

Jakeline P A Pires¹ & Leandro Freitas²

Fenodinâmica reprodutiva de *Pseudopiptadenia* (Leguminosae – Mimosoideae) em uma área de Mata Atlântica Montana.³

Reproductive phenodynamic of *Pseudopiptadenia* (Leguminosae – Mimosoideae) in a Montane Rian Forest area.

Resumo Estudos com espécies de um mesmo grupo taxonômico e que compartilham sistemas de polinização e dispersão são promissores para esclarecer questões acerca dos determinantes das respostas fenológicas, tais como fatores climáticos e restrições filogenéticas. As fenofases botão floral, flores (antese), fruto verde e fruto maduro foram registradas mensalmente de junho de 2004 a junho de 2006, em respectivamente 10 e 11 indivíduos de *Pseudopiptadenia contorta* e *P. leptostachya*, em uma área de floresta ombrófila densa montana no Parque Nacional do Itatiaia, sudeste do Brasil. As espécies diferiram quanto à época de floração e tempo para o desenvolvimento dos frutos, de modo que a maior atividade e intensidade de frutos maduros foram observadas na estação seca para ambas as espécies. A coincidência na fenologia de frutos maduros parece refletir ajuste à melhor época para dispersão dos frutos anemocóricos. As fenofases foram relacionadas a eventos climáticos dos meses anteriores à observação do evento, mas os valores de correlações foram baixos, o que sugere que os fatores climáticos devem estar atuando de forma sinérgica na determinação da ocorrência e intensidade das fenofases nestas duas espécies arbóreas de Mata Atlântica.

Palavras-chave clima, fenologia, floração, frutificação, restrições filogenéticas.

Abstract Studies on sympatric and cogenetic species that share pollination and dispersal systems are helpful to investigate how phenological responses are regulated, for instance by climate or phylogenetic constraints. We have monthly registered the phenophases floral bud, open flower,

immature fruit and mature fruit from June 2004 to June 2006, for ten and eleven trees of *Pseudopiptadenia contorta* and *P. leptostachya*, respectively, in an area of Montane Atlantic Forest at the Itatiaia National Park, southeastern Brazil. Both the flowering time and the duration from anthesis to the onset of fruit ripening have differed between the two species. As a result, the highest activity and intensity of the mature fruit phase occurred in the dry season for both species. Such overlapping in mature fruit phase seems to reflect adjustment to better conditions for dispersal of anemochoric fruits. As a whole, the reproductive phenodynamics were related to climate variables of the previous months, but the correlation values were low. This suggests that climate factor should be acting in synergy in the control of occurrence and intensity of phenophases in those two tree species of Atlantic Forest.

Keywords climate, flowering; fruiting, phenology, phylogenetic constraints.

Introdução

A fenologia estuda os eventos biológicos que se repetem, sua relação com fatores bióticos e abióticos e a inter-relação entre fases de uma mesma ou diferentes espécies (Lieth, 1974). Para as plantas, os eventos fenológicos mais estudados incluem queda de folhas e brotamento e os eventos reprodutivos de floração e frutificação. Estudos sobre o comportamento fenológico de comunidades ou populações auxiliam outros estudos, fornecendo informações sobre ritmos de crescimento e reprodução, interações com o clima, produção de frutos e sementes, sendo também uma importante ferramenta para o manejo sustentável de florestas tropicais (Bullock & Solis –Magallanes, 1990; Newstrom et al., 1993).

Estudos fenológicos nas regiões tropicais podem ser considerados recentes, pois durante muito tempo a fenologia não despertou interesse dos pesquisadores, pela equivocada crença de que a ausência de uma sazonalidade climática nos trópicos implicaria em uma sazonalidade fenológica

1 Programa de Pós-Graduação em Botânica, Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Pacheco Leão, 2040, Rio de Janeiro, RJ, CEP 22460-030 pires_jake@hotmail.com.

