

Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil¹

IVONNE SAN MARTIN-GAJARDO^{2,3} e L. PATRÍCIA C. MORELLATO²

(recebido: 17 de julho de 2002; aceito: 14 de maio de 2003)

ABSTRACT – (Phenology of understorey Rubiaceae in the Atlantic forest, southeastern Brazil). Phenological studies of different species within a single family occurring in the same habitat, may help to understand the possible factors regulating the phenophases. During 14 months, we observed the vegetative and reproductive phenological patterns of ten understorey species of Rubiaceae of a Brazilian Atlantic forest, Núcleo Picinguaba, São Paulo State, Brazil. Leaf production and leaf fall occurred simultaneously in all studied species, throughout the observation period, resulting an evergreen appearance to the understorey. Flowering was also observed along the year, although the number of species flowering was higher during the wettest and hottest season. Our result contrasts with the seasonal flowering pattern observed for canopy species of Rubiaceae at the same area. The correlations between rainfall, temperature and Rubiaceae flowering were not significant. The fruit production was distributed along the study period, increasing at the end of the rainy season, resulting in a continuous availability of resources for frugivores. Reproductive phenological patterns differed among the Rubiaceae species in such a way that different factors seem to be regulating the phenophases of each species.

Key words - flowering, fruiting, phenological patterns, *Psychotria*, rain forest

RESUMO – (Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil). A comparação da fenologia de diferentes espécies de uma família, ocorrendo no mesmo hábitat, pode auxiliar na compreensão dos fatores reguladores das fenofases. Os padrões fenológicos vegetativos e reprodutivos de dez espécies de Rubiaceae foram estudados durante 14 meses no sub-bosque de floresta Atlântica, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. A produção e queda de folhas ocorreram simultaneamente nas espécies estudadas e ao longo de todo o período de estudo, proporcionando ao sub-bosque uma aparência sempre verde. A floração foi pouco sazonal, com aumento no número de espécies durante o período de maior precipitação e temperatura, porém não apresentando correlações significativas com os fatores climáticos. Este resultado contrasta com o padrão de floração sazonal, correlacionado ao fotoperíodo e temperatura, observado nas espécies de Rubiaceae de dossel na mesma área. A produção de frutos ocorreu ao longo de todo período de estudo, com aumento no número de espécies com frutos maduros no final da estação chuvosa, resultando em disponibilidade constante desses frutos para frugívoros. Os padrões fenológicos reprodutivos diferiram entre as espécies, sugerindo que fatores distintos devem estar regulando a ocorrência das fenofases nestas espécies de Rubiaceae.

Palavras-chave - floração, floresta tropical, frutificação, padrões fenológicos, *Psychotria*

Introdução

Os padrões de floração, frutificação e queda e produção de folhas que ocorrem em ciclos anuais na maior parte das formações vegetais do mundo estão entre os aspectos mais marcantes da história natural (Primack 1985). Estudos fenológicos em florestas tropicais frequentemente focalizam árvores dos estratos superiores, pertencentes a grupos taxonômicos

heterogêneos, discutindo como os padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos estão relacionados com sazonalidade climática e interações ecológicas (Frankie *et al.* 1974, Opler *et al.* 1976, 1980, Hilty 1980, Schaik *et al.* 1993, Morellato *et al.* 2000). Estudos abordando espécies do sub-bosque de florestas tropicais têm apresentado dois pontos de vista principais: i) comparações entre padrões fenológicos do sub-bosque e do dossel (Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Takahasi 1998); ii) como grupos taxonômicos ou ecológicos de plantas da comunidade podem interagir fenologicamente com dispersores e polinizadores (Snow 1965, Stiles 1978, Hilty 1980, Fleming 1985).

A família Rubiaceae está entre as mais abundantes no sub-bosque de florestas neotropicais (Gentry & Emmons 1987, Laska 1997). Entretanto, observações detalhadas sobre ritmos de reprodução em Rubiaceae são escassas (Robbrecht 1988). O estudo de Koptur

1. Parte da Dissertação de Mestrado de I. San Martin-Gajardo.
2. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia de Plantas e Dispersão de Sementes, Caixa Postal 199, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil.
3. Endereço atual: Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.
4. Autor para correspondência: pmorella@rc.unesp.br

et al. (1988) inclui a observação da fenologia de espécies de Rubiaceae de sub-bosque em floresta tropical da Costa Rica, relacionando a sincronia intra-específica na floração e frutificação com a atração para polinizadores e dispersores e/ou saciação de predadores de sementes. Sincronia inter-específica de *Psychotria nuda* (Cham. & Schl.) Wawra e *P. brasiliensis* Vell. foi relacionada à atração para polinizadores e dispersores na floresta atlântica (Almeida & Alves 2000). A frutificação agregada de 21 espécies de *Psychotria* estudadas por Poulin *et al.* (1999) foi relacionada a uma resposta fisiológica comum de espécies fortemente aparentadas, em condições ambientais similares. Wright (1991), estudando a fenologia de quatro espécies de *Psychotria*, sugere que ritmos endógenos contribuem para o crescimento periódico neste gênero.

Estudos fenológicos em diferentes formações de floresta Atlântica vêm sendo desenvolvidos no Núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. Esses estudos abordam principalmente o estrato arbóreo das florestas de planície e de encosta Atlântica (Takahasi 1998, Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000, Bencke & Morellato 2002a). O presente estudo aborda a fenologia das espécies de Rubiaceae que ocorrem no sub-bosque de floresta Atlântica de encosta, tendo como objetivos: i) descrever os padrões fenológicos reprodutivos e de crescimento; ii) determinar a contribuição de cada espécie nos padrões fenológicos reprodutivos da família, através de análise quantitativa das freqüências fenológicas; iii) comparar os padrões fenológicos encontrados nas Rubiaceae de Picinguaba com a fenologia da família em outros tipos de vegetação atlântica e outras florestas neotropicais; iv) relacionar os padrões fenológicos observados com os fatores abióticos e bióticos.

Material e métodos

Área de estudo - O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba, localizado ao norte do Município de Ubatuba (23°20' - 23°22' S e 44°46' - 44°51' W), Estado de São Paulo. O Núcleo Picinguaba abrange uma área de 7.850 ha e engloba um gradiente altitudinal desde a cota zero até altitudes de 1.300 metros. O sítio de estudo encontra-se próximo à Casa da Farinha, entre a Trilha do Corisco e a margem direta do rio da Fazenda.

