



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



MARA RÚBIA DE OLIVEIRA LIMA

FENOLOGIA E CARACTERES MORFOFUNCIONAIS DE ESPÉCIES DE
***MICONIA* RUIZ & PAV. (MELASTOMATACEAE) EM FLORESTA CILIAR,**
CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA

FEIRA DE SANTANA – BA

2013

MARA RÚBIA DE OLIVEIRA LIMA

**FENOLOGIA E CARACTERES MORFOFUNCIONAIS DE
ESPÉCIES DE *MICONIA* RUIZ & PAV.
(MELASTOMATACEAE) EM FLORESTA CILIAR,
CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA**

FEIRA DE SANTANA – BA

2013

MARA RÚBIA DE OLIVEIRA LIMA

**FENOLOGIA E CARACTERES MORFOFUNCIONAIS DE ESPÉCIES DE
MICONIA RUIZ & PAV. (MELASTOMATACEAE) EM FLORESTA CILIAR,
CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA**

Dissertação a ser apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais da Universidade Estadual de Feira de Santana como parte dos requisitos para a obtenção do título de *Mestre em Recursos Genéticos Vegetais*

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Ligia Silveira Funch

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

FEIRA DE SANTANA – BA

MARÇO 2013

BANCA EXAMINADORA

PROFA. DRA. ÂNGELA PIERRE VITÓRIA

UNIVERSIDADE ESTADUAL NORTE FLUMINENSE - UENF

PROF. DR. ABEL AUGUSTO CONCEIÇÃO

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA - UEFS

PROFA. DRA. LIGIA SILVEIRA FUNCH

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA - UEFS

ORIENTADORA E PRESIDENTE DA BANCA

FEIRA DE SANTANA – BA

MARÇO 2013

DEDICATÓRIA

Aos meus pais

AGRADECIMENTOS

Parece que foi ontem ...

Agradecer é sempre um momento difícil e emocionante simultaneamente. Um misto de sensações acontece. De um lado a saudade do campo e do outro o alívio do dever cumprido e a motivação das novas perguntas...

Mas, como não agradecer a quem fez parte disso?

E como partes, dai a maior àquele que nos protegeu e confortou nas madrugadas perigosas e frias na mata, DEUS.

Às queridas orientadoras Ligia e Lia por todo acolhimento, generosidade, amizade, conselhos, sapiência, partilha e todos os risos e momentos agradáveis ao longo desses anos.

À Isys pelo companheirismo e ajuda no campo e por tudo mais que ainda esteja por vir.

À Sâmia Paula, Grênivel e Aline por toda ajuda, olhos, ouvidos, motivação e eterna amizade.

À Bruna, Thayse, Ana Paula, Tatiane, Marcos e Saul que tanto me ajudaram nas madrugadas, contaram tantas folhinhas juntos e seguraram os galhos às vezes inalcançáveis.

Aos guias Rosemberg e Ismael que foram nossas forças e braços dividindo todo peso e responsabilidade.

Ao Roy Funch, pela hospitalidade, apoio logístico, toda a disponibilidade em ajudar e confecção do abstract.

Aos integrantes de Laboratório de Flora de Vegetação por toda ajuda momentos de descontração, cafés confortantes e “macarrões agregados”.

Ao Laboratório de Micromorfologia Vegetal (LAMIV) pelo suporte na realização dos experimentos.

Aos meus colegas da Secretaria de Pós-Graduação, Helton, Alberto, Gardênia, Adriana por todo apoio e especialmente ao Agripino que por tantas vezes me substituiu quando necessário e ao Alberto secretário do PPGRGV.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da UEFS especialmente ao coordenador Prof. Gilberto Marcos, por todas as dispensas concedidas.

A Fundação Chapada Diamantina pelo alojamento e suporte técnico oferecido ao longo desses cinco anos.

À FAPESB pelo financiamento Projeto de Pesquisa e concessão do auxílio dissertação.

À Universidade Estadual de Feira de Santana, pelo suporte logístico.

Ao CNPQ pelo financiamento do Projeto de Pesquisa e concessão de bolsa de iniciação científica concedida durante a graduação, fundamental para que parte dos dados aqui apresentados fosse coletada.

Aos membros da banca pela primeira análise desse manuscrito e disposição em contribuir na avaliação deste trabalho.

EPIGRAFE

O RIO

ARNALDO ANTUNES

Ouve o barulho do *rio*, meu filho
Deixa esse som te embalar
As *folhas* que caem no rio, meu filho
Terminam nas águas do mar

Quando amanhã por acaso faltar
Uma alegria no seu coração
Lembra do som dessas águas de lá
Faz desse *rio* a sua oração

Lembra, meu filho, passou, passará
Essa certeza, a ciência nos dá
Que vai chover quando o sol se cansar
Para que *flores* não falem
Para que *flores* não falem jamais

