SILVA. 2001. Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de floresta estacional semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 15: 89-113.
- MITANI, M. 1999. Does fruiting phenology vary with fruit syndrome? An investigation on animal-dispersed tree species in an evergreen forest in south-western Cameroon. *Ecol. Res.* 14: 371-383.
- MONASTERIO, M., AND G. SARMIENTO. 1976. Phenological strategies of plants species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Lianos. *J. Biogeog.* 3: 325-356.
- MORELLATO, L. P. C., R. R. RODRIGUES, H. F. LEITÃO-FILHO, AND C. A. JOLY. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas em floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 12: 85-98.
- . 1991. Fenologia de árvores, arbustos e lianas em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Ecologia, Unicamp.
- , AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1992. Padrões de frutificação e dispersão de sementes na Serra do Japi. In L.P.C. Morellato (Ed.) *Historia Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal o sudeste do Brasil*, pp. 112-140. Editora Unicamp/Fapesp, Campinas, Brasil.
- , AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1996. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28:180-191.
- MURALI, K. S., AND R. SUKUMAR. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern Índia. *J. Ecol.* 82: 759-767.
- NEWSTRON, L. E., G. W. FRANKIE, H. G. BAKER, AND R. K. COLWELL. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, AND G. S. Hartshorn (Eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*, pp.142-160. University of Chicago Press, Illinois, USA.

- OBESO, J. R., AND C. M. HERRERA. 1994. Inter-and intraspecific variation in fruit traits in co-occurring vertebrate-dispersed plants. *Int. J. Plant Sci.* 155: 382-387.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., AND M. A. L. FONTES. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*. 32: 793-810.
- PAGANO, S. N., AND H. F. LEITÃO-FILHO. 1987. Estudo florístico do estrato arbóreo de mata mesófila semidecídua, no município de Rio Claro (Estado de São Paulo). *Rev. Bras. Bot.* 10: 37-47.
- POULIN, B., S. J. WRIGHT, G. LEFEBVRE, AND O. CALDERON. 1999. Inter-specific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. *J. Trop. Ecol.* 15: 213-227.
- RATHCKE, B., AND E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- REHR, S. S., D. H. JANZEN, AND P. P. FEENY. 1973. L-Dopa in Legume seeds: A chemical barrier to insect attack. *Science* 181: 81-82.
- SIMON A. L., C. H. MULLER-LANDAU, R. NATHAN, AND J. CHAVE. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A Theoretical Perspective. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 575-604.
- SINGH, K. P., AND C. P. KUSHWAHA. 2006. Diversity of flowering and fruiting of trees in a tropical deciduous forest in Índia. *Ann. Bot.* 97: 265-276.
- SMITH, J. S. 2001. High species diversity in fleshy-fruited tropical understory plants. *Am. Nat.* 157: 646-653.
- SMITH-RAMÍREZ, C., J. J. ARMESTO., AND J. FIGUEROA. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rainforest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecol.* 136: 119-131.
- SMITHE, N. 1970. Relationship between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.* 104: 25-35.

- SNOW, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- . 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a word survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- STILES, E. W. 1982. Fruits flags: two hypothesis. *Am. Nat.* 120: 500-509.
- STRANGUETTI, V., AND N.T. RANGA. 1997. Phenological aspects of flowering and fruiting at the Ecological Station of Paulo de Faria-SP-Brazil. *Trop. Ecol.* 38: 323-327.
- TERBORGH, J. W. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. In A. Estrada, AND T. H Fleming. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal.* pp. 371-384. W. Junk Publ., Dordrecht, Netherlands.
- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VAN SCHAIK, C. P., J. W. TERBORG, AND J. S. WRIGHT. 1993. The phenology of tropical forest: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- VELLOZO, H. P., A. L. R. RANGEL-FILHO, AND J. C. A. LIMA. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985a. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.
- . 1985b. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- , AND C. H. JANSON. 1985. Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forest. *Am. Nat.* 126: 777-779.
- WHITE, L. J. 1994. Patterns of fruit-fall phenology in the Lope Reserve, Gabon. *J. Trop. Ecol.* 10: 289-312.
- ZAR, J. H. 1999. *Bioestatistical Analysis.* Prentice Hall. New Jersey

TABELA 1: Distribuição das espécies segundo a síndrome de dispersão, estação de frutificação, duração, tipo, cor e comprimento do fruto para espécies de floresta semidecídua no sudeste do Brasil. N = Não frutificou durante o período ou não visualizado. Tipo do fruto: S = Seco; C = Carnoso; I = Indeiscente; D = Deiscente.