2 Instituto de Pesquisa do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Pacheco Leão, 915, Rio de Janeiro, RJ, CEP 22460-030. leandro@jbrj.gov.br

3 Parte da Dissertação de Mestrado apresentada à Escola Nacional de Botânica Tropical.

muito baixa ou ausente (Talora & Morellato, 2000). Porém, diversos trabalhos desenvolvidos a partir da década de 1960 demonstraram que a sazonalidade estava presente em maior ou menor grau na ocorrência dos eventos fenológicos (e.g. Janzen, 1967; Croat, 1969; Daubenmire, 1972; Frankie *et al.*, 1974; Gentry, 1974). Desde então, os estudos têm mostrado que as florestas tropicais apresentam ampla variação nos padrões fenológicos (Reich, 1995; Morellato *et al.*, 2000). A grande maioria dos estudos fenológicos no neotrópico foram realizados em nível de comunidade, identificando padrões gerais para diferentes ecossistemas (Burger, 1974; Frankie *et al.*, 1974; Morellato *et al.*, 1989; Pires-O'Brien 1993; Morellato *et al.*, 2000), formas de vida (Morellato & Leitão-Filho, 1992; Ramirez, 2002) e estratos (Opler *et al.* 1980; Koptur *et al.*, 1988). Estudos que enfocam a fenologia em populações de uma espécie ou entre espécies de um mesmo grupo taxonômico, são mais escassos e começaram a ser desenvolvidos mais recentemente (e.g., Alencar, 1994; Gómez & Fournier 1996; Pedroni *et al.* 2002; San-Martin Gajardo & Morellato 2003; Santos & Takaki, 2005).

Uma questão central nesses estudos se refere a como o clima e as interações bióticas afetam os padrões fenológicos. Assim sendo, diversos fatores climáticos, como precipitação, temperatura e fotoperíodo, e interações com polinizadores, dispersores e herbívoros têm sido associados à ocorrência de eventos fenológicos no neotrópico (Janzen, 1967; Frankie *et al.*, 1974; Opler *et al.*, 1976; Hilty, 1980; Koptur *et al.*, 1988; Morellato *et al.*, 1989, 2000; van Schaik *et al.*, 1993; Pedroni *et al.* 2002). Em meio a esta gama de possíveis fatores reguladores, para van Schaik *et al.* (1993) a época de ocorrência de um evento fenológico estaria associada ao clima, enquanto a amplitude ou intensidade de resposta estaria relacionada a fatores bióticos.

Leguminosae representa uma das maiores famílias de angiospermas, com distribuição em diversos ecossistemas do mundo e importância econômica incalculável (Polhill *et al.*, 1981). Na Mata Atlântica representam uma das famílias com maior frequência e riqueza de espécies, particularmente entre arbóreas (Lima *et al.*, 2000). O gênero *Pseudopiptadenia* esta subordinado à subfamília Mimosoideae, sendo composto por oito espécies, todas exclusivas da faixa neotropical e tendo sua área de distribuição geográfica concentrada no Nordeste/Sudeste do Brasil, predominantemente na Mata Atlântica (Morim, 2006). No Parque Nacional do Itatiaia, *Pseudopiptadenia leptostachya* (Benth) Rauschert constitui o segundo táxon em valor de importância (7,83), com um número estimado de 12 ind/ha (DAP > 10 cm), já *P. contorta* apresenta valor de importância de 2,52 e um número de 3 ind/ha (Guedes-Bruni, 1998). *Pseudopiptadenia leptostachya* é exclusiva da Mata Atlântica de encosta, enquanto *P. contorta* (DC) G.P.Lewis *et al.* Lima, apresenta ampla distribuição nas

diferentes formações da Mata Atlântica (Lewis & Lima, 1989). As espécies compartilham a mesma guilda de polinizadores, com flores pequenas, hermafroditas, reunidas em inflorescência do tipo espiga, as quais funcionam como unidade de polinização (Pires & Freitas, 2006). Os frutos são do tipo fóliculo e as sementes são aladas, apresentando dispersão pelo vento (Lewis & Lima, 1989).

O presente estudo descreve os eventos da fenologia reprodutiva (floração e frutificação) de *P. contorta* e *P. leptostachya* durante dois anos, relacionando a atividade e intensidade das fenofases com fatores climáticos.

Métodos

Área de estudo e clima

Este estudo foi realizado em uma área de Mata Atlântica no Parque Nacional do Itatiaia (22° 30' e 22° 33'S; 42° 15' e 42° 19'W), localizado no município de Itatiaia na região sudeste do Brasil. A área total do Parque é de aproximadamente 30.000 ha. A vegetação do PARNA Itatiaia, segundo o sistema de classificação de Veloso *et al.* (1991), é floresta ombrófila densa montana. Segadas-Vianna (1965) descreveu o clima do Itatiaia em seis diferentes níveis altitudinais. O presente estudo se restringe aos dois primeiros andares propostos por este autor, que compreende cotas altitudinais entre 400 e 1.000m, sendo estes caracterizados segundo a classificação de Koeppen como tipo *Cwa* e *Cfb*, com épocas frias associadas a baixas pluviosidades e épocas mais quentes, coincidindo com as chuvas.