RESUMO

Este estudo analisou as estratégias fenológicas e caracteres morfofuncionais foliares e de madeira de três espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae) na floresta ciliar do rio Lençóis, no Município de Lençóis (12°27'30"S e 41°27'56"W), Chapada Diamantina, Bahia. As observações fenológicas foram realizadas mensalmente durante 48 meses em indivíduos de *Miconia alborufescens* Naud., *Miconia chartacea* Triana e *Miconia prasina* (Sw) DC., sendo acompanhadas as fenofases de queda e brotamento foliar e de botão, flor, fruto imaturo e fruto maduro. Foram feitas mensurações de potencial hídrico (Ψ_w), trocas gasosas, atributos foliares, densidade de madeira e concentração de pigmentos e observada a idade foliar das espécies, com fim de avaliar sua influência na manutenção do padrão fenológico vegetativo. As espécies exibiram padrão reprodutivo anual, sazonal. A floração ocorreu na estação chuvosa com duração curta e a oferta de frutos teve duração variada se estendendo até meados da estação seca em *M. holosericea*. Estas espécies ajustaram seu florescimento e frutificação de forma sequencial, com quase nenhuma sobreposição, estabelecendo uma importante estratégia para evitar a competição por polinizadores e dispersores. Na fenologia vegetativa, as espécies exibiram um padrão perenifólio com produção contínua de pequenas quantidades de folhas com alta longevidade, sendo esta influenciada pelos caracteres morfofuncionais foliares. As médias do potencial hídrico ao amanhecer foram diferentes em comparação as do potencial hídrico ao meio dia, sendo *M. prasina* a espécie com maior valor de (Ψ_w). Em geral houve redução das trocas gasosas entre as avaliações e a redução da fotossíntese se deu principalmente pela diminuição da condutância estomática. *M. alborufescens* apresentou as maiores concentrações de pigmentos e as maiores taxas fotossintéticas. A irregularidade da precipitação e a estiagem prolongada não reduziram os eventos vegetativos. Entretanto, influenciou no deslocamento dos meses de manifestação dos eventos reprodutivos em *M. holosericea* e *M. prasina* sugerindo que nestas espécies as oscilações climáticas influenciam primariamente na fenologia reprodutiva.

Palavras chaves: Perenifólias, sub-dossel, sazonalidade,

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
REFERÊNCIAS	13
 CAPITULO I – FENOLOGIA REPRODUTIVA DE TRÊS ESPÉCIES DE MICONIA RUIZ & PAV. (MELASTOMATACEAE) OCORRENTES EM SUB-DOSSEL DE FLORESTA CILIAR, CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA, BRASIL	16
RESUMO.....	17
ABSTRACT	18
INTRODUÇÃO.....	19
MATERIAIS E MÉTODOS	21
RESULTADOS	25
DISCUSSÃO	33
REFERÊNCIAS	38
 CAPITULO II – FENOLOGIA VEGETATIVA E CARACTERES MORFOFUNCIONAIS DE ESPÉCIES DE MICONIA RUIZ & PAV. (MELASTOMATACEAE) EM FLORESTA CILIAR, CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA, BRASIL	44
RESUMO.....	45
ABSTRACT	46
INTRODUÇÃO.....	47
MATERIAIS E MÉTODOS	50
RESULTADOS	55
DISCUSSÃO	64
REFERÊNCIAS	69
 Anexo 1.....	74
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	75

I. INTRODUÇÃO GERAL

A família Melastomataceae possui distribuição pantropical, com aproximadamente 200 gêneros e 5.000 espécies, das quais dois terços são neotropicais, constituindo uma das principais famílias da flora brasileira, com cerca de 70 gêneros e 1.000 espécies presentes nos mais variados ecossistemas (Santos 2009). Alguns gêneros são abundantes em áreas de Mata Atlântica, como por exemplo, *Miconia*, *Leandra* e *Tibouchina*, outros em áreas de cerrados e campos rupestres como *Microlicia*, *Lavoisiera*, *Marcetia*, *Cambessedesia* e *Trembleya* onde são encontradas muitas espécies de distribuição restrita (Souza & Lorenzi 2012).

O gênero *Miconia*, foco deste estudo, é o maior da família (Meyer 1998), com representantes principalmente em áreas secundárias, bordas de floresta e clareiras naturais no interior de florestas e por esta razão são consideradas como espécies pioneiras ou invasoras (Antonini & Nunes-Freitas 2004). Na Chapada Diamantina, este grupo é importante na composição do sub-dossel das florestas (Funch et al. 2008).

O sistema reprodutivo comum em Melastomataceae, inclusive em *Miconia* é principalmente xenógamo, favorecido pela separação espacial entre o estigma e as anteras poricidas, e pela necessidade de manipulação destas por vetores aptos a vibração (Renner 1989; Buchmann 1983; Goldemberg & Varassin 2001). O pólen é também o único recurso oferecido em 94% das espécies da família (Renner 1989), e a polinização vibrátil (*buzz-pollination*) é resultante de um longo processo de coevolução entre planta e polinizador (Buchmann 1983).

A fenologia, definida como o estudo dos eventos biológicos repetitivos e da relação com fatores abióticos e bióticos, pode ser usada como ferramenta para a compreensão das estratégias reprodutivas e vegetativas de populações vegetais. Trata-se principalmente do estudo das fases de desenvolvimento externamente visíveis nas plantas - podendo compreender desde a germinação de sementes, produção de folhas, flores e frutos até a senescência destes órgãos - e das diferentes pressões bióticas e abióticas que afetam tais fases (Lieth 1974).

