

# FENOLOGIA DE *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* E *Psidium cattleyanum*, EM FLORESTA SEMIDECÍDUA DO SUL DO BRASIL

Danielle Bauer<sup>1</sup>, Andressa Müller<sup>2</sup>, Milena Nunes Bernardes Goetz<sup>3</sup>, Jairo Lizandro Schmitt<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Bióloga, M.Sc., IFPB, Campus Souza, João Pessoa, PB, Brasil - daniellebauer@ig.com.br

<sup>2</sup>Bióloga, Mestranda em Qualidade Ambiental, Universidade Feevale, Novo Hamburgo, RS, Brasil - biologa.andressa@terra.com.br

<sup>3</sup>Acadêmica de Biologia, UEPB, João Pessoa, PB, Brasil - milenabernardes@yahoo.com.br

<sup>4</sup>Biólogo, Dr., Universidade Feevale, Novo Hamburgo, RS, Brasil - jairols@feevale.br

Recebido para publicação: 08/04/2013 – Aceito para publicação: 11/04/2014

## Resumo

Eventos vegetativos e reprodutivos de *Ocotea pulchella* (Nees) Mez (Lauraceae), *Myrcia brasiliensis* Kiaersk e *Psidium cattleyanum* Sabine (Myrtaceae) foram avaliados, em fragmento de floresta semidecidual secundária durante dois anos. Foi realizada uma análise estatística circular e as fenofases foram correlacionadas à temperatura, comprimento do dia e precipitação. A queda foliar e brotamento das espécies ocorreram continuamente durante o biênio caracterizando fraca sazonalidade. A floração, incluindo o surgimento de botões florais e antese, caracterizou um padrão sazonal nas três espécies. *Myrcia brasiliensis* e *Psidium cattleyanum* apresentaram grande concentração de indivíduos em torno da data média ( $r$ ) para a fenofase frutos imaturos, enquanto que, em *O. pulchella*, a produção foi praticamente constante ( $r$  baixo). O surgimento dos frutos em *P. cattleyanum* e *O. pulchella* demonstrou relação com comprimento do dia e temperatura, nos dois anos. Todas as espécies apresentaram alta concentração de indivíduos com frutos maduros, em alguma época do ano, permitindo estimativa da data média desse evento reprodutivo e indicando sazonalidade no amadurecimento. As três espécies potencialmente podem oferecer recursos alimentares aos animais locais, principalmente as aves, porque os frutos maduros ficaram disponíveis ao longo do período inteiro.

**Palavras-chave:** Fenofases; espécies arbóreas; floresta atlântica; Lauraceae; Myrtaceae.

## Abstract

*Phenology of Ocotea pulchella, Myrcia brasiliensis and Psidium cattleyanum in semideciduous forest in southern Brazil.* We evaluated vegetative and reproductive events of *Ocotea pulchella* (Nees) Mez (Lauraceae), *Myrcia brasiliensis* Kiaersk and *Psidium cattleyanum* Sabine (Myrtaceae) in a secondary semideciduous forest fragment for two years. We performed a circular data analysis and we correlated phenophases to temperature, daylength and rainfall. Leaf fall and leaf appearance occurred continuously during the biennium featuring a low seasonality. The flowering, including the emergence of floral buds and anthesis, featured a seasonal pattern. *Myrcia brasiliensis* and *Psidium cattleyanum* showed great concentration of immature fruits around the average date ( $r$ ), while fruit production of *O. pulchella* was almost constant (low  $r$ ). The appearance of the fruits in *P. cattleyanum* and *O. pulchella* revealed a connection between daylength and temperature in both years. All species had high concentration of individuals with mature fruits at some time of the year, allowing estimation of the average date of the reproductive event and indicating seasonality of maturation. The three species may potentially provide food resources for local animals, mainly birds, because mature fruits were available throughout the entire period.

**Keywords:** Phenophases; tree species; atlantic rain forest; Lauraceae; Myrtaceae.

## INTRODUÇÃO

Estudos fenológicos têm sua importância no processo de compreensão da dinâmica dos ecossistemas florestais e no entendimento dos mecanismos de reprodução e regeneração das espécies (TALORA; MORELLATO, 2000; MANTOVANI *et al.*, 2003), sendo que mudanças nos padrões fenológicos podem ser influenciadas primariamente pelos efeitos dos fatores climáticos, como a radiação, precipitação e temperatura (MORELLATO *et al.*, 1990). Em florestas tropicais, o surgimento de flores

coincide com o aumento do comprimento do dia e a diminuição da precipitação, enquanto a produção de frutos geralmente concentra-se na estação chuvosa (ALENCAR *et al.*, 1979, SUN *et al.*, 1996). Nas regiões subtropicais, como no sul do Brasil, onde não ocorre uma estação seca definida, os estudos apontam uma relação maior dos eventos fenológicos com a temperatura e o comprimento do dia (MARQUES; OLIVEIRA, 2004; MARQUES *et al.*, 2004; MARCHIORETTO *et al.*, 2007; BAUER *et al.*, 2012). Características intrínsecas das plantas podem também influenciar as fenofases (FERRAZ *et al.*, 1999), evidenciando a importância de se avaliarem diferentes espécies em uma mesma região.

Os estudos fenológicos contribuem para aumentar a compreensão das relações ecológicas das espécies, ao fornecer dados para se estabelecer o período em que recursos como frutos, sementes, folhas e flores vão estar disponíveis a dispersores, herbívoros e polinizadores ao longo do ano (ALENCAR *et al.*, 1979; BARBOSA *et al.*, 2009). No Brasil, especificamente no Rio Grande do Sul, entre as espécies arbóreas encontradas na Floresta Estacional Semidecidual, estão *Ocotea pulchella* (Nees) Mez, *Myrcia brasiliensis* Kiaersk e *Psidium cattleianum* Sabine (SOBRAL *et al.*, 2006; CAPPELATTI; SCHMITT, 2009). Myrtaceae está entre as famílias mais representativas em riqueza específica no estado (BUDKE *et al.*, 2005; CAPPELATTI; SCHMITT, 2009) e Lauraceae está entre as mais representativas da Floresta Estacional Semidecidual (ALVES; METZGER, 2006). As três espécies são zoocóricas e seus frutos são consumidos pela avifauna. *Ocotea pulchella* (Lauraceae), ou canela-lajeana, caracteriza-se pelo tronco cinzento pontilhado por lenticelas e frutos do tipo drupa, negros quando maduros. *Myrcia brasiliensis* (Myrtaceae) é uma árvore de copa arredondada e folhas brilhantes que apresenta frutos maduros avermelhados. *Psidium cattleianum* (Myrtaceae), ou araçá, apresenta caule liso de cor castanho-amarelado e produz frutos amarelos quando maduros (SOBRAL *et al.*, 2006).

