



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS
GENÉTICOS VEGETAIS



MARÍLIA GRAZIELLY MENDES DOS SANTOS

O PAPEL DOS FATORES ABIÓTICOS E BIÓTICOS E DOS
ATRIBUTOS MORFOFUNCIONAIS NA FENODINÂMICA DE
***HIMANTHUS BRACTEATUS* (A. DC.) Woodson**
E *HIMANTHUS DRASTICUS* (Mart.) Plumel
(APOCYNACEAE) NA FLORESTA CILIAR DO RIO
LENÇÓIS, CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA

Feira de Santana - BA

2016

MARÍLIA GRAZIELLY MENDES DOS SANTOS

**O PAPEL DOS FATORES ABIÓTICOS E BIÓTICOS E DOS
ATRIBUTOS MORFOFUNCIONAIS NA FENODINÂMICA DE
Himatanthus bracteatus (A. DC.) Woodson
E *Himatanthus drasticus* (Mart.) Plumel (APOCYNACEAE) NA
FLORESTA CILIAR DO RIO LENÇÓIS, CHAPADA
DIAMANTINA, BAHIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, da Universidade Estadual de Feira de Santana como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Recursos Genéticos Vegetais.

Orientadora: Prof.^aDr.^a. Lígia Silveira Funch
Co-Orientadora: Prof.^a Dr.^a. Lia d' Afonsêca P. de Miranda

Feira de Santana - BA

2016

Santos, Marília Grazielly Mendes dos
S236p O papel dos fatores abióticos e bióticos e dos atributos morfofuncionais na fenodinâmica de *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *Himatanthus drasticus* (Mart.) Plumel (Apocynaceae) na floresta ciliar do Rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia / Marília Grazielly Mendes dos Santos. – Feira de Santana, 2016.

61 f. : il.

Orientadora: Lígia Silveira Funch.

Coorientadora: Lia d' Afonsêca P. de Miranda.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, 2016.

1. *Himatanthus bracteatus*. 2. *Himatanthus drasticus*. 3. Fenologia.
4. Rio Lençóis – Chapada Diamantina, BA. I. Funch, Lígia Silveira, orient. II. Miranda, Lia d' Afonsêca P. de, coorient. III. Universidade Estadual de Feira de Santana. IV. Título.

BANCA EXAMINADORA

(MESTRADO)

Prof.a Dr.^a Claudinéia Regina Pelacani Cruz

Prof.^a Dr.^a Aline Cristina da Silva Moraes

Prof.^a Dr.^a Lúgia Silveira Funch

Orientadora e Presidente da Banca

Feira de Santana - BA

2016

AGRADECIMENTOS

Inicio meus agradecimentos por DEUS, já que Ele colocou pessoas tão especiais a meu lado, sem as quais certamente não teria dado conta!

A meus pais, Marlúcio e Miriam, e a minha irmã Kelly, meu infinito agradecimento por sempre acreditarem em minha capacidade e me ajudarem a ser forte e tentar, não ser a melhor, mas a fazer o melhor de mim.

Aos meus familiares e amigos, em especial a minha tia Marta e meus primos Marcelo e Maristela, pelo constante apoio e afeto. A minha avó Maria Mendes, que sei que está lá em cima comemorando mais essa vitória comigo, me abençoando com todo o seu amor. Ao meu avô Julio, a minha avó Maria Nogueira e a minha madrinha Magnolia, por todo o carinho.

A minha orientadora Lígia Funch e a minha co-orientadora Lia de Miranda, pela orientação, paciência, confiança depositada, incentivo e amizade.

A todos do Flora e Vegetação pelo acolhimento e companheirismo. a Vânia, Del e Ieda, minhas companheiras guerreiras, a Richard, Thayse e Fernanda por todo o apoio em campo, a Carol, Mara e Marcelo por sempre disponibilizarem um tempinho quando as dúvidas me perturbavam, a Sâmia pelos conselhos sempre bem vindos e pela ajuda no laboratório. Em especial a Alex pelo apoio emocional, acadêmico e por todo o esforço, empenho e boa vontade, tanto em campo, como no laboratório. Assim como a Isys, que desde a graduação tem sido meu anjo da guarda, sempre paciente, prestativa e compreensiva, escutando meus desesperos e incertezas, me ajudando a achar os caminhos certos e seguindo ao meu lado. Todos vocês fazem parte desse trabalho também!

Agradeço ao Roy Funch pela hospitalidade e acolhimento em Lençóis. A Thamara Zacca da Universidade Federal do Paraná, pela identificação da lagarta herbívora das espécies estudadas. Aos meus colegas do mestrado, em especial a Andressa pelo apoio moral durante a elaboração da dissertação.

À UEFS (Universidade Estadual de Feira de Santana), e ao Programa de Pós Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, pela aprendizagem e suporte logístico, aproveitando também para agradecer aos órgãos de fomento: FAPESB e CAPES por financiarem esse projeto de pesquisa, e aos membros da banca pela primeira análise desse manuscrito e contribuição na avaliação deste trabalho.

RESUMO

Essa pesquisa aborda um estudo de métodos de coleta e análise de dados fenológicos de *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *H. drasticus* (Mart.) Plumel (Apocynaceae), e investiga os seus padrões fenológicos, relacionando-os com os caracteres morfofuncionais, fatores bióticos e abióticos. Para tanto, foram realizadas observações mensais da fenologia foliar e reprodutiva, e da atividade herbívora dessas espécies. Analisamos os atributos foliares, potencial hídrico, clorofila e densidade da madeira (em meses de seca e chuva, durante o período de estudo), aspectos de biologia floral e visitantes florais. A normalidade dos dados foi testada, definindo os testes de regressão e correlação correspondentes. Os caracteres morfofuncionais foram submetidos à análise de variância, considerando cada mês como um tratamento. Neste estudo o método quantitativo e a análise circular foram identificados como os mais adequados para a análise de intensidade e sincronia fenológica das espécies. Em ambas as espécies, constatou-se padrão perenifólio, floração e frutificação anuais e longas, com sobreposição em todas as fenofases e forte sincronia entre as fenofases reprodutivas. Identificou-se a *Pseudosphinx tetrio* como predadora, sendo a precipitação o gatilho para o desenvolvimento destas, as quais foram observadas nos hospedeiros em meses chuvosos. Os caracteres morfofuncionais apontaram reserva hídrica no caule de ambas as espécies. A atividade herbívora teve ainda relação com folhas maduras e brotamento. A floração foi mais intensa na ausência das lagartas. A morfologia e biologia floral apontam para a fanelofilia como síndrome de polinização das espécies. A agregação e padrões fenológicos parecem estar relacionados com a herbivoria e síndrome de polinização em *H. bracteatus* e *H. drasticus*.

Palavras-chave: Agregação, Atributos morfofuncionais, Biologia floral, Herbivoria, Métodos fenológicos

ABSTRACT

This research addresses a study of methods of collection and phenological data analysis of *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *H. drasticus* (Mart.) Plumel (Apocynaceae), and investigate their phenological patterns, relating them to the morphological and functional characters, biotic and abiotic factors. Monthly observations of leaf and reproductive phenology, and herbivory activity of these species were performed. We analyzed the leaf traits, water potential, chlorophyll and wood density (in dry months and rainy months), and floral biology and floral visitor's aspects. The normality of the data was tested by setting the corresponding regression and correlation tests. The morphological and functional characters were subjected to analysis of variance, considering each month as a treatment. In this study the quantitative method and the circular analysis were identified as the most appropriate for the intensity analysis and phenological timing of the species. The species were evergreen, with annual flowering and extend fruiting, overlaying all phenophases. Synchrony was note between reproductive phenophases. We identified the *Pseudosphinx tetrio* as a leaf predator. The precipitation was the trigger for the development of these caterpillars, observed in the host in rainy months. The morphofunctional characters showed water reserves in the stem of both species. The herbivorous activity had relationship with mature leaves and budding. The flowering became more intense in the absence of caterpillars. The floral morphology and biology identified phalenophily as the pollination syndrome. The aggregation and phenological patterns seems to be related to herbivory and pollination processes of *H. bracteatus* and *H. drasticus*.

Keywords: Aggregation, Floral biology, Herbivory, Morphofunctional attributes, Phenological methods

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL	09
	REFERÊNCIAS	11
	CAPÍTULO 1: O EFEITO DOS MÉTODOS DE COLETA DE DADOS NA AVALIAÇÃO FENOLÓGICA DE PLANTAS	13
1	INTRODUÇÃO	16
2	MATERIAL E MÉTODOS	18
2.1	Área de trabalho	18
2.2	Coleta de dados	18
2.3	Análise de dados	19
3	RESULTADOS	20
4	DISCUSSÃO	23
5	REFERÊNCIAS	25
	CAPÍTULO 2: FENOLOGIA FOLIAR E REPRODUTIVA DE HIMANTHUS (APOCYNACEAE) EM FLORESTA CILIAR NA CHAPADA DIAMANTINA: INFLUÊNCIA DOS FATORES ABIÓTICOS, CARACTERES MORFOFUNCIONAIS, HERBÍVOROS E POLINIZADORES	28
1	INTRODUÇÃO	31
2	MATERIAL E MÉTODOS	34
2.1	Área de estudo	34
2.2	Fenologia	34
2.3	Herbivoria	36
2.4	Caracteres morfofuncionais	36
2.4.1	Atributos foliares	37
2.4.2	Potencial hídrico	37
2.4.3	Teor de clorofila	37
2.4.4	Densidade básica da madeira	38
2.5	Biologia floral	38
2.6	Análise de dados	39
3	RESULTADOS	41
3.1	Fenologia	41
3.2	Herbivoria	41
3.3	Caracteres morfofuncionais	46

3.4	Biologia floral	47
4	DISCUSSÃO	51
5	REFERÊNCIAS	55
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	61

INTRODUÇÃO GERAL

Estudar a temporalidade dos eventos fenológicos e a relação destes com os fatores bióticos e abióticos (LIETH, 1974) permite uma melhor compreensão acerca dos gatilhos ambientais associados aos padrões fenológicos de populações e comunidades vegetais (WILLIAMS-LINERA; MEAVE, 2002). Nesse cenário, é importante salientar a necessidade do constante aprimoramento dos métodos de coleta de dados (em campo) e análise, especificamente para cada grupo estudado, no sentido de alcançar uma visão mais “realista”/apropriada do estado fenológico para os diferentes grupos de plantas (MORELLATO, 2007).

As plantas possuem ritmos fenológicos que podem ser ativados com determinadas condições ambientais, sendo os padrões climáticos instáveis capazes de interferir no seu desenvolvimento, definindo a época, duração, frequência e sincronia das fases foliares e reprodutivas (CASTELLANI et al., 1999; HAMANN, 2004).

Os fatores bióticos se destacam por estarem relacionados tanto com os padrões de floração e frutificação, através dos processos de polinização e dispersão de sementes (GENTRY, 1974), como nos padrões vegetativos, com a atividade de herbívoros (GULLAN; CRANSTON, 2007). As plantas e seus polinizadores precisam interagir entre si para alcançar o sucesso reprodutivo (MEMMOTT, 1999; JORDANO et al., 2003), tais assembléias interespecíficas variam temporalmente no período de floração, entre as estações, e no decorrer do dia, de modo que a sincronia entre abundância floral e polinizadores (MAYER et al., 2011) otimiza a polinização a partir do aumento da densidade de recursos (SCHEMSKE, 1981; SAKAI et al., 1999).

A floração de modo convergente de espécies sugere o envolvimento das mesmas em um processo de facilitação, onde há uma interação positiva em que ambas as espécies envolvidas se beneficiam da presença uma da outra (HOLMGREN et al., 1997; BARROS, 2002). Sauve et al. (2015) ainda ressaltam que, mesmo nas plantas que compartilham do mesmo polinizador, mas se diferenciam quanto a espécie herbívora, é observada uma conexão entre a polinização e as redes de herbivoria, garantindo a estabilidade entre as espécies.

O impacto da atividade herbívora no padrão fenológico das plantas está relacionado ao estado de desenvolvimento da própria planta, ao tipo e padrão dos danos sofridos, e disponibilidade de luz e nutrientes no ambiente (PARRA-TABLA et al., 2004; AVILA-

SAKAR; STEPHENSON, 2006), com influencia direta sobre o indivíduo e até mesmo sobre a população (HOBBS, 1996; PUTMAN, 1996).

Muitas plantas tem tolerância ao ataque de herbívoros, sendo capazes de rebrotar e se reproduzir, mantendo o seu sucesso reprodutivo mesmo após terem sofrido danos foliares por estes (STRAUSS; AGRAWAL, 1999; GASSMANN, 2004). Com o ataque dos herbívoros ocorre a redução de tecido fotossintetizante, levando a uma menor produção de energia pela planta. Algumas características ajudam essas plantas a serem tolerantes, como as taxas fotossintéticas, a capacidade de armazenamento de água, atributos foliares e o grupo funcional ao qual a planta pertence (AIDE, 1992; MEYER, 1998; VAN DER PUTTEN, 2003).

Algumas espécies vegetais, como representantes da família Apocynaceae, por exemplo, produzem látex e o utilizam para dificultar a ação de herbívoros (EDWARDS; WRATTEN, 1981; LUCAS et al., 2000). No entanto, há registros de que lagartas de mariposas da família Sphingidae são capazes de desintoxicar e sequestrar a toxina dessas espécies em benefício próprio – para autodefesa (RAPINI, 2000; NISHIDA, 2002). Outros estudos apontam as mariposas dessa família como possíveis polinizadoras de espécies de Apocynaceae, a exemplo de *Hancornia speciosa* Gomes, *Himatanthus phagedaenicus* (Mart.) Woodson (SCHLINDWEIN et al., 2004) e *Himatanthus obovatus* (Müll. Arg.) Woodson (SILVA et al., 2012). No entanto, ainda são escassos os estudos que buscam investigar o papel de polinizadores e herbívoros, concomitantemente, em espécies de plantas (SCHLINDWEIN et al., 2004; SILVA et al., 2012), tampouco que avaliem sua influência nos padrões fenológicos de espécies vegetais.

Nesse trabalho é apresentado um primeiro estudo em que são avaliados os métodos de coleta de dados e análise em fenologia, e um segundo que investiga os padrões fenológicos de duas espécies simpátricas de *Himatanthus* (Apocynaceae), ocorrentes na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil, avaliando a relação da fenologia com os caracteres morfofuncionais, fatores bióticos e abióticos.

REFERÊNCIAS

- AIDE, T. M. Dry season leaf production: an escape from herbivory. **Biotropica**, v. 24, p. 532 – 537, 1992.
- AVILA-SAKAR G.; A. G. STEPHENSON. Effects of the spatial pattern of leaf damage on growth and reproduction: Whole plants. **International Journal of Plant Sciences**, v. 167, p. 1021 - 1028, 2006.
- BARROS, M.A.G. Floração sincrônica e sistemas reprodutivos em quatro espécies de *Kielmeyera* Mart. (Guttiferae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, p. 113 - 122, 2002.
- CASTELLANI, T. T.; CAUS, C. A.; VIEIRA, S. Fenologia de uma comunidade de duna frontal no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 13, n. 1, p. 99 - 144, 1999.
- EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: E.P.U., 1981.
- GASSMANN, A. J. Effect of photosynthetic efficiency and water availability on tolerance of leaf removal in *Amaranthus hybridus*, **Journal of ecology**, v. 92, p. 882 - 892, 2004.
- GENTRY, H. A. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, v. 6, p. 64 - 68, 1974.
- GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **Os insetos: um resumo de entomologia**. São Paulo: Roca, 2007.
- HAMANN, A. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climate factors as proximate and ultimate causes. **Journal of Ecology**, v.92 p. 24 - 31, 2004.
- HOBBS, N. T. Modification of ecosystems by ungulates. **Jornaul of Wildlife Manage**, v. 60, p.: 695 - 713, 1996.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M. A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. **Ecology**, v.78, p.1966 - 1975, 1997.
- JORDANO P, BASCOMPTE J, OLESEN J. M. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. **Ecology**, v. 6, p. 69 - 81, 2003.
- LIETH, H. Purposes of a Phenology Book. In: LIETH, H. **Phenology and Seasonality Modeling**. New York: Springer-Verlag, 1974.
- LUCAS, P. W.; TURNER, I. M.; DOMINY, N. J.; YAMASHITA, N. Mechanical Defences to Herbivory. **Annals of Botany**, v. 86, p. 913 - 920, 2000.
- MAYER, C; ADLER, L; ARMBRUSTER, W. S; DAFNI, A; EARDLEY, C; HUANG, S. Q; KEVAN, P. G; OLLERTON, J; PACKER, L; SSYMANK, A; STOUT, J. C; POTTS, S. G. Pollination ecology in the 21st century: key questions for future research. **Jornaul of Pollination Ecology**, v. 3, p. :8 – 23, 2011.
- MEMMOTT, J. The structure of plant-pollinator food web. **Ecology Letters**, v. 2, p. 276 – 280, 1999.