Os dados climáticos mensais para o período de estudo e para a última normal climatológica, a saber precipitação total; temperatura média, média das temperaturas mínimas e máximas; insolação e umidade relativa do ar, foram obtidos na Estação Meteorológica "Classe A" de Resende (22° 27' S, 44° 26' W, 439m), distante ca. 10 km da área de estudo. Dados do comprimento do dia foram obtidos a partir das coordenadas geográficas do local de estudo. De acordo com a última normal climatológica (1961 e 1990), a estação seca se concentra entre os meses de maio e setembro, com menos de 50 mm de chuva e temperaturas variando de 12,1°C a 24,7°C, enquanto a estação chuvosa começa em outubro estendendo-se até abril, apresentando pluviosidade maior que 100 mm e temperaturas entre 30,9°C e 24,7°C (Figura 1). Durante o ano de 2004 foi verificado comportamento atípico do clima, comparado com a normal climatológica. A precipitação nos meses de maio e julho de 2004 foi superior a 70 mm, enquanto no mês de agosto foi inferior a 2 mm. O comprimento do dia no período de estudo foi sazonal (Figura 1).

Coleta e análise dos dados

Observações de campo foram realizadas mensalmente de junho de 2004 a junho de 2006, registrando eventos fenológicos reprodutivos de 11 indivíduos de *P. leptostachya* e 10 de *P. contorta*, com diâmetro a altura do peito (DAP) superior a 12 cm e boa visibilidade da copa. As observações foram realizadas com auxílio de binóculos, registrando-se a presença das seguintes fenofases: floração, separada pela presença de botões florais e flores em antese; frutificação separada em frutos imaturos e maduros. A coleta de dados foi feita segundo a metodologia proposta por Fournier (1974), onde a intensidade da fenofase foi estimada para cada indivíduo através de uma escala semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4) a intervalos de 25% entre as categorias. Os dados coletados foram analisados quanto ao índice de atividade e intensidade, a fim de verificar informações sobre o comportamento fenológico dos indivíduos amostrados. As fenofases foram classificadas quanto à sua frequência e duração, com base nos critérios adotados por Newstrom *et al.* (1994). O índice de atividade, que é uma observação qualitativa, baseada na presença ou ausência da fenofase no indivíduo, mostra a porcentagem de indivíduos que apresentam determinado evento fenológico, independentemente de sua intensidade (Bencke & Morellato, 2002). O percentual de intensidade de Fournier (1974) foi calculado para estimar a intensidade das fenofases. Este índice é calculado pela soma dos valores de intensidade de Fournier dos indivíduos, dividida pelo valor máximo possível (número de indivíduos amostrados multiplicado por 4), multiplicando-se o valor obtido por 100 para expressão em porcentagem.

A atividade e intensidade das fenofases foram relacionadas aos fatores climáticos por correlação de Spearman, visto que os dados não apresentaram distribuição normal (Zar, 1984). Os eventos fenológicos foram correlacionados com os dados climáticos do mês de ocorrência do evento e dos três meses anteriores.

Resultados

A época de floração diferiu entre as duas espécies estudadas, sendo de duração intermediária (segundo Newstrom *et al.*, 1994). *Pseudopiptadenia contorta* floresceu de setembro a novembro no ano de 2004 (Figura 2 A e B), na transição da estação seca para a chuvosa. No ano de 2005 não foi observada floração em *P. contorta*, o que pode estar associado a um padrão supra-anual de floração. As fenofases de botão floral e flores em antese apresentaram correlação negativa com umidade relativa, temperaturas máximas e