O objetivo do presente estudo foi analisar os eventos fenológicos de *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* e *Psidium cattleianum* em uma área de floresta semidecidual secundária no Rio Grande do Sul, Brasil, e relacionar com condições climáticas locais. Considerando a dispersão dessas espécies, o período de frutificação da comunidade deve fornecer alimento para a guilda de aves frugívoras e onívoras da área durante todo o ano. Além disso, o padrão de floração poderá determinar se essas espécies compartilham os mesmos agentes polinizadores. Ainda, espera-se que a temperatura e o comprimento do dia influenciem mais os eventos fenológicos do que a precipitação, por tratar-se de uma região que não apresenta déficit hídrico.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

O trabalho foi realizado em uma formação secundária de floresta semidecídua localizada na Área de Relevante Interesse Ecológico Henrique Luís Roessler (ARIEHLR), município de Novo Hamburgo (29°41' S e 51°06' O; alt. 16,4 m), RS, Brasil. A área apresenta uma extensão de 54,4 ha, distribuídos entre campo, áreas úmidas e floresta secundária classificada, segundo o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) (2012), como Floresta Estacional Semidecidual das Terras Baixas. O clima é do tipo Cfa, de acordo com Köppen, ou seja, subtropical úmido sem período seco. Segundo dados da Estação Meteorológica de Campo Bom (29°41' S e 51°03' O; alt. 25,8 m), nos últimos 20 anos a temperatura média foi de 19,5 °C e a pluviosidade média foi de 1.649,5 mm. Entre julho de 2008 e junho de 2010, a maior média de temperatura ocorreu no mês de fevereiro em ambos os anos de observação (24,5-25,9 °C) e a menor média, em junho (12,8 °C) do primeiro e em julho (11,2 °C) do segundo ano de amostragem. A precipitação anual foi menor no primeiro (1.375,9 mm) do que no segundo ano (2.244,8 mm). O comprimento do dia variou de 10,27 h a 14,02 h, no biênio, de acordo com o anuário interativo do Observatório Nacional (ON, 2010).

### Amostragem

Ao longo de 1.300 metros de uma trilha pré-existente na ARIEHLR, foram amostrados indivíduos de *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* e *Psidium cattleianum*, que apresentavam no mínimo 10 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), localizados no máximo a cinco metros de distância da borda da trilha. As plantas foram marcadas com etiquetas numeradas e monitoradas, mensalmente, durante o período de julho de 2008 a junho de 2009, denominado como o primeiro ano, e de julho de 2009 a junho

de 2010, constituindo o segundo ano. O número de indivíduos de cada espécie variou de 14 a 15, acima dos valores mínimos propostos por Fournier e Charpentier (1975).

### **Fenologia**

As fenofases foram observadas de forma qualitativa, por meio da presença e ausência de floração, frutificação, queda foliar (abscisão) (QUE) e brotamento (folhas recém-expandidas) (BRO). Para a construção das curvas fenológicas, dividiu-se a floração em *início de floração* (botões florais) (BF) e *floração plena* (antese) (FP), e a frutificação em frutos *imaturos* (FI) e *maduros* (FM) (MORELLATO *et al.*, 1989).

### **Análise de dados**

Para cada espécie, a frequência mensal relativa de indivíduos em cada fenofase foi relacionada à precipitação, à temperatura e ao comprimento do dia do respectivo mês, por meio do teste de correlação de postos de Spearman ( $r_s$ ), em nível de significância de 5% e utilizando-se o programa estatístico SPSS versão 20.0. A análise de estatística circular foi realizada com o programa ORIANA (KOVACH, 2009), em que a frequência de ocorrência de cada evento fenológico foi calculada para cada espécie por mês. Os meses foram convertidos em ângulos, e cada dia correspondeu a  $0,98^\circ$ , totalizando 12 intervalos de aproximadamente  $30^\circ$ . Obtiveram-se os parâmetros: ângulo médio ( $\mu$ ) e sua conversão para data média do evento, quando significativo ( $p < 0,05$ ); o vetor  $r$ , que é a medida da concentração de indivíduos em torno do ângulo médio (valores entre 0-1); e o limite de confiabilidade (teste de Rayleigh).

## **RESULTADOS**

### ***Ocotea pulchella***

A população de canela-lajeana apresentou concomitantemente perda e renovação de folhas durante o biênio. Embora não avaliada a intensidade do evento, o brotamento ocorreu de forma moderada-intensa, de acordo com uma escala de observação simples. A frequência de indivíduos renovando as folhas foi constante, com exceção de dois meses de verão (março/1º ano e janeiro/2º ano) (Figura 1). O brotamento não apresentou relação com os fatores climáticos. A queda foliar apresentou frequência mensal variando entre 73-100% e apresentou relação positiva forte com o comprimento do dia e positiva muito forte com a temperatura no 2º ano. A precipitação não apresentou relação significativa (Tabela 1). Durante os dois anos, não foi possível estimar as datas médias para a queda foliar, porque não ocorreu uma concentração ( $r$ ) significativa de indivíduos nas duas fenofases em período específico do ano. Para a brotação, no primeiro ano, houve uma baixa concentração de indivíduos ( $r$ ) renovando as folhas e a data média ( $\mu$ ) situou-se em julho (Tabela 2).

O aparecimento de botões florais ocorreu uma vez a cada ano, no verão. A frequência máxima de plantas com botões florais foi registrada em fevereiro (80-93%), nos dois anos de monitoramento. Somente no 1º ano o evento apresentou relação positiva forte com a temperatura. O pico de plantas com floração plena (antese) ocorreu em março (73%) dos dois anos (Figura 2). Nessa população, a fenofase não apresentou relação com os fatores climáticos. Ocorreu uma concentração alta de indivíduos ( $r$ ) em ambas as fenofases e a data média ( $\mu$ ) estimada situou-se em fevereiro e março para botões florais e mais no final do verão (março) para flores abertas (Tabela 2).