MEYER, G. A. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of goldenrod. *Functional Ecology*, v. 12, p. 270 - 279, 1998.

MORELLATO, L. P. C. A pesquisa em fenologia na América do Sul, com ênfase no Brasil, e suas perspectivas atuais, In: Rego, G. M.; Negrelle, L. R. B.; Morelato, L. P. C., **Fenologia Ferramenta para Conservação, Melhoramento e Manejo de Recursos Vegetais Arbóreos**, Embrapa Florestas: Colombo, 2007

NISHIDA R Sequestration of defensive substances from plants by lepidoptera. *Annual Review Entomology*, v. 47, p. 57 - 92, 2002.

PARRA-TABLA, V.; RICO-GRAY, V.; GARBAJAL, M. Effect of defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Plant Ecology*, v.173, p. 153 – 160, 2004.

RAPINI, A, **Sistemática: estudos em Asclepiadoideae (Apocynaceae) da cadeia do espinhaço de Minas Gerais**, Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

SAKAI, S., KATO, M.; INOUE, T. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of *Bornean gingers* (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany*, v. 86, n. 5, p. 646 - 658.

STRAUSS, S. Y.; AGRAWAL, A. A. Ecology and evolution of plant tolerance herbivory. *Tree*, v. 14, n. 5, p. 179 – 185, 1999.

SAUVE, A. M. C.; THÉBAULT, E.; POCOCK, M. J. O.; FONTAINE, C. **How plants connecte pollination and herbivory networks and their contribution to community stability. centre for eolocogy and hydrology**, Crowmarsh Gifford, 2015.

SCHEMSKE, D.W. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology*, v. 62, p. 946 – 954, 1981.

SCHLINDWEIN, C. Are oligolectic bees always the most effective pollinator? In FREITAS, B. M.; PEREIRA, J. Q. P. (eds.) **Solitary bees: Conservation rearing and management for pollination**. Imprensa Universitária, Fortaleza, 2004.

SILVA, C. I. da; ARAÚJO, G.; OLIVEIRA, P. E. A. M. de. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 26, n.4, 2012.

VAN DER PUTTEN, W. H. Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation. *Ecology*, v. 84, p. 2269 – 2280, 2003.

WILLIAMS-LINERA, G.; MEAVE, J. **Patrones fenológicos**. In: GUARIGUATA, M. R.; KATTAN, G. H. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario regional, Costa Rica, 2002.

Capítulo I

O EFEITO DOS MÉTODOS DE COLETA DE DADOS NA AVALIAÇÃO FENOLÓGICA DE PLANTAS

RESUMO

Este estudo analisou os métodos utilizados nas coletas e análises de dados fenológicos, através de um estudo de caso com *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *H. drasticus* (Mart.) Plumel (Apocynaceae) ocorrentes na floresta na ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia. Foram acompanhadas mensalmente (abr2014/mar2015), em 104 indivíduos marcados, as fenofases botão, flor, fruto imaturo e fruto maduro. Três métodos de coleta de dados foram utilizados: qualitativo (presença e ausência), semi-quantitativo e quantitativo. Sincronia e intensidade foram verificadas através de métodos qualitativos e quantitativos. O ritmo similar de floração e frutificação de *H. bracteatus* e *H. drasticus* foi evidenciado através de dados qualitativos a quantitativos, diferindo em sincronia e intensidade, com sobreposição das fases em quase todo o período. Gráficos elaborados a partir de dados quantitativos foram os que melhor expressaram a diferença na oferta de recursos entre as espécies. As análises de sincronia obtidas a partir de dados qualitativos e semi-quantitativos indicaram assincronia e/ou baixa sincronia na floração e frutificação. Apenas através dos dados quantitativos a análise circular apontou sincronia em todas as fases de *H. bracteatus* e nas fases de frutificação de *H. drasticus*. Este estudo mostrou o método quantitativo de coleta e análise de dados como mais eficiente para avaliação de intensidade e sincronia quando a espécie focal possibilita sua utilização.

Palavras-chave: Fenologia Reprodutiva, *Himatanthus*, Intensidade, Sincronia.

ABSTRACT

This study analyzed the methods used in the collection and phenological data analysis through a case study with *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson and *H. drasticus* (Mart.) Plumel (Apocynaceae) occurring in gallery forest, Chapada Diamantina, Bahia. We observed monthly (abr2014 / mar2015) 104 marked individuals. The phenophases were bud, flower, immature fruit and mature fruit. Three data collection methods were used: qualitative (presence or absence), semi-quantitative and quantitative. Synchrony and intensity were verified through qualitative and quantitative methods. The similar rate of flowering and fruiting of *H. bracteatus* and *H. drasticus* evidenced by qualitative data to quantitative, differing in timing and intensity, with overlapping phases throughout most of the period. The graphics from quantitative data were those who best expressed the difference in the availability of resources among species. Synchrony analyzes obtained from qualitative and semi-quantitative data indicated asynchrony and / or low synchrony in flowering and fruiting. Only by the quantitative data the circular analysis pointed to synchrony in all stages of *H. bracteatus* and fruiting phenophases of *H. drasticus*. This study showed the quantitative method of the data collection and analysis as the most efficient method to verify flowering and fruiting intensity and synchrony when the focal species enables its use.

Key words: *Himatanthus*, Intensity, Reproductive phenology, Synchrony.

1. INTRODUÇÃO

A fenologia vegetal é o estudo dos eventos biológicos cíclicos, a partir do monitoramento periódico das fenofases vegetativas e/ou reprodutivas, e sua relação com os fatores bióticos e abióticos (WILLIAMS-LINERA; MEAVE, 2002). Os padrões e comportamentos fenológicos podem variar dentro de uma mesma espécie, especialmente a depender da escala em que são avaliados (indivíduos, populações) e temporalmente (NEWSTROM et al., 1994; ENGEL; MARTINS, 2005).

Para compreender a fenologia tem-se utilizado uma variedade de métodos de coleta, avaliação e análise dos dados fenológicos (FOURNIER, 1974; MORELLATO et al., 2010). A escolha de um ou mais métodos deve levar em consideração sua adequação em relação a espécie estudada, bem como as vantagens que cada um oferece. Além disso, a falta de padronização dos métodos de amostragem e de avaliação dos dados resultam em análises imprecisas, dificultando a interpretação e a comparação dos mesmos (EÇA-NEVES; MORELLATO, 2004).

A coleta de dados utiliza métodos qualitativo, semi-quantitativo e quantitativo (BENCKE; MORELLATO, 2002). O método qualitativo envolve a identificação de presença ou ausência das fenofases nos indivíduos amostrados, enquanto o método quantitativo contabiliza efetivamente a intensidade das fenofases (MORELLATO et al., 1990). Os métodos semi-quantitativos descrevem as mudanças de intensidade dos eventos fenológicos a partir de escalas predefinidas, sem o uso de medidas exatas (FOURNIER, 1974; RIBEIRO; CASTRO, 1986; SCHIARONE et al.; 1990; BULHÃO; FIGUEIREDO, 2002; TOREZAN-SILINGARDI; OLIVEIRA, 2004).

A avaliação de sincronia entre indivíduos e populações no comportamento fenológico se dá com base no dado qualitativo identificando as espécies como sincrônicas ou assincrônicas (JANZEN, 1967; FRANKIE et al., 1974) e em escalas de sincronia como proposto por Bencke; Morellato (2002). Vários métodos matemáticos apresentaram índices de sincronia (PRIMACK, 1980; AUGSPURGER, 1983; MARQUIS, 1988; GORCHOV, 1990; GÓMEZ, 1993; BOLMGREN, 1998; MAHORO, 2002; FREITAS; BOLMGREN, 2008) e através da análise circular o vetor r indica agregação e sincronia na fenofase (MORELLATO et al., 2010).

A maioria dos índices propostos foi baseada em dados qualitativos, como Bencke; Morellato (2002), que elaboraram o índice de atividade, calculando a quantidade (em

percentual) de indivíduos que manifestam cada fenofase no período estudado, e Augspurger (1983), cujo cálculo inclui o tempo total em que a fenofase ocorre, levando em consideração a sobreposição entre cada indivíduo ou população. Mais recentemente, Freitas; Bolmgren (2008) e Morellato et al. (2010) apresentaram métodos de análise de sincronia que podem ser acessados por dados qualitativos e quantitativos e incluem a intensidade da fenofase, o que confere maior acurácia na avaliação da sincronia intra e interespecífica.

Na fenologia reprodutiva, a importância da intensidade e do grau de sincronia da floração e frutificação é relacionada ao seu papel nas interações planta-polinizador e planta-dispersor e nos sistemas de cruzamento das plantas (SAKAI et al., 1999; FREITAS; BOLMGREN, 2008). Nosso objetivo foi avaliar a sincronia e intensidade de floração e frutificação de duas espécies simpátricas de Apocynaceae, *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *Himatanthus drasticus* (Mart.) Plumel, com morfologia floral similar e provavelmente o mesmo agente polinizador, analisando os métodos a partir de dados qualitativos, semi-quantitativos e quantitativos por meio de índices de sincronia que enfatizam a sobreposição e/ou intensidade das fenofases reprodutivas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi desenvolvido na floresta ciliar do rio Lençóis, entre as coordenadas aproximadas de 12° 33'S – 41° 24' W e 12° 32,8' S – 41° 25,5' W, a 500m de altitude, no município de Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia. A floresta ciliar é constituída principalmente por árvores de médio porte, alcançando até 20 metros de altura, em que se destacam as famílias Leguminosae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae e Apocynaceae pela riqueza de espécies (FUNCH et al., 2002). O clima da região é tropical do tipo Aw, com chuvas concentradas no verão (novembro-abril), e um inverno seco, com mínimas de precipitação entre agosto e outubro. A temperatura oscila entre 22 e 25°C ao longo do ano (ALVARES et al., 2013).

2.2 Coleta de dados

O método de trilhas (EÇA-NEVES; MORELLATO,2004) foi utilizado para o monitoramento mensal de 50 indivíduos adultos de *H. bracteatus* e 54 de *H. drasticus* pelo período de um ano (abril de 2014 a março de 2015), quando foram observadas as fenofases reprodutivas: botão (BT), flor aberta (FA), fruto imaturo (FI) e fruto maduro (FM). A coleta de dados se baseou em um método qualitativo, um quantitativo e dois semi-quantitativos. No método qualitativo foi considerada presença ou ausência de cada fenofase nos indivíduos. No método quantitativo, foram contados botões, flores e frutos imaturos e maduros em cada indivíduo marcado. No método semi-quantitativo, a intensidade das fases foi estimada através de escala a intervalos de 25% da copa (FOURNIER, 1974) com cinco categorias (0 a 4). Os dados obtidos em cada método de coleta foram representados em gráficos lineares: (i) gráficos de presença e ausência das fenofases expresso em percentual de indivíduos; (ii) gráficos de percentual de Fournier (SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003); e (iii) gráficos com o número total de botões, flores, frutos imaturos e frutos maduros.

2.3 Análise de dados

Para avaliar a sincronia entre os indivíduos de cada espécie, foram utilizados a partir dos dados qualitativos: (i) o método proposto por Augspurger (1983), cuja sincronia é obtida a partir do total de meses em que um determinado indivíduo apresentou a fenofase, juntamente com um ou mais indivíduos da população; (ii) a metodologia proposta por Bencke; Morellato (2002), que determina o percentual de indivíduos da população manifestando cada fenofase em um intervalo de tempo, classificando a sincronia da população, em cada fenofase, considerando que: percentuais $< 20\%$ correspondem a assincronia; de $20-60\%$ a baixa sincronia; e percentuais $> 60\%$ correspondem a alta sincronia na população; e através de dados qualitativos, quantitativos e semi-quantitativos (% Fournier) foi calculada a sincronia dos eventos fenológicos, através do comprimento do vetor r , utilizando “estatística circular” no software Oriana, versão demonstração, cujos meses do ano foram convertidos em ângulos a intervalos de 30° , com base nas frequências de floração e frutificação mensais em cada ano de estudo.

3. RESULTADOS

O ritmo similar de floração e frutificação de *Himatanthus bracteatus* e *Himatanthus drasticus* é apresentado na Figura 1, diferindo em sincronia (A - B) e intensidade (C - D), com sobreposição das fases em quase todo o período. Os gráficos elaborados a partir de dados quantitativos foram os que melhor expressaram a diferença na oferta de recursos entre as espécies (Figura 1: E - F).

As análises de sincronia obtidas a partir de dados qualitativos e semi-quantitativos indicaram assincronia e/ou baixa sincronia na floração e frutificação das espécies (Tabelas 1, 2 e 3). De acordo com o índice de atividade *H. bracteatus* não apresentou sincronia entre os indivíduos e *H. drasticus* exibiu baixa sincronia (Figura 1, Tabela 1). Utilizando o índice de Augspurger (1983) ambas espécies mostraram baixa sincronia para todas as fenofases (com médias abaixo de 0,5) (Tabela 2). Apenas através dos dados quantitativos a análise circular apontou sincronia em todas as fases de *H. bracteatus* e nas fases de frutificação de *H. drasticus* (com $r > 0,5$) (Tabela 3).

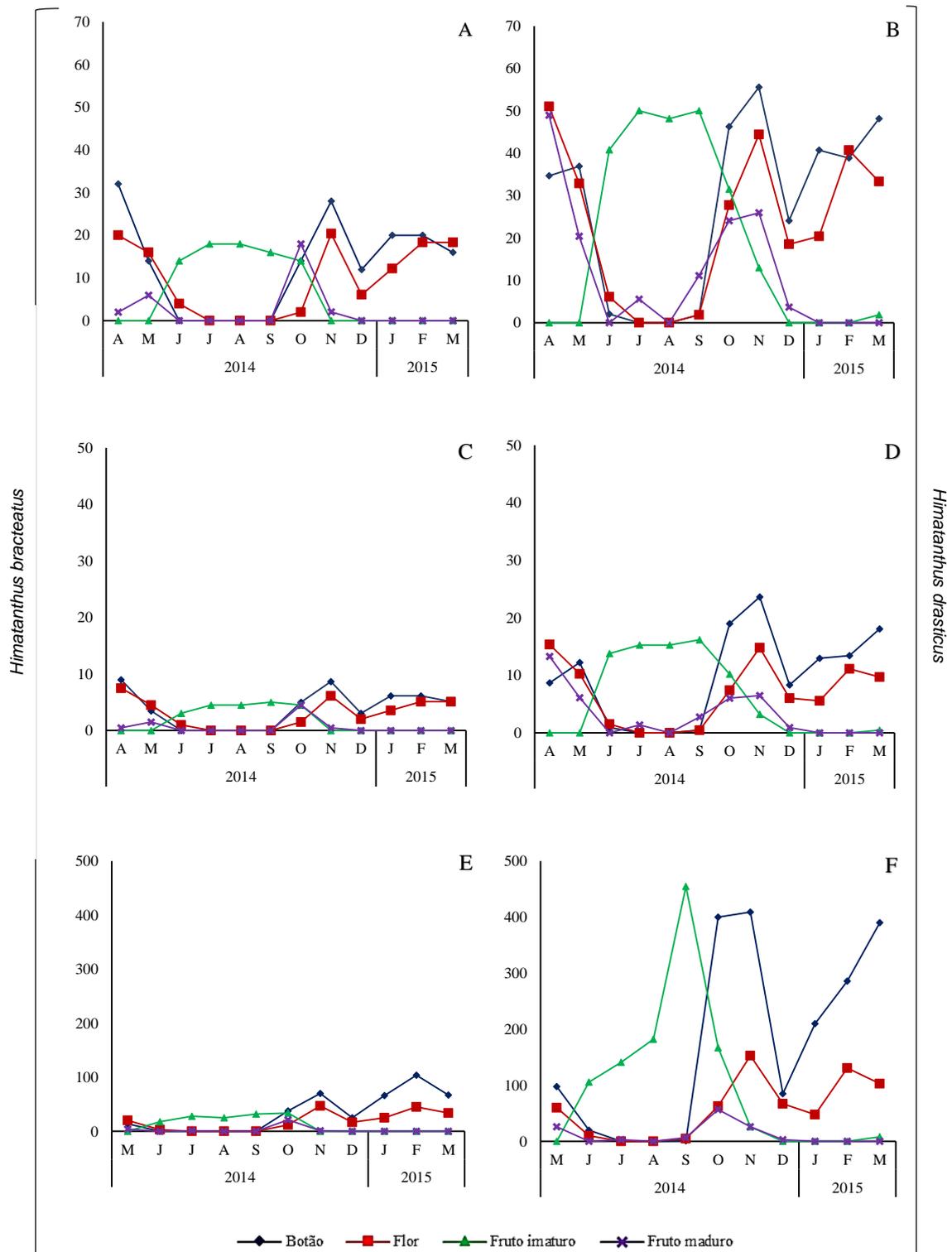


Figura 1: Ritmo fenológico das fenofases botão (br), flor (fl), fruto imaturo (fi) e fruto maduro (fm) de *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *H. drasticus* (Mart.) Plumel entre abril/2014 a março/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia. (A-B): Registro de presença e ausência; (C-D): Percentual de Fournier; (E-F): Número de estruturas reprodutivas.