O clima da região é classificado como tropical chuvoso, com precipitação alta durante todos os meses do ano (tipo *Af sensu* Köppen 1948). Os dados de normais climatológicas para o Município de Ubatuba (1961-1990) apontam a existência de dois períodos durante o ano. O primeiro, de

outubro a abril, com chuvas freqüentes e precipitação máxima em janeiro (376 mm) e o segundo, de maio a setembro, menos úmido embora sem déficit hídrico, com precipitação mínima de 87,9 mm em junho (Morellato *et al.* 2000). A precipitação e temperatura média anual são de 2.624 mm e 21,2 °C, respectivamente, e a umidade relativa do ar é sempre superior a 85%. O período de menor temperatura coincide com os meses menos chuvosos do ano e com os menores comprimentos do dia. Durante os 14 meses do período de estudo (dezembro/96 a janeiro/98), a precipitação total foi 2.758 mm, sendo novembro o mês mais chuvoso (497,4 mm) e o período mais seco em julho (30,8 mm), e 23,3 °C de temperatura média. No ano de 1997 a precipitação total foi 2.221 mm e a temperatura média 22,8 °C (figura 1). Os dados climáticos foram cedidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), Seção de Climatologia Agrícola, coletados na estação experimental em Ubatuba (23°27' S e 45°04' W - 8 m de altitude).

A vegetação na área de estudo é do tipo Floresta Ombrófila Densa (IBGE 1992) ou Floresta Atlântica úmida (Oliveira Filho & Fontes 2000). Sanchez *et al.* (1999) amostrou 117 espécies distribuídas em 37 famílias, destacando-se a família Myrtaceae com 30 espécies (25,6% do total), seguida de Rubiaceae com nove espécies (7,7% do total) e 10,8% dos indivíduos amostrados. Assis (1999) amostrou 42 espécies de Rubiaceae em diferentes tipos de vegetação de planície litorânea no Núcleo Picinguaba (6% do total levantado), sendo que *Psychotria* foi o segundo gênero com maior número de espécies (12 espécies). A floresta estudada apresenta uma

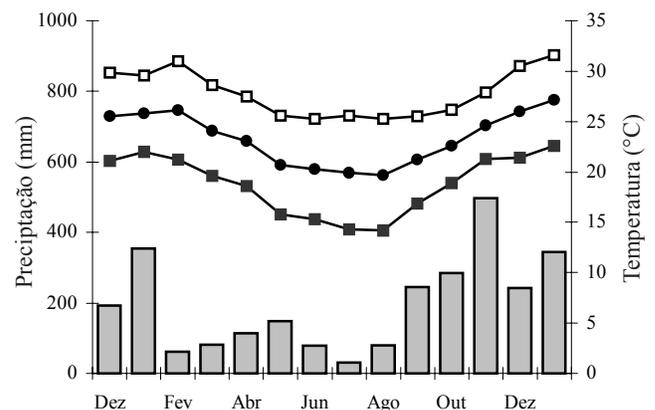


Figura 1. Distribuição da precipitação (barras) e das temperaturas média (—●—), média das máximas (—□—) e média das mínimas (—■—) para o Município de Ubatuba, São Paulo. Fonte: Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas.

Figure 1. Patterns of precipitation (bars), mean temperature (—●—), maximum mean temperature (—□—), and minimum mean temperature (—■—) at Ubatuba Municipality, São Paulo State. Source: Seção de Climatologia Agrícola, Instituto Agrônomo de Campinas.

estrutura vertical com três estratos arbóreos e árvores emergentes, sendo que a maior parte das árvores que formam o dossel ocorre no segundo estrato, entre 10 e 15 m de altura. O sub-bosque é formado por um estrato herbáceo, arbustos, arvoretas e indivíduos jovens das populações do dossel e de emergentes (Sanchez *et al.* 1999). Para descrição detalhada da vegetação e área de estudo ver Sanchez *et al.* (1999) e Morellato *et al.* (2000).

Amostragem e acompanhamento fenológico - Foram delimitadas 52 parcelas de 10 m² cada, à margem direita do Rio da Fazenda, nas quais todos os indivíduos da família Rubiaceae encontradas no sub-bosque da floresta, com alturas entre 0,5 e 7 m, foram marcados com fita plástica e numerados. Material testemunho das espécies está depositado no Herbarium Rioclairensense (HRCB): *Psychotria nuda* (Cham. & Schl.) Wawra, 30414; *Rudgea jasminoides* Muell. Arg. ssp. *micrantha* Zappi, 27813; *Psychotria birotula* L.B. Sm. & Downs, 27816; *Psychotria leitana* C.M. Taylor, 27819; *Psychotria pubigera* Schldl., 27812; *Rudgea vellerea* Muell. Arg., 24285; *Psychotria fluminensis* Vell., 24285; *Psychotria brachypoda* (Muell. Arg.) Britton, 27814; *Faramea pinguabae* M. Gomes, 27821; *Faramea multiflora* A. Rich. ex DC., 27820.

As observações fenológicas foram realizadas mensalmente, de dezembro de 1996 a janeiro de 1998, procurando-se determinar a época de ocorrência das seguintes fenofases (Koptur *et al.* 1988, Morellato *et al.* 1989): i) brotamento: período em que ocorre o aparecimento de brotos foliares até a expansão das folhas novas; ii) queda foliar: período de perda foliar; iii) floração: dividida em período com produção de botões e de flores abertas; iv) frutificação: dividida em período com frutos imaturos e frutos maduros.

Foi adotada a metodologia proposta por Fournier (1974) para quantificar as fenofases, a qual avalia individualmente as fenofases, utilizando uma escala de zero a quatro, a saber: 0 = ausência da fenofase; 1 = presença da fenofase com magnitude entre 1% e 25%; 2 = presença da fenofase entre 26% e 50%; 3 = presença da fenofase entre 51% e 75% e 4 = presença da fenofase entre 76% e 100%.

Análise dos dados - Foram calculadas mensalmente as porcentagens de espécies e indivíduos da família (considerando o N total da amostra) que apresentavam uma determinada fenofase, utilizando o dado de presença ou ausência da fenofase. Considerando a intensidade de cada fenofase foi calculada a porcentagem de Fournier através da seguinte fórmula:

$$\% \text{ de Fournier} = \frac{\sum \text{Fournier}}{4 \cdot N} \cdot 100$$

Onde, \sum Fournier é a somatória das categorias de Fournier dos indivíduos dividido pelo máximo de Fournier que pode ser alcançado por todos os indivíduos (N) na amostra (Fournier 1974).