Dos 15 indivíduos monitorados, todos floresceram, mas apenas três não frutificaram no biênio. A ocorrência de indivíduos com frutos imaturos foi praticamente constante ao longo do período, com exceção de janeiro, fevereiro e março do 1º ano e fevereiro do 2º ano. Essa fenofase demonstrou relação negativa forte com o comprimento do dia e negativa muito forte e positiva forte com a temperatura no 1º e 2º ano, respectivamente. Frutos maduros foram encontrados de agosto a janeiro, com frequência máxima de indivíduos (40%) registrada em outubro, novembro e dezembro (Figura 2). Essa fenofase se relacionou positivamente muito forte com o comprimento do dia apenas no segundo ano. A data média ( $\mu$ ) para cada evento fenológico situou-se no inverno (agosto) para frutos imaturos e na primavera (outubro a novembro) para maduros, sendo a concentração de indivíduos ( $r$ ) em torno das datas médias baixa para a primeira fenofase e alta para a segunda, em todo o período amostrado (Tabela 2).

Tabela 1. Correlações entre a variável astronômica comprimento do dia (C) e as variáveis climáticas temperatura (T) e precipitação (P) com as fenofases dos indivíduos de *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* e *Psidium cattleyanum* no primeiro e segundo ano de monitoramento, entre julho de 2008 e junho de 2010. ns = não significativo.

Table 1. Correlations between astronomical variables daylength (C) and climatic variables temperature (T) and precipitation (P) with phenophases of individuals *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* and *Psidium cattleyanum* the first and second year of monitoring, from July 2008 to June 2010. ns = not significant.

Variáveis climáticas	Ano	Fenofases					
		Botão floral	Antese	Frutos imaturos	Frutos maduros	Queda foliar	Brotação
<i>Ocotea pulchella</i>							
C (h)	1	ns	Ns	-0,61(p=0,03)	ns	ns	ns
	2	ns	Ns	-0,60(p=0,03)	0,71(p<0,01)	0,65(p=0,02)	ns
T (°C)	1	0,67(p=0,01)	Ns	-0,83(p<0,01)	ns	ns	ns
	2	ns	Ns	0,60(p=0,03)	ns	0,71(p<0,01)	ns
P (mm)	1	ns	Ns	ns	ns	ns	ns
	2	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Myrcia brasiliensis</i>							
C (h)	1	0,58(p=0,04)	Ns	ns	-0,66(p=0,01)	ns	ns
	2	0,72(p=0,01)	0,75(p=0,01)	ns	-0,71(p<0,01)	ns	ns
T (°C)	1	ns	Ns	ns	ns	0,66(p=0,01)	ns
	2	ns	Ns	ns	ns	ns	ns
P (mm)	1	ns	Ns	ns	ns	ns	ns
	2	ns	Ns	ns	ns	ns	ns
<i>Psidium cattleyanum</i>							
C (h)	1	ns	Ns	0,70 (p=0,01)	ns	ns	ns
	2	ns	Ns	0,66 (p=0,01)	ns	0,58(p=0,04)	ns
T (°C)	1	ns	Ns	0,70 (p<0,01)	ns	ns	ns
	2	ns	Ns	0,76 (p<0,01)	ns	ns	ns
P (mm)	1	ns	Ns	ns	ns	ns	ns
	2	ns	Ns	ns	ns	ns	ns

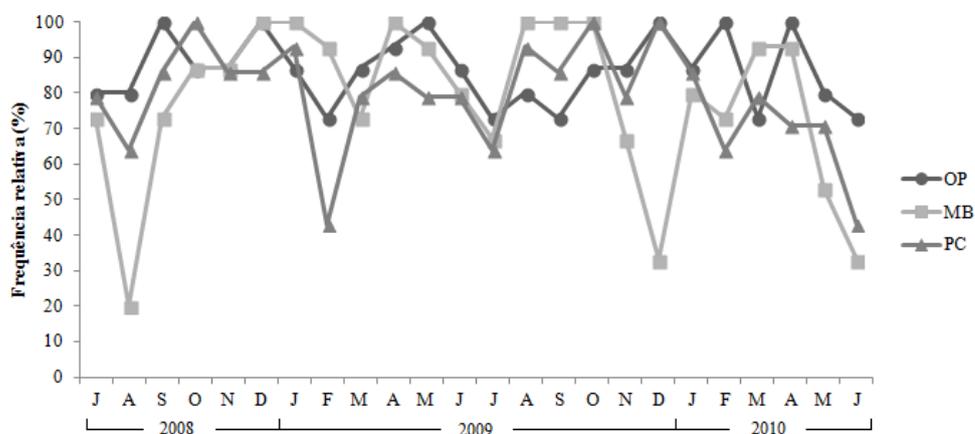


Figura 1. Frequência relativa (%) da queda foliar de *Ocotea pulchella* (OP), *Myrcia brasiliensis* (MB) e *Psidium cattleyanum* (PC), de julho de 2008 a junho de 2010.

Figure 1. Relative frequency (%) of leaf fall of *Ocotea pulchella* (OP), *Myrcia brasiliensis* (MB) and *Psidium cattleyanum* (PC), from July 2008 to June 2010.

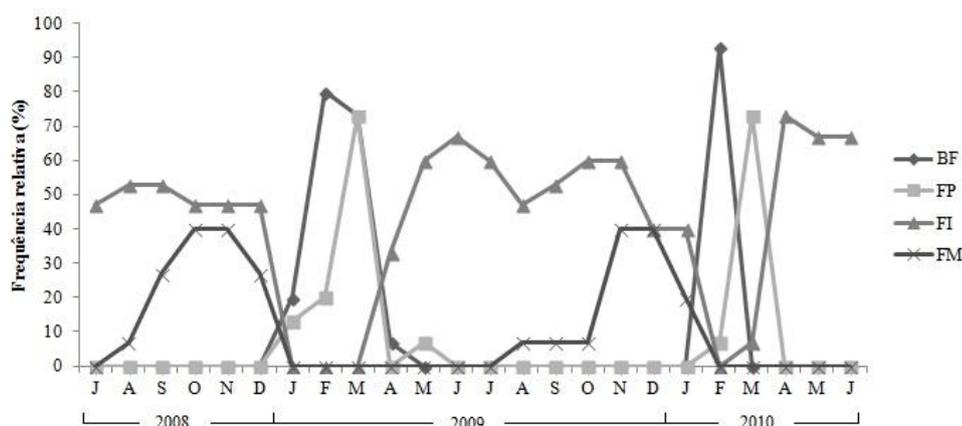


Figura 2. Frequência relativa (%) dos eventos reprodutivos de *Ocotea pulchella* de julho de 2008 a junho de 2010. BF: botões florais, FP: floração plena, FI: frutos imaturos, FM: frutos maduros.