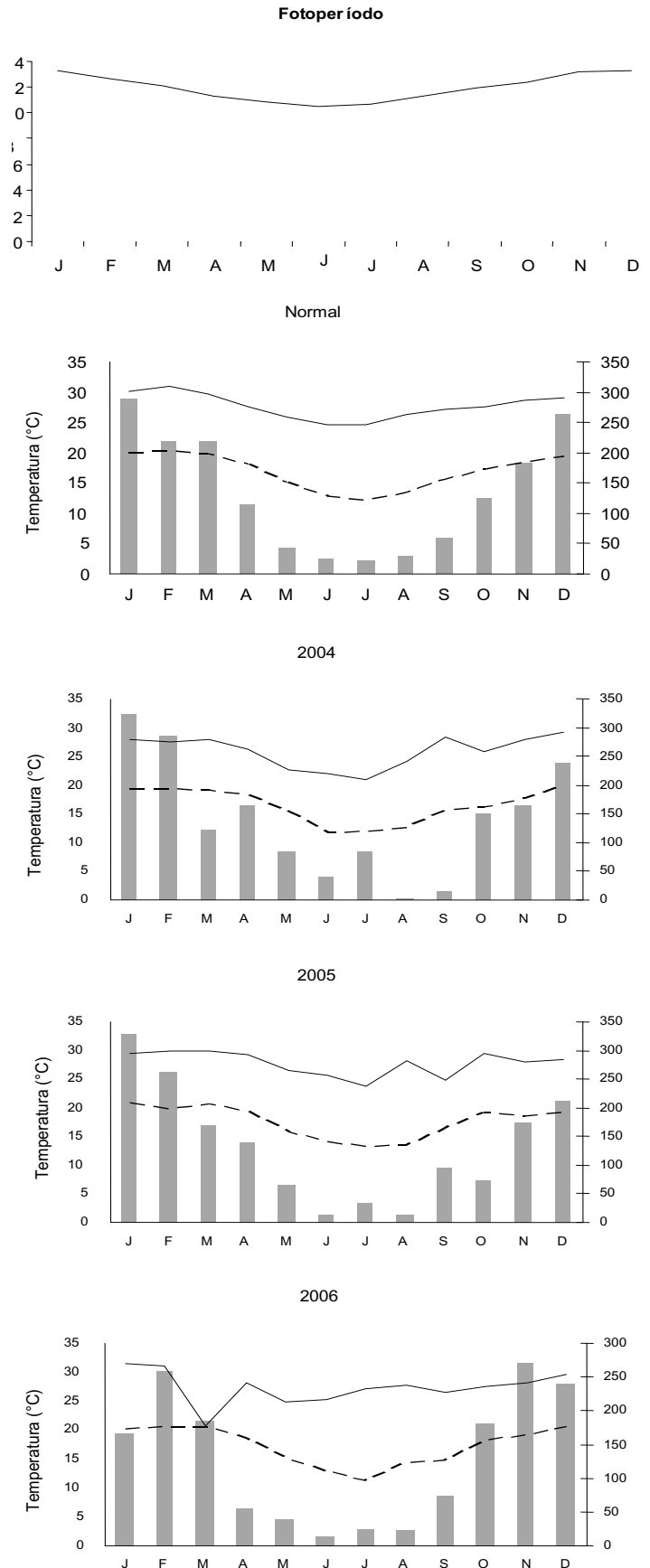


Figura 1 Distribuição média mensal da precipitação (barras), temperatura mínima (----) e máxima (—) e comprimento do dia para a região do Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro. Fonte: Sexto Distrito de Meteorologia e Observatório Nacional.