Os padrões fenológicos encontrados na família podem diferir conforme o tipo de análise que é utilizada, seja

porcentagem de espécies, porcentagem de indivíduos ou porcentagem de Fournier (Bencke & Morellato 2002b). Neste trabalho a porcentagem de espécies foi utilizada para avaliar sincronia inter-específica e identificar a proporção de espécies que apresentam determinada fenofase em cada mês na comunidade de Rubiaceae do sub-bosque. Como é a variável mais empregada em estudos de comunidades, foi utilizada nas comparações com outros estudos. A porcentagem de indivíduos mostra o período em que uma determinada fenofase ocorreu na maioria dos indivíduos de Rubiaceae, permitindo avaliar sincronia intra-específica. A porcentagem de Fournier é a variável a partir da qual os picos fenológicos podem ser evidenciados com maior precisão e refinamento, representando melhor o comportamento fenológico das espécies (Bencke & Morellato 2002b).

Foram calculadas as freqüências relativas de floração e frutificação para cada espécie em cada mês, utilizando-se a fórmula abaixo:

$$\text{Freq Rel sp}_i = \frac{\sum N_{ij}}{\sum N_{tj}} \cdot 100$$

Onde, N_{ij} é o número de indivíduos da espécie i , na fenofase j , e N_{tj} é o número total de indivíduos de Rubiaceae, na fenofase j . A freqüência relativa permitiu evidenciar a contribuição de cada uma das espécies nos padrões fenológicos reprodutivos da família, em cada mês do período de estudo.

A normalidade da distribuição dos dados foi testada utilizando-se o teste de Shapiro e Wilk (Zar 1996). Uma vez que os dados não apresentaram distribuição normal, foi utilizada a análise de correlação de Spearman (r_s) entre o número de indivíduos e a porcentagem de Fournier de cada fenofase e as variáveis climáticas (temperatura média, temperaturas mínima e máxima absolutas, total de insolação, precipitação, umidade relativa e comprimento do dia).

Resultados

Espécies amostradas - Foram amostradas 13 espécies e 305 indivíduos de Rubiaceae nas 52 parcelas levantadas. Três das espécies amostradas, *Coussarea nodosa* (Benth.) Muell. Arg., *Coussarea porophylla* (Vell.) Muell. Arg. e *Bathysa stipulata* (Vell.) C. Presl foram representadas apenas por indivíduos jovens dos estratos superiores (Sanchez *et al.* 1999), com diâmetro e altura menor que os indivíduos em fase reprodutiva amostrados por Takahasi (1998). Assim sendo, para análise fenológica deste estudo foram considerados um total de 10 espécies e 177 indivíduos (tabela 1).

Padrões fenológicos vegetativos - A queda de folhas nas espécies estudadas de Rubiaceae foi contínua, com mais de 80% das espécies apresentando esta fenofase ao longo de todo período de estudo (figura 2A). A maior

Tabela 1. Espécies da família Rubiaceae amostradas à margem direita do rio da Fazenda, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. N = número de indivíduos amostrados; (%) = porcentagem em relação ao total de indivíduos analisados.

Table 1. Species of Rubiaceae sampled at the right side of Fazenda river, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. N = number of individuals sampled; (%) = percentage of the total of individuals analyzed.

| Espécies | N (%) | Hábito |
|---|------------|-----------|
| Sub-tribo Psychotrieae | | |
| <i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra | 42 (23,73) | arbustivo |
| <i>Rudgea jasminoides</i> Muell. Arg. ssp. <i>micrantha</i> Zappi | 29 (16,38) | arbustivo |
| <i>Psychotria birotula</i> L.B. Sm. & Downs | 27 (15,25) | arbustivo |
| <i>Psychotria leitana</i> C.M. Taylor | 26 (14,69) | arbustivo |
| <i>Psychotria pubigera</i> Schltdl. | 14 (7,91) | arbóreo |
| <i>Rudgea vellerea</i> Muell. Arg. | 08 (4,52) | arbóreo |
| <i>Psychotria fluminensis</i> Vell. | 04 (2,26) | arvoreta |
| <i>Psychotria brachypoda</i> (Muell. Arg.) Britton | 03 (1,70) | arbustivo |
| Sub-tribo Coussareae | | |
| <i>Faramea picinguabae</i> M. Gomes | 22 (12,43) | arbóreo |
| <i>Faramea multiflora</i> A. Rich ex DC. | 02 (1,13) | arbustivo |
| Total | 177 (100) | |

porcentagem de indivíduos com queda de folhas ocorreu no mês abril (95% dos indivíduos) e a menor foi em dezembro/97, com 38% dos indivíduos (figura 2B). A intensidade de queda de folhas, avaliada pela porcentagem de Fournier, variou ao longo do ano. Houve um primeiro período de intensidade alta entre dezembro/96 e maio/97, com 64% a 77% de queda foliar e um segundo período com baixa intensidade, de junho/97 a janeiro/98, com intensidade variando entre 13% e 34% (figura 2C).

A produção de folhas nas espécies analisadas também foi contínua ao longo do ano. Em todos os meses mais de 70% das espécies apresentaram brotos foliares, excetuando-se o mês de janeiro/97, com 55% das espécies brotando (figura 2A). O maior número de indivíduos apresentando essa fenofase ocorreu nos meses mais quentes do período de estudo, entre fevereiro e março/97 e em janeiro/98, com 66% e 72% dos indivíduos brotando, respectivamente (figura 2B). A intensidade de brotamento (porcentagem de Fournier) apresentou pico nos períodos mais úmidos, em janeiro/97 com 37% e em janeiro/98 com 49% de brotamento. Os meses de junho e julho foram os que apresentaram menor intensidade de brotamento (14%) (figura 2C).

Padrões fenológicos de floração - A floração nas espécies estudadas ocorreu na maior parte do ano, exceto em agosto. A maior porcentagem de espécies em botão ocorreu em três meses no decorrer do estudo:

fevereiro/97, novembro/98 e janeiro/98, com 70% das espécies com botão (figura 3A). O maior número de indivíduos (20%) e a maior porcentagem de Fournier (20%) de botão ocorreram em dois períodos coincidentes, março e abril/98 e em outubro e novembro/98 (figuras 3B e 3C). A ocorrência de botões, na maioria dos casos, foi seguida pela fase de antese das flores, tanto para os dados em relação à família como em relação a cada espécie.