Figure 2. Relative frequency (%) of reproductive events of *Ocotea pulchella*. BF - floral buds, FP - anthesis, FI - immature fruit, FM - mature fruit, from July 2008 to June 2010.

Tabela 2. Resultados da análise estatística circular para as variáveis fenológicas dos indivíduos de *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* e *Psidium cattleianum* de julho de 2008 a junho de 2010. Teste de Rayleigh (\*  $p < 0,05$  e \*\*  $p < 0,01$ ).

Table 2. Results of the circular statistical analysis for phenological data of *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* and *Psidium cattleianum* individuals from July 2008 to June 2010. Rayleigh test (\*  $p < 0.05$  and \*\*  $p < 0.01$ ).

		Fenofases					
	Ano	Botão floral	Floração plena	Frutos imaturos	Frutos maduros	Queda foliar	Brotação
<i>Ocotea pulchella</i>							
Média do vetor ( $\mu$ )	1	234,35 <sup>o**</sup> (6 mar.)	243,05 <sup>o**</sup> (30 mar.)	28,88 <sup>o**</sup> (18 ago.)	104,76 <sup>o**</sup> (26 out.)	346,94 <sup>o</sup>	349,59 <sup>o*</sup> (1 jul.)
	2	225,86 <sup>o**</sup> (26 fev.)	248,41 <sup>o**</sup> (24 mar.)	23,43 <sup>o**</sup> (7 ago.)	138,66 <sup>o**</sup> (30 nov.)	195,99 <sup>o</sup>	346,86 <sup>o</sup>
Comprimento do vetor médio (r)	1	0,94	0,92	0,38	0,85	0,05	0,05
	2	1	0,99	0,2	0,83	0,05	0,01
<i>Myrcia brasiliensis</i>							
Média do vetor ( $\mu$ )	1	110,57 <sup>o**</sup> (5 nov.)	119,65 <sup>o**</sup> (11 nov.)	249,30 <sup>o**</sup> (30 dez.)	310,57 <sup>o**</sup> (11 fev.)	234,83 <sup>o**</sup> (24 ago.)	337,66 <sup>o*</sup> (18 jun.)
	2	129,11 <sup>o**</sup> (21 nov.)	150,04 <sup>o**</sup> (13 dez.)	260,98 <sup>o**</sup> (5 abr.)	309,67 <sup>o**</sup> (24 mai.)	79,41 <sup>o</sup>	337,81 <sup>o</sup>
Comprimento do vetor médio (r)	1	0,95	0,69	0,65	0,60	0,09	0,05
	2	0,93	0,98	0,67	0,90	0,04	0,009
<i>Psidium cattleianum</i>							
Média do vetor ( $\mu$ )	1	114,83 <sup>o**</sup> (31 out.)	121,11 <sup>o**</sup> (11 nov.)	170,39 <sup>o**</sup> (30 dez.)	211,98 <sup>o**</sup> (11 fev.)	33,55 <sup>o</sup>	337,66 <sup>o*</sup> (18 jun.)
	2	103,56 <sup>o**</sup> (26 out.)	131,18 <sup>o**</sup> (23 nov.)	163,65 <sup>o**</sup> (22 dez.)	225,86 <sup>o**</sup> (26 fev.)	123,35 <sup>o**</sup> (14 nov.)	337,81 <sup>o</sup>
Comprimento do vetor médio (r)	1	0,97	0,98	0,76	0,86	0,05	0,05
	2	1	1	0,77	1	0,10	0,009

### *Myrcia brasiliensis*

Os eventos vegetativos foram constantes e ocorreram de forma concomitante ao longo de todo o período (Figura 1). O brotamento apresentou frequência mensal máxima durante os dois anos, enquanto

queda foliar variou entre 20-100%. A queda foliar relacionou-se positivamente e forte com a temperatura no 1º ano e o brotamento não apresentou relação com os fatores climáticos (Tabela 1). Houve baixa concentração de indivíduos ( $r$ ) para queda foliar e brotação no primeiro ano e as datas médias situaram-se em agosto e junho, respectivamente. As datas médias para as fenofases não foram estimadas no segundo ano, pois não ocorreu uma concentração ( $r$ ) significativa de indivíduos com queda foliar e brotamento em algum período específico (Tabela 2).

De maneira geral, nos dois anos, o aparecimento dos botões florais ocorreu, principalmente, na primavera, com frequência máxima de 60% (dezembro) no 1º e de 100% (novembro) no 2º ano. A fenofase apresentou relação positiva forte e positiva muito forte com o comprimento do dia nos dois anos. Flores abertas foram encontradas na primavera e no verão, com pico máximo de indivíduos em dezembro do 1º (20%) e 2º (87%) ano, respectivamente (Figura 3). A floração plena apresentou relação significativa positiva com comprimento do dia somente no segundo ano. A data média ( $\mu$ ) situou-se na primavera (novembro) para botões florais e no final da mesma estação (novembro-dezembro) para flores abertas. A concentração de indivíduos ( $r$ ) foi alta em torno das datas médias, para ambas as fenofases (Tabela 2).

Todos os 14 indivíduos floresceram e frutificaram ao longo dos dois anos. Frutos imaturos foram observados com maior frequência entre janeiro e junho, sendo que essa fenofase estendeu-se até setembro no 1º ano e julho no 2º ano. O pico de frequência de 87% foi registrado apenas em março do 2º ano. Não foi evidenciada relação com os fatores climáticos para essa fenofase. Nos dois anos, foram registrados indivíduos com frutos maduros entre abril e junho (13-53%). Um número menor de indivíduos também entrou nessa fenofase em outros meses (Figura 3). A fenofase apresentou relação negativa forte e negativa muito forte com o comprimento do dia nos dois anos (Tabela 1). A data média ( $\mu$ ) para o evento frutos imaturos localizou-se entre o verão e o outono (dezembro a abril). Para frutos maduros, a data média ( $\mu$ ) ficou entre o final do verão e o outono (fevereiro a maio). A concentração de indivíduos em torno das datas médias ( $r$ ) para frutos imaturos e maduros foi alta em todo o período (Tabela 2).