Família/Espécie	Síndrome de dispersão	Estação	Duração máxima (meses)	Tipo do fruto	Cor do fruto (^a cor do display)	Comprimento médio do fruto (cm)
Anacardiaceae						
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anemocórica	Seca	2	S. I.	marrom	1,5
Annonaceae						
<i>Annona cacans</i> Warm.	Mamaliocórica	Chuvosa	4	C. I.	verde (vermelho)	9
<i>Duguetia lanceolata</i> A. St.-Hil.	Mamaliocórica	Chuvosa	2	C. I.	vermelho	6
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	Ornitocórica	Seca	2	C. D.	verde (vermelho)	2,3
Apocynaceae						
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	Anemocórica	Seca	5	S. D.	marrom	8
Araliaceae						
<i>Aralia excelsa</i> (Griseb.) I. Wen	Ornitocórica	Seca	1	C. I.	preto	0,8
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.	Ornitocórica	N	0	C. I.	preto	0,7
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maquire, Steyerl. & Frodin	Ornitocórica	Seca	2	C. I.	preto	1
Arecaceae						
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Ornitocórica	Seca e Chuvosa	3	C. I.	roxo	1
<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	9	C. I.	amarelo	4,6
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	10	C. I.	amarelo	2,3

Família/Espécie	Síndrome de dispersão	Estação	Duração máxima (meses)	Tipo do fruto	Cor do fruto (^a cor do display)	Comprimento médio do fruto (cm)
Asteraceae						
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	Anemocórica	Seca	3	S. I.	marrom	0,8
<i>Vernonia diffusa</i> Less.	Anemocórica	Chuvosa	3	S. I.	bege	1
Bignoniaceae						
<i>Jacaranda macrantha</i> Cham.	Anemocórica	N	0	S. D.	marrom	5,5
<i>Zeyhera tuberculosa</i> (Vell.) Bur.	Anemocórica	N	0	S. D.	marrom	6
Boraginaceae						
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	Ornitocórica	Seca e Chuvosa	2	C. I.	roxo	1,3
Burseraceae						
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Ornitocórica	Chuvosa	2	C. D.	vermelho (branca)	1
Canabaceae						
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Ornitocórica	Chuvosa	2	C. I.	amarelo	1
Caricaceae						
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	Mamaliocórica	Chuvosa	2	C. I.	amarelo	4,5
Celastraceae						
<i>Maytenus aquifolium</i> Mart.	Ornitocórica	N	0	S. D.	verde (branca)	
Clusiaceae						
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	8	C. I.	verde	2,3
Combretaceae						
<i>Terminalia brasiliensis</i> (Cambess. ex A. St.-Hil.) Eichler	Anemocórica	Seca	1	S. I.	bege	3,5