O máximo de espécies em antese ocorreu nos meses de fevereiro/97 e janeiro/98, com 70% das espécies (figura 3A). A porcentagem de indivíduos em antese apresentou dois picos, o primeiro em abril/97, com 25% e o outro em novembro/97, com 20% dos indivíduos (figura 3B). A intensidade de antese, representada pela porcentagem de Fournier, foi relativamente constante entre dezembro/96 e abril/97 sendo cerca de 10%, seguida de uma diminuição em agosto/97 e setembro/97 (0,14% e 0,28% respectivamente), e mostrando novo aumento em novembro/97 com 8,8% (figura 3C).
Padrões fenológicos de frutificação - As espécies da família Rubiaceae analisadas apresentaram frutos imaturos durante todo o período de estudo. A maior porcentagem de espécies com frutos imaturos (80% a 90%) ocorreu nos períodos de março a junho/97 e em dezembro/97 a janeiro/98 (figura 4A). A menor porcentagem de espécies com frutos imaturos foi 40%, ocorrendo em dezembro/96 a janeiro/97 e entre

setembro/97 e novembro/97. Em relação à porcentagem de indivíduos e de Fournier ocorreram dois picos coincidentes de frutos imaturos, com maior porcentagem de indivíduos (50%) e maior intensidade em porcentagem de Fournier (25%) em março/97 e em janeiro/98 (figuras 4B e 4C). Os períodos com maior porcentagem de espécies com frutos maduros (70%) foram os meses de maio e junho/97 (figura 4A). As porcentagens de indivíduos e de Fournier de frutos maduros foram baixas durante todo o período de estudo, atingindo o máximo em abril/97 (25% dos indivíduos) e maio/97 (10% de Fournier, figuras 4B e 4C).

Frequência relativa das fenofases reprodutivas nas espécies - A contribuição das espécies para o padrão de floração da família diferiu entre elas. Quatro espécies se destacaram durante os dois períodos de máxima intensidade de flores em antese, *P. leitana* (n = 26), *P. nuda* (n = 42), *R. jasminoides* (n = 29) e *P. birotula* (n = 27). No primeiro período, *P. leitana* se destacou no mês de março/97 (57% da frequência relativa) e *P. leitana* e *P. nuda* em abril/97 (ambas tiveram 45,5% da frequência relativa). Durante o segundo período, em outubro, somente *R. jasminoides* apresentou flores em antese (100%), e em novembro, *P. birotula* contribuiu

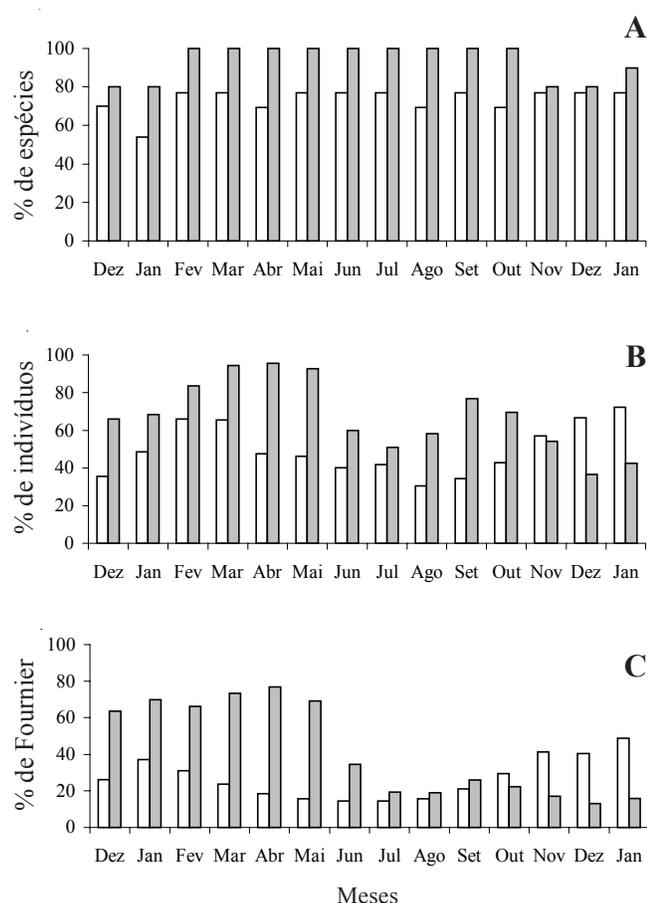


Figura 2. Porcentagens de espécies (A), de indivíduos (B) e de intensidade de Fournier (C), em brotamento (□) e com queda de folhas (■) na família Rubiaceae, em sub-bosque de floresta atlântica, de dezembro de 1996 a janeiro de 1998, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Figure 2. Percentage of Rubiaceae species (A), individuals (B) and of Fournier intensity index (C), showing leaf flush (□) and leaf fall (■), from December 1996 to January 1998, in the understory of the Atlantic rain forest at Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

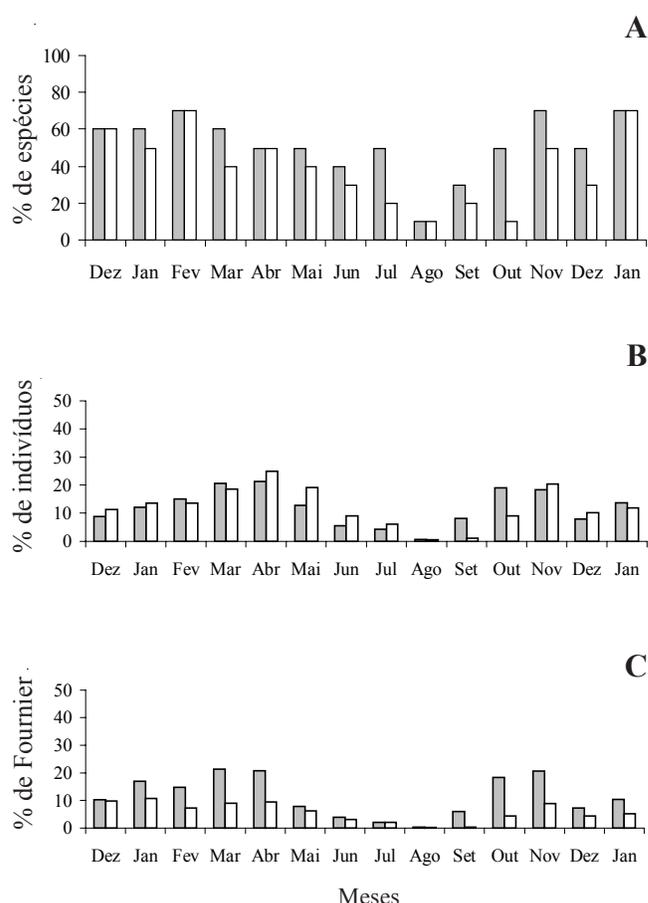


Figura 3. Porcentagens de espécies (A), indivíduos (B) e de intensidade de Fournier (C) em botão (■) e antese (□) na família Rubiaceae, em sub-bosque de floresta atlântica, de dezembro de 1996 a janeiro de 1998, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Figure 3. Percentage of Rubiaceae species (A), individuals (B), and of Fournier intensity index (C), presenting flower buds (■) and open flowers (□), from December 1996 to January 1998, in the understory of the Atlantic rain forest at Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

com 58% das flores em antese (figura 5). Nos meses de menor produção de flores, como no período de maio a setembro, essas três espécies de *Psychotria* se alternaram como as mais importantes em cada mês (figura 5).