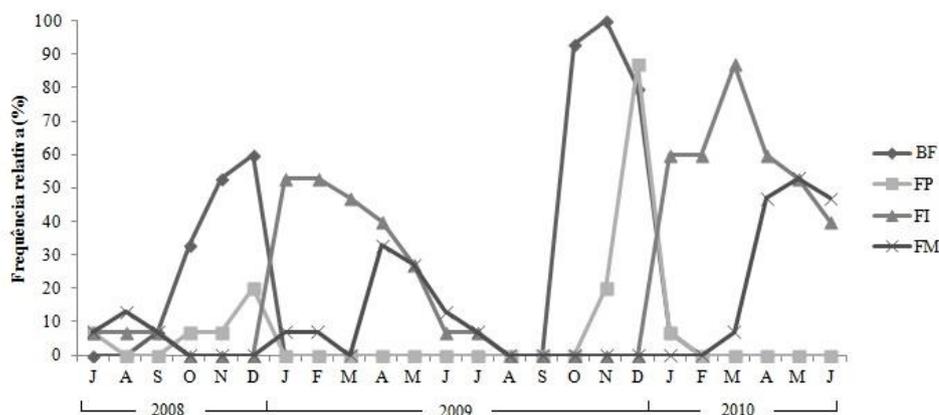


Figura 3. Frequência relativa (%) dos eventos reprodutivos de *Myrcia brasiliensis* de julho de 2008 a junho de 2010. BF: botões florais, FP: floração plena, FI: frutos imaturos, FM: frutos maduros.

Figure 3. Relative frequency (%) of reproductive events of *Myrcia brasiliensis*. BF - floral buds, FP - anthesis, FI - immature fruit, FM - mature fruit, from July 2008 to June 2010.

### *Psidium cattleyanum*

O araçá apresentou concomitantemente perda e renovação foliar durante o período de observação (Figura 1). A queda foliar variou de 43-100%, com maior percentual de indivíduos perdendo as folhas entre setembro e janeiro nos dois anos, e apresentou somente relação positiva forte com o comprimento do dia no 2º ano (Tabela 1). O brotamento não apresentou relação com os fatores climáticos analisados. Para o primeiro ano, houve baixa concentração de indivíduos ( $r$ ) renovando as folhas e a data média situou-se em junho. No segundo ano, a concentração de indivíduos ( $r$ ) perdendo as folhas foi baixa, com data média em novembro (Tabela 2).

Os indivíduos apresentaram botões florais uma vez a cada ano, a partir de outubro, na primavera. Nos dois anos de amostragem, 100% das plantas iniciaram a sua floração em outubro. As plantas

começaram a abrir seus botões em outubro e novembro do 1º e 2º ano, respectivamente. A frequência máxima de 100% ocorreu em novembro do 2º ano (Figura 4). Para as fenofases florais não foram verificadas relações significativas com as variáveis climáticas (Tabela 1). A data média ( $\mu$ ) para ambas as fenofases situou-se na primavera, sendo a do botão em outubro e a da flor aberta em novembro. A concentração dos indivíduos ( $r$ ) em torno dessa data foi alta para as duas fenofases.

Do total de 14 indivíduos, todos floresceram e frutificaram. Os frutos imaturos ocorreram de novembro (50 e 100%, no 1º e 2º ano, respectivamente) a fevereiro (50 e 29%, no 1º e 2º ano, respectivamente). No inverno, poucos indivíduos tinham frutos imaturos. O evento apresentou relação positiva muito forte com comprimento do dia e temperatura no 1º ano e positiva forte e positiva muito forte no 2º ano. Os frutos maduros foram observados de janeiro a março no 1º ano (71%-7%), concentrando-se em fevereiro no 2º ano de observação (Figura 4). Esse evento fenológico não apresentou relação com variáveis climáticas. A data média ( $\mu$ ) para frutos imaturos localizou-se no verão (dezembro), bem como para frutos maduros (fevereiro) (Tabela 2). A concentração de indivíduos em torno das datas médias ( $r$ ) para ambas as fenofases foi alta em todo o período. A precipitação não apresentou relação significativa com nenhum evento fenológico.

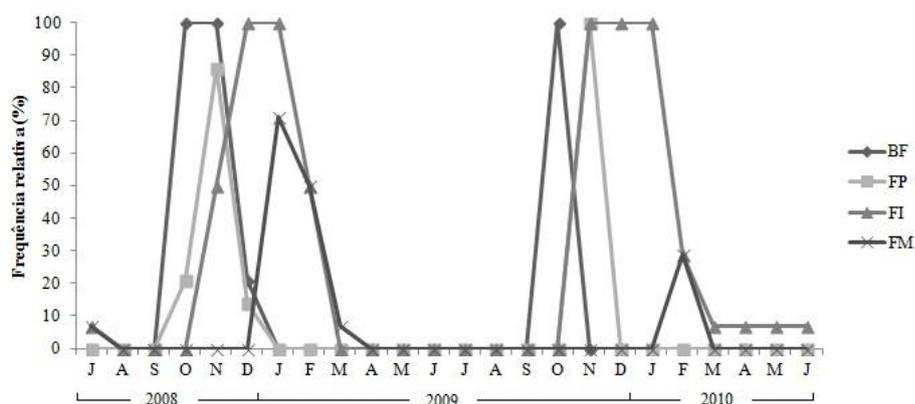


Figura 4. Frequência relativa (%) dos eventos reprodutivos de *Psidium cattleyanum* de julho de 2008 a junho de 2010. BF: botões florais, FP: floração plena, FI: frutos imaturos, FM: frutos maduros.

Figure 4. Relative frequency (%) of reproductive events of *Psidium cattleyanum*. BF - floral buds, FP - anthesis, FI - immature fruit, FM - mature fruit, from July 2008 to June 2010.