A manifestação das fenofases pode ter relação com fatores bióticos (polinizadores, dispersores e herbívoros), abióticos (precipitação, temperatura, fotoperíodo e insolação) e por ritmos endógenos de cada espécie (Borchert et al. 2005, Calle et al. 2010, Aide 1992). No entanto, a maior parte dos estudos investigativos sobre as causas dos ritmos fenológicos trabalha os fatores externos, em função da dificuldade metodológica na detecção de ritmos endógenos.

Os primeiros estudos fenológicos realizados na Chapada Diamantina foram iniciados na década de 90, por Funch (1997), com observações em nível de comunidade na floresta ciliar do rio Lençóis envolvendo um número significativo de espécies lenhosas, arbustivo-arbóreas e lianas. Como primeiros resultados, os padrões perenifólio e anual para as fenofases reprodutivas foram evidenciados. Entre os componentes do sub-dossel estudados, as espécies de *Miconia* foram abundantes e contribuíram para conferir o aspecto sempre verde da floresta. Nestas espécies, os padrões fenológicos atribuídos por Funch et al. (2002), foram perenifólio episódico em *M. alborufescens* e *M. holosericea* e perenifólio em *M. prasina* e anual para as fases reprodutivas.

Posteriormente, os estudos fenológicos de espécies arbóreas do dossel dessa floresta prosseguiram, relacionando os tipos foliares identificados por Funch et al. (2002) ao estado hídrico e idade foliar das espécies. Os tipos foliares perenifólio e perenifólio episódico não foram diferenciados pelo potencial hídrico e idade foliar do tipo brevidecíduo, além disso a sazonalidade ambiental não provocou grandes oscilações no potencial hídrico das espécies (Miranda 2007, Miranda et al. 2011).

Paralelamente, estudos com espécies de sub-dossel da floresta foram desenvolvidos por Fonseca (2008) com espécies simpátricas de Myrtaceae, que mostraram padrão reprodutivo anual e estratégias de floração diferenciadas entre as espécies. Nesse trabalho, observou-se que as variações mensais na precipitação não influenciaram nos diferentes padrões vegetativos definidos.

Considerando as abordagens anteriores, o presente estudo buscou analisar os padrões fenológicos de espécies de *Miconia* abundantes no sub-dossel da floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, a fim de esclarecer: e quais estratégias reprodutivas são encontradas em espécies simpátricas com morfologia similar de flores e frutos, relacionadas a polinização por vibração e dispersão ornitocórica; e como estas se mantêm perenifólias mesmo nos períodos com maior estiagem, avaliando caracteres morfofuncionais das folhas e densidade de madeira, trocas gasosas, pigmentos foliares e potencial hídrico.



Figura 1- Floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.



Figura 2- Aspecto do sub-dossel da floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.

REFERÊNCIAS

- AIDE, T.M. 1992. Dry season leaf production: An escape from herbivory. **Biotropica** 24: 532–537.
- ANTONINI, R.D.; NUNES-FREITAS, A.F. 2004 Estrutura populacional e distribuição espacial de *Miconia prasina* D.C. (Melastomataceae) em duas áreas de Floresta Atlântica na Ilha Grande, RJ, Sudeste do Brasil. **Acta Botânica Brasílica** 18(3): 671-676.
- BORCHERT, R, RENNER, S.S, CALLE Z, NAVARRETE D, TYE A, GAUTIER L, SPICHIGER R, von HILDEBRAND P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature** 433: 627-629.
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in Angiosperms. In **Handbook of experimental pollination biology** (C.E. Jones & R.J. Little, eds.). Van Nostrand Reinhold, New York, p.73-113.
- CALLE, Z.; SCHLUMPBERGER B.O; PIEDRAHITA, L.; LEFTIN, A; HAMMER, S.A, TYE, A.; BORCHERT, R 2010. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. **Trees** 24:865–877.
- FONSECA, R.B.S. 2008. Fenologia de Espécies de Myrtaceae: Padrões, Causas e Consequências. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana.
- FUNCH LS. 1997. Composição florística e fenologia de mata ciliar e mata de encosta adjacentes ao Rio Lençóis, Lençóis, BA. Tese de doutorado. Universidade de Campinas.
- FUNCH, L.S. 2008. Florestas da região Norte do Parque Nacional da Chapada Diamantina e seu entorno. Pp. 63-77. 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.
- GOLDENBERG, R.; VARASSIN, I.G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 24(3): 283-288.
- LARCHER, W. 2000. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima. 531 p.