Em março/97 e janeiro/98, picos de produção de frutos, sete das dez espécies estudadas apresentaram frutos imaturos, exceto: *F. multiflora* (n = 2), *R. vellerea* (n = 8) e *P. fluminensis* (n = 4). Nos meses em que a frutificação na família foi baixa, como em janeiro/97, setembro/97 e outubro/97, *R. vellerea*, *P. leitana* e *P. nuda* contribuíram respectivamente com mais de 80% de frutos maduros (figura 5). Todas as espécies disponibilizaram frutos maduros, exceto *F. multiflora* e *R. vellerea*.

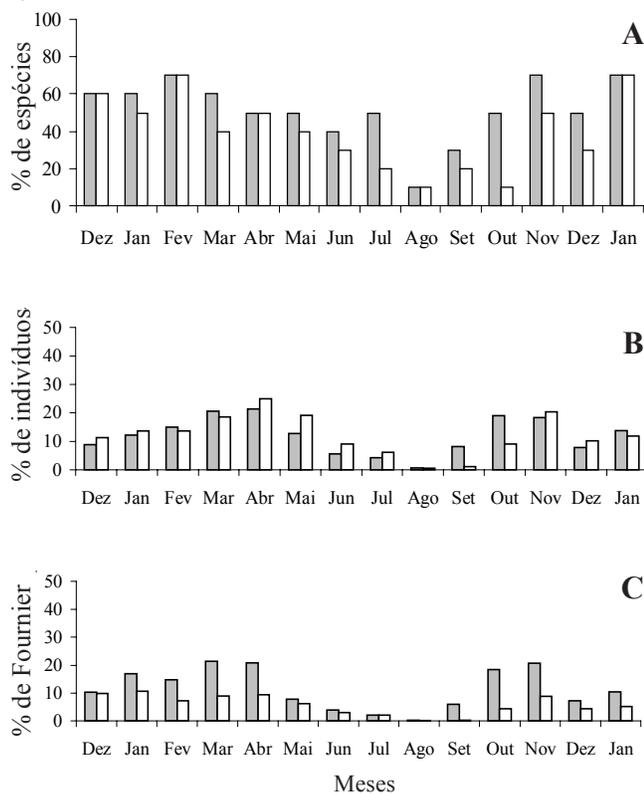


Figura 4. Porcentagens de espécies (A), indivíduos (B) e de intensidade de Fournier (C) de frutos imaturos (■) e maduros (□) na família Rubiaceae, em sub-bosque de floresta atlântica, de dezembro de 1996 a janeiro de 1998, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Figure 4. Percentage of Rubiaceae species (A), individuals (B), and of Fournier intensity index (C) presenting unripe fruits (■) and ripe fruits (□), from December 1996 to January 1998, in the understory of the Atlantic rain forest at Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Correlações entre fenofases e fatores abióticos - O índice de correlação de Spearman entre a queda de folhas na família e os fatores abióticos não foi significativo. Entretanto, a produção de folhas mostrou correlação positiva significativa com a temperatura média ($r_s = 0,74$, $p < 0,01$), temperatura mínima absoluta ($r_s = 0,72$, $p < 0,01$) e o comprimento do dia ($r_s = 0,78$, $p < 0,01$). Quando as espécies foram analisadas separadamente, encontramos correlação positiva significativa em *Rudgea vellerea* entre o brotamento e a temperatura média ($r_s = 0,73$, $p < 0,01$) e o comprimento do dia ($r_s = 0,67$, $p < 0,01$); em *R. jasminoide* entre o brotamento e a temperatura média ($r_s = 0,70$, $p < 0,01$) e a temperatura mínima absoluta ($r_s = 0,70$, $p < 0,01$); em *Psychotria birotula* entre o brotamento e a temperatura máxima ($r_s = 0,71$, $p < 0,01$).

O teste de correlação de Spearman para floração não foi significativo entre os dados para a família Rubiaceae e os fatores abióticos. Entretanto, quando analisadas as espécies separadamente, esse índice apontou correlação significativa entre a floração (botão e/ou antese) e a temperatura (média e máxima), o comprimento do dia e a precipitação em seis espécies, como apresentado na tabela 2.

O índice de correlação de Spearman apontou, para a família, uma correlação significativa positiva entre frutos imaturos e a temperatura média ($r_s = 0,71$, $p < 0,01$) e correlação negativa entre fruto maduro e comprimento do dia ($r_s = -0,67$, $p < 0,01$). Analisando as espécies separadamente obtivemos, para sete espécies, correlações significativas negativas e positivas entre a frutificação (fruto imaturo e maduro) e as temperaturas média, máxima e mínima, o comprimento do dia e a precipitação (tabela 2).

Discussão

Fenologia vegetativa de Rubiaceae - A fenologia vegetativa das espécies das Rubiaceae de sub-bosque em Picinguaba não apresentou padrão sazonal para queda foliar e brotamento, principalmente quando observada a porcentagem de espécies apresentando estas fenofases ao longo do ano. A falta de sazonalidade em relação à ocorrência dessas fenofases pode estar relacionada à baixa sazonalidade climática encontrada em Picinguaba ou às respostas fisiológicas das plantas à disponibilidade de luz do sub-bosque. De modo geral, espécies de sub-bosque têm apresentado queda foliar de maneira gradual, sem um pico anual, tanto em florestas úmidas (Frankie *et al.* 1974, Opler *et al.* 1980, Koptur *et al.* 1988), como em algumas florestas

semidecíduas (Daubenmire 1972, Monasterio & Sarmiento 1976). Na família Rubiaceae, tanto espécies arbóreas observadas na mata de encosta de Picinguaba por Takahasi (1998) como espécies arbustivas de florestas úmidas estudadas por Opler *et al.* (1980) e Koptur *et al.* (1988), apresentaram queda foliar durante o ano todo. Padrão de queda foliar pouco sazonal também foi observado nas comunidades arbóreas da planície litorânea e da mata de encosta em Picinguaba (Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000).