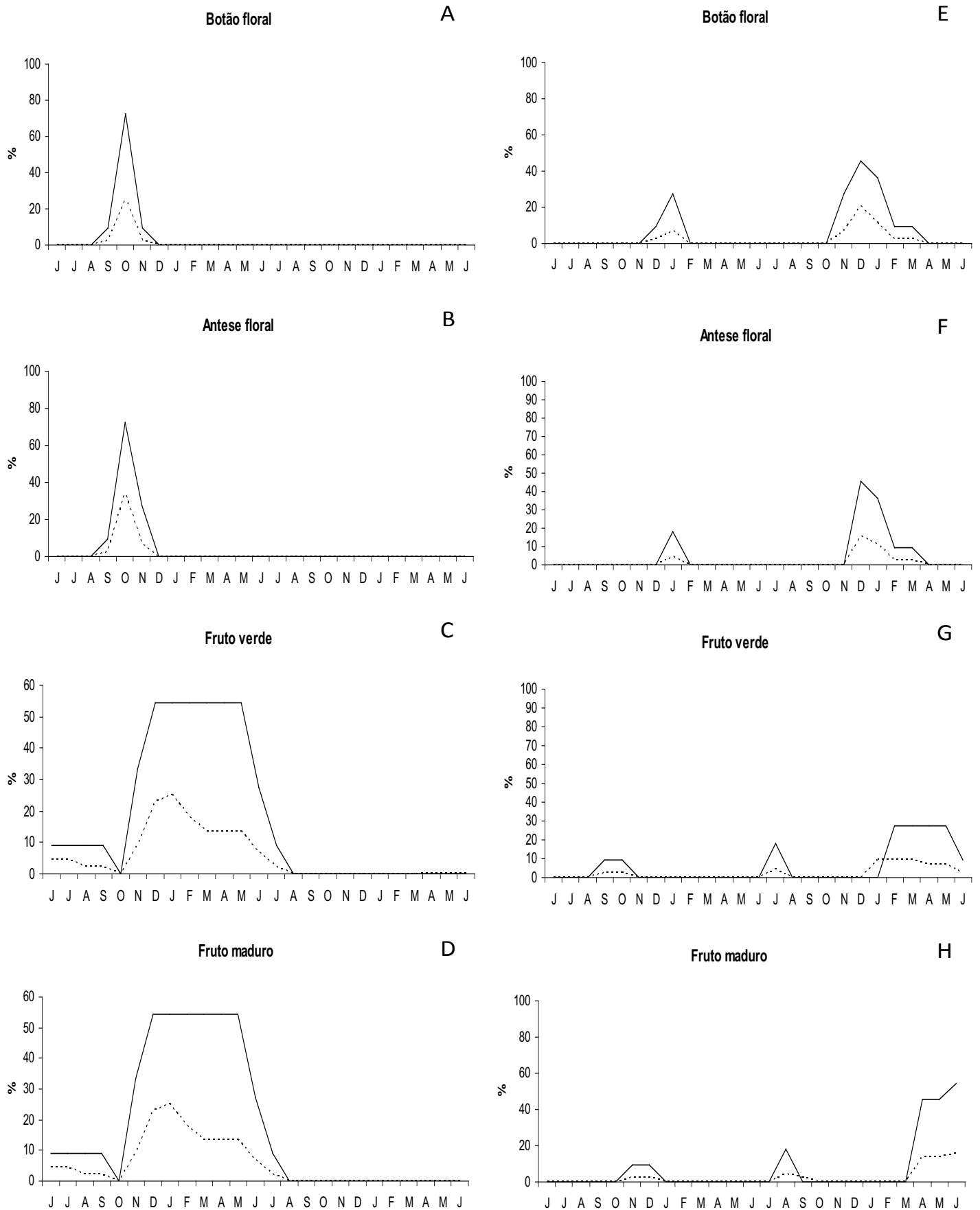


Figura 2 Fenologia reprodutiva *Pseudopiptadenia contorta* (A-D) e *Pseudopiptadenia leptostachya* (E-H) no Parque Nacional do Itatiaia, onde (-----) percentual de intensidade de Fournier, (—) percentual de atividade.

mínimas e correlação positiva com insolação, no entanto essas correlações aconteceram de forma isolada apenas em alguns meses antes do evento (Tabela 1). A floração de *P. leptostachya* ocorreu entre outubro e fevereiro, no meio da estação chuvosa. Apesar da intensidade e porcentagem de indivíduos que floresceram no primeiro ano de estudo ter sido baixa (Figura 1 F e G), *P. leptostachya* parece apresentar um padrão anual de floração. A espécie apresentou correlação positiva significativa da floração com precipitação e correlação negativa com insolação e umidade relativa (Tabela 1).

As espécies analisadas diferiram quanto à época de frutificação e tempo de desenvolvimento dos frutos (Figura 2). No entanto, os frutos formados se encontravam maduros ao final da estação seca subsequente à floração, nas duas espécies (Figura 2G e H), momento em que houve a dispersão de suas sementes. Ainda que o tempo de desenvolvimento e maturação dos frutos de *P. leptostachya* seja menor que em *P. contorta*, a frutificação nas duas espécies é caracterizada como de longa duração (Newstrom *et al.*, 1994). *Pseudoptadenia contorta* apresentou correlação positiva dos frutos verdes com precipitação, temperatura mínima e máxima e fotoperíodo, enquanto a fenofase frutos maduros apresentou apenas correlação positiva com temperatura mínima (Tabela 1). Em *P. leptostachya* no ano de 2005, apenas três indivíduos frutificaram, apresentando intensidade inferior a 10%. Nesta espécie, a intensidade da fenofase fruto verde apresentou correlação negativa com precipitação e correlações positivas com insolação e