- LIETH, H. 1974. Purpose of a phenology book. In H. Lieth (ed.) **Phenology and seasonality modeling**. Springer, Berlin
- MEYER, J. 1998. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). **Biotropica** 30:609-624.
- MIRANDA Ld’P (2007) Fenologia de cinco espécies arbóreas em matas ciliar e de encosta na região de Lençóis, Chapada diamantina, Bahia, Brasil. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana
- REICH, P.B. 1994. Phenology of tropical forest: patterns, causes and consequences. **Canadian Journal of Botany** 73:164-174.
- RENNER, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 76: 496-518.
- SANTOS, A. K. A. ; MARTINS, A.B. ; ROMERO, R. ; SANTOS, A.P.M. ; ALMEDA, F. ; BERNARDO, K.F.R. ; KOSCHNITZKE, C. ; GOLDENBERG, R. ; REGINATO, M. ; LEE, R.C.S.; RODRIGUES, W.. 2009. Melastomataceae. In: Ana Maria GIULIETTI; José Maria Cardoso da SILVA; Alessandro RAPINI; Luciano Paganucci de QUEIROZ; Maria José Gomes de ANDRADE. (Org.). **Plantas raras do Brasil**. Belo Horizonte. Conservação Internacional - Brasil & Universidade Estadual de Feira de Santana, p. 263-279.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. 2012. **Botânica Sistemática**: Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira em APG III. 2.ed. Nova Odessa, SP. Instituto Plantarum, p.572-601.

Capítulo I

FENOLOGIA REPRODUTIVA DE TRÊS ESPÉCIES DE *MICONIA* RUIZ &PAV. (MELASTOMATACEAE) OCORRENTES EM SUB-DOSSEL DE FLORESTA CILIAR, CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA, BRASIL

Mara Rúbia de Oliveira Lima, Ligia Silveira Funch e Lia d'Afonsêca Pedreira de
Miranda

Capítulo a ser submetido à Revista Árvore

RESUMO

Foi realizado um estudo da fenologia reprodutiva de três espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae) ocorrentes na floresta ciliar do rio Lençóis, no Município de Lençóis (12°27'30"S e 41°27'56"W), Chapada Diamantina, Bahia, Brasil, discutindo as estratégias reprodutivas encontradas em espécies simpátricas com morfologia similar de flores e frutos. As observações fenológicas foram realizadas mensalmente por 48 meses em indivíduos das espécies *Miconia alborufescens* Naud., *Miconia holosericea* (L.) DC. e *Miconia prasina* (Sw) DC., sendo acompanhadas as fenofases de botão, flor, fruto imaturo e fruto maduro. As espécies exibiram um padrão reprodutivo anual, sazonal, sequencial, com duração variada. A oferta de flores ocorreu tipicamente no início da estação chuvosa e sem sobreposição entre as espécies. A oferta de frutos ocorreu desde a estação chuvosa até meados da estação seca e sem sobreposição. Os testes de estatística circular indicaram forte sazonalidade das fenofases. A irregularidade da precipitação e a estiagem prolongada ocorrida no último ano de observação influenciou a fenologia reprodutiva de *M. holosericea* e *M. prasina*, porém as mesmas ajustaram-se fenologicamente para que a oferta do recurso não fosse sobreposta, favorecendo a manutenção da fauna de polinizadores e dispersores a estas associadas.

Palavras Chave: floração e frutificação sequencial, sazonalidade, sub-dossel de floresta tropical

ABSTRACT

Was conducted a study of reproductive phenology of three species of *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae) occurring in the gallery forest Lençóis river, in Lençóis Municipality (12 ° 27'30 "S and 41 ° 27'56" W), Chapada Diamantina, discussing reproductive strategies found in sympatric species with similar morphology of flowers and fruits. The phenological observations were made monthly for 48 months in individuals of the species *Miconia alborufescens* Naud., *Miconia holosericea* (L.) DC. and *Miconia prasina* (Sw) DC., being accompanied phenophases bud, flower, immature fruit and ripe fruits. The species exhibited a pattern reproductive annual, seasonal, sequential, varying its duration. The offer of flowers occurred typically the beginning of the rainy season and no overlap between species. The offer of fruits occurred since the mid rainy season and the dry season without overlapping. The circular statistical tests indicated strong seasonality of fenofases. The irregularity of rainfall and prolonged drought occurred in the last year of observation influence at the time of the manifestation of reproductive phenology *M. holosericea* and *M. prasina*, but they fit for the supply of the resource was not superimposed, favoring the maintenance of pollinators and dispersers to these associates.

Key words: flowering and fruiting sequential, seasonality, understory of Tropical Forest

INTRODUÇÃO

Os estudos fenológicos permitem compreender o período de ocorrência dos fenômenos naturais repetitivos, denominados de fenofases (LIETH, 1974), sendo a ordenação cronológica das fenofases um importante instrumento de investigação das relações e o grau de influência das diferentes pressões bióticas (polinizadores, dispersores e herbívoros) e abióticas (insolação, precipitação pluviométrica, temperatura e fotoperíodo (WRIGHT e VAN SCHAİK, 1994; BORCHERT et al., 2005; CALLE et al., 2010) envolvidas na manifestações destas.

Estudos realizados em florestas brasileiras incluindo aquelas encontradas na Chapada Diamantina, constataram maior ocorrência das fenofases reprodutivas durante o período mais úmido (FUNCH et al. 2002) o que pode ser compreendido visto que a disponibilidade de água favorece o desenvolvimento e vitalidade de flores e frutos (MORELLATO et al., 2000; LACHER, 2000; TAIZ e ZEIGER, 2009). Nas florestas onde a sazonalidade climática é baixa, mudanças fotoperiódicas podem induzir padrões de floração (BORCHERT et al., 2005).