Família/Espécie	Síndrome de dispersão	Estação	Duração máxima (meses)	Tipo do fruto	Cor do fruto (^a cor do display)	Comprimento médio do fruto (cm)
Euphorbiaceae						
<i>Actinostemon estrellensis</i> (Müll. Arg.) Pax	Autocórica	Chuvosa	2	S.D.	marrom	0,8
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Autocórica	Chuvosa	2	S.D.	marrom	1,7
<i>Croton piptocalyx</i> Müll. Arg.	Autocórica	Chuvosa	3	S.D.	marrom	1,1
<i>Croton salutaris</i> Casar.	Autocórica	N	0	S.D.	marrom	1,7
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Plax	Ornitocórica	Chuvosa	1	S. D.	marrom (vermelho)	1,5
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll. Arg.	Autocórica	Seca e Chuvosa	3	S.D.	marrom	1
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Autocórica	N	0	S.D.	marrom	1
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm.& Downs	Autocórica	N	0	S.D.	marrom	0,8
<i>Sebastiania klotzschiana</i> (Müll. Arg.) Müll. Arg.	Autocórica	Seca	2	S.D.	marrom	0,8
Fabaceae						
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg	Anemocórica	Seca	6	S. D.	marrom	8,5
<i>Bauhinia forficata</i> Link.	Anemocórica	Seca	7	S. D.	marrom	21
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemain ex Benth.	Anemocórica	Seca	6	S. D.	marrom	17,5
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Ornitocórica	Seca	4	S. D.	marron (amarelo)	1,8
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	3	C. I.	verde	2
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Mamaliocórica	Seca	4	S. I.	marrom (amarelo)	14,2
<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	Mamaliocórica	N	0	C. I.	bege (branca)	12
<i>Inga uruguensis</i> Hook. & Arn.	Mamaliocórica	N	0	C. I.	bege (branca)	11
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> (Tul.) Malme	Anemocórica	Seca e Chuvosa	8	S. D.	marrom	5,5
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	Anemocórica	Seca e Chuvosa	4	S. D.	marrom	6

Família/Espécie	Síndrome de dispersão	Estação	Duração máxima (meses)	Tipo do fruto	Cor do fruto (^a cor do display)	Comprimento médio do fruto (cm)
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	Anemocórica	Seca	1	S. I.	marrom	7
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	Anemocórica	Chuvosa	2	S. I.	marrom	5,5
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F. Macbr.	Anemocórica	Seca	5	S. D.	marrom	10,6
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth.	Anemocórica	Seca	4	S. D.	marrom	8
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	Anemocórica	Seca	1	S. I.	marrom	7,5
Icacinaceae						
<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R. A. Howard	Ornitocórica	N	0			0,8
Lauraceae						
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Ornitocórica	Chuvosa	3	C. I.	preto	0,8
Lecythidaceae						
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi.) Kuntze	Anemocórica	Seca	3	S.D.	marrom	5
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	Anemocórica	Seca	6	S.D.	marrom	4,5
Lythraceae						
<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.	Anemocórica	Seca e Chuvosa	5	S. D.	marrom	4
Malvaceae						
<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Ravenna	Anemocórica	Seca	4	S. D.	marrom	13,5
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Mamaliocórica	Seca	4	S. D.	marrom	2,8
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Anemocórica	Seca	4	S. D.	marrom	2
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns	Anemocórica	Seca	2	S. D.	marrom	15
Meliaceae						
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Ornitocórica	Seca e Chuvosa	3	S. D.	marrom (vermelho)	2,5
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Anemocórica	Seca	1	S. D.	marrom	5,5

Família/Espécie	Síndrome de dispersão	Estação	Duração máxima (meses)	Tipo do fruto	Cor do fruto (^a cor do display)	Comprimento médio do fruto (cm)
<i>Cedrela odorata</i> L.	Anemocórica	Chuvosa	1	S.D.	marrom	4
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Ornitocórica	Chuvosa	5	S. D.	marrom (vermelho)	1,5
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	Ornitocórica	N	0	S. D.	marrom (vermelho)	1,6
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	Ornitocórica	Seca	1	S. D.	marrom (vermelho)	1,2
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	Ornitocórica	Chuvosa	2	S. D.	bege (vermelho)	1
Moraceae						
<i>Ficus dendrocyda</i> Kunth	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	4	C. I.	verde	1,5
<i>Ficus enormis</i> (Mart. ex Miq) Mart.	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	2	C. I.	verde	1,2
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	2	C. I.	verde	1,8
<i>Ficus insipida</i> Willd.	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	4	C. I.	verde	2
<i>Machura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	4	C. I.	verde	1
Myrtaceae						
<i>Myrciaria cauliflora</i> (Mart.) O.Berg	Mamaliocórica	N	0	C. I.	roxo	1,8
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	Mamaliocórica	N	0	C. I.	roxo	1,5
<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O. Berg.	Mamaliocórica	N	0	C. I.	roxo	0,5
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Mamaliocórica	N	0	C. I.	amarelo	2,5
<i>Psidium guajava</i> L.	Mamaliocórica	Chuvosa	1	C. I.	amarelo	3
Rhamnaceae						
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	Ornitocórica	Chuvosa	1	C. I.	preto	0,8
Rubiaceae						
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll. Arg.	Ornitocórica	Chuvosa	5	C. I.	amarelo	0,9