Tabela 1 Resultados das análises de correlação de Spearman (r^2) entre fatores climáticos (mensais) no mês de ocorrência do evento (0), meses anteriores à ocorrência dos eventos (1, 2 e 3) para a fenologia reprodutiva de *Pseudoptadenia contorta* e *P. leptostachya*, onde ns indica que o teste não apresentou correlação significativa para $p < 0,05$.

	mês	<i>P. contorta</i>				<i>P. leptostachya</i>			
		Botão floral	Antese floral	Fruto verde	Fruto maduro	Botão floral	Antese floral	Fruto verde	Fruto maduro
Precipitação	0	ns	ns	0,63	ns	ns	ns	ns	ns
	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,57	ns
	2	ns	ns	0,76	ns	ns	ns	ns	ns
	3	ns	ns	0,49	ns	ns	ns	ns	-0,57
Insolação	0	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	2	0,45	0,45	ns	ns	-0,56	ns	ns	ns
	3	ns	ns	ns	ns	ns	-0,53	ns	ns
Temperatura mínima	0	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1	ns	ns	0,52	ns	ns	ns	ns	ns
	2	ns	ns	0,58	0,65	ns	ns	ns	ns
	3	-0,63	-0,62	0,48	ns	ns	ns	ns	ns
Temperatura máxima	0	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	3	-0,58	-0,62	0,49	ns	ns	ns	ns	ns
Umidade relativa	0	-0,49	-0,48	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	2	ns	ns	ns	ns	ns	-0,45	ns	ns
	3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Fotoperíodo	0	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	2	ns	ns	-0,65	ns	ns	ns	0,65	ns
	3	ns	ns	0,73	ns	ns	ns	0,73	ns

fotoperíodo, já para frutos maduros houve correlações negativa com precipitação e positiva com insolação (Tabela 1).

Discussão

Os resultados mostram que apesar das espécies pertencerem a um grupo taxonômico próximo e compartilharem os mesmos polinizadores (Pires & Freitas 2006), elas diferem quanto à época de floração, refutando a hipótese de Kochmer & Handel (1986), que sugeriram que as espécies de um mesmo grupo sistemático possuem restrições filogenéticas quanto à época de floração. Em outro estudo desenvolvido em Mata Atlântica, a época de floração de várias espécies de Rubiaceae também não mostrou restrições filogenéticas, pois as espécies estudadas apresentaram floração em épocas distintas (San-Martin Gajardo & Morellato, 2003). Uma das hipóteses para este comportamento é que resulta de pressões para menor competição por polinizadores (Frankie, 1974; Ratchke & Lacey, 1985). Entretanto, essa diferenciação também pode ser por diferentes respostas das espécies a variáveis ambientais.

Trabalhos realizados em diferentes tipos de vegetação têm demonstrando que as espécies apresentam estratégias fenológicas distintas e a indução floral pode estar associada a fatores, como por exemplo, fotoperíodo (Morellato *et al.*, 2000; Borchet *et al.*, 2005), temperatura (Opler *et al.*, 1976; Borchet, 1983; Talora & Morellato, 2000), estresse hídrico (Janzen, 1967; Augspurger, 1982) e insolação (Corlett, 1990). As correlações significativas encontradas para as fenofases, apresentaram valores baixos ou ocorreram de forma esparsa em algum dos meses anteriores ao evento. Deste modo, aparentemente nenhum dos fatores analisados foi preponderante na determinação das fenofases. Uma possível explicação para esses resultados é que a indução da floração nestas espécies pode estar relacionada à interação entre os fatores climáticos.

Outro resultado interessante foi a baixa intensidade e porcentagem de indivíduos com flores e frutos em 2004 para *P. leptostachya*. Isso pode refletir um padrão supra-anual de frutificação, já que este tipo de padrão pode ocorrer quando a deficiência de recursos se torna acentuada em função de frutificações anteriores (Flowerdew & Gardner, 1978). Uma explicação alternativa e mais parcimoniosa é que essa resposta fenológica seria em função da precipitação atípica que ocorreu durante a estação seca de 2004. Para certas espécies de árvores tropicais, a indução da floração se dá concomitantemente ao brotamento, após a queda das folhas, que por sua vez depende de meses com baixa precipitação (Borchert, 1992).