As repetições anuais e consecutivas dos eventos fenológicos são características marcantes de espécies perenes e estas influenciam diretamente na relação com polinizadores e dispersores e, conseqüentemente, na dinâmica do ecossistema no qual esteja inserida (BORCHERT et al., 2004).

Embora os fatores endógenos e ambientais sejam referenciados como os mais importantes na determinação da época da floração e frutificação, outras características como densidade de coespecíficos, diversidade da vegetação circundante, quantidade de recursos, abundância de predadores, polinizadores, dispersores e herbívoros e as relações filogenéticas entre as espécies, podem influenciar no comportamento fenológico, atuando como pressões seletivas adicionais, permitindo que as espécies modulem seus recursos de formas distintas em resposta a um mesmo estímulo (SMYTHE, 1970; KOCHMER e HANDEL, 1986; LACHER, 2000; AIDE, 1992; GRESSLER, 2005).

As relações filogenéticas possuem um papel importante na fenologia do florescimento em algumas plantas, já que características como a época, frequência e duração da fenofase parecem estar associadas à filogenia das espécies nas comunidades tropicais (KOCHMER e HANDEL, 1986; BAWA et al., 2003).

Muitas espécies do gênero *Miconia* apresentam padrões reprodutivos anuais, com florescimento na estação chuvosa (SANTOS et al. 2010), estação seca (ANTUNES e RIBEIRO 1999) ou ainda manifestam padrões contínuos (ANTUNES e RIBEIRO, 1999; PESSOA et al., 2012; ALLENSPACH et al., 2012). Estas espécies possuem flores pequenas dispostas em inflorescências, com características melitofilas, geralmente polinizadas por abelhas vibradoras coletoras de pólen, único recurso ofertado na maioria das espécies deste gênero (RENNER, 1989). Seus frutos, carnosos e atrativos, são considerados como um importante recurso nas florestas tropicais (GALETTI, 1996) atraindo uma gama de dispersores, especialmente aves.

O gênero *Miconia*, o maior da família Melastomataceae (MEYER, 1998), é bem representado nos diversos habitats e de grande abundância em ecossistemas florestais (SOUZA e LORENZI, 2012). Nos estudos florísticos e fitossociológicos em florestas da Chapada Diamantina, suas espécies geralmente aparecem com outras congêneres no mesmo estrato (FUNCH et al., 2008; RIBEIRO-FILHO et al., 2009; COUTO et al., 2011), refletindo uma forte interação ecológica e sugerindo papéis ecológicos similares dentro das comunidades. Entretanto poucos trabalhos têm sido realizados sobre interações interespecíficas em espécies cogenères em florestas.

Assim, este estudo investigou a fenologia reprodutiva de três espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae) ocorrentes na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil, procurando identificar as estratégias reprodutivas encontradas em espécies simpátricas com morfologia similar de flores e frutos, relacionadas a polinização por vibração e dispersão ornitócorica.

MATERIAIS E MÉTODOS

1- Área de estudo - Este estudo foi realizado em um trecho de floresta ciliar do rio Lençóis, situado entre os pontos 12°27'30"S e 41°27'56"W e 12° 33'34"S e 41°24'15" W - a 440 m de altitude, no Município de Lençóis, localizado na Serra do Sincorá, na borda oriental da Chapada Diamantina, Bahia. Esta floresta ciliar ocorre em altitudes entre 400 e 500 m, em faixas de 15 a 25m paralelas ao eixo do rio, sob um solo distrófico com umidade variando entre 16 e 75% durante os períodos seco e chuvoso respectivamente (MIRANDA et al. 2011). O dossel é composto por árvores em torno de 10 m de altura, com poucos indivíduos superiores a 20 m de altura e um sub-dossel descontínuo variando de 3,5 a 8 m, formado principalmente por espécies das famílias Myrtaceae e Melastomataceae e indivíduos jovens das espécies do estrato superior (FUNCH et al. 2008).

O clima da região é mesotérmico do tipo Cwb, segundo a classificação de Koppen (1948), sendo considerado tropical semiúmido, com verão chuvoso e inverno seco. As médias de temperatura ficam em torno de 24,4°C e a precipitação pluviométrica total para a região em torno de 1118 mm (Fig. 1 A). É notória a irregularidade das chuvas na região. Nos anos de execução dos trabalhos, as médias de precipitação foram díspares das médias históricas com destaque para o ano de 2012 onde foi verificada uma estação seca bastante prolongada na região (Fig. 1B-C), seguindo uma tendência do Estado da Bahia (INMET 2012). Os dados climatológicos foram obtidos na Estação Climatológica de Lençóis Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Os dados de fotoperíodo foram obtidos do *Astronomical Applications Department of the U.S. Naval Observatory* (http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_OneYear.php) e as informações de insolação através do site (<http://aom.giss.nasa.gov/srlocat.html>) (Figura 1D).

2- Espécies estudadas – Melastomataceae está entre as famílias de maior riqueza de espécies na mata ciliar. Das sete espécies da família registradas no local, seis pertencem ao sub-dossel e todas são do gênero *Miconia* (FUNCH, 1997). Neste trabalho foram acompanhadas as espécies arbóreas: *Miconia alborufescens* Naud., *Miconia holosericea* (L.) DC. e *Miconia prasina* (Sw) DC., mais abundantes no local, representando 50% das espécies da família descrita para o sub-dossel.