Tabela 1: Índice de sincronia de Bencke; Morellato (2002) para fases de floração e frutificação de *Himatanthus bracteatus* e *H. drasticus*, entre abril/2014 a março/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, Município de Lençóis, Bahia.

Espécies	Botão	Flor	Fruto imaturo	Fruto maduro
<i>H. bracteatus</i>	6,1 - 32,0	2,0 - 20,4	2,0 - 18,0	2,0 - 18,0
<i>H. drasticus</i>	1,9 - 55,6	1,9 - 51,0	1,9 - 50,0	3,7 - 49,0

Tabela 2: Índice de sincronia de Augspurger (1983) para fases de floração e frutificação de *Himatanthus bracteatus* e *H. drasticus*, entre abril/2014 a março/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, Município de Lençóis, Bahia.

Espécies	Botão	Flor	Fruto imaturo	Fruto maduro
<i>H. bracteatus</i>	0,14	0,08	0,06	0,03
<i>H. drasticus</i>	0,37	0,32	0,32	0,21

Valores $\geq 0,5$ indicam sincronia

Tabela 3: Análise circular para ocorrência de sincronia dos eventos reprodutivos de *Himatanthus bracteatus* e *H. drasticus*, entre abril/2014 a março/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, Município de Lençóis, Bahia.

Espécies	Vetor r	Botão	Flor	Fruto imaturo	Fruto maduro
<i>H. bracteatus</i>	qualitativo	0.435	0.475	0.777	0.459
	semi-quantitativo	0.421	0.446	0.780	0.357
	quantitativo	0.548	0.491	0.695	0.691
<i>H. drasticus</i>	qualitativo	0.404	0.382	0.732	0.037
	semi-quantitativo	0.385	0.365	0.724	0.089
	quantitativo	0.383	0.421	0.774	0.503

$r \geq 0,5$ indica sincronia

4. DISCUSSÃO

Nossos dados mostraram que o método qualitativo exibiu a duração e frequência das fenofases, no entanto, não permitiu visualizar picos de intensidade, que foram evidenciados através dos métodos semi-quantitativo e quantitativo. A depender do objetivo proposto, por exemplo, a investigação da relação com os fatores bióticos, Bencke; Morellato (2002) afirmaram que estes picos possivelmente estão mais associados a tais fatores, visto que a atividade ou abundância de polinizadores e dispersores tem relação direta com a abundância dos recursos, sejam eles flores ou frutos.

A coleta de dados através das classes de Fournier vem sendo o método semi-quantitativo mais utilizado em estudos que visam a análise da intensidade fenológica de espécies arbóreas devido sua acessibilidade e sua proposta de padronização da medida (MALYSZ; ZANIN, 2011; MIRANDA et al., 2011). Algumas adaptações já foram feitas sobre esse método com o intuito de chegar a resultados mais precisos, através de modificações na determinação dos intervalos de classe para avaliação fenológica de indivíduos lenhosos (RIBEIRO; CASTRO 1986; SCHIARONE et al., 1990; TOREZAN-SILINGARDI; OLIVEIRA, 2004). Todas trazem a proporção de indivíduos da população que estava apresentando o evento fenológico estudado.

O método quantitativo vem sendo menos utilizado em espécies lenhosas (LIEBERMAN, 1982; VAN SCHAIK, 1986; BULLOCK; SOLIS-MAGALLANES, 1990; GRIZ; MACHADO, 2001) por não ter fácil aplicabilidade na maioria dos casos, requer maior esforço de campo e tempo de observação quando comparado aos métodos semi-quantitativos e qualitativo. Neste estudo, onde *H. bracteatus* e *H. drasticus* coexistem na vegetação ripária do rio Lençóis, o método quantitativo se mostrou mais adequado pois além de apresentar os mesmos picos de intensidade exibidos através do método semi-quantitativo, mostrou que a produção de flores e frutos é o forte diferencial entre as espécies estudadas.

Nas análises de sincronia, os índices de Bencke; Morellato (2002) e de Augspurger (1983) são acessados somente a partir de dados qualitativos, sendo o primeiro de aplicação mais simples pois apenas é extraído o percentual de indivíduos manifestando determinada fenofase e definidas classes de sincronia em extensos intervalos (assincronia, baixa e alta sincronia), sem o suporte de análise estatística. Enquanto no índice de sincronia de Augspurger (1983), através da análise combinatória incluída nos cálculos, é extraída a média

da quantidade de possibilidades de acontecer um evento de forma análoga no mesmo período, comparando cada indivíduo entre si.

A estatística descritiva para distribuições circulares têm sido muito utilizadas para caracterizar quantitativamente a fenologia de plantas (MORELLATO et al., 2010). Neste estudo, apenas a análise circular nos permitiu utilizar dados quantitativos para avaliar a sincronia das fenofases de *H. bracteatus* e *H. drasticus*, que diferentemente das demais análises a partir de dados qualitativos apontou sincronia em todas as fases reprodutivas de *H. bracteatus* e nas fases de frutificação de *H. drasticus*. Este resultado encontra forte suporte na literatura (POSCHLOD et al., 2010) pois os diásporos de ambas as espécies são anemocóricos sendo, portanto, sincronia e sazonalidade aspectos importantes na eficiência da dispersão destes.

Finalmente, os resultados deste estudo mostram que os dados quantitativos quando comparados aos dados qualitativos e semi-quantitativos revelaram diferença significativa tanto na intensidade quanto na sincronia das fases e que possibilitam maior acurácia na interpretação do comportamento fenológico, sendo por isso a quantificação indicada quando possível.

5. REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M. de; SAPAROVEK, G. Köppen climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711 - 728, 2013.
- AUGSPURGER C. K. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica**, v. 15, p. 257 - 267, 1983.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, P. C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 3, p. 269 - 275, 2002.
- BOLMGREN, K. The use of synchronization measures in studies of plant reproductive phenology. **Oikos**, v. 82, p. 411 - 415, 1998.
- BULHÃO, C. F.; FIGUEIREDO, P. S. Fenologia de espécies arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 361 - 369, 2002.
- BULLOK, S. H.; SOLLIS-MAGALLANES, J. A. Phenology of canopy trees of a tropical forest in Mexico. **Biotropica**, v. 22, p. 22 - 35, 1990.
- EÇA-NEVES, F. F.; MORELLATO, L. P. C. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, p. 99 - 108, 2004.
- ENGEL, V. L.; MARTINS, F. R. Reproductive phenology of Atlantic Forest tree species in Brazil: an eleven-year study. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 16, n. 1, p. 1 - 16, 2005.
- FOURNIER, L. A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, v. 24, p. 422 - 423, 1974.
- FRANKIE, G. W., BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881 - 913, 1974.
- FREITAS, L.; BOLMGREN, K. Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time lengthen and density. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, p. 721 - 724, 2008.
- FUNCH, L. S.; FUNCH, R.; BARROSO, G. M. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 40 - 50, 2002.
- GÓMEZ, J. M. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). **Journal of Ecology**, v. 81, p. 605 - 613, 1993.
- GORCHOV, D. L. Pattern, adaptation, and constraint in fruiting synchrony within vertebrate-dispersal wood plants. **Oikos**, v. 58, p. 169 - 180, 1990.

- GRIZ, L. M. S.; MACHADO, I. C. S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 303 - 321, 2001.
- JANZEN, D. H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**, v. 21, p. 620 - 637, 1967.
- LIBERMAN, R. P. Assessment of social skills. **Schizophrenia Bulletin**, v. 8, p. 62 - 82, 1982.
- MAHORO, S. Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 80, p. 82 - 92, 2002.
- MALYSZ, M.; ZANIN, E. M. Floração, frutificação e biologia floral em *Maytenus muelleri* Schwacke. **Perspectiva**, Erechim, v. 35, n. 129, p. 45 - 52, 2011.
- MARQUIS, R. J. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. **Ecology**, v. 69, p. 1552 - 1565, 1988.
- MIRANDA, L. A. P.; VITÓRIA, A. P.; FUNCH, L. S. Leaf phenology and water potential of five arboreal species in gallery and montane forests in the Chapada Diamantina; Bahia; Brazil. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, p. 143 - 150, 2011.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO FILHO, H. F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 50, p. 163-173, 1990.
- MORELLATO, L. P. C.; ALBERTI, L. F.; HUDSON, I. L. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: KEATLEY, M.; HUDSON, I. L. (Org.). **Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis**. Ed 1.: Springer, 2010.,.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Diversity of long-term flowering patterns. In: MCDADE, L. A. et al. (Eds.). **La selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago: University Chicago, 1994.
- POSCHLOD, P; TACKENBERG, O.; BONN, S. Plant dispersal potential and its relation to species frequency and co-existence. In: van der Maarel, E. (Ed.) **Vegetation Ecology**. Blackwell Publishing, 2005.
- PRIMACK, R. B. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 849 - 862, 1980.
- RIBEIRO, J. F.; CASTRO, L. H. R. Método quantitativo para avaliar características fenológicas em árvores. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 9, n. 1, p. 7 - 11, 1986.
- SAKAI, S.; MOMOSE, K; YOMOTO, T; NAGANITSU, T.; NAGAMASU, H.; HAMID, A. A.; NAKASHIZUDA, T.; INOUE, T. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland diptero carp forest, Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 10, p. 1414 - 1436, 1999.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, p. 299 - 309; 2003.

SCHIARONE, B.; LEONE, A.; MAZZOLENI, S.; SPADA, F. A new method of survey and data analysis in phenology. **Journal of Vegetation Science**, v. 2, p. 27 - 34, 1990.

TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Phenology and reproductive ecology of *Myrcia rostrate* and *M. tomentosa* (Myrtaceae) in central Brazil. **Phyton**, v. 44, p. 23 - 43, 2004.

VAN - SCHAİK, C. P. Phenological changes in a Sumatran rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 2, p. 327 - 347, 1986.

WILLIAMS-LINERA, G.; MEAVE, J. Patrones fenológicos. In: GUARIGUATA, M. R.; KATTAN, G. H. (eds.). **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. Libro Universitario regional, Costa Rica, 2002.

Capítulo II

FENOLOGIA FOLIAR E REPRODUTIVA DE *HIMATANTHUS*
(APOCYNACEAE) EM FLORESTA CILIAR NA CHAPADA
DIAMANTINA: INFLUÊNCIA DOS FATORES ABIÓTICOS,
CARACTERES MORFOFUNCIONAIS, HERBÍVOROS E POLINIZADORES

RESUMO

Avaliamos a adaptação fenológica de *Himatanthus bracteatus* e *H. drasticus* com relação aos fatores abióticos, bióticos e caracteres morfofuncionais. Foram acompanhados mensalmente as fenofases: brotamento e queda foliar (método semi-quantitativo), e botão, flor, fruto imaturo e fruto maduro (método quantitativo), além da sincronia e agregação das fenofases entre as espécies. A herbivoria foi avaliada mensalmente, sendo quantificado o número de folhas predadas e o número de lagartas presentes. Os caracteres morfofuncionais (atributos foliares, potencial hídrico e teor de clorofilas) foram avaliados nos períodos de seca e chuva e a densidade da madeira apenas no período chuvoso. Foram observados: antese, receptividade estigmática, viabilidade polínica, presença de osmóforos e pigmentos que refletem raios UV, autopolinização espontânea, e visitantes florais. Com base nos testes de normalidade, realizou-se regressões múltiplas e correlação de Spearman. Avaliou-se a herbivoria por regressões múltiplas e lineares, e os caracteres morfofuncionais por análise de variância (Tukey). Os dados de densidade da madeira e potencial hídrico explicam o padrão perenifólio das espécies. Em geral, as duas espécies, apresentaram valores de atributos foliares mais elevados no período de ausência da herbivoria. Os eventos reprodutivos foram anuais e longos. A queda foliar foi correlacionada com fruto imaturo e maduro. As condições ambientais foram importantes na abundância de flores, de insetos e, indiretamente, nos níveis de herbivoria. Houve relação da herbivoria com brotamento e folhas maduras. *Pseudosphinx tetrio* foi a espécie predadora. As flores são falenófilas, no entanto não foram observados visitantes florais. Os padrões fenológicos somados a agregação das fenofases configuram características importantes para sustentação das relações de herbivoria e síndrome de polinização evidenciadas.

Palavras-chave: Agregação, Sincronia, *Pseudosphinx tetrio*

ABSTRACT

We evaluate the phenological adaptation of *Himatanthus bracteatus* and *H. drasticus* relative to abiotic, biotic factors and morphofunctional characters. We observed monthly the phenophases: budding and leaf fall (semi-quantitative method), and bud, flower, immature fruit and mature fruit (quantitative method), besides synchrony and aggregation of the phenophases between species. The herbivory was evaluated monthly, and quantified the number of predated and the number of caterpillars present. The morphofunctional characters (leaf traits, water potential and chlorophyll concentration) were evaluated in dry and rainy seasons and the wood density only in the rainy season. They were observed: anthesis, stigmatic receptivity, pollen viability, presence of osmophores and pigments that reflect UV rays, spontaneous autopollination, and floral visitors. Based on normality test was carried out multiple regression and Spearman. The herbivory was evaluated from multiple regressions and lineares, and the morphofunctional characters for analysis of variance (Tukey). The wood density data and water potential explains the pattern of the evergreen to species. In general, the species have higher leaf attribute values in the absence of the herbivory. The reproductive events were annual and extended. Leaf fall was correlated with immature and mature fruit. The environmental conditions There was a relationship of herbivory with budding and mature leaves. *Pseudosphinx tetrio* was the predator species. The flowers are phalenophilic. Floral visitors were not observed visiting flowers. The phenology patterns added with aggregation of phenophases configure important characteristics for hold the herbivory and pollination syndrome evidenced.

Keywords: Aggregation, Synchrony, *Pseudosphinx tetrio*.

1. INTRODUÇÃO

A relação entre os eventos cíclicos das plantas e fatores ambientais, interações bióticas, caracteres morfofuncionais e conservatismo filogenético tem sido amplamente explorada no estudo da fenologia de plantas (STEVENSON et al., 2008; CALLE et al. 2010, DAVIES et al., 2013), fazendo da fenologia uma importante ferramenta que determina a dinâmica de populações, interações entre espécies e a evolução de histórias de vida (CHAMBERS et al., 2013). As plantas são sistemas dinâmicos complexos, que a partir de interações com o ambiente, apresentam importantes estratégias de regulação e sobrevivência podendo resultar em uma complexa rede de respostas, onde elementos instáveis na natureza regulam uma determinada variável em questão (SOUZA et al., 2005).