Embora tenha sido verificada uma porcentagem alta e constante de espécies de Rubiaceae brotando ao longo do ano, as porcentagens de indivíduos e de Fournier mostraram leve sazonalidade, sazonalidade esta

reforçada pelas correlações significativas encontradas entre a porcentagem de Fournier e o comprimento do dia e a temperatura. Esses mesmos fatores climáticos apresentaram correlação significativa com o brotamento nas espécies arbóreas da mata de encosta e de floresta de planície litorânea em Picinguaba (Takahasi 1998, Talora & Morellato 2000), sugerindo que aumentos no fotoperíodo, associados a aumentos na temperatura, sejam indutores do brotamento nas espécies desta região. Em florestas onde não há déficit hídrico, ou na ausência de variações climáticas fortes, é comum que as espécies, restritas apenas pela disponibilidade de luz, produzam folhas novas durante a época de máxima irradiação solar (Schaik *et al.* 1993). Isso foi verificado por Wright &

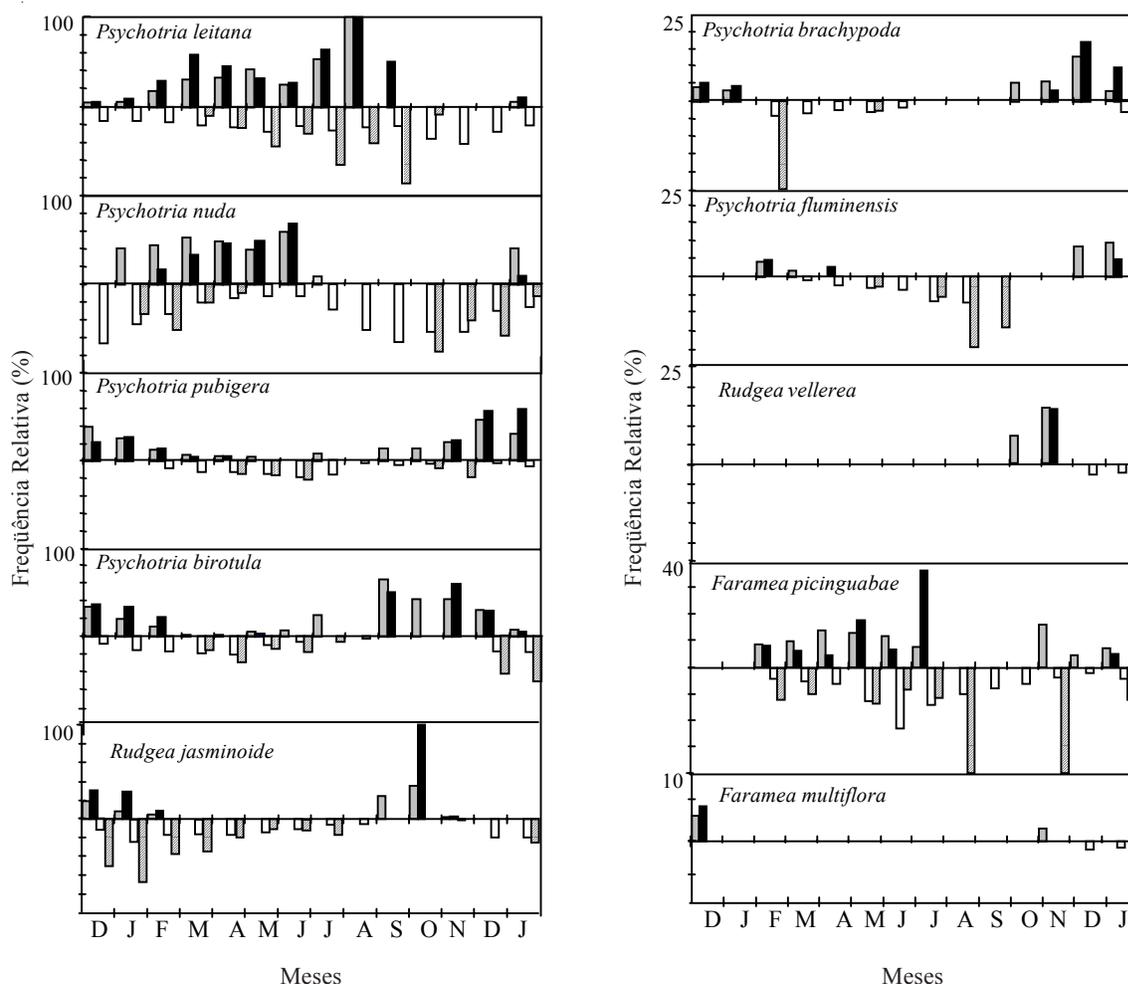


Figura 5. Frequências relativas de floração e frutificação em 10 espécies de Rubiaceae de sub-bosque de floresta atlântica, de dezembro de 1996 a janeiro de 1998, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. ■ = Botão; ■ = antese; □ = fruto imaturo; ▨ = fruto maduro.

Figura 5. Relative frequency of flowering and fruting of 10 species of Rubiaceae, from December 1996 to January 1998, in the understory of the Atlantic rain forest at Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. ■ = flower buds; ■ = open flowers; □ = unripe fruits; ▨ = ripe fruits.

Tabela 2. Espécies de Rubiaceae que apresentaram correlação de Spearman (r_s) significativa entre os fatores climáticos e as fenofases observadas. Entre parênteses o valor do índice de correlação de Spearman (r_s) para $p < 0,01$. Tmed = temperatura média; Tmin = temperatura mínima; Tmax = temperatura máxima; PPT = precipitação; C.dia = comprimento do dia.