Os indivíduos de *Miconia alborufescens* são arvoretas 1-3 m altura, suas inflorescências são panículas de glomérulos, com flores pentâmeras, brancas, estames e anteras brancas e uniporosas (Figura 3). Baga imatura vermelha, madura enegrecida. *Miconia holosericea* são árvores em torno de 6 m, com inflorescências em panículas paucitloras, terminais, com flores hexâmeras brancas; estames brancos, anteras lilases uniporosas. Baga imatura verde, madura enegrecida (Figura 3). *Miconia prasina* são árvores até 8 m, com inflorescências em panículas terminais de flores pentâmeras, estames e anteras brancas, uniporosas. Baga imatura verde e madura enegrecida (Figura 3).

3 - Fenologia - As observações fenológicas foram realizadas mensalmente durante 48 meses divididos em dois períodos. O primeiro, de junho de 2008 a maio de 2010 (8-10 indivíduos por espécie (N=26) e o segundo, de janeiro de 2011 a dezembro de 2012 (16-24 indivíduos N=62). Em cada observação foram acompanhadas as fenofases: botões (BT), flores (FL), frutos imaturos (FI) e frutos maduros (FM), seguindo as classes propostas por Fournier (1974). Os padrões de floração e frutificação foram classificados de acordo Newstrom et al. (1994) segundo os critérios de regularidade, frequência e duração.

4- Análise dos Dados - O grau de sobreposição das fenofases entre as espécies foi calculado par a par, utilizando a fórmula de sobreposição de nicho proposta por Krebs (1989).

Em cada espécie, a fim de verificar a sazonalidade e a duração de cada fenofase foram realizadas análises estatísticas circulares, utilizando o software ORIANA 4 (KOVACH 2012). Neste procedimento, os meses foram convertidos em ângulos com intervalos de 30° para cada observação (0° = janeiro até 330° = dezembro), totalizando três ciclos com 12 intervalos anuais de 30° cada. A frequência dos indivíduos de cada espécie foi computada dentro de cada ângulo e em seguida foram calculados os parâmetros: ângulo médio u (posteriormente convertido em data média), comprimento do vetor médio r , desvio padrão circular e intervalos de confiança. Posteriormente, foi executado o teste de Rayleigh (z), que determina a significância do ângulo médio, testando se há sazonalidade nas fenofases (MORELLATO et al., 2000; MORELLATO et al., 2010).