A influência dos fatores abióticos, próximos, na fenologia de plantas tropicais lenhosas é marcada pela variação temporal da precipitação, temperatura, radiação, insolação e comprimento do dia sobre a sazonalidade das fenofases (MORELLATO et al., 2000; BORCHERT et al., 2002, 2005; ANDERSON et al. 2005; CHAPMAN et al., 2005; CALLE et al., 2010). Sincronia intraespecífica e interespecífica na fenologia pode ocorrer devido a processos endógenos que são geralmente disparados por fatores abióticos, por exemplo, a queda foliar (VAN SCHAICK et al., 1993; MARQUES et al., 2004). O déficit hídrico traz consequências para a planta, provocando em curto e médio prazo o declínio do potencial hídrico, ou ainda pode ser o fator responsável pela queda das folhas (BORCHERT, 1994; RIVERA; BORCHERT, 2001; MEDRANO et al., 2007). A densidade da madeira também é um bom indicador da capacidade de armazenamento de água pela planta, onde árvores com madeira mais densa tendem a ser mais sensíveis ao estresse hídrico, perdendo suas folhas à medida que a disponibilidade de água do solo diminui (BORCHERT, 1994).

Cada espécie possui limites próprios de tolerância às variáveis ambientais, apresentando variações morfofuncionais em função de uma maior eficiência no uso de recursos (COSTA et al., 2008). A avaliação dessas características pode ser considerada uma ferramenta importante para o entendimento da regulação do balanço hídrico, a exemplo da espessura (ESP), suculência (SUC), densidade (DEN) e massa de folha por unidade de área (MFA) e de pigmentos fotossintetizantes (MARQUES et al., 2000; GARNIER et al., 2001; ROSADO, 2006, ROSADO et al., 2013). As clorofilas absorvem a radiação solar, estando ligados a essas variáveis e também fornecendo informações relevantes sobre variações do

estado fisiológico das plantas quanto as estratégias de resposta para fatores de estresse (SIMS; GAMON, 2002).

Interações bióticas são tratadas na literatura fenológica como causas finais da evolução de padrões fenológicos das plantas (LIETH, 1974). A polinização e dispersão, processos que envolvem interações cooperativas entre as espécies, têm papel importante nos padrões de floração e frutificação (SIGRIST; SAZIMA, 2004; RAMIREZ, 2006; VILAS BOAS et al., 2013) e são responsáveis pela reprodução sexuada de grande parte das plantas (BRONSTEIN et al., 2006). A adaptação do período de produção de sementes pode ter relação com a atividade dos polinizadores e dispersores, com o desenvolvimento do fruto e da semente, com o comportamento de predadores de sementes e/ou com necessidades específicas na germinação (JANZEN, 1976). Em sua maioria, essas interações são mediadas por recursos disponibilizados pelas plantas, no qual os custos de produção desses recursos são mitigados pelos benefícios dos serviços prestados pelos animais (HEIL; MCKEY, 2003).

Além desses processos, evitar a herbivoria e predação de sementes tem sido tratado como principal vantagem da sincronia fenológica em habitats tropicais (AUSGSPURGER, 1981, CURRAN; LEIGHTON, 2000). As relações planta-herbívoro são importantes na definição da sazonalidade da produção de folhas, expansão foliar e queda das folhas, visto que a oferta de folhas novas é fundamental para o sistema herbívoro-planta (BASSET, 1991). Exemplo clássico dessas interações trata-se da polinização de várias espécies de Apocynaceae pela borboleta monarca *Danaus plexippus* L., onde a fase de lagarta desta borboleta se alimenta das folhas de *Asclepias* spp. (LUNA; DUMROESE, 2013; USDA 2015) e *Calotropis procera* Aiton (LA PAVA; SEPVEDA, 2012), acumulando glicosídeos cardioativos que perduram na fase adulta tornando a borboleta impalável aos pássaros (RAPINI, 2000). No entanto não existem estudos fenológicos detalhando a influência de múltiplas interações, como herbivoria e polinização, e os caracteres a elas relacionados em um mesmo grupo de plantas.

Avaliar as características fenológicas associadas a dados morfofuncionais como respostas ao déficit hídrico e a herbivoria constituem ponto de partida para o estudo das interações entre esses processos e suas repostas as condições ambientais. Tais estudos permitem verificar como as plantas regulam seu funcionamento perante diferentes condições climáticas (SOUZA et al., 2004; CAMARGO-BORTOLIN et al., 2008).

Neste estudo analisamos a fenologia foliar e reprodutiva de *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *H. drasticus* (Mart.) Plumel (Apocynaceae) espécies perenifólias,

simpátricas, na floresta ciliar da Chapada Diamantina, Bahia (FUNCH et al., 2002), que ocorrem amplamente desde os campos rupestres até os ambientes florestais da região (FLORA DO BRASIL, 2015). Avaliamos o ajustamento entre as fenofases foliares e reprodutivas com relação aos fatores abióticos (precipitação, fotoperíodo, umidade relativa e temperatura), fatores bióticos (polinização e herbivoria) e caracteres morfofuncionais (potencial hídrico, densidade de madeira, atributos foliares e clorofila), a fim de responder as seguintes perguntas: as espécies de *Himatanthus* possuem padrões fenológicos convergentes e agregados? Os eventos fenológicos nas espécies encontram-se relacionados a fatores abióticos e bióticos? As espécies compartilham os mesmos grupos de herbívoros e polinizadores? Os caracteres morfofuncionais das espécies explicam a perenifoliedade foliar?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado em um trecho ($12^{\circ} 33' S - 41^{\circ} 24' W$ e $12^{\circ} 32,8' S - 41^{\circ} 25,5' W$, a 500 m de altitude) da floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia. A floresta é constituída principalmente por árvores de porte médio, com até 20 metros de altura, destacando-se as famílias Leguminosae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae e Apocynaceae entre outras, pela riqueza de espécies que apresentam (FUNCH et al., 2008). O clima da região é tropical do tipo Aw, com inverno seco e verão chuvoso (ALVARES et al., 2013). Os dados climatológicos no período deste estudo mostram uma precipitação mensal entre 4 e 240 mm e temperatura média entre 21 e 35°C ao longo do ano, com uma seca prolongada no ano de 2015. Esses dados foram obtidos através do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), Estação Climatológica de Lençóis (Figura 1), e os dados de fotoperíodo no *Astronomical Applications Department of the U.S. Naval Observatory* (disponível em: http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_OneYear.php) (Figura 1C).

2.2 Fenologia

A fenologia foi acompanhada mensalmente em indivíduos adultos de *H. bracteatus* (n=50) e *H. drasticus* (n=54), sendo avaliadas as fenofases foliares (brotamento e queda foliar) e reprodutivas (botão, flor, fruto imaturo e fruto maduro), durante vinte e um meses (abr/2014 a dez/2015). Para estimar a intensidade das fenofases foi utilizado o método semi-quantitativo de percentual da copa para cada fase foliar (0-100%) e quantitativo para as fases reprodutivas, com o percentual a partir da contagem das flores, botões, frutos imaturos e frutos maduros em cada indivíduo. Utilizamos as classificações de Frankie et al. (1974) para definir os padrões foliares, e Newstrom et al. (1994) para os padrões reprodutivos, através dos critérios de frequência e duração, para o período de estudo.

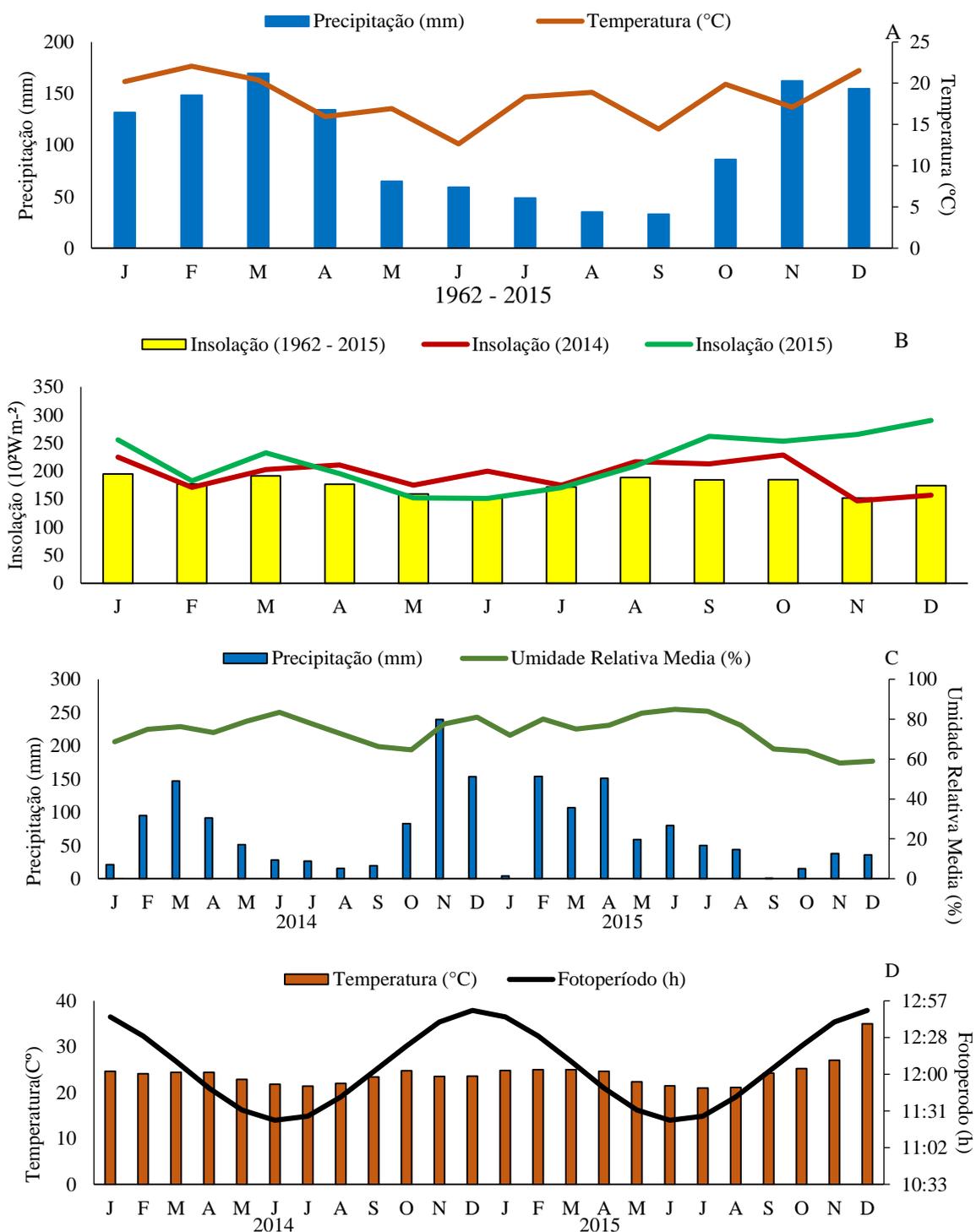


Figura 1. Dados climáticos do município de Lençóis, Chapada Diamantina, Brasil. (A) precipitação pluviométrica e temperatura (dados históricos: 1962 – 2013); (B) insolação (dados históricos, 2014 e 2015); (C) precipitação pluviométrica e umidade relativa média (2014 e 2015); (D) temperatura e fotoperíodo (2014 e 2015). Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia e Astronomical Applications Department of the U.S. Naval Observatory.

2.3 Herbivoria

A avaliação da herbivoria foi realizada mensalmente em oito indivíduos de *H. bracteatus* e nove indivíduos de *H. drasticus*, de maio/2014 a dezembro/2015. Para quantificar a predação foliar, os ramos que apresentavam brotamento em *H. bracteatus* (n=18) e *H. drasticus* (n=28) foram marcados para a construção de ilustrações esquemáticas de cada um deles, nas quais foram registradas e acompanhadas as folhas e brotos existentes, utilizando uma adaptação da metodologia proposta por Reich et al. (1991) para acompanhamento da idade foliar. A cada visita mensal, os esquemas eram atualizados sendo determinado o número de folhas totalmente consumidas pelo herbívoro, bem como o surgimento de novos brotos.

De janeiro a dezembro de 2015, foi adicionada a observação fenológica as fenofases foliares: folha jovem (FJ) e folha madura (FM), a fim de analisar a influência da herbivoria no comportamento fenológico de *H. bracteatus* e *H. drasticus*, identificando a preferência do estágio foliar pelos predadores (lagartas). Durante as observações fenológicas, foi quantificado o número de lagartas por indivíduo e observado em quais folhas essas lagartas eram encontradas (FJ/FM). As lagartas foram coletadas e identificadas por especialista em Lepidopteros da Universidade Federal do Paraná.

2.4 Caracteres morfofuncionais

Os caracteres morfofuncionais avaliados incluíram: atributos foliares, potencial hídrico e teor de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofilas *totais* medidos duas vezes em cada ano de estudo, em meses secos (setembro-outubro) e chuvosos (novembro-dezembro) (LIMA, 2007). A densidade da madeira foi medida no período chuvoso (LIMA, 2007). Para estas avaliações foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie, entre aqueles marcados para o acompanhamento fenológico. Os atributos foliares e o teor de clorofilas foram medidos em folhas da mesma coorte. A amostragem utilizada nas avaliações está de acordo com as recomendações do protocolo Pérez-Harguindeguy et al. (2013) que padroniza medidas de caracteres funcionais de planta.

2.4.1 Atributos foliares

Para estas medidas foram utilizadas dez folhas completamente expandidas dos mesmos indivíduos para os parâmetros posteriores. Em cada folha retirou-se um disco com auxílio de um furador metálico com área conhecida (0,51 cm²). Os discos foram hidratados em água destilada por um período de 24 horas e, em seguida, mediu-se a espessura (ESP) (mm) com paquímetro digital (KINGTOOLS: 0,01mm) e a massa saturada com balança eletrônica (MARTE – AY 220: 0,0001g). Posteriormente os discos foram colocados em estufa de ventilação forçada a 55°C, por 72 horas, para a mensuração da massa seca. A partir destes valores, calculou-se a suculência (SUC) (g.m⁻²) que é o resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca, dividida pela área dos discos utilizados, e a massa da folha por unidade de área (MFA) (g.m⁻²) que corresponde a razão entre massa seca dos discos por sua área. Os valores de densidade (DEN) (mg.mm⁻³) foram obtidos a partir da fórmula: DEN = MFA / ESP conforme Witkowski; Lamont (1991).

2.4.2 Potencial hídrico

O potencial hídrico (Ψ_w) foi determinado com câmara de pressão de Scholander (PMS INSTRUMENT Co – MODELO 1000 – USA) em dois ramos de cada indivíduo amostrado. Os ramos coletados foram acondicionados em sacos plásticos fechados logo após o corte, e armazenados em caixa térmica contendo gelo para minimizar as perdas de água. As medidas foram feitas antes do amanhecer Ψ_{AM} (entre 4:00 e 5:00 h), para avaliar o valor máximo do potencial no início do dia, e depois do meio dia Ψ_{MD} (entre 12:30 e 13:30 h), para avaliar o menor potencial diário. A amplitude diária do potencial hídrico ($\Delta\Psi$) foi calculada ($\Delta\Psi = \Psi_{AM} - \Psi_{MD}$) (LEMOS FILHO; MENDONÇA FILHO, 2000).

2.4.3 Teor de clorofilas

A quantificação dos teores dos pigmentos clorofila *a*, clorofila *b* e clorofilas totais, foi feita por método indireto, utilizando-se um clorofilômetro digital (CLOROFILOG FALKER -0,1 ICF). As medidas foram tomadas no terço mediano do limbo em três folhas completamente expandidas e expostas ao sol de cinco indivíduos de cada espécie, nos

períodos secos e chuvosos. Os resultados foram expressos em ICF (Índice de Clorofila Falker).