Família/Espécie	Síndrome de dispersão	Estação	Duração máxima (meses)	Tipo do fruto	Cor do fruto (^a cor do display)	Comprimento médio do fruto (cm)
Rutaceae						
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Anemocórica	Seca	3	S. I.	bege	3,2
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A. St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	Autocórica	Seca	4	S.D.	marrom	1
<i>Galipea jasminiflora</i> (A. St.-Hil.) Engl.	Autocórica	Seca	5	S.D.	marrom	1,5
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	Autocórica	Chuvosa	7	S.D.	marrom	3
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A. St.-Hil.	Ornitocórica	N	0	C. I.	preto	1
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	Ornitocórica	N	0	S. D.	marrom (preto)	0,6
<i>Zanthoxylum rugosum</i> A. St.-Hil. & Tul.	Ornitocórica	N	0	S. D.	marrom (preto)	0,5
Salicaceae						
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	Anemocórica	N	0	S. I.	marrom	1,5
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Ornitocórica	Seca	1	S. D.	vermelho	0,5
Simaroubaceae						
<i>Picramnia sellowii</i> Planch.	Ornitocórica	Chuvosa	4	C. I.	vermelho	0,9
Urticaceae						
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	9	C. I.	preto	17,5
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Mamaliocórica	Seca e Chuvosa	7	C. I.	verde	12
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	Ornitocórica	Chuvosa	3	C. I.	branca	0,4
Verbenaceae						
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	Ornitocórica	Chuvosa	1	C. I.	amarelo	1
Vochysiaceae						
<i>Qualea jundiahy</i> Warm.	Anemocórica	N	0	S.D.	marrom	3,5

^a cor da unidade de dispersão (semente + polpa = display) que pode ser um arilo ou sarcotesta oriundo de um fruto seco deiscente e com finalidade de atração de dispersor.

FIGURA 1. Mapa apresentando a localização da Mata São José no estado de São Paulo, Rio Claro, São Paulo, Brasil

FIGURA 2. Número mensal de espécies com frutos maduros por síndromes de dispersão durante quatro anos de acompanhamento fenológico em floresta semidecídua no sudeste do Brasil.

FIGURA 3. Distribuição da frequência de espécies por duração (máxima) da frutificação para toda a comunidade (A) e por síndrome de dispersão abiótica (B) e biótica (C) em floresta semidecídua no sudeste do Brasil.

FIGURA 4. Percentagem de indivíduos frutificando em quatro síndromes de dispersão durante quatro anos em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Barras em cinza: precipitação do período.

FIGURA 5. Percentagem de indivíduos em frutificação em cinco populações de espécies com síndrome de dispersão Anemocórica (A), Autocórica (B), Ornitocórica (C) e Mamaliocórica (D) em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Barra cinza = estação chuvosa.

FIGURA 6. Comprimento médio dos frutos para espécies com síndrome de dispersão anemocórica, autocórica, ornitocórica e mamaliocórica em floresta semidecídua no sudeste do Brasil.

FIGURA 1.