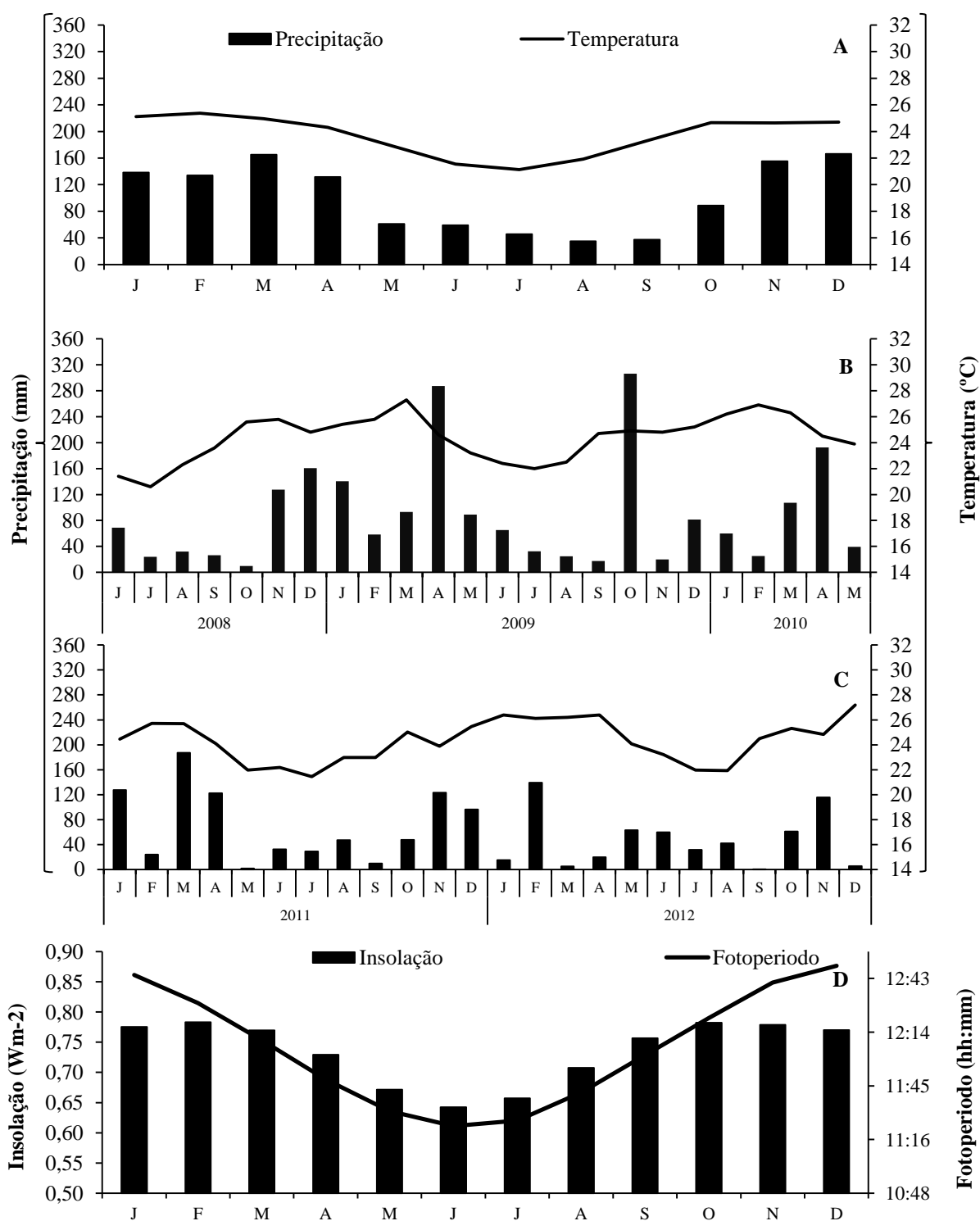


Figura 1 - Dados de precipitação pluviométrica e temperatura (INMET) e insolação e fotoperíodo (*Insolation at Specified Location* (2012) e *On line Photoperiod calculator*) para a região de Lençóis, Bahia, Brasil. A) Médias históricas de precipitação referentes ao período de 1962-2011 e de temperatura de 1993-2006. B) Precipitação total e temperatura média mensal do primeiro período de estudo. C) Precipitação total e temperatura média mensal do segundo período de estudo. D) Médias de Insolação e Fotoperíodo (2005-2010).

RESULTADOS

Em *Miconia alborufescens* a estratégia reprodutiva de produção de flores e frutos contínua com breves interrupções, foi notável nos anos de estudo (Fig. 2 A e B). A floração foi anual, com a fase de desenvolvimento da inflorescência e botões longa, entre 7 a 11 meses, enquanto a fase de abertura das flores (Figura 3) foi breve a intermediária, variando de 1 a 4 meses, entre agosto e novembro (final da estação seca). A frutificação foi anual, intermediária e regular com frutos imaturos ocorrendo de agosto a novembro e frutos maduros de novembro a dezembro (início da estação chuvosa). Os eventos foram sazonais, com valores de r superiores a 0,7 na floração e 0,8 na frutificação (Tabela 1). A data média de oferta das flores ocorreu entre os dias 04 de outubro e 02 de novembro e a oferta de frutos maduros entre 15 de novembro e 06 de dezembro.

A estratégia reprodutiva de *M. holosericea* foi anual, sendo a floração breve (até 15 dias) e regular, com botões e flores ocorrendo de novembro a dezembro (meados da estação chuvosa). A frutificação foi regular anual e longa, com frutos imaturos sendo vistos de janeiro a agosto (longa) e frutos maduros de abril a julho (intermediária) coincidindo com a transição entre as estações chuvosa e seca (Figura 2 B e C). No último ano de observação, foi vista uma precocidade da floração e frutificação, sendo estas fenofases em menor intensidade quando comparado a eventos anteriores, ocasionando uma ocorrência prolongada de frutos imaturos, devido a sobreposição com o ciclo anterior. Entretanto, todos os eventos de floração e frutificação (Figura 4) foram sazonais, com valores de r superiores a 0,5 em ambas as fenofases (Tabela 1), e data média das flores entre 16 e 29 de dezembro e de frutos maduros entre 12 de maio e 15 de julho.

Na espécie *M. prasina* (Sw.) DC. a floração foi anual com duração intermediária, com botões presentes de agosto a novembro e flores em novembro (curta), sendo que ambas as fenofases ocorreram no final da estação seca (Figura 2 E e F). A frutificação foi regular, anual e intermediária, ocorrendo ao longo da estação tipicamente chuvosa, com frutos imaturos sendo vistos de novembro a maio e frutos maduros de março e agosto (Figura 5). Semelhante ao ocorrido com *M. holosericea*, foi observada uma antecipação de 90 dias das fenofases reprodutivas no último ano de observação, sendo mantida a sazonalidade dos eventos, com ocorrência das flores entre 16 e 31 de outubro e com valores de r variando de 0,7 a 1 enquanto os frutos prontos para dispersão ocorreram nas datas médias de 16 e 17 de março e valores de r superiores a 0,5 (Tabela 1).

Entre as três espécies, foi verificado baixo grau de sobreposição, não ultrapassando nove por cento na floração e oito por cento para frutificação, indicando que nestas a oferta de flores e frutos ocorreu em momentos diferentes (Tabela 2).