2.4.4 Densidade básica da madeira

Foram coletados 4 segmentos de 5cm de altura x 3cm de diâmetro de 6 indivíduos de cada espécie, em indivíduos não marcados para o acompanhamento fenológico. Os segmentos foram saturados em água destilada por um período de 72h. Para medida do volume (V), de cada peça foi retirado o excesso de água com um pano úmido, sendo então mergulhada completamente em um recipiente colocado sobre uma balança eletrônica suspensa por uma agulha para que a amostra não tocasse o recipiente. Segundo o princípio de Arquimedes, o peso da água deslocada é igual ao volume da amostra. Como a densidade da água em condições laboratoriais é igual a 1000kg/m³, valores em gramas na balança foram convertidos para cm³. As peças retiradas da água foram secas levemente, e pesadas para a obtenção da massa saturada (Msat). Posteriormente, as amostras foram colocadas em uma estufa a temperatura de 55° por cinco dias e pesadas em balança de precisão. Para garantir que não houve ganho de peso, foram levadas novamente a estufa e pesadas em intervalos de quatro horas, obtendo-se a massa seca (MS). A densidade básica da madeira (D) foi determinada pela equação: $D = MS / V$ (ILIC et al., 2000).

A quantidade de água saturada (QAsat) representa o potencial de água suportada pela madeira e conseqüentemente uma medida de capacidade de armazenamento de água da madeira. Este parâmetro foi determinado utilizando-se a equação $QAsat = (Msat - MS) / MS$ (TRUGILHO et al., 1990).

2.5 Biologia Floral

No estudo de biologia floral foi observado o horário de início e duração da antese, receptividade estigmática, viabilidade polínica, presença de osmóforos, pigmentos que refletem raios UV e autopolinização espontânea.

A receptividade estigmática foi avaliada em campo, em 13 flores de *H. bracteatus* e 22 flores de *H. drasticus*. Os botões foram ensacados na pré-antese e desensacados ao final da antese, e os estigmas imersos em peróxido de hidrogênio (H₂O₂) (DAFNI et al., 2005). Os dados foram coletados para *H. bracteatus* de março a outubro/2015, e para *H. drasticus* de

janeiro a maio/2015, de acordo com a disponibilidade de flores em pré-antese e acessíveis para a realização dos testes, algumas vezes não encontradas nos indivíduos marcados para acompanhamento fenológico.

Para análise da viabilidade polínica, obteve-se 12 amostras para *H. bracteatus* e 20 amostras para *H. drasticus*. Os grãos de pólen coletados, também após a antese, foram colocados em eppendorfs e mantidos em caixa de isopor com uma lâmina d'água na parte inferior para manter o potencial de umidade relativa, por um período máximo de 24 horas, para posterior montagem de lâminas e contagem dos grãos corados (em laboratório) com auxílio de estereomicroscópio. A viabilidade foi determinada através do teste de azul de anilina em lactofenol (KEARNS; INOUYE, 1993), considerando viáveis os grãos de pólen de coloração azul e não viáveis os pálidos ou esbranquiçados. A taxa de viabilidade foi determinada em 100 grãos de pólen para cada amostra e expressa em porcentagem.

A presença de pigmentos que refletem raios ultra-violeta foi feita em cinco flores de cada espécie, coletadas e expostas a uma atmosfera de hidróxido de amônio (5%) durante cinco minutos (SCOGIN et al., 1977). E a presença de osmóforos (glândulas produtoras de odor) foi investigada submergindo cinco flores de cada espécie em solução de vermelho neutro (1%) durante 10 minutos (DAFNI et al., 2005).

Autopolinização espontânea foi testada nos botões em pré-antese, sendo ensacados e acompanhados 73 botões de *H. bracteatus* e 92 botões de *H. drasticus* durante o período de março a maio/2015 para observação do desenvolvimento de frutos.

Visitantes florais foram investigados a partir de observações focais em campo realizadas no curso da floração das espécies em cinco períodos distintos (março, abril, maio e novembro de 2015), totalizando 24 horas de observação para *H. bracteatus* e 33 horas para *H. drasticus*, objetivando-se registrar: horário, duração, frequência das visitas e comportamento de forrageio do animal.

2.6 Análises dos Dados

A sazonalidade dos eventos fenológicos foi avaliada com base em análises circulares realizadas no software Oriana 4.02, versão demonstração (KOVACH COMPUTING SERVICES; disponível em <http://www.kovcomp.co.uk>), onde o comprimento do vetor r indica agregação (sincronia) dos dados quando o seu valor for maior que 0,5; a data média aponta para o período de maior concentração dos dados (período mais provável de encontrar a

espécie manifestando a fenofase em questão); e o teste de Rayleigh informa se os dados apresentam distribuição uniforme (MORELLATO et al., 2010). Como a estatística circular só pode ser feita em ciclos de 12 meses, estas análises foram realizadas dentro do período de abril/2014 a março/ 2015, a fim de avaliar a sincronia para as fenofases reprodutivas, conforme descrito no capítulo 1 desta dissertação.

A agregação dos eventos fenológicos entre as espécies foi avaliada para o período de janeiro a dezembro de 2015 a partir do índice de sobreposição de Schoener (SCHOENER, 1970). O índice compara os dados par-a-par, chegando a médias que variam de zero a um, de modo que valores $> 0,5$ indicam sobreposição.

A normalidade da distribuição dos dados fenológicos foi testada com base no teste de Shapiro e Wilk (ZAR, 1996), em que as fenofases vegetativas apresentaram distribuição normal e as reprodutivas apresentaram distribuição não-normal.

Diante deste resultado, foi feito teste de regressão múltipla para analisar a relação entre as fenofases vegetativas e as variáveis ambientais (precipitação total, temperatura média, umidade relativa, fotoperíodo e insolação), e correlação de Spearman para avaliar a relação destas últimas com as fenofases reprodutivas, bem como para avaliar a relação entre as fenofases (foliares \times reprodutivas). Queda foliar, brotamento, botão, flor, fruto imaturo e fruto maduro foram testados para o total de 21 meses de observação, enquanto que folha jovem e folha madura foram testadas para os 12 últimos meses. Regressões múltiplas também foram utilizadas para avaliar se a predação nas espécies de *Himatanthus* teve relação com algum fator abiótico. Para avaliar se a quantidade de herbívoros influenciou a fenologia foliar das espécies, foram utilizadas regressões lineares entre o número de lagartas/mês e cada fenofase foliar. A variável temperatura foi excluída das análises por ter apresentado correlação com as variáveis umidade ($r=-0,6808$) e fotoperíodo ($r=0,7754$), com $p<0,05$. As regressões e correlações foram realizadas no software livre R, versão 3.2.3 para Windows (R CORE TEAM, 2014).

Os dados de potencial hídrico, atributos foliares e pigmentos foliares foram submetidos à análise de variância (ANOVA), sendo cada amostragem considerada como um tratamento. As médias foram comparadas pelo teste de Tukey, $p<0,05$, usando software livre Assistat 7.7 beta (ZAR, 2010; SILVA; AZEVEDO, 2009). A fim de comparar cada população entre os períodos de avaliação, uma vez que se tratavam dos mesmos indivíduos sendo avaliados ao longo do tempo, o teste Tukey comparou as médias de todos os períodos entre si (ZAR, 1999).

3. RESULTADOS

3.1 Fenologia

Himatanthus bracteatus e *H. drasticus* apresentaram queda foliar e brotamento contínuos, em baixa intensidade, durante todo o período de estudo (Figura 2: A - B). A copa não sofreu em nenhum momento redução acentuada de folhas maduras e folhas jovens, sustentando o padrão perenifólio (Figura 2: C - D). Os eventos reprodutivos em ambas as espécies foram anuais, com longa duração. A floração se estendeu de setembro a junho, com maior produção de botões e flores no período chuvoso. A frutificação de *H. bracteatus* se estendeu de abril a novembro, com maior produção de frutos imaturos entre junho e outubro e frutos maduros em outubro de 2014 (Figura 2: G). A frutificação de *H. drasticus* durou quase todo o ano, com maior quantidade de frutos imaturos entre junho e setembro e de frutos maduros em outubro de 2014 (Figura 2: H).

O índice de Shoener mostrou sobreposição em todas as fenofases foliares e reprodutivas (Tabela 1). Em geral, as espécies responderam as variáveis ambientais analisadas, principalmente a fase de folhas maduras e flor com precipitação e fotoperíodo, botão com fotoperíodo, e fruto maduro correlacionado negativamente a umidade (Tabelas 2 e 3). Entre as fenofases, *H. bracteatus* apresentou correlação positiva da queda foliar com fruto imaturo ($r=0,7861$) e com fruto maduro ($r=0,5068$); e correlação negativa entre brotamento e folha madura ($r=-0,9186$), com $p<0,05$. *H. drasticus* também apresentou correlação positiva da queda foliar com fruto imaturo ($r=0,7418$), e correlação negativa entre brotamento e folha madura ($r=-0,7858$), como também teve uma correlação negativa da queda foliar com flor aberta ($r=-0,5427$), com $p<0,05$.

3.2 Herbivoria

Foram identificadas como predadoras das espécies estudadas, lagartas das mariposas *Pseudosphinx tetrio* (Sphingidae) (Figura 4: D). A maior frequência de plantas predadas ocorreu no período de novembro a fevereiro, com maior intensidade no mês de janeiro, sendo *H. drasticus* a espécie mais predada (Figura 2: A - B). Em ambas as espécies, a contagem das lagartas confirmou esse padrão com a maior concentração de atividade herbívora nos meses

de janeiro e fevereiro. Em *H. drasticus*, verificou-se maior intensidade de predação especialmente nas folhas maduras (Figura 2: E - F). A regressão múltipla entre o número de folhas predadas e as variáveis ambientais mostrou relação para ambas as espécies da predação com fotoperíodo, e com precipitação apenas para *H. drasticus* (Tabela 4). A regressão linear evidenciou em ambas as espécies relação entre o número de herbívoros e as fenofases brotamento e folha madura, além de folha jovem para *H. bracteatus* (Tabela 5).

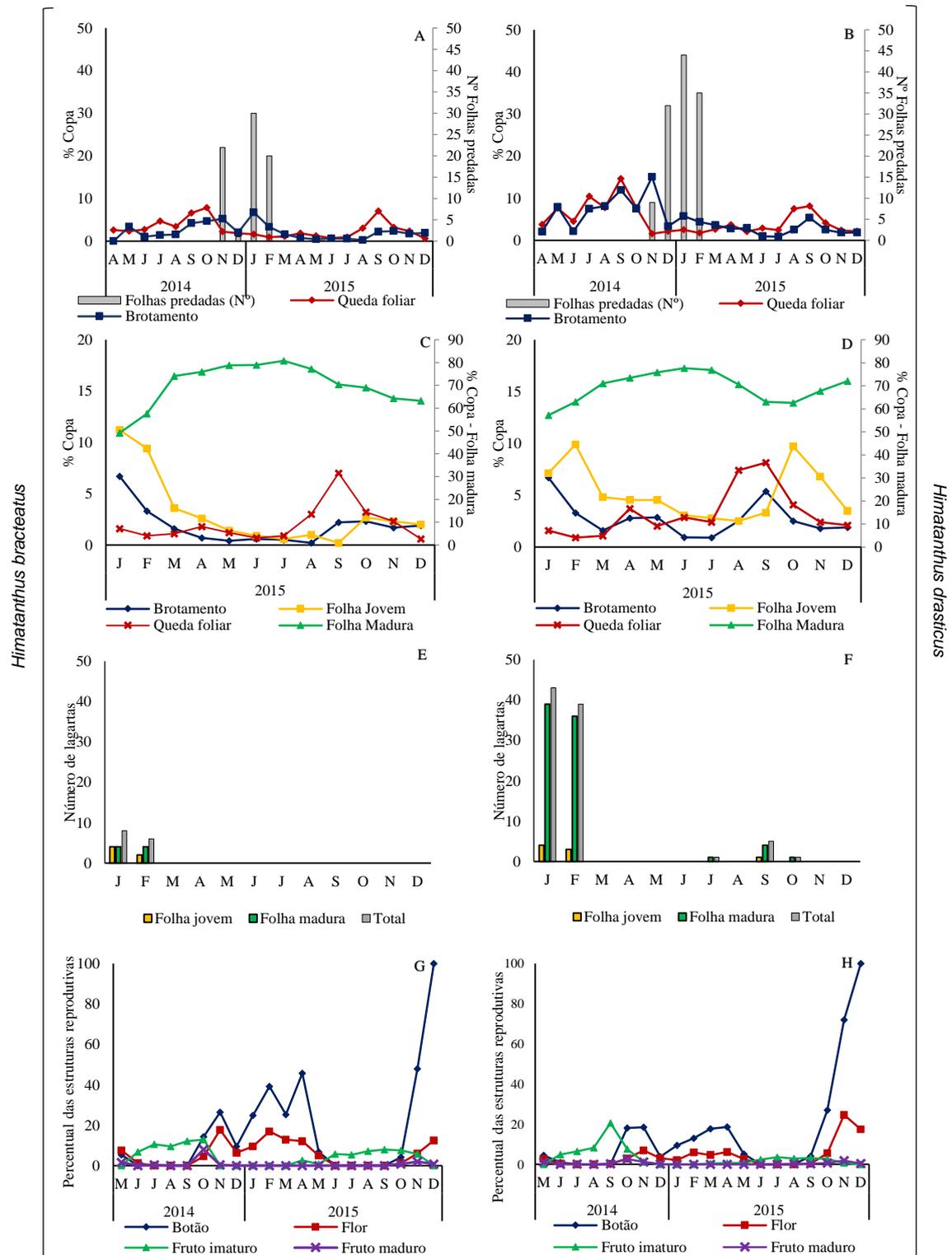


Figura 2: Ritmo fenológico de *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson e *H. drasticus* (Mart.) Plumel e padrão de atividade herbívora de *Pseudosphinx tetrio* L., na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia. (A-B): Percentual de copa de brotamento e queda foliar e número de folhas predadas no período de abril/2014 a dezembro/2015; (C-D): Percentual de copa de brotamento, folha jovem, folha madura e queda no período de janeiro a dezembro/2015; (E-F): Total de lagartas e número de lagartas em folhas jovens e maduras no período de janeiro a dezembro/2015; (G-H): Percentual do número de botões (bt), flores (fl), frutos imaturos (fi) e frutos maduros (fm) registrados no período de março/2014 a dezembro/2015.

Tabela 1: Índice de agregação das fenofases vegetativas e reprodutivas entre as espécies de *H. bracteatus* e *H. drasticus* no período de janeiro a dezembro/2015 (folha jovem e folha madura) e de abril/2014 a dez/2015 (queda, brotamento, botão, flor, fruto imaturo e fruto maduro), na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia.

<i>H. drasticus</i> X <i>H. bracteatus</i>	Queda	Brotamento	Folha jovem	Folha madura	Botão	Flor	Fruto imaturo	Fruto Maduro
	0.89	0.85	0.85	0.97	0.77	0.74	0.76	0.65

Valores $\geq 0,50$ indicam agregação

Tabela 2: Resultados do teste de regressão múltipla para *H. bracteatus* e *H. drasticus* entre os fatores abióticos e as fenofases vegetativas: queda foliar e brotamento, no período de abril/2014 a dezembro/2015, e das fenofases: folha jovem e folha madura, no período de janeiro a dezembro/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia.

Período	Fenofases	Espécies	Precipitação			Umidade			Insolação			Fotoperíodo		
			F	p	GL	F	p	GL	F	p	GL	F	p	GL
abr/2014 a dez/2015	queda	<i>H. bracteatus</i>	0.6514	0.4314	1	3.9369	0.0647	1	4.4854	0.0502	1	0.2637	0.6146	1
		<i>H. drasticus</i>	0.3896	0.5413	1	1.2927	0.2723	1	1.9621	0.1804	1	2.0974	0.1669	1
	brotamento	<i>H. bracteatus</i>	20.3463	0.0004	1	2.1413	0.1627	1	0.5092	0.4858	1	10.3012	0.0055	1
		<i>H. drasticus</i>	3.0171	0.1016	1	0.1405	0.7127	1	0.2498	0.6240	1	1.2843	0.2738	1
jan a dez/2015	folha jovem	<i>H. bracteatus</i>	23.9422	0.0018	1	1.8446	1.8446	1	0.5268	0.4915	1	8.6454	0.0217	1
		<i>H. drasticus</i>	2.2588	0.1766	1	2.8891	0.1330	1	0.5408	0.4860	1	1.5024	0.2599	1
	folha madura	<i>H. bracteatus</i>	16.7452	0.0046	1	27.1484	0.0012	1	0.6184	0.4574	1	30.6534	0.0009	1
		<i>H. drasticus</i>	5.8133	0.0467	1	26.2580	0.0014	1	10.4436	0.0144	1	20.6713	0.0026	1

Nível de significância (p<0,05)

Tabela 3: Resultados do teste de correlação para *H. bracteatus* e *H. drasticus* entre os fatores abióticos e as fenofases reprodutivas (botão, flor aberta, fruto imaturo e fruto maduro), no período de março/2014 a dezembro/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia.