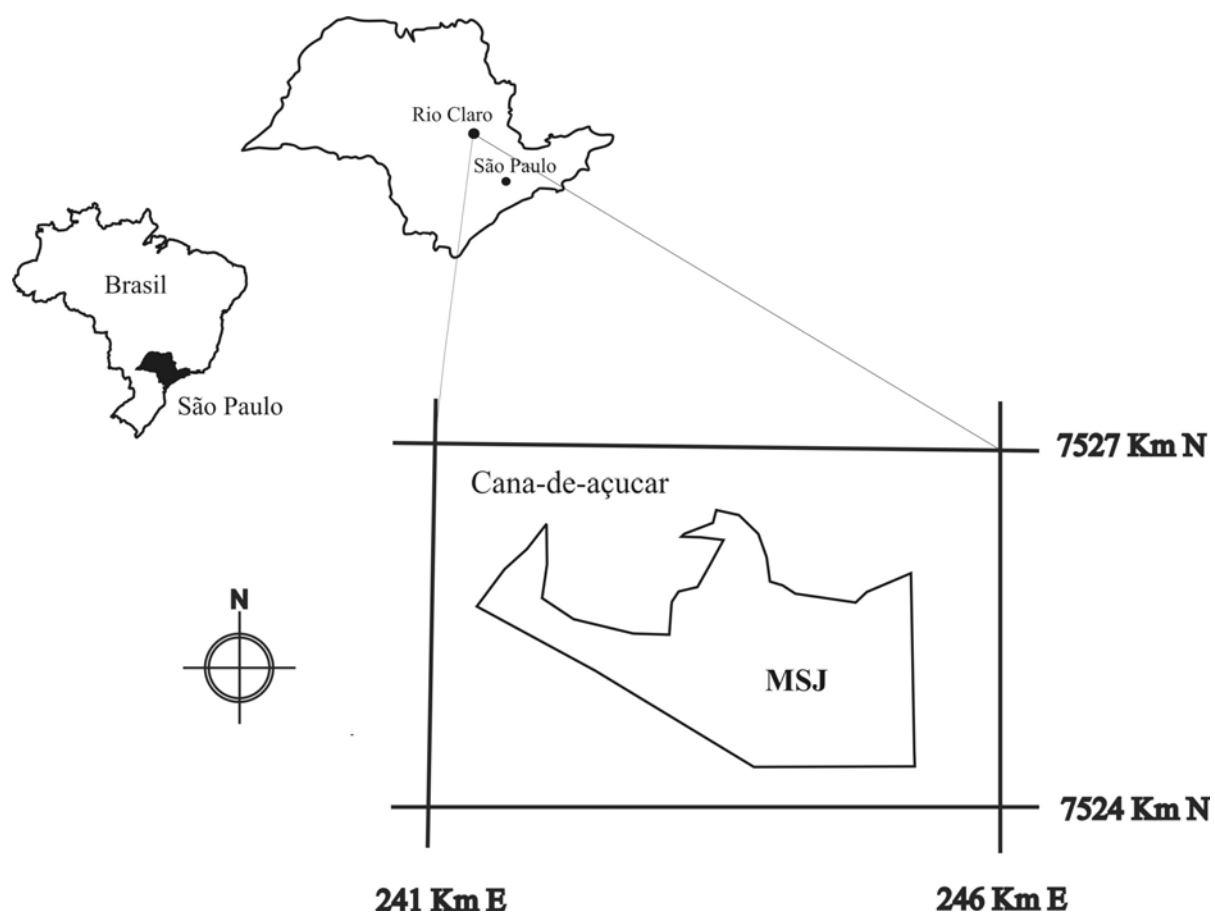


FIGURA 2.