Table 2. Significant results of the Spearman (r_s) correlation tests between each climatic factor and the phenophases observed. Correlation index (r_s) between brackets for $p < 0,01$. Tmed = mean temperature; Tmin = minimum mean temperature; Tmax = maximum mean temperature. PPT = precipitation; C.dia = day length.

| Espécies | Botão | Antese | Fruto Imaturo | Fruto Maduro |
|-------------------------------|--|--|--|--|
| <i>Faramea pinguabae</i> | | Tmed (-0,67) Tmáx (-0,71) C.dia (0,87) | Tmed(-0,79) Tmin (-0,83) Tmáx (-0,70) | |
| <i>Psychotria birotula</i> | Tmed (0,67) | Tmed (0,75) Tmin (0,81) C.dia (0,73) | | Tmáx (-0,71) |
| <i>Psychotria brachypoda</i> | Tmed (0,87) Tmin (0,82) C.dia (0,76) | Tmed (0,82) Tmin (0,85) C.dia (0,83) | | |
| <i>Psychotria fluminensis</i> | | | Tmed(-0,84) Tmin (-0,83) C.dia (-0,84) | |
| <i>Psychotria leitana</i> | Tmáx (-0,73) PPT (-0,71) | Tmáx (-0,80) PPT (-0,71) | | Tmed(-0,77) Tmin (-0,70) C.dia (-0,76) |
| <i>Psychotria pubigera</i> | Tmed (0,89) Tmin (0,86) C.dia (0,92) | Tmed (0,81) Tmin (0,76) C.dia (0,85) | Tmed(-0,68) Tmáx (-0,77) | |
| <i>Psychotria nuda</i> | | Tmáx (-0,72) | Tmed (0,66) Tmax (0,82) | |
| <i>Rudgea jasminoides</i> | | | | Tmáx (-0,81) PP (-0,68) |

Schaik (1994) em estudo comparativo em quatro áreas na América do Sul e por Brooke *et al.* (1996) na Polinésia, na mesma latitude que se encontra Picinguaba, e em três formações florestais em Picinguaba (Morellato *et al.* 2000).

As espécies de Rubiaceae, amostradas neste trabalho, foram consideradas perenifólias ou não decíduas pois apresentaram queda foliar concomitante com o brotamento. Padrão similar foi observado para as espécies arbóreas de Rubiaceae de dossel, na mesma floresta (Takahasi 1998). Padrão contínuo de brotamento e queda de folhas foi observado nos trabalhos da comunidade de espécies arbustivas e arvoretas do sub-bosque em uma floresta úmida na Costa Rica (Opler *et al.* 1980, Koptur *et al.* 1988). A baixa porcentagem de espécies arbóreas decíduas e semidecíduas encontrada na floresta de planície litorânea (13% a 16%) e na mata de encosta (22%) em Picinguaba reflete a aparência perene. De fato, espécies perenifólias predominam na floresta Atlântica, com mais

de 80% das espécies (Morellato *et al.* 2000), e são características tanto no sub-bosque, como no dossel de florestas com baixa sazonalidade na Malásia (Putz 1979) e na América Central (Opler *et al.* 1980, Koptur *et al.* 1988, Reich 1995).

Padrões fenológicos de floração em Rubiaceae - A floração das espécies de Rubiaceae estudadas no sub-bosque da mata de encosta ocorreu ao longo de todo o período de estudo, isto é, havia pelo menos uma espécie em floração em cada mês. Embora a floração tenha sido constante, ocorreu diminuição na porcentagem de espécies com flor durante os três meses mais frios e de menor pluviosidade. Esses dados foram muito semelhantes aos encontrados em arbustos e arvoretas da família Rubiaceae em florestas úmidas na Costa Rica, onde a floração ocorreu em todos meses do ano, com diminuição no número de espécies na estação menos úmida (Opler *et al.* 1980, Koptur *et al.* 1988).

Por outro lado, o padrão de floração de arbustos e arvoretas deste estudo diferiu em relação ao padrão

das espécies arbóreas de Rubiaceae de floresta Atlântica em Picinguaba, na mesma área deste estudo (Takahasi 1998), e no Parque Intervales, Saibadela (Morellato *et al.* 2000). As espécies de Rubiaceae nessas localidades apresentaram floração apenas no período de chuvas mais intensas, de outubro a fevereiro. Diferenças nos períodos de floração de dossel e sub-bosque têm sido registradas em algumas comunidades tropicais (Frankie *et al.* 1974, Alencar *et al.* 1979, Opler *et al.* 1980, Hilty 1980). Entretanto, esse é o primeiro registro de variações no comportamento fenológico de espécies de uma mesma família, relacionadas à sua posição na estratificação numa mesma área de floresta. Essa diferença pode estar relacionada com o habitat (diferenças microclimáticas entre dossel e sub-bosque) e com o hábito arbustivo predominante nas plantas de sub-bosque. Essa variação também pode estar relacionada à ausência de limitações filogenéticas na ocorrência da floração em Rubiaceae, já que as épocas de floração diferem no mesmo ambiente, para a mesma família (ver Kochmer & Handel 1987, para discussão detalhada).

A ausência de correlações significativas entre os fatores climáticos e os dados de floração de Rubiaceae deste estudo, somados à variação nos padrões apresentados pelas espécies, não permitiram determinar um padrão sazonal de floração para a família. Esse padrão não-sazonal diferiu do encontrado na comunidade arbórea da floresta Atlântica, onde a floração tem sido caracterizada por apresentar um padrão sazonal, com um aumento de espécies florescendo no período de maior pluviosidade e correlações positivas significativas entre a floração da comunidade e o comprimento do dia e a temperatura (Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000).

Padrões fenológicos de frutificação de Rubiaceae - O padrão de frutificação encontrado nas espécies de Rubiaceae do sub-bosque não foi sazonal, isto é, ocorreu ao longo de todo o período de estudo. A presença de frutos ao longo do ano todo sugere que ambientes com baixa sazonalidade climática, como na região estudada, oferecem condições pouco restritivas para o desenvolvimento dos frutos durante o ano todo. A fenologia da frutificação da comunidade de espécies arbóreas de floresta Atlântica de planície e de encosta apresentam um padrão similar ao encontrado neste estudo (Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000). Essas autoras sugerem que fatores climáticos não limitam a produção de frutos da floresta Atlântica.

No presente estudo houve maior porcentagem de frutos maduros no período menos quente e com menor

precipitação (maio). As espécies arbustivas da família Rubiaceae amostradas por Opler *et al.* (1980) também apresentaram maior porcentagem de espécies com fruto maduro no início do período de precipitação mínima e temperatura baixa (dezembro - La Selva na Costa Rica). Em florestas úmidas, como em Picinguaba e La Selva, a frutificação na estação menos chuvosa e com menor temperaturas pode ser mais favorável, pois em épocas mais úmidas e quentes aumenta a probabilidade de ataques por fungos aos frutos e conseqüentemente às sementes, comprometendo o sucesso reprodutivo das espécies de plantas (Schaik 1986).