Espécies	Fenofases	Fatores abióticos				
		precipitação	Temperatura	Umidade	Insolação	fotoperíodo
<i>H. bracteatus</i>	botão	rs= 0.269	rs= 0.8708	rs= -0.4761	rs= 0.403	rs= 0.6265
		t= 1.1517	t= 7.304	t= -2.2324	t= 1.8157	t= 3.3146
		p= 0.2653	p= < 0.0001	p= 0.0393	p= 0.0870	p= 0.0041
	flor	rs= 0.5066	rs= -0.2458	rs= -0.2458	rs= 0.3131	rs= 0.6346
t= 2.4227		t= -1.0456	t= -1.0456	t= 1.3591	t= 3.3856	
p= 0.0268		p= 0.3103	p= 0.3103	p= 0.1918	p= 0.0035	
fruto imaturo	rs= -0.43	rs= -0.4599	rs= -0.1885	rs= -0.1671	rs= -0.3561	
	t= -1.9635	t= -2.1355	t= -0.7916	t= -0.6988	t= -1.5713	
	p= 0.0661	p= 0.0475	p= 0.4395	p= 0.4941	p= 0.1344	
fruto maduro	rs= -0.0566	rs= 0.1615	rs= -0.4853	rs= 0.094	rs= 0.3131	
	t= -0.2336	t= 0.6746	t= -2.2887	t= 0.3895	t= 1.3594	
	p= 0.8181	p= 0.509	p= 0.0351	p= 0.7017	p= 0.1917	
<i>H. drasticus</i>	botão	rs= 0.269	rs= 0.8708	rs= -0.4761	rs= 0.403	rs= 0.6265
		t= 1.1517	t= 7.304	t= -2.2324	t= 1.8157	t= 3.3146
		p= 0.2653	p= < 0.0001	p= 0.0393	p= 0.087	p= 0.0041
	flor	rs= 0.5066	rs= 0.8071	rs= -0.2458	rs= -0.1885	rs= -0.4853
t= 2.4227		t= 5.6354	t= -1.0456	t= -0.7916	t= -2.2887	
p= 0.0268		p= < 0.0001	p= 0.3103	p= 0.4395	p= 0.0351	
fruto imaturo	rs= -0.43	rs= -0.4599	rs= -0.1885	rs= -0.1671	rs= -0.3561	
	t= -1.9635	t= -2.1355	t= -0.7916	t= -0.6988	t= -1.5713	
	p= 0.0661	p= 0.0475	p= 0.4395	p= 0.4941	p= 0.1344	
fruto maduro	rs= -0.0566	rs= 0.1615	rs= -0.4853	rs= 0.094	rs= 0.3131	
	t= -0.2336	t= 0.6746	t= -2.2887	t= 0.3895	t= 1.3594	
	p= 0.8181	p= 0.509	p= 0.0351	p= 0.7017	p= 0.1917	

Nível de significância (p<0,05).

Tabela 4: Resultados do teste de regressão múltipla entre as folhas predadas em *H. bracteatus* e *H. drasticus* e fatores abióticos no período de abril/2014 a dezembro/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia.

Espécie	Precipitação			Umidade			Insolação			Fotoperíodo		
	F	p	GL	F	p	GL	F	p	GL	F	p	GL
<i>H. bracteatus</i>	1.8596	0.1905	1	0.2330	0.6355	1	0.5828	0.4557	1	8.4406	0.0099	1
<i>H. drasticus</i>	7.3585	0.0148	1	0.3086	0.5858	1	0.0001	0.9916	1	7.1576	0.0160	1

Nível de significância (p<0,05).

Tabela 5: Resultados do teste de regressão linear simples entre o número de lagartas observadas em *H. bracteatus* e *H. drasticus* e as fenofases foliares no período de janeiro a dezembro/2015, na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia.

Espécie	Brotamento			Folha Jovem			Folha Madura			Queda Foliar		
	F	p	GL	F	p	GL	F	p	GL	F	p	GL
<i>H. bracteatus</i>	27.1200	0.0004	1	78.1170	5E-06	1	18.6650	0.0015	1	0.1458	0.7106	1
<i>H. drasticus</i>	7.1379	0.0234	1	4.3839	0.0627	1	0.0627	0.0178	1	0.9071	0.3633	1

Nível de significância ($p < 0,05$).

3.3 Caracteres morfofuncionais

Os valores do potencial hídrico não variaram entre as duas espécies no período de estudo, exceto na medida tomada na seca (setembro/2015), em que *H. drasticus* mostrou valores mais negativos que *H. bracteatus* no Ψ_{MD} . Em *H. bracteatus* houve diferença entre os anos de avaliação apenas no Ψ_{AM} . Em *H. drasticus* houve diferença entre os anos de avaliação apenas no período seco (setembro) na medida ao amanhecer e ao meio dia. O $\Delta\psi$ foi semelhante em todos os períodos para *H. bracteatus*, diferente de *H. drasticus* que apresentou um maior $\Delta\psi$ no período de setembro de 2014 (Tabela 6).

Tabela 6: Média e desvio padrão (\pm) para os valores do potencial hídrico (MPa) ao amanhecer (Ψ_{AM}) e depois do meio dia (Ψ_{MD}) e amplitude da variação do potencial hídrico ($\Delta\psi$) de *H. bracteatus* e *H. drasticus* na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia. Letras minúsculas na linha comparam as médias da espécie nas avaliações.

Espécie	2014		2015	
	Setembro	Novembro	Setembro	Novembro
	Ψ_{AM}			
<i>H. bracteatus</i>	-0.37 bA \pm 0.08	-0.37 bA \pm 0.13	-0.25 aA \pm 0.05	-0.22 aA \pm 0.05
<i>H. drasticus</i>	-0.36 bA \pm 0.19	-0.30 aA \pm 0.12	-0.25 aA \pm 0.04	-0.21 aA \pm 0.04
	Ψ_{MD}			
<i>H. bracteatus</i>	-0.54 aA \pm 0.13	-0.54 aA \pm 0.15	-0.50 aA \pm 0.05	-0.43 aA \pm 0.06
<i>H. drasticus</i>	-0.48 aA \pm 0.19	-0.47 aA \pm 0.11	-0.73 bB \pm 0.14	-0.38 aA \pm 0.07
	$\Delta\psi$			
<i>H. bracteatus</i>	0.17 aA \pm 0.15	0.18 aA \pm 0.13	0.25 aB \pm 0.08	0.22 aA \pm 0.09
<i>H. drasticus</i>	0.12 bA \pm 0.10	0.18 bA \pm 0.13	0.47 aA \pm 0.14	0.16 bA \pm 0.05

Letras maiúsculas na coluna comparam as médias entre as espécies na mesma avaliação. Médias seguidas da mesma letra não diferiram entre si com $p < 0,05$.

As espécies mostraram baixa densidade de madeira com valores de $0,39 \text{ g/cm}^3$ (*H. bracteatus*) e $0,36 \text{ g/cm}^3$ (*H. drasticus*). A quantidade de água na madeira saturada foi de 137,94% (*H. bracteatus*) e 140,66% (*H. drasticus*). A análise estatística não mostrou diferença entre as espécies.

Em geral, houve variação nos valores dos atributos foliares entre as duas espécies ao longo do estudo. Comparando os períodos de avaliação, verificou-se que em 2014, ano com maior regularidade nas chuvas, ocorreu menor variação nos caracteres foliares, exceto DEN em *H. drasticus*, ESP em *H. bracteatus* e MFA em ambas. A espécie *H. drasticus*, mostrou maior variação nos caracteres (ESP, MFA e DEN) em 2015. Os valores de SUC não mostraram diferença significativa ao longo do estudo. Nossos registros mostraram variação sazonal nos teores de clorofila de *H. bracteatus*, com maiores valores em setembro/2014, diferente do que foi observado em *H. drasticus*, cujos teores de clorofila se mantiveram praticamente sem alterações (Tabela 7).

Tabela 7: Valores médios e desvio padrão (\pm) de caracteres e pigmentos foliares de *H. bracteatus* e *H. drasticus*, na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia. Suculência foliar (SUC), Massa de Folha por unidade de Área (MFA), Espessura (ESP), Densidade Foliar (DEN), Clorofila a (Ca), Clorofila b (Cb) e Clorofila total (CT).

Espécie	2014		2015	
	Setembro	Novembro	Setembro	Novembro
ESP (mm)				
<i>H. bracteatus</i>	0.240 cB \pm 0.093	0.358 bA \pm 0.007	0.446 aA \pm 0.053	0.362 bB \pm 0.040
<i>H. drasticus</i>	0.345 bA \pm 0.105	0.343 bA \pm 0.021	0.288 cB \pm 0.046	0.393 aA \pm 0.045
SUC (g.cm²)				
<i>H. bracteatus</i>	0.053 aB \pm 0.007	0.066 aA \pm 0.007	0.061 aA \pm 0.003	0.048 aA \pm 0.004
<i>H. drasticus</i>	0.056 aA \pm 0.007	0.056 aA \pm 0.002	0.047 bB \pm 0.002	0.051 bA \pm 0.006
MFA (g.cm²)				
<i>H. bracteatus</i>	0.016 cB \pm 0.005	0.018 bA \pm 0.002	0.028 aA \pm 0.004	0.024 aA \pm 0.004
<i>H. drasticus</i>	0.027 aA \pm 0.008	0.016 bA \pm 0.002	0.015 bB \pm 0.002	0.023 aA \pm 0.008
DEN (mg.mm⁻²)				
<i>H. bracteatus</i>	0.070 aB \pm 0.014	0.050 aA \pm 0.012	0.061 aA \pm 0.006	0.067 aA \pm 0.007
<i>H. drasticus</i>	0.079 aA \pm 0.007	0.047 cA \pm 0.005	0.048 cB \pm 0.007	0.059 bA \pm 0.015
Ca(ICM)				
<i>H. bracteatus</i>	41.75 aA \pm 1.98	39.27 bA \pm 3.60	34.85 cB \pm 3.50	38.57 bA \pm 2.08
<i>H. drasticus</i>	38.88 aB \pm 2.57	38.79 aA \pm 3.20	38.17 aA \pm 2.63	34.85 bB \pm 4.36
Cb(ICM)				
<i>H. bracteatus</i>	23.57 aA \pm 6.12	16.83 bA \pm 5.62	12.92 bA \pm 6.00	16.22 bA \pm 3.21
<i>H. drasticus</i>	14.04 aB \pm 3.51	14.89 aA \pm 4.22	15.33 aA \pm 4.53	12.18 aB \pm 4.78
CT(ICM)				
<i>H. bracteatus</i>	65.32 aA \pm 8.03	56.10 bA \pm 8.96	47.70 cA \pm 9.27	54.79 bA \pm 5.07
<i>H. drasticus</i>	52.92 aB \pm 5.95	53.68 aA \pm 7.18	53.49 aA \pm 7.08	47.03 aB \pm 8.98

Letras minúsculas na linha comparam as médias dentro da espécie nas avaliações. Letras maiúsculas na coluna comparam as médias entre as espécies na mesma avaliação. Médias seguida da mesma letra não diferiram entre si com $p < 0,05$.

3.4 Biologia floral

Nas espécies estudadas, a antese das flores iniciou por volta das 14hs30min (*H. bracteatus*, Figura 3: A - B) e 14hs (*H. drasticus*, Figura 4: A), concluindo com as flores abertas às 18h30min (*H. bracteatus*, Figura 3: C - F) e as 18hs (*H. drasticus*, Figura 4: B - C). As flores duraram 24hs e apresentaram odor adocicado e estigmas receptivos a partir da conclusão da antese. As duas espécies exibiram altas taxas (90 a 100%) de viabilidade polínica (Figura 3: I; Figura 4: G - H), presença de pigmentos que refletem raios ultra-violeta (Figura 3: G; Figura 4: E) e osmóforos (Figura 3: H; Figura 4: F). As espécies são apresentadas mecanismos de autopolinização espontânea.

As duas espécies de *Himatanthus* estudadas produzem diariamente de 0–15 flores por indivíduo em *H. bracteatus* e de 0–58 em *H. drasticus*. As flores são brancas (Figura 3: A – F; Figura 4: A - C), bissexuais, pentâmeras, gamopétalas com tubo estreito, em geral de 18-20mm de comprimento em *H. bracteatus* e 8-19 mm em *H. drasticus*, com os lobos das pétalas formando uma plataforma de pouso, caracterizando a flor como hipocrateriforme. O androceu com 5 estames epipétalos, apresenta anteras formando um cone acima do estigma, típico de Apocynaceae. O ovário é bicarpelar, súpero, esverdeado, com estilete curto e estigma posicionado abaixo do “cone” formado pelas anteras. Nectários não foram vistos. Estas características, somadas a atividade floral noturna, presença de osmóforos e odor adocicado, enquadram as espécies na síndrome de falenofilia.

Durante as observações de visitantes, foi visto um grande número de mariposas sobrevoando a copa das árvores, para as duas espécies. No entanto, não foi registrada qualquer visita às flores no período de estudo.

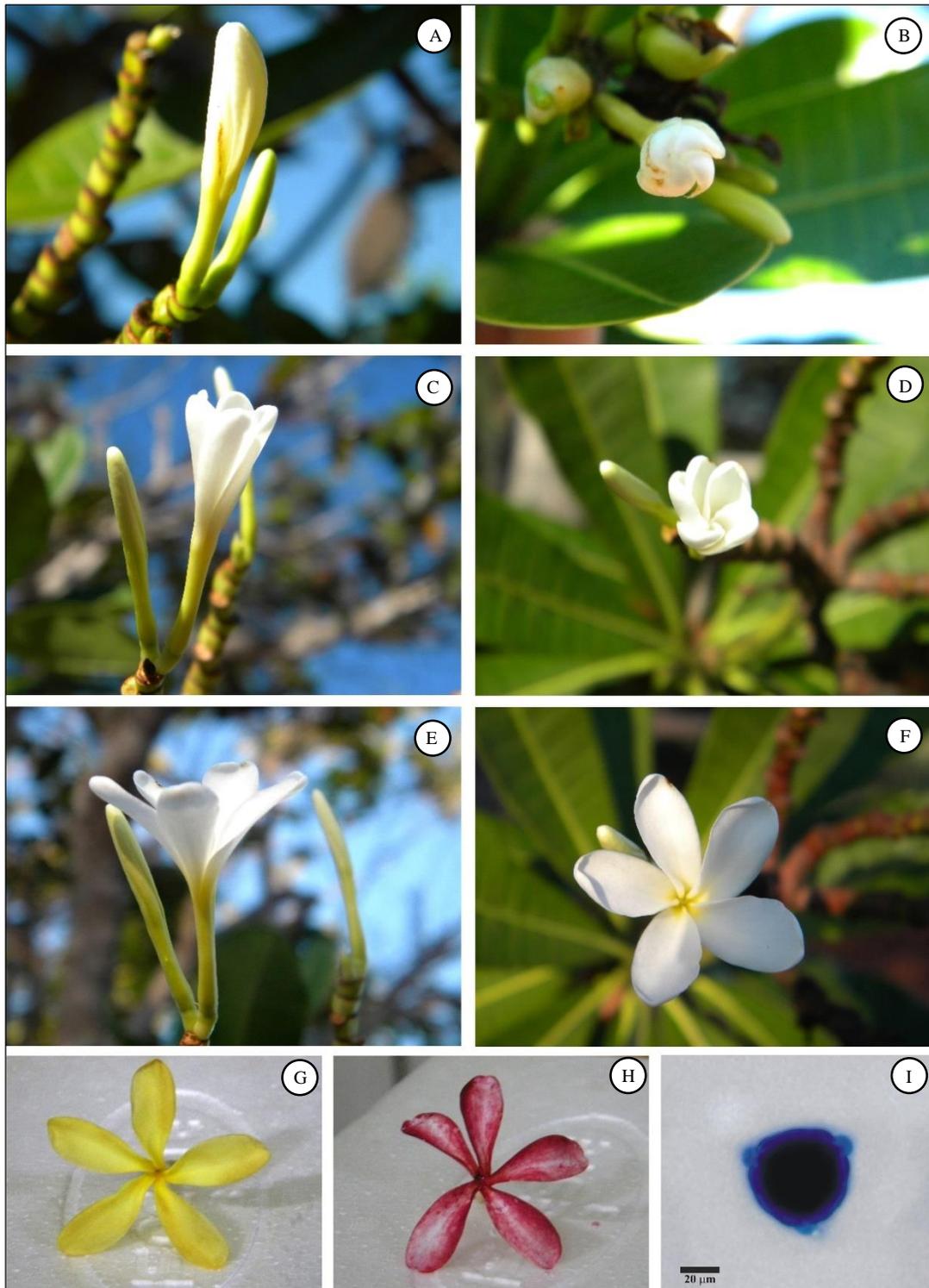


Figura 3. Biologia floral de *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia, no período de janeiro a outubro/2015. (A-F): antese; (G): teste que comprova a presença de pigmentos que refletem raios UV; (H): teste que comprova a presença de osmóforos; (I): pólen corado apontando viabilidade.