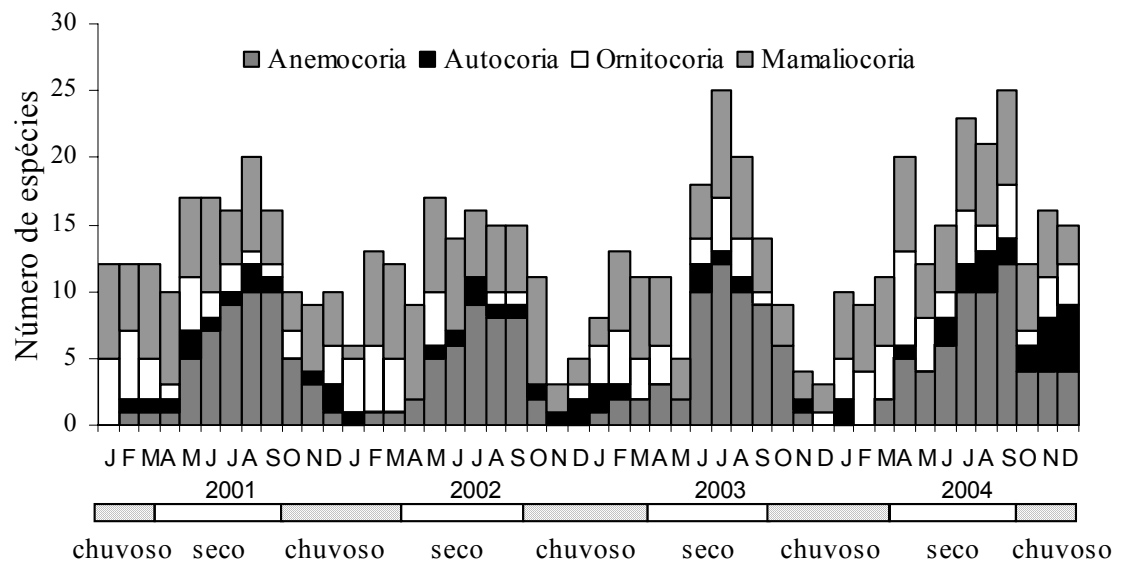


FIGURA 3.