As correlações observadas para a fenofase fruto verde nas duas espécies não permitem identificar quais fatores

climáticos estariam relacionados à indução desta fenofase. Isto se deve ao longo período em que os frutos permanecem imaturos após a floração. Por outro lado, a longa duração desta etapa da frutificação pode estar relacionada à melhor época para dispersão das sementes. Portanto, para a fenofase fruto maduro, as correlações encontradas refletiram as condições para maior eficiência de amadurecimento e dispersão das sementes. A alta intensidade de frutos maduros na estação seca corrobora com as observações realizadas em florestas tropicais com maior sazonalidade, nas quais ocorre predomínio da frutificação de árvores anemocóricas do dossel na época seca (Frankie *et al.*, 1974, Morellato & Leitão-Filho, 1990; 1992). Segundo Janzen (1967), o ar seco que ocorre normalmente nesta estação é necessário ao processo de perda de umidade que acompanha a maturação de frutos em Leguminosae, Bombacaceae e Bignoniaceae. A maturação dos frutos pouco antes do início da estação chuvosa, proporciona às sementes maiores chances de germinação devido à alta umidade no solo (Frankie *et al.*, 1974) e maior sucesso no estabelecimento das plântulas (Janzen, 1967).

O padrão irregular, a baixa intensidade da fenofase reprodutiva e a quase ausência de correlações entre fatores climáticos e as fenofases, sugerem que estudos fenológicos necessitam de uma abordagem mais ampla e integrada, utilizando, por exemplo, análises que verifiquem o efeito sinérgico das variáveis climáticas. Além disso, nossos resultados, assim como os de Ferraz *et al.* (1999) mostram que os eventos fenológicos muitas vezes sofrem influência de variáveis climáticas de meses anteriores a observação do evento.

Agradecimentos

Ao Parque Nacional do Itatiaia, pelo apoio logístico e infra-estrutura; ao VI Distrito Meteorológico pela disponibilidade dos dados climáticos; ao Observatório Nacional pelo cálculo do fotoperíodo para a área de estudo; e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsas aos autores. Este estudo é parte da Dissertação de Mestrado da primeira autora, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro e foi financiado pela Petrobras (Programa Mata Atlântica – JBRJ).

Referências

Alencar JC (1990) Interpretação fenológica de espécies lenhosas de Campinas na reserva Biológica de Campina do INPA ao norte de Manaus. **Acta Amazonica** 24: 145-183.

- Augspurger C (1982) A cue for synchronous flowering. In: E. G., Leigh, A.S. Rand, D.M., Windsor (Eds.) **The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes**. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 133-150.
- Augspurger C (1983) Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica** 15: 257-267.
- Bencke CSC. & Morellato LPC (2002). Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica** 25:269-275.
- Borchert R (1983). Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica** 15: 81-89.
- Borchert R (1992). Computer simulation of tree growth periodicity and climatic hydroperiodicity in tropical forests. **Biotropica** 24: 385-395.
- Borchert R, Renner SS, Calle Z, Navarrete, Tye DA, Gautier L, Spichiger R & von Hildebrand P (2005). Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature** 433: 627-634.
- Bullock SH & Solis-Magallanes JA (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica** 22:22-35.
- Burger WC (1974) Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Etiopia. **Biotropica** 6: 38-42.
- Corlett RT (1990) Flora and reproductive phenology of the rain forest at Butik Timah, Singapore. **Journal of Tropical Ecology** 6: 209-233.
- Croat T B (1969) Seasonal flowering behavior in Central Panama. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 56: 295-307.
- Daubenmire R (1972) Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in north-western Costa Rica. **Journal of Ecology** 60: 147-170.
- Ferraz D K, Artes R, Mantovani W & Magalhães L M (1999). Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. **Revista Brasileira de Biologia**. 59: 305-317.
- Flowerdew J R & Gardner G (1978) Small rodent population and food supply in a Deryshire ashwood. **Journal of Animal Ecology** 47: 725-740.
- Fournier LA (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba** 24 : 422-423.
- Frankie GN, Baker HG, Opler PA (1974). Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology** 62: 881-913.
- Gentry AH (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** 6: 64-68.
- Gomez PF & Fournier LA (1996) Fenología y ecofisiología de dos poblaciones de *Tabebuia rosea* (Roble de Sabana) en Costa Rica (Bignoniaceae). **Revista de Biología Tropical** 44 (1) : 61-70.
- Guedes-Bruni RR (1998) **Composição, estrutura e similaridade florística de dossel em seis unidades fisionômicas de Mata Atlântica no Rio de Janeiro**. Tese de doutorado (Ecologia). USP, São Paulo, Brasil.
- Janzen DH (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution** 21: 621-637.
- Kchormer J & Handel SN (1986) Constraints and Competition in the evolution of flowering phenology. **Ecological Monographs**. 56(4): 303-325.
- Koptur S, Haber WA, Frankie GW & Baker HG (1988) Phenological studies of shrubs and treelet species in tropical cloud forest of Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology** 4: 347-359.
- Lewis GP & Lima MP (1989) *Pseudopiptadenia* Rauschert no Brasil. **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro** 30: 43-67.