A baixa porcentagem de Fournier de frutos maduros, em relação aos frutos imaturos, pode ser resultado da rápida remoção por animais frugívoros associada ao intervalo mensal de observação adotado na metodologia. Uma outra possibilidade é que essas plantas podem ajustar sua taxa de amadurecimento à remoção de frutos. Este fenômeno foi observado em *Hamelia patens* Jacq., uma espécie arbustiva de Rubiaceae (Levey 1988). Entretanto, experimentos associando amadurecimento à remoção de frutos nem sempre são consistentes com esta idéia, como por exemplo, em *Phytolacca americana* L. (Phytolaccaceae, McDonnell *et al.* 1984) e em *Prunus virginiana* L. e *Amelanchier arborea* (Michx.) Fern. (Rosaceae, Gorchov 1990).

Frequência relativa das fenofases reprodutivas nas espécies - As quatro espécies, dentre as estudadas, que mais contribuíram para os padrões de floração e de frutificação da família Rubiaceae foram aquelas representadas por maior número de indivíduos. Para determinar essas espécies, nós usamos a frequência relativa que é uma medida dependente de densidade, o que explicaria esse resultado. Porém, quando excluímos o efeito da densidade para calcular a contribuição de cada espécie (i.e., frequência relativa pelo número de indivíduos de cada espécie), as três espécies de *Psychotria* com maior densidade (*P. nuda*, *P. birotula* e *P. leitana*) permanecem como as mais importantes. Esse resultado indica que a importância destacada dessas espécies na floração da família não é apenas um efeito de suas densidades.

Os padrões fenológicos vegetativos e reprodutivos de Rubiaceae encontrados neste estudo sugerem que ambientes com baixa sazonalidade climática oferecem condições pouco restritivas para o crescimento e reprodução dessas plantas. Por outro lado, as espécies apresentaram grande variação na expressão das fenofases reprodutivas ao longo do ano (San Martin-Gajardo 1999). Uma argumentação alternativa para

explicar essa variação seria que as espécies estudadas não sofreram forte pressão seletiva, permitindo o surgimento ao acaso de distintos padrões, ou períodos dispersos de floração e frutificação ao longo do ano (Ollerton & Lack 1992). Para uma avaliação precisa dos fatores que regulam as fenofases seriam necessários estudos que registrassem individualmente variáveis como luz, temperatura e umidade em conjunto com informações sobre os agentes de polinização e de dispersão de frutos (por exemplo, diversidade e abundância dos animais e especificidade das relações planta-animal), associando-as com os dados fenológicos coletados. Desse modo, estudos fenológicos em nível populacional e dos fatores que possam estar influenciando as fenofases, em nível individual, seriam interessantes para estabelecimento de relações de causa e efeito da fenologia de plantas em florestas com baixa sazonalidade.

Agradecimentos – Agradecemos a L. Freitas, pela leitura do manuscrito; a M. Gomes, S. Jung-Mendoçali e D. Zappi, pela identificação das plantas; ao CNPq pela concessão da bolsa de Mestrado para Ivonne San Martin-Gajardo e pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa de L. Patrícia C. Morellato; à Fapesp (Proc. n. 95/09626-0) e Capes/Proap, pelo auxílio financeiro; ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo, pela licença de pesquisa no Núcleo Picinguaba.

Referências bibliográficas

- ALENCAR, J.C., ALMEIDA, R.A. & FERNANDES, N.P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9:163-198.
- ALMEIDA, E.M. & ALVES, M.A. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14:335-346.
- ASSIS, M. 1999. Florística e caracterização das comunidades vegetais da planície costeira de Picinguaba, Ubatuba, SP. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002a. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 25:237-248
- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002b. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269-275.
- BROOKE, M.L., JONES, P.J., VICKERY, J.A. & WALDREN, S. 1996. Seasonal patterns of leaf growth and loss, flowering and fruiting on a subtropical Central Pacific Island. *Biotropica* 28:164-179.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60:147-170.
- FLEMING, T.H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66:688-700.
- FOURNIER, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- GENTRY, A.H. & EMMONS, L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19:216-227.
- GORCHOV, D.L. 1990. Pattern, adaptation, and constraint in fruiting synchrony within vertebrate-dispersal wood plants. *Oikos* 58:169-180.
- HILTY, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12:298-306.
- IBGE. 1992. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- KOCHMER J.P. & HANDEL S.H. 1987. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56:303-325.
- KÖEPPEN, W. 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México.
- KOPTUR, S., HABER, W.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4:323-346.
- LASKA, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. *Biotropica* 29:29-37.
- LEVEY, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating birds abundance. *Ecological Monographs* 58:251-269.
- MCDONNELL, M.J., STILES, E.W., CHEPLICK, G.P. & ARMESTO, J.J. 1984. Bird-dispersal of *Phytolacca americana* L. and the influence of fruit removal on subsequent fruit development. *American Journal of Botany* 71:895-901.
- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plants species in the tropical savanna Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3:325-356.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUES, R.R., LEITÃO-FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.

- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.C., ROMERA, E.C. & ZIPPARRO, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811-823.
- OLIVEIRA FILHO, A.T. & FONTES M.A. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in South-eastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.
- OLLERTON, J. & LACK, A.J. 1992. Flowering phenology: An example of relaxation of natural selection? *Trends in Ecology and Evolution* 7:274-276.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188.
- POULIN, B., WRIGHT, S.J., LEFEBVRE, G. & CALDERÓN, O. 1999. Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric birds-dispersed plants in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 15:213-227.
- PRIMACK, R.B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individual, and single flowers. *In* The population structure of vegetation (J. White, ed.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, p.571-593.
- PUTZ, F.E. 1979. Aseasonality in Malasian tree phenology. *The Malasian Forester* 42:1-24.
- REICH, P.B. 1995. Phenology of tropical forest: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73:164-174.
- ROBBRECHT, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae: characteristic features and progression contributions to a new subfamilia classification. *Opera Botanica Belgica* 1:1-271.
- SANCHEZ, M., PEDRONI, F., LEITÃO FILHO, H.F. & CESAR, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22:31-42.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. 1999. Padrões fenológicos de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- SCHAIK C.P. 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 2:327-347.
- SCHAIK, C.P., TERBORGH, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenological of tropical forest: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- SNOW, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15:274-281
- STILES, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.
- TAKAHASI, A. 1998. Fenologia de espécies arbóreas de uma floresta atlântica no parque estadual da Serra do Mar, Núcleo Ubatuba, SP. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- TALORA, D.C. & MORELLATO, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:13-26
- WRIGHT, S.J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology* 72:1643-1657.
- WRIGHT, S.J. & SCHAIK, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143:192-199.
- ZAR, J.H. 1996. Bioestatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