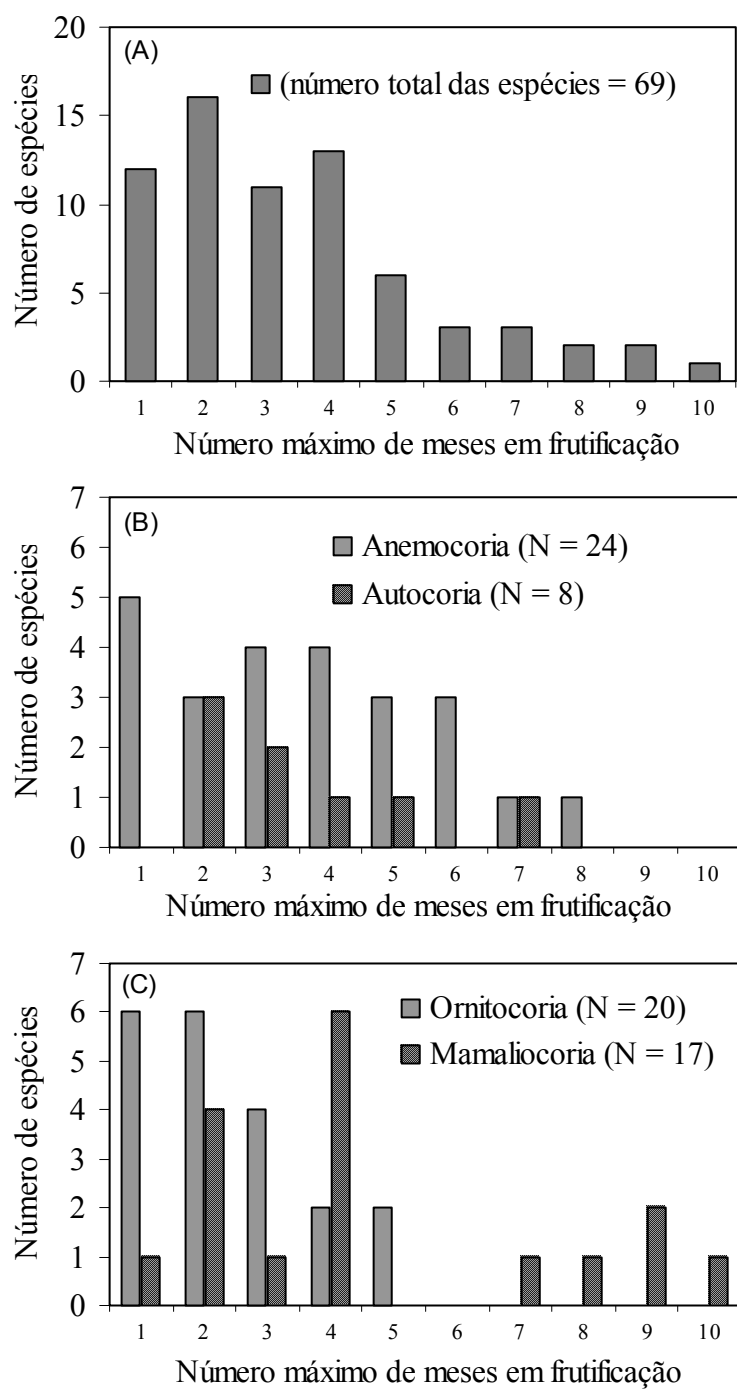


FIGURA 4.

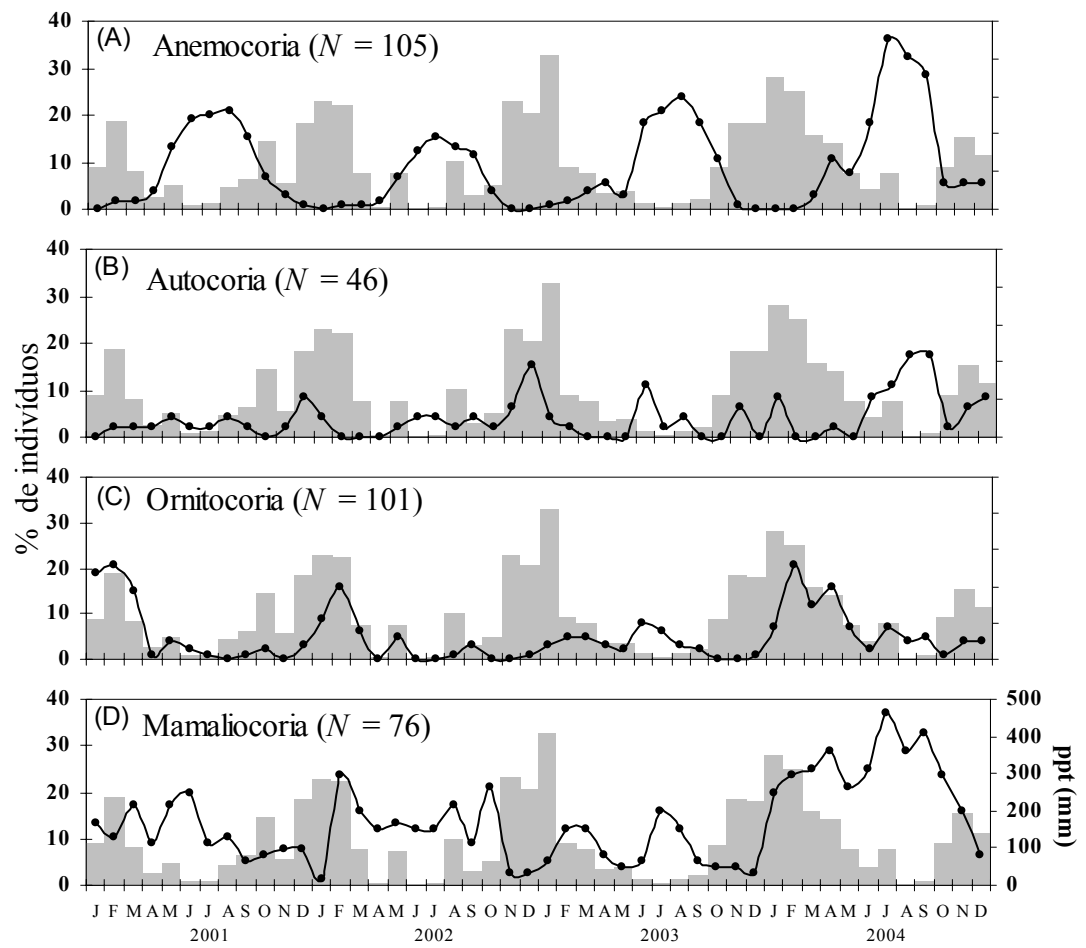


FIGURA 5.