## DISCUSSÃO

A queda foliar e o brotamento das três espécies monitoradas ocorreram continuamente no biênio, caracterizando um padrão não sazonal. Esse mesmo padrão foi observado em floresta de restinga para *Psidium cattleyanum* no litoral de São Paulo e do Paraná (TALORA; MORELLATO, 2000; MARQUES; OLIVEIRA, 2004), bem como para *Ocotea pulchella* (MARQUES; OLIVEIRA, 2004) em sítios onde também não há estação seca definida. A renovação e queda foliar contínua também foram registradas para *Ocotea catharinensis* Mez, em floresta semidecídua no Rio Grande do Sul (BENCKE, 2005), e em outras três espécies de *Myrcia* (TALORA; MORELLATO, 2000).

O brotamento sincrônico tem sido uma forma de suprir as demandas dos herbívoros e reduzir os danos nas folhas (AIDE, 1988). As três espécies analisadas demonstraram uma baixa concentração de indivíduos com brotação em um período específico, provavelmente tendo menores gastos energéticos para armazenar e proteger os recursos do que espécies sincrônicas, que produzem folhas novas uma ou duas vezes ao ano (COLEY; KURSAR, 1996). Esse comportamento homogêneo e a fraca sazonalidade para todas as espécies permitiu estimar a data média para o brotamento somente no primeiro ano, uma vez que todos os indivíduos apresentaram renovação foliar constantemente durante o segundo ano, sem predominância em algum período específico.

Embora a frequência de plantas que apresentaram a fenofase queda foliar, para as três espécies avaliadas, tenha oscilado mais do que a fenofase brotamento, ela também foi contínua, refletindo em ausência de concentração significativa de indivíduos na fenofase para *Ocotea pulchella*, em alguma

estação do ano, demonstrando fraca sazonalidade. Para as demais espécies, houve concentração significativa de indivíduos perdendo as folhas em algum período. Porém esse evento ainda demonstrou pouca sazonalidade, devido à baixa concentração em torno da data média e à baixa intensidade da fenofase. As folhas velhas caíram simultaneamente ao crescimento de novas, de forma que as três espécies estudadas não apresentarem um período sem folhas, por serem perenifólias.

A queda foliar foi apenas parcialmente explicada pelo aumento do comprimento do dia e da temperatura, porque a relação estabelecida entre essa fenofase e as duas variáveis climáticas não se repetiu ao longo dos dois anos de monitoramento. Em florestas tropicais sazonais, a queda foliar geralmente é relacionada ao déficit hídrico, além dos fatores endógenos de cada espécie (BORCHERT, 1983; PEDRONI *et al.*, 2002). A planta com menos folhas pode manter um nível de água sem perdê-la pela evapotranspiração (MORELLATO, 1992). A ausência de relação entre os eventos vegetativos das três espécies e precipitação está de acordo com os comentários de Seghieri *et al.* (1995) de que, quando a mudança foliar (brotação e queda) constitui-se em um evento contínuo, a dependência da precipitação tende a tornar-se menor. No caso deste estudo, trata-se de uma área que historicamente não apresenta déficit hídrico, com chuvas distribuídas ao longo de todas as estações do ano.

A floração das três espécies caracterizou um padrão sazonal. Tal como registrado no presente estudo, Athayde *et al.* (2009) encontraram, em uma floresta ribeirinha, a maior concentração de indivíduos de *P. cattleyanum* florescendo em novembro (primavera), assim como Danner *et al.* (2010) observaram o florescimento da espécie na mesma estação em floresta com araucária, ambos no sul do Brasil. Em *Myrcia lanuginosa* O. Berg (SILVÉRIO; LENZA, 2010), a floração concentrou-se nos meses de primavera, da mesma forma em que ocorreu nos indivíduos de *M. brasiliensis*, porém crescendo no cerrado do Mato Grosso, onde verificou-se período seco de maio a setembro. Em decorrência da sobreposição do período de floração, as três espécies analisadas podem ter compartilhado agentes polinizadores. As mirtáceas possivelmente compartilham seus polinizadores, que são em maior frequência abelhas, devido às características das plantas que pertencem a uma das famílias apícolas mais importantes do Brasil (NIC LUGHADHA; PROENÇA, 1996; GRESSLER *et al.*, 2006). Os polinizadores mais importantes das lauráceas são insetos pequenos (SILVA, 2009), que podem ser ocasionais de mirtáceas (GRESSLER *et al.*, 2006). Em *Ocotea pulchella*, a floração estendeu-se sazonalmente do verão ao outono, com altas concentrações em fevereiro e março, resultado semelhante ao encontrado para a espécie por Marques e Oliveira (2004) e Athayde *et al.* (2009), em regiões onde também não ocorre uma estação seca definida.

Das três espécies estudadas, apenas em *Myrcia brasiliensis* o início da floração demonstrou uma relação evidente com o aumento do comprimento do dia, nos dois anos de amostragem, como também evidenciado por Marques e Oliveira (2004) para sete espécies de *Myrcia* e por Talora e Morellato (2000) em três espécies desse gênero. Por outro lado, a influência dessa variável sobre a antese dessa espécie apenas no 2º ano pode estar relacionada ao fato de que as flores abertas concentraram-se nos meses de maior comprimento do dia (novembro, dezembro e janeiro), diferentemente do 1º ano, em que as flores distribuíram-se também em meses de menor comprimento do dia. As plantas podem obter mais sucesso na polinização quando o florescimento ocorre em períodos de alta iluminação (VAN SCHAIK *et al.*, 1993; MARQUES; OLIVEIRA, 2004). A tendência de o início de floração em *Ocotea pulchella* ocorrer com o aumento da temperatura também não foi claramente explicada, porque foi encontrada uma relação significativa entre essas variáveis apenas em um dos anos de monitoramento, mesmo havendo uma tendência de essa espécie florescer no período dos meses mais quentes. Além disso, este estudo avaliou apenas dois eventos reprodutivos, sendo que as inferências sobre essas relações podem ser melhor embasadas em acompanhamento de longa duração.