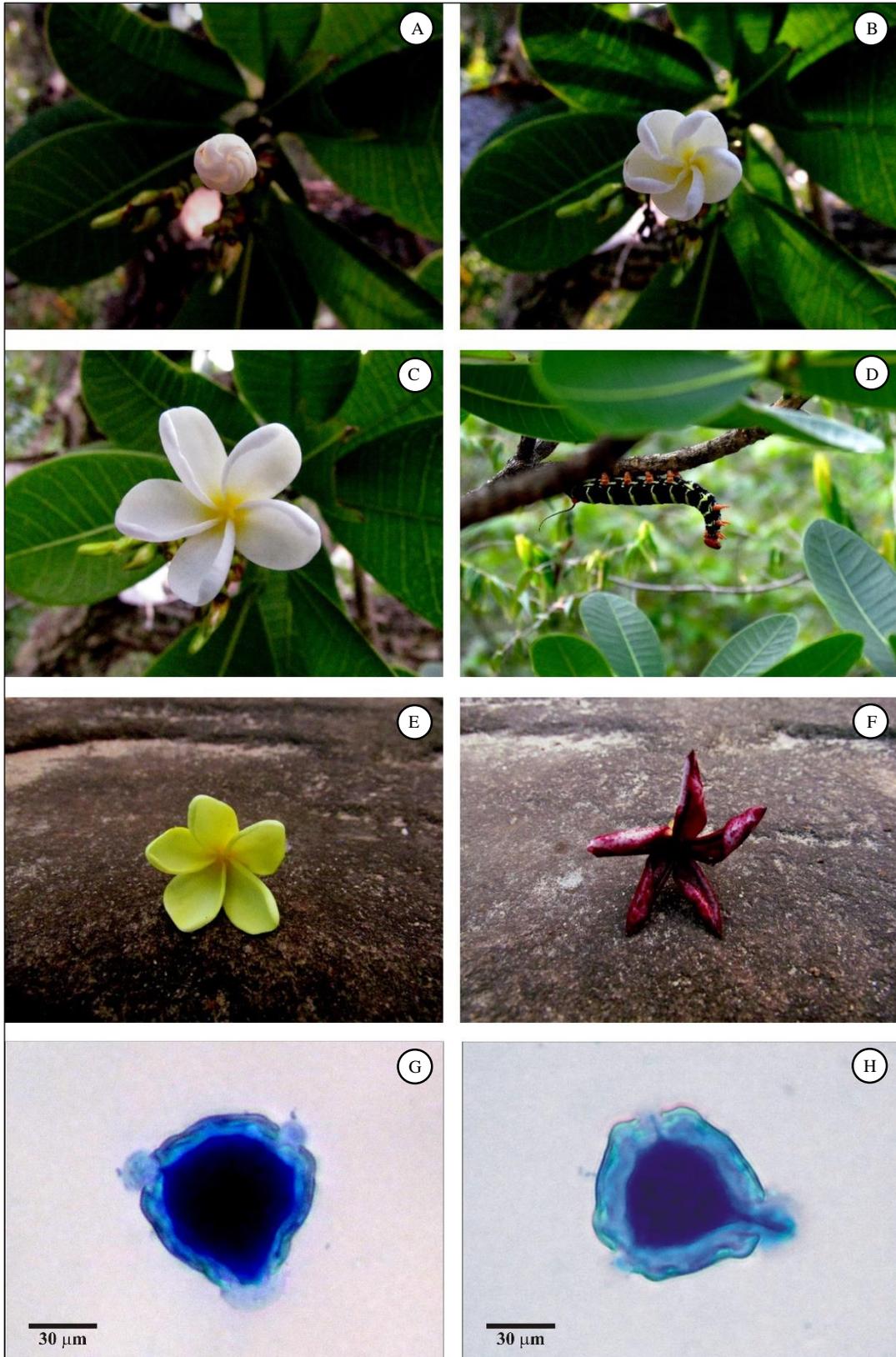


Figura 4. Biologia floral de *Himatanhus drasticus* (Mart.) Plumel na floresta ciliar do rio Lençóis, município de Lençóis, Bahia, no período de janeiro a outubro/2015. (A-C): antese; (D): lagarta de *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus 1771). (Sphingidae) encontrada em folhas de *H. bracteatus* e de *H. drasticus*; (E): teste que comprova a presença de pigmentos que refletem raios UV; (F): teste que comprova a presença de osmóforos; (G): pólen corado apontando viabilidade; (H): pólen viável iniciando o processo de germinação.

4. DISCUSSÃO

Após estudos prévios com espécies de *Asclepias* spp. (LUNA; DUMROESE, 2013) e *Himatanthus phaegedaenicus* (Mart.) Woodson (SCHLINDWEIN et al., 2004), evidenciamos herbivoria foliar por lagartas que vêm a ser na fase adulta mariposas da espécie *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus 1771), prováveis polinizadores de *H. bracteatus* e *H. drasticus* na floresta ciliar do rio Lençóis, revitalizando a discussão da importância dessas interações dentro de Apocynaceae. Nosso estudo é o primeiro a tratar o ajustamento entre as fases foliares e reprodutivas, associado a aspectos da herbivoria foliar, síndrome de polinização e caracteres morfofuncionais em espécies simpátricas.

As análises das fenofases foliares e reprodutivas de *H. bracteatus* e *H. drasticus* mostraram que seus padrões fenológicos foram convergentes e agregados no tempo. A esperada separação temporal na fenologia de espécies simpátricas (CURRAN; LEIGHTON, 2000; MENDES, et al., 2011; PETERS et al., 2012; PAZ; PIGOZZO, 2013) não foi verificada neste estudo, onde as espécies diferiram apenas quanto a intensidade dos episódios, os quais foram mais expressivos em *H. drasticus*.

A perenifoliedade evidenciada em ambas as espécies, já observada por Funch et al. (2002) em estudo realizado na mesma área, foi expressa principalmente na contínua manutenção da copa de folhas maduras que foram relacionadas com precipitação e fotoperíodo. No segundo ano de estudo, a seca prolongada provavelmente determinou a menor intensidade do brotamento foliar. A escassez hídrica mostrou-se assim relevante para as espécies estudadas, visto que os meses que apresentaram maior taxa de queda foliar foram meses com baixa precipitação e umidade relativa, enquanto que os meses com maiores taxas de brotamento apresentaram altos valores de precipitação e umidade.

Os caracteres morfofuncionais apontaram alto potencial hídrico, e baixa densidade de madeira para as duas espécies, mostrando que essas espécies conseguem manter um balanço hídrico positivo durante todo o ano, justificando o padrão perenifólio observado, mesmo durante os períodos de seca e atividade herbívora (nov/2014 a fev/2015), quando foram registradas respectivas reduções na quantidade de folhas maduras. Nesse período foi observado um maior número de lagartas em folhas maduras, relação também observada no teste de regressão linear, sugerindo a preferência alimentar dessas lagartas.

A espécie identificada e referida como predadora de *H. bracteatus* e *H. drasticus*, a lagarta *Pseudosphinx tetrio* já foi destacada em outros estudos por também se alimentar das

folhas de espécies de Apocynaceae (SANTIAGO-BLAY, 1985; SCHLINDWEIN et al., 2004; COCK, 2008; AMORIM, 2008). Devido a seus hábitos alimentares, essas lagartas são consideradas potenciais indicadoras biológicas do estado de saúde de comunidades vegetais naturais (MOTTA, 1993). Nishida (2002) notou que o padrão de cor larval dessas lagartas indica um alerta apostemático de toxicidade a predadores. Afirma ainda que as plantas da família Apocynaceae que servem como hospedeiras, produzem um látex branco e tóxico que as lagartas de *P. tetrio* possivelmente conseguem desintoxicar e sequestrar os glicosídeos cardioativos acumulados para, na fase adulta, manter a mariposa impalatável, além de usar essa toxina na produção de feromônio sexual para a atração de fêmeas.

Adicionalmente, ambas as espécies mostraram valores altos de suculência foliar, o que as tornam palatáveis para herbívoros de folhas maduras (COOKE et al., 1984). Em 2014, ano que houve maior sazonalidade climática e a presença dos herbívoros foi mais intensa e *H. bracteatus* mostrou aumento na MFA e ESP o que não foi observado em *H. drasticus*. Witkowski & Lamont (1991) verificaram que a MFA é o produto da ESP e da DEN, no entanto, tratam-se de componentes sujeitos a diferentes pressões seletivas, podendo variar em alguns casos, de forma independente. A MFA é um atributo que reflete o custo em carbono utilizado na construção da folha (VILLAR; MERINO, 2001), contudo, Nascimento et al. (2011) apontam que esse atributo foliar nem sempre influencia os índices de herbivoria e destacam o teor de água e as defesas químicas como variáveis mais relevantes na palatabilidade das folhas.

No período de estudo, a herbivoria em ambas as espécies de *Himatanthus* concentrou-se nos meses chuvosos, o que somado a relação aqui evidenciada entre predação e precipitação, reforça a relação entre o fator água e a presença de lagartas, já sugerida por Lima (1950) e por Aide (1992). Lima (1950) ainda ressalta que os ovos colocados pelas fêmeas, aglomerados nas folhas da árvore hospedeira, só se desenvolvem em condições de umidade. Este fato explica a menor intensidade de predação nas espécies de *Himatanthus* em 2015, quando a região passou por uma estiagem mais prolongada. *H. drasticus* foi também à espécie com maior incidência de herbivoria, o que instiga estudos acerca da produção de toxinas por essa e outras espécies do grupo, no sentido de avaliar se a preferência das lagartas tem relação com o tipo e/ou quantidade de toxina produzida pela planta.

A herbivoria aqui registrada também parece ter influenciado na fenologia reprodutiva das espécies de *Himatanthus*, tendo em vista que a ausência de lagartas em 2015, associada à seca prolongada, coincidiu com o aumento da quantidade de botões e flores nas espécies

estudadas. Situação diferente foi relatada por Schlindwein et al. (2004), que observaram em outra espécie de *Himatanthus*, uma queda na produção de flores durante o período chuvoso. Estes dados sugerem que a estação chuvosa propicia condições favoráveis ao surgimento de novas gerações de herbívoros e, subseqüentemente, polinizadores lepidópteros.

Acreditamos que há um ajuste entre o aumento na predação foliar e a diminuição na produção de flores se deva pela redução de tecido fotossintetizante através dos ataques dos herbívoros, visto que essa ação diminui a atividade fotossintética da planta, limitando a energia que seria disponibilizada para a produção de flores (MEYER, 1998).

Espécies de lepidópteros têm importância ecológica na relação inseto-planta, não somente na atividade herbívora pelas suas lagartas, como também no papel de agentes polinizadores, na fase adulta (LIMA, 1950; SCHLINDWEIN, et al., 2004; DARRAULT; SCHLINDWEIN, 2005; DUARTE et al. 2012; LUNA; DUMROESE, 2013; ARAÚJO et al., 2014). Duarte et al. (2012) apontaram adultos de Sphingidae como importantes polinizadores de várias famílias botânicas, entre elas, Apocynaceae. Luna; Dumroese (2013) estudaram um exemplo de interação entre lepidópteros e espécies de Apocynaceae, a borboleta *Danaus plexippus* (Linnaeus 1758) (a borboleta monarca) com espécies de *Asclepias* L. Recentemente, Araújo et al. (2014) publicaram um trabalho que ressalta a importância dos lepidópteros na eficiente polinização de espécies cuja síndrome floral direciona para a polinização pelo grupo de polinizadores em questão (lepidópteros), utilizando no estudo *Mandevilla tenuifolia* (J.C. Mikan) Woodson como espécie-alvo. Essas informações dão suporte aos resultados obtidos no presente estudo, com base na morfologia e biologia floral, que classificaram *H. bracteatus* e *H. drasticus* como espécies falenófilas.

Ausência de néctar e visitantes florais, baixa produção de frutos (com muitas sementes) e ausência de mecanismos que permitam a autopolinização (espontânea), associadas a uma floração estendida e com baixa produção de flores (GENTRY, 1974; PURNACHANDRA RAO et al., 2005), são mecanismos também relatados por outros autores, os quais apontam para estratégia de polinização por engodo (SCHLINDWEIN et al., 2004; CARVALHO; MACHADO, 2006; JERSÁKIVÁ et al., 2006). Espécies vegetais que apresentam esse mecanismo de polinização, normalmente se beneficiam de polinizações ao acaso, realizadas por polinizadores inexperientes (SCHLINDWEIN et al., 2004). Isso explica, nesses grupos de plantas, a importância do *display* floral garantido por florações agregadas e associado a padrões fenológicos reprodutivos com duração intermediária a longa.

A agregação evidenciada nas duas espécies para todas fenofases (foliares e reprodutivas) indica uma estratégia de facilitação entre elas necessária tanto para os eventos de floração, uma vez que compartilham da mesma síndrome, e, provavelmente, do mesmo mecanismo de polinização, quanto para os eventos foliares, em que a perenifoliedade, além de ser uma importante estratégia para a planta, assegura o suprimento de alimento para herbívoros. Essa agregação nos eventos fenológicos, além de ser significativo para a sobrevivência das espécies, ainda reforça a sua importância ecológica nas interações planta-animal. A facilitação é uma interação positiva na qual uma ou ambas as espécies se beneficiam (HOLMGREN et al., 1997). Moeller (2004), investigando essa hipótese, identificou um aumento no sucesso reprodutivo de populações congênicas, simpátricas, que partilham polinizadores.

Neste trabalho, ficou evidenciado que os caracteres morfofuncionais explicam o padrão foliar perenifólio e auxiliam as espécies de *Himatanthus* da floresta ciliar do rio Lençóis, na tolerância a herbivoria e em resposta às oscilações anuais dos fatores abióticos. Ao tempo em que, estes fatores exercem influência tanto na fenologia das espécies, como na presença de herbívoros. A agregação das fases foliares e reprodutivas configura uma importante estratégia para a manutenção das relações planta-animal aqui elucidadas. Nos eventos foliares, destaca-se por garantir suprimento de alimento para os herbívoros. E na floração, caracterizada pela duração intermediária com oferta de poucas flores por indivíduo, a agregação consiste em uma eficiente estratégia para o sucesso reprodutivo de espécies que, embora reúnam características de polinização por mariposas, aparentemente, utilizam mecanismos de polinização por engodo.