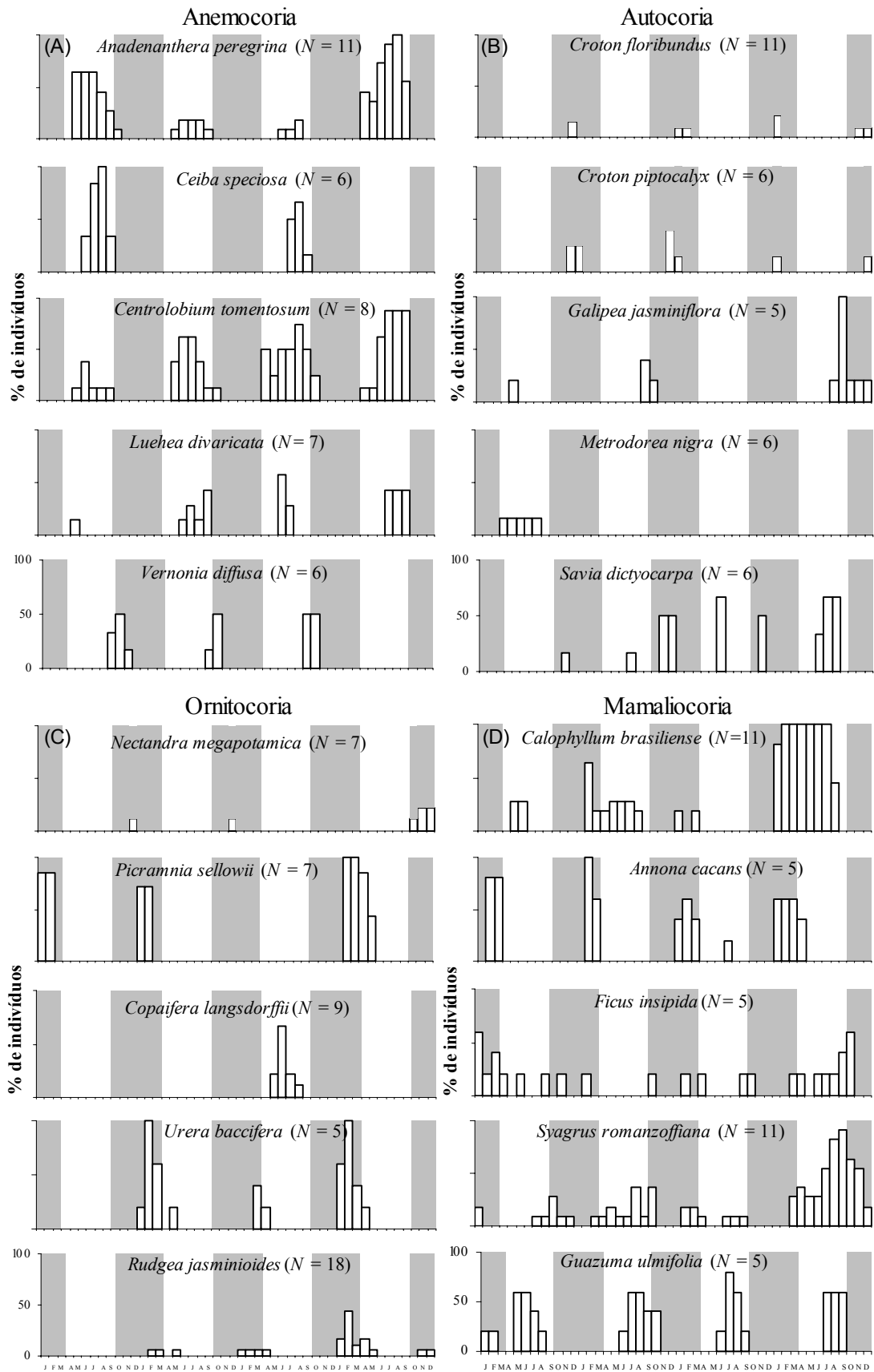


FIGURA 6.