A frutificação em *Psidium cattleyanum* apresentou um padrão sazonal e se concentrou no verão. Esse mesmo comportamento foi registrado para a espécie em outros sítios, tal como observado por Marques e Oliveira (2004), Athayde *et al.* (2009) e Danner *et al.* (2010). Por outro lado, *Ocotea pulchella* só não apresentou frutos imaturos em quatro meses do biênio, em decorrência de um comportamento heterogêneo, caracterizando um padrão não sazonal, com baixa concentração de plantas em torno da data média. A frutificação sequencial responde à pressão exercida pelos dispersores, aumentando as chances de dispersão por disponibilizar constantemente recursos alimentares, atraindo espécies de aves, tanto frugívoras quanto as que se alimentam de frutos apenas ocasionalmente (SNOW, 1965; FRANCISCO; GALETTI, 2002). A concentração dos indivíduos em torno da data média estimada para frutos imaturos

em *M. brasiliensis* apresentou uma maior sazonalidade quando comparada a *O. pulchella*. *Ocotea pulchella* apresentou o maior período de tempo para amadurecimento dos frutos (4-5 meses), seguida de *Myrcia brasiliensis* (2-3 meses) e de *Psidium cattleianum* (máximo 2 meses). Em comum, todas apresentaram concentração significativa de indivíduos com frutos maduros, em alguma época do ano, permitindo estimativa da data média desse evento reprodutivo e indicando sazonalidade no amadurecimento. Porém os frutos maduros surgiram em diferentes estações para as três espécies, mas complementares entre si. Dessa forma, as três espécies, juntamente com *Myrsine lorentziana* (Mez.) Arechav, *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze e *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br. (BAUER *et al.*, 2012), representam uma fonte de recurso alimentar importante aos animais locais, principalmente as aves frugívoras. Dessa forma, seria importante a continuidade do acompanhamento fenológico, utilizando-se métodos de avaliação que permitam quantificar os eventos fenológicos e, assim, permitindo a análise da importância dos recursos alimentares produzidos por essas árvores para a fauna.

A produção contínua de frutos dispersos por animais tem sido associada frequentemente a uma estratégia para a manutenção de recursos aos dispersores de sementes (SNOW, 1965; CONCEIÇÃO *et al.*, 2007). Em *O. pulchella*, os frutos maturaram entre inverno, primavera e verão, resultado diferente do encontrado por Athayde *et al.* (2009) para a espécie. Essa diferença de comportamento parece indicar que a estratégia fenológica dessa espécie pode variar, conforme Pedroni *et al.* (2002), em função de fatores ambientais locais.

O surgimento dos frutos em *Psidium cattleianum* e *Ocotea pulchella* demonstrou uma relação evidente com o comprimento do dia e a temperatura, porque, nos dois anos de amostragem, essa fenofase relacionou-se com esses dois fatores. Porém, na primeira espécie, a fenofase de frutos imaturos relacionou-se positivamente, e na segunda, negativamente com as duas variáveis. Em *Myrcia brasiliensis*, apenas a fenofase de frutos maduros demonstrou relação com comprimento do dia no biênio, enquanto que *P. cattleianum* não se relacionou com nenhum dos fatores climáticos nessa fenofase. A frutificação é frequentemente associada a fatores ambientais, principalmente precipitação, embora fatores bióticos, como animais predadores e dispersores de sementes, sejam considerados importantes na determinação desses períodos (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1992; PAISE; VIEIRA, 2005).

Alvim (1964) propôs que a relação da fenologia de plantas tropicais com o comprimento do dia tende a ser maior à medida que ocorre o distanciamento da região equatorial. Adicionalmente, estudos fenológicos realizados por Morellato *et al.* (2000) e Marques e Oliveira (2004), em regiões do Brasil onde não ocorre estação seca definida, relataram que o comprimento do dia e a temperatura foram os fatores que mais se relacionaram com os eventos fenológicos das plantas. A variação de cerca de 3,5 horas no comprimento do dia no Rio Grande do Sul, associada às alterações diretas na temperatura, pode definitivamente desencadear respostas fisiológicas previsíveis em diversas espécies (MARCHIETTO *et al.*, 2007), tal qual observado no presente estudo.

A influência do clima e o comprimento do dia sobre os eventos fenológicos foi maior em *Myrcia brasiliensis*, seguida de *Ocotea pulchella*. *Psidium cattleianum* demonstrou ser a espécie menos influenciada pelos fatores climáticos. As diferenças registradas na fenologia das três espécies arbóreas monitoradas é um exemplo, como citado por Morellato *et al.* (1990), da diversidade de estratégias fenológicas que, possivelmente, contribui para a existência conjunta de diferentes espécies dentro das comunidades florestais.

## CONCLUSÕES

- A comunidade não apresentou sazonalidade em perder e renovar suas folhas, que é o comportamento esperado para espécies perenifólias. Além disso, a falta de sazonalidade refletiu na ausência de relação entre o brotamento e as variáveis ambientais analisadas.
- A mesma época de floração das três espécies pode estar sendo regulada pela ação dos agentes polinizadores, além de ser influenciada pela temperatura e o comprimento do dia. No entanto, a frutificação em períodos diferentes para cada espécie, mas ao longo de todo o ano, faz com que a comunidade auxilie na disponibilidade de alimentos para a guilda de aves da região.
- Em sítios localizados na região subtropical, a temperatura e o comprimento do dia são melhores preditores das fenofases de *Ocotea pulchella*, *Myrcia brasiliensis* e *Psidium cattleianum* do que a precipitação.

## AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS) e à Universidade Feevale, pela concessão da bolsa de Iniciação Científica à segunda e terceira autoras, respectivamente. À direção da ARIEHLR, pela autorização da realização do estudo nessa unidade de conservação.