- Lieth H (1974). Purpose of a phenology book. In H. Lieth (Eds.). **Phenology and seasonality modeling**, pp. 3-19. Springer, Berlin.
- Lima H (2000) **Leguminosas arbóreas da Mata Atlântica. Uma análise de riqueza, padrões de distribuição geográfica e similaridades florísticas em remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro**. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Morellato PLC & Leitão-Filho HF (1992) Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: P.L.C., Morellato (Ed.). **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, pp. 112-140.
- Morellato PLC (1992) Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi.. In: P.L.C., Morellato (Ed.). **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**, pp. 112-140. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, Brasil.
- Morellato PLC, Rodrigues RR, Leitão-Filho HF & Joly CA (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 PLC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC & Zipparro VB (2000) Phenology of Atlantic Forest trees: a comparative study. **Biotropica** 32: 811-823.
- Morim MP (2006) Leguminosae arbustivas e arbóreas da floresta atlântica do Parque Nacional do Itatiaia, sudeste do Brasil: padrão de distribuição. **Rodriguésia** 57, 27-45.
- Newstrom LE, Frankie GW & Baker HG (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** 2: 49-151.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG; Colwell RK. (1993). Diversity of long-term flowering patterns. In Mc Dade LA et al. (Eds). **La Selva: ecology and natural history of a lowland tropical rainforest**. University of Chicago press, Chicago, pp. 142-160.
- Opler PA, Frankie GN & Baker HG (1976) Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. **Journal of Biogeography** 3: 231-236.
- Pedroni F, Sanchez M & Santos FAM (2002) Fenologia da copaiba (*Copaifera langsdorffi* Desf. – Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. 25: 183-194.
- Pires JPA (2006). **Biologia reprodutiva de *Pseudopiptadenia contorta* e *P.leptostachya* (Leguminosae: Mimosoideae) no Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro**. Dissertação de Mestrado. Escola Nacional de Botânica Tropical – JBRJ, Rio de Janeiro, Brasil.
- Pires-O'Brien MJ (1993) Phenology of tropical trees from Jarí, Lower Amazon, Phenology of eighth forest communities. **Boletim Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Botânica** 9: 67-92.
- Polhill RM, Raven PH & Stirton CH (1981). Evolution and systematics of the Leguminosae. In Polhill RM & Raven PH (Eds). **Advances in legumes systematics** . Royal Botanic Gardens, Kew, pp 1-26.
- Ramirez N. 2002. Reproductive phenology, life forms and habitats of the Venezuelan Central Plain. **American Journal of Botany** 89: 836-842.
- Rathcke BJ & Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** 16: 179-214.
- Reich PB (1995) Phenology of tropical forest: patterns, causes, and consequences. **Canadian Journal of Botany** 73:164-174.
- Sanmartin-Gajardo I & Morellato PLC (2003) Fenologia de Rubiaceae do sub- bosque em floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 26: 299- 309.
- Santos DL & Takaki M (2005) Fenologia de *Cedrella fissilis* Vell. (Meliaceae) na região rural de Itirapina, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasílica** 19(3) : 625-632.
- Segadas-Vianna F (1965) Ecology of Itatiaia range, southeastern Brazil. I. Altitudinal zonation of the vegetation. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro** 53: 7-30.
- Talora DC, Morellato PLC (2000) Fenologia de espécies arbóreas em florestas de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 23: 13-26.
- van Schaik, CP, Terborgh JW & Wright JS (1993) The phenological of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics** 24: 353-377.
- Veloso H P, Rangel Filho A L R & Lima JCA (1991) **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro.
- Zar, J H (1984) **Biostatistical analysis**. Englewood Cliff: Prentice-Hall.