5. REFERÊNCIAS

- AIDE, T. M. Dry season leaf production: an escape from herbivory. **Biotropica**, v. 24, p. 532 – 537, 1992.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M. de; SAPAROVEK, G. Köppen climate classification map for Brazil. **MeteorologischeZeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711 - 728, 2013.
- AMORIM, F. W. **A comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) e plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste do Brasil: biogeografia e associações mutualísticas**. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia-MG. 2008.
- ANDERSON, D. P.; NORDHEIM, E. V.; MOERMOND, T. C.; GONE BI, Z. B.; BOESCH, C. Factors influencing tree phenology in Taji National Park, Cote d'Ivoire. **Biotropica**, v. 37, n. 4, p. 631 - 640, 2005.
- ARAÚJO, L. D. A. de; QUIRINO, Z. G. M.; MACHADO, I. C. High specialisation in the pollination system of *Mandevilla tenuifolia* (J.C. Mikan) Woodson (Apocynaceae) drives the effectiveness of butterflies as pollinators. **Plant Biology**, v. 16, p. 947 – 955, 2014.
- AUGSPURGER, C. K. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). **Ecology**, v. 62, p. 775-788, 1981.
- BASSET, Y. The taxonomic composition of the arthropod fauna associated with an Australian rainforest tree. **Australian Journal of Zoology**, v. 39, p. 171 - 190, 1991.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, p. 1437 - 1449, 1994.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**, v. 34, p. 27 – 39, 2002.
- BORCHERT, R.; RENNER, S. S.; CALLE, Z.; NAVARRETE, D.; TYE, A.; GAUTIER, L.; SPICHIGER, R.; VON HILDEBRAND, P. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, v. 433, p. 627 – 629, 2005.
- BRONSTEIN, J. L.; ALARCÓN, R.; GEBER, M. The evolution of plant-insect mutualism. **New Phytologist**, v. 172, p. 412 - 428, 2006.
- CALLE, Z.; SCHLUMPBERGER, B. O.; PIEDRAHITA, L.; LEFTIN, A.; HAMMER, S. A.; TYE, A.; BORCHERT, R. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. **Trees**, v. 24, p. 865 – 877, 2010.
- CAMARGO-BORTOLIN, L. H. G.; PRADO, C. H.B. A.; SOUZA, G. M.; NOVAIS, P. Autonomy and network modulation of photosynthesis and water relations of *Coffea arabica* in the field. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 2, p. 141 – 151, 2008.

CARVALHO, R.; MACHADO, I. C. *Rodriguezia bahiensis* Rchb. f.: biologia floral, polinizadores e primeiro registro de polinização por moscas croceridade em Orchidaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n 3, p. 461 – 470, 2006.

CHAMBERS, L. E.; ALTWEGG, R.; BARBRAUD, C.; BARNARD, P.; BEAUMONT, L. J.; CRAWFORD, R. J. M.; DURANT, J. M.; HUGHES, L.; KEATLEY, M. R.; LOW, M.; MORELLATO, P. C.; POLOCZANSKA, E. S.; RUOPPOLO, V.; VANSTREELS, R. E. T.; WOEHLER, E. J.; WOLFAARDT, A. C. Phenological changes in the Southern Hemisphere. *Plos One*, v 8, n 10, p. 1 - 12, 2013.

CHAPMAN, C. A., L. J. CHAPMAN, T. T. STRUHSAKER, A. E. ZANNE, C. J. CLARK, AND J. R. POULSEN. A long-term evaluation of fruiting phenology: Importance of climate change. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 31 – 45, 2005.

COCK, M. J. W. *Pseudosphinx tetrio* (L.) (Lepidoptera: Sphingidae) in Trinidad and Tobago. Living World, Journal of The Trinidad and Tobago Field **Naturalists' Club**, v. 2008, p. 49 – 51, 2008.

COOKE, F. P.; BROWN, J. P.; MOLE, S. Herbivory, foliar enzyme inhibitors, nitrogen and leaf structure of young and mature leaves in a tropical forest. **Biotropica**, v. 16, p. 257 – 263, 1984.

CURRAN, L. M.; LEIGHTON, M. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting *Diptero carpaceae*. **Ecological Monographs**, v. 70, p. 101 – 128, 2000.

DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical pollination biology**. Ontario, Enviroquest Ltd, 2005.

DARRAULT, R. O.; SCHLINDWEIN, C. Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects with long mouth parts. **Biotropica**, v. 37, n. 3, p. 381 - 388, 2005.

DAVIES, L. C.; JAKOB, K.; CHEUNG, A.; DEL GENIO, A.; HILL, T.; HUME, R. J.; KEANE, T.; KOMORI, V. E.; LARSON, Y.; LIN, X.; LIU, B. J.; NIELSEN, J.; PETCH, R. S.; PLANT, M. S.; SINGH, X.; SHI, X.; SONG, W.; WANG, M. A.; WHITALL, A.; WOLF, S.; XIE, A.; ZHANG, G. A single-column model ensemble approach applied to the TWP-ICE experiment. **Journal Geophysical Research Atmospheres**, v. 118, n. 12, p. 6544-6563, 2013.

DUARTE, M.; MARCONATO, G.; SPECHT, A.; CASA GRANDE, M. M. Lepidoptera. In: RAFAEL, J. A.; MELO, G. A. R.; CARVALHO, C. J. B. de; CASARI, S. A.; CONSTANTINO, R. (ed.). **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. Ribeirão Preto: Holos, 2012.

FLORA DO BRASIL, *Himatanthus*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB4619>>. Acesso em: 23 nov. 2016.

FRANKIE, G. W., BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881 - 913, 1974.

FUNCH, L. S.; FUNCH, R.; BARROSO, G. M. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Biotropica**, v. 34, p. 40 - 50, 2002.

FUNCH, L.S. Florestas da região Norte do Parque Nacional da Chapada Diamantina e seu entorno. In: FUNCH, L. S.; FUNCH, R. R.; QUEIROZ, L. P. (orgs.). **Serra do Sincorá: Parque Nacional da Chapada Diamantina**. Feira de Santana, Radami Editora Gráfica, 2008.

GARNIER E, LAURENT G, BELLMANN A, DEBAIN S, BERTHELIER P, DUCOUT B, ROUMET C, NAVAS M-L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, p. 69 – 83, 2001.

GENTRY, H. A. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, v. 6, p. 64 – 68, 1974.

HEIL, M; MCKEY, D. Protective ant–plant interactions as a model system in ecological and evolutionary research. **Annual Review in Ecology**, v. 34, p. 425 – 453, 2003.

HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M. A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. **Ecology**, v.78, p.1966 - 1975, 1997.

ILIC, J.; BOLAND, D.; MCDONALD, M.; DOWNES, G; BLAKEMORE, P. **Woody Density Phase 1**, Australian Greenhouse Office, State of Knowledge, 2000.

JERSÁKIVÁ, J.; JOHNSON, S. D.; KINDLMANN, P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. **Biological Review**, v. 81, p. 219 - 235, 2006.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. **Techniques for pollination biologists**. Niwot, University Press of Colorado, 1993.

LEMOS FILHO, J.P.; MENDONÇA FILHO, C. V. Seasonal changes in the water status of three woody legumes from the Atlantic forest, Caratinga, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v.16, p. 21 - 32, 2000.

LIETH, H. Purposes of a Phenology Book. In: LIETH, H. **Phenology and Seasonality Modeling**. New York: Springer-Verlag, 1974.

LIMA, C. **Insetos do Brasil**. 6.º Tomo. Escola Nacional de Agronomia. Série Didática. Lepidópteros - 2.ª Parte, Escola Nacional De Agronomia, Série Didática, n. 8, 1950.

LIMA, A. L. A. **Padrões fenológicos de espécies lenhosas e cactáceas em uma área do semi-árido do Nordeste brasileiro**. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2007.

LINNAEUS C. **Mantissa Plantarum Altera**. Stockholm, 1771.

LUNA T, DUMROESE R. K. Monarchs (*Danaus plexippus*) and milkweeds (*Asclepias* species): the current situation and methods for propagating milkweeds. **Native Plants Journal**, v. 14, n. 1, p. 5 – 15, 2013.

MARQUES, A. R.; GARCIA, Q. S.; REZENDE, R. L. P.; FERNANDES, G. W. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. **Tropical Ecology**, v. 41, n. 1, p. 47 - 60, 2000.

- 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**, v. 173, p. 203-213, 2004.
- MEDRANO, H.; BOTA, J.; CIFRE, J.; FLEXAS, J.; RIBAS-CARBO, M.; GULÍAS, J. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas, Alicante*, n. 43, p. 63 - 84, 2007
- MENDES, F. N.; RÊGO, M. M. C.; ALBUQUERQUE, P. M. C. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 4, p. 103 - 115, 2011.
- MOELLER, D.A. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. **Ecology** v. 85, p. 3289 – 3301, 2004.
- 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**, v. 32, p. 811 – 823, 2000.
- MORELLATO, L. P. C.; ALBERTI, L. F.; HUDSON, I. L. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: HUDSON, I. L.; KEATLEY, M. (eds). *Phenological Research: methods for environmental and climatechange analysis*. **Springer**, v. 1, p. 357 – 371, 2010.
- MOTTA, C. S. Mariposas esfingídeas (Lepidoptera, Sphingidae) da Amazônia Brasileira e o Meio Ambiente. In FERREIRA, E. J. G.; SANTOS, G. M.; LEÃO, E. L. M.; OLIVEIRA, L. A. (Eds.). **Bases Científicas para Estratégias de Preservação e Desenvolvimento da Amazônia - Fatos e Perspectivas**, v. 2. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 1993.
- NASCIMENTO, A. A. do; VIEIRA, A. de F.; SILVA, A. P. da; VILLELA, D. M.; NASCIMENTO, M. T. Herbivoria foliar de *Xylopia sericea* St. Hil. (Annonaceae) em sub-bosque de plantio de Eucalipto e de Mata Atlântica. **Scientia Forestalis**. v. 39, n. 89, p. 077-086, 2011.
- NEWSTROM, L. E., FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology basead on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, n. 2, p. 141 - 159, 1994.
- NISHIDA, R. Sequestration of defensive substances from plants by lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 57 – 92, 2002.
- PAZ, J. R. L.; PIGOZZO, C. M. Guilda de visitantes florais de quatro espécies simpátricas de Convolvulaceae: composição e comportamento. **Acta Biológica Paranaense**, v. 42, p. 7 - 27, 2013.
- PAVA, N. L.; SEPÚLVEDA, C. P. A. Aspectos del desarrollo de *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) sobre *Calotropis procera* (Apocynaceae) bajo condiciones de laboratorio. **Museo de Historia Natural**, v.16, n. 1, p. 266 – 272, 2004.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N; DÍAZ, S; GARNIER, E. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**; v. 61, p. 137 – 234, 2013.

PETERS, V. E., CARROLL, C. R.; COOPER, R. J.; GREENBERG, R.; SOLIS, M. The contribution of plants with a steady-state flowering phenology to native bee conservation and bee pollination services. **Insect Conservation and Diversity**, v. 6, p. 45 – 56, 2013.

PURNACHANDRA RAO, S.; SOLOMON RAJU, A. J.; VICTOR, P. Steady state flowering pattern, temporal dioecism, facultative xenogamy and pollination by insects in *Tecomastans* L. (Bignoniaceae). **Jornal of National Taiwan Museum**, v. 58, n. 2, p. 109 - 116, 2005.

RAMIREZ, N. Temporal variation of pollination classes in a tropical venezuelan plain: The importance of habitats and life forms. **Canadian Journal of Botany**, v. 84, p. 443 – 452 2006.

RAPINI, A, **Sistemática: estudos em Asclepiadoideae (Apocynaceae) da cadeia do espinhaço de Minas Gerais**, Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

R CORE TEAM, **R: A Language and Environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em <http://www.R-project.org/>, 2014

REICH, P. B. Phenology of tropical forest: patterns, causes and consequences. **Canadian Journal of Botany**, v. 73, p. 164 – 174, 1994.

RIVERA, G.; BORCHERT, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. **Tree Physiology**, v. 21, p. 201 - 212, 2001.

ROSADO, B. H. P. **A importância da inclusão de diferentes dimensões de variação de características morfo-fisiológicas e de crescimento para o entendimento dos padrões de dominância de plantas de restinga**. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2006.

ROSADO, B. H. P.; MATTOS, E. A. de; STERNBERG, L. da S. L. Are leaf physiological traits related to leaf water isotopic enrichment in restinga woody species? **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, n. 3, p. 1035 – 1045, 2013.

SANTIAGO-BLAY, J. A. Notes on *Pseudosphinx tetrio* (L.) (Sphingidae) in Puerto Rico. **Journal of the Lepidopterists' Society**, v. 39, p. 208 – 214, 1985.

SCHLINDWEIN, C.; DARRAULT, R. O.; GRISI, T. Reproductive strategies in two sphingophilous apocynaceous trees attracting pollinators through nectar or deceit. In: BRECKLE, S. W.; SCHWEIZER, B.; FANGMEIER, A. (ed.). **Results of worldwide ecological studies**. Stuttgart: Günter Heimbach, 2004.

SCHOENER, T. W. The controversy over interspecific competition. **American Naturalist**, v. 70, p. 586 - 595, 2007.

SCOGIN, R.; YOUNG, D. A.; JONES, C. E. Anthochlor pigments and pollinationbiology. II. The ultraviolet patterns of *Coreopsis gigantean* (Asteraceae). **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v.104, p. 155–159, 1977.

SIGRIST, M.R.; SAZIMA, M. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding system. **Annals of Botany**, v. 94, p. 33 – 41, 2004.

SILVA, F. de. A. S. E.; AZEVEDO, C. A. V. de. **Principal components analysis in the software assistat-statistical attendance**. In: WORLD CONGRESS ON COMPUTERS IN

AGRICULTURE, 7, Reno-NV-USA: American Society of Agricultural and Biological Engineers, 2009.

SIMS, D. A.; GAMON, J. A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. **Remote Sensing of Environment**, v. 81, p. 337 - 354, 2002.

SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F.; CARDOSO, V. J. M. Temporal dynamics of stomatal conductance of plants under water deficit: can homeostasis be improved by more complex dynamics? **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, n. 3, p. 423 – 431, 2004.

SOUZA, G. M.; RIBEIRO, R. V.; OLIVEIRA, R. F. de; MACHADO, E. C. Network connectance and autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**. São Paulo, v. 28, n. 1, p. 47 -59, 2005.

STEVENSON, P. R.; CASTELLANOS, M. C.; CORTÉS, A. I.; LINK, A. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. **Biotropica**, v. 40, p. 559 – 567, 2008.

TRUGILHO, P. F.; SILVA, D. A.; FRAZÃO, F. J. L.; MATOS, J. L. M. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta Amazonica**, v. 20, p. 307 - 319, 1990.

USDA, **Conservation and management of monarch butterflies**: a strategic framework. Forest Service, 2015

VAN SCHAIK, C. P., TERBORGH, J. W., AND WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers, v. 24, p. 353 – 377, 1993.

VILLAR, R.; MERINO, J. A. Comparison of leaf construction cost in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. **New Phytologist**, v. 151, p. 213 – 226, 2001.

VILAS BOAS, J. C.; FAVA, W. S.; LAROCCA, S.; SEGRIST, M. R. Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive pattern. **Flora**, v. 201, p. 360 - 369, 2013.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass constrains leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, n. 4, p. 486 - 493, 1991.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. New Jersey, PrenticeHall, 1996.

ZAR, J.H. **Biostatistical analysis**. 4^aed. New Jersey, Prentice-Hall, 1999.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey, 2010.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

No primeiro capítulo, o método quantitativo para a coleta de dados associado a análises circulares foi apontado como método mais apropriado por permitir uma maior acurácia na interpretação do comportamento fenológico, sobretudo, em relação a questões como sincronia e sazonalidade. No segundo capítulo, foi ressaltada a importância da agregação dos eventos foliares e reprodutivos para a manutenção das relações planta-animal nos ecossistemas. Sendo os padrões foliares um reflexo dos caracteres morfofuncionais responsáveis pelo balanço hídrico na planta, importantes para as populações estudadas por garantir aos herbívoros suprimento alimentar, ao mesmo tempo em que, configurou uma estratégia de tolerância a predação. Além disso, as condições ambientais exerceram um papel importante na abundância de insetos e indiretamente nos níveis de herbivoria foliar.

Já entre os padrões reprodutivos, a floração agregada entre espécies congênicas, convergentes na síndrome de polinização, e cujas flores foram ofertadas aos poucos e durante longos períodos, consistiu em uma importante estratégia para o sucesso reprodutivo das espécies envolvidas por aumentar o display floral para atração de eventuais polinizadores, sobretudo, por se tratarem de espécies que, aparentemente, não oferecem recursos florais além de pólen.

Os resultados elucidados apontam para a necessidade de maiores investigações acerca dos sistemas planta-animal em espécies de *Himatanthus*, no sentido de avaliar a diversidade de mecanismos de polinização e potenciais polinizadores, paralelamente às interações com herbívoros, numa perspectiva filogenética, a fim de compreender o papel dessas interações na evolução do grupo.