## REFERÊNCIAS

- AIDE, T. M. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. **Nature**, London, v. 336, p. 574 - 575, 1988.
- ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 9, n. 1, p. 163 - 198, 1979.
- ALVES, L. F.; METZGER, J. P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica**, São Paulo, v. 6, n. 2, p. 1 - 26, 2006.
- ALVIM, P. T. Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. In: SOCIEDADE BOTÂNICA DO BRASIL, v. 15, 1964, Porto Alegre. **Anais do...**, Porto Alegre, 1964. p. 405 - 422.
- ATHAYDE, E. A.; GIEHL, E. L. H.; BUDKE, J. C.; GESING, J. P. A.; EISINGERET, S. M. Fenologia de espécies arbóreas em uma floresta ribeirinha em Santa Maria, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 7, n. 1, p. 43 - 51, 2009.
- BARBOSA, J. M.; EISENLOHR, P. V.; RODRIGUES, M. A.; BARBOSA, K. C. Ecologia da dispersão de sementes em florestas tropicais. In: MARTINS, S. V. **Ecologia de florestas tropicais do Brasil**. Viçosa, 2009. p. 52 - 73.
- BAUER, D.; GOETZ, M. N. B.; MÜLLER, A.; SCHMITT, J. L. Fenologia de três espécies de *Myrsine* L. em floresta secundária semidecídua no sul do Brasil. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 36, n. 5, p. 859 - 868, 2012.
- BENCKE, C. S. C. **Estudo da fenologia de espécies arbóreas em uma floresta semidecídua no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS**. 65 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.
- BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica**, Lawrence, v. 15, p. 81 - 89, 1983.
- BUDKE, J. C.; ATHAYDE, E. A.; GIEHL, E. L. H.; ZÁCHIA, R. A.; EISINGER, S. M. Composição florística e estratégias de dispersão de espécies lenhosas em uma floresta ribeirinha, arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, Porto Alegre, v. 60, p. 17 - 24, 2005.
- CAPPELLATI, L.; SCHMITT, J. L. 2009. Caracterização da flora arbórea de um fragmento urbano de floresta estacional semidecidual no Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas Botânica**, v. 60, p. 341 - 354, 2009.
- COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. In: MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, New York, 1996. p. 305 - 335.
- CONCEIÇÃO, A. A.; FUNCH, L. S.; PIRANI, J. R. Reproductive phenology, pollination and seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada Diamantina”, northeastern Brazil: population and community analyses. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 475 - 485, 2007.
- DANNER, M. A.; CITADIN, I.; SASSO, S. A. Z.; SACHET, M. R.; AMBRÓSIO, R. Fenologia da floração e frutificação de mirtáceas nativas da floresta com araucária. **Revista Brasileira de Fruticultura**, São Paulo, v. 32, n. 1, p. 291 - 295, 2010.

- FERRAZ, D. K.; ARTES, R.; MANTOVANI, W.; MAGALHÃES, L. M. Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, v. 59, n. 2, p. 305 - 317, 1999.
- FOURNIER, L. A.; CHARPANTIER, C. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. **Turrialba**, Costa Rica, v. 25, n. 1, p. 45 - 48, 1975.
- FRANCISCO, M. R.; GALETTI, M. Aves como potenciais dispersoras de sementes de *Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae) numa área de vegetação de cerrado do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 1, p. 11 - 17, 2002.
- GRESSLER, E.; PIZO, M. A.; MORELLATO, L. P. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 4, p. 509 - 530, 2006.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos**. 2. ed. IBGE Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 2012, 275 p.
- KOVACH, W. L. **Oriana – Circular Statistics for Windows**. Version 3. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K, 2009.
- MANTOVANI, M.; RUSCHEL, A. R.; REIS, M. S.; PUCHALSKI, A.; NODARI, R. O. Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas de formações secundárias da Mata Atlântica. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 27, n. 4, p. 451 - 458, 2003.
- MARCHIORETTO, M. S.; MAUHS, J.; BUDKE, J. C. Fenologia de espécies arbóreas zoocóricas em uma floresta psamófila no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Bahia, v. 21, n. 1, p. 193 - 201, 2007.
- MARQUES, M. C. M.; ROPER, J. J.; SALVALAGGIO, A. P. B. Phenological patterns among plant life forms in a subtropical forest in Southern Brazil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 173, p. 203 - 213, 2004.
- MARQUES, M. C. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 4, p. 713 - 723, 2004.
- MORELLATO, L. P. C.; RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F.; JOLY, C. A. 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**, São Paulo, v. 12, p. 85 - 98, 1989.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F.; RODRIGUES, R. R.; JOLY, C. A. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, v. 50, n. 1, p. 149 - 162, 1990.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na serra do Japi. In: L. P. C. MORELLATO. **História natural da serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área de floresta no sudeste do Brasil**. Campinas, Ed. Unicamp/Fapesp, p. 112 - 140, 1992.
- MORELLATO, L. P. C. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In: L. P. C. MORELLATO. **História natural da serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área de floresta no sudeste do Brasil**. Campinas, Ed. Unicamp/Fapesp, p. 98 - 110, 1992.
- MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPPARRO, V. B. Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, Lawrence, v. 32, p. 811 - 823, 2000.
- NIC LUGHADHA, E. N.; PROENÇA, C. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). In: MISSOURI BOTANICAL GARDEN, v. 83, 1996, Washington. **Annals of Missouri Botanical Garden**, Washington, p. 480 - 503, 1996.

OBSERVATÓRIO NACIONAL (ON). Anuário do Observatório Nacional, Seção B – Nascer, Passagem Meridiana e Ocaso do Sol, Lua e Planetas. Disponível em: <<http://euler.on.br/ephemeris/index.php>>. Acesso em: 01/07/2010.

PAISE, G.; VIEIRA, E. M. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 615 - 625, 2005.

PEDRONI, F.; MARYLAND, S.; SANTOS, F. A. M. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudoeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 2, p. 183 - 194, 2002.

SEGHIERI, J.; FLORET, C. H.; PONTANIER, R. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, Washington v. 11, p. 237 - 254, 1995.

SILVÉRIO, D. V.; LENZA, E. Phenology of woody species in a typical cerrado in the Bacaba Municipal Park, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil. **Biota Neotropica**, São Paulo, v. 10, n. 3, p. 205 - 216, 2010.

SILVA, A. D. Ecologia reprodutiva e polinização por tripés (Thysanoptera) em *Ocotea porosa* (Lauraceae), uma espécie ameaçada de extinção. 43 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Paraná, 2009.

SOBRAL, M.; JARENKOW, J. A.; BRACK, P.; IRGANG, B.; LAROCCA, J.; RODRIGUES, R. S. **Flora arbórea e arborecente do Rio Grande do Sul, Brasil**. São Carlos: Editora Rima: Novo Ambiente, 2006. 350 p.

SNOW, D. W. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. **Oikos**, Kobenhavn, v. 15, p. 274 - 281, 1965.

SUN, C.; KAPLIN, B. A.; KRISTENSEN, K. A.; MUNYALIOGA, V.; MVUKIYUMWAMI, J.; KAJONDO, K. K.; MOERMOND, T. C. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. **Biotropica**, Lawrence, v. 28, p. 668 - 681, 1996.

TALORA, D. C.; MORELLATO, P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, n. 1, p. 13 - 26, 2000.

VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353 - 377, 1993.