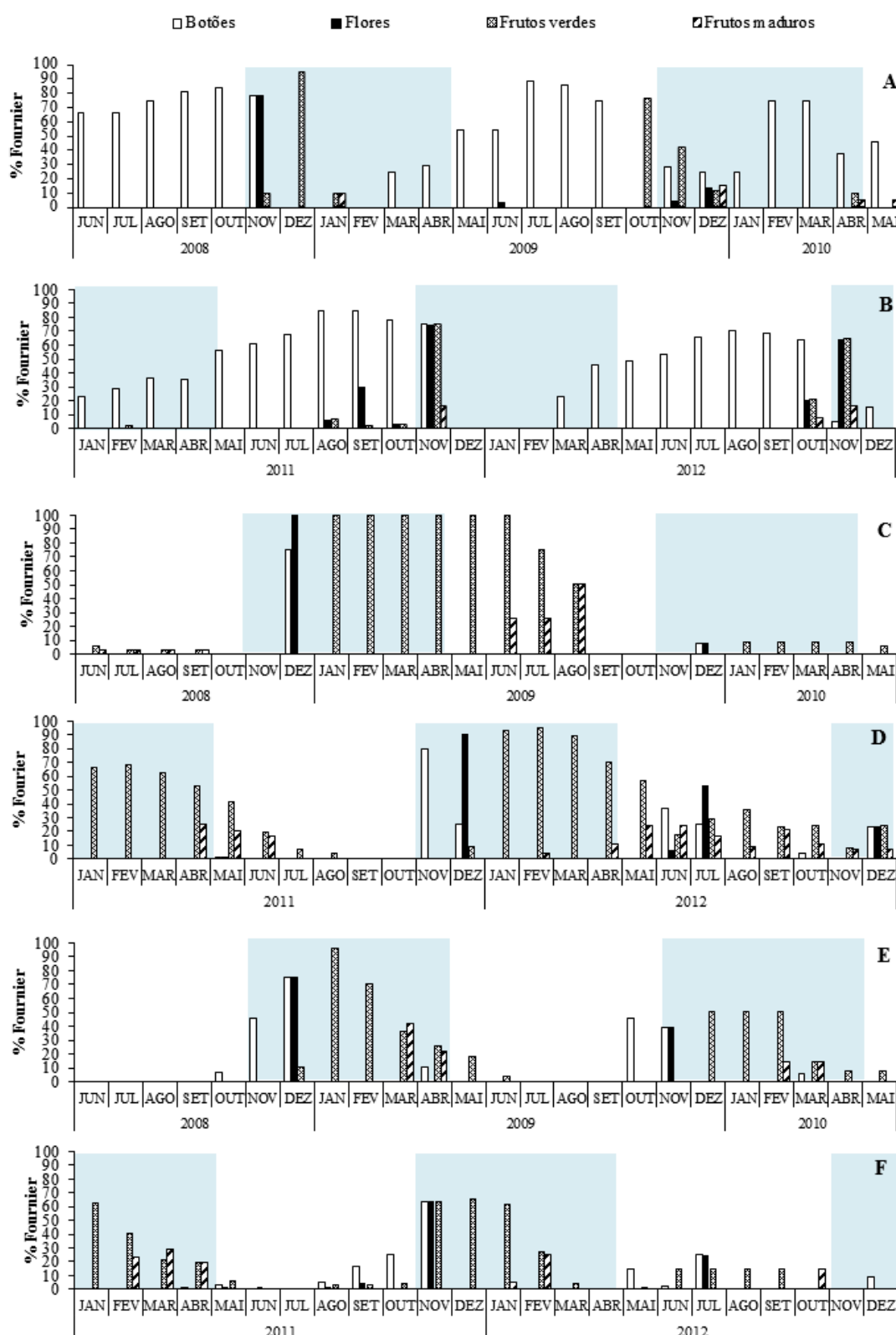


Figura 2- Fenologia reprodutiva de espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. A-B) *M. alborufescens* Naud.. C-D) *M. holosericea* (L.) DC. E-F) *M. prasina* (Sw) DC.. Em sombreado a estação tipicamente chuvosa segundo dados históricos do INMET.



Figura 3- Fenologia de *Miconia alborufescens* Naud., na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, BA. A-B) Desenvolvimento do meristema floral. C-E) Alongamento da inflorescência F) Inflorescência com desenvolvimento completo e botões em pré antese. G-H) Detalhe da inflorescência com flores abertas e ampliação das flores. I) Frutos imaturos e maduros



Figura 4 - Fenologia de *Miconia holosericea* (L.) DC na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia. A-B) Desenvolvimento dos botões. C) Flores, D) Frutos imaturos e maduros.



Figura 5 - Fenologia de *Miconia prasina* (Sw) DC. na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia. A-B) Desenvolvimento dos botões. C) Flores, D) Frutos imaturos e maduros.

Tabela 1 – Resultados dos testes de estatística circular para ocorrência de sazonalidade e data média anual das fenofases de *Miconia* Ruiz & Pav., na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. ns = diferença não significativa ($p < 0,05$). (--) = sem data média calculada. (**) = alta sazonalidade e sem desvio padrão.

Espécies	Variável	2009				2011				2012			
		BT	FL	FI	FM	BT	FL	FI	FM	BT	FL	FI	FM
<i>Miconia alborufescens</i>	Número de observações	704	164	251	88	1017	226	146	100	863	181	181	144
	Média do vetor (μ)	173,79°	273,12°	290,58°	340,50°	185,34°	278,44°	300,15°	315°	188,32°	301,61°	301,61°	305,95°
	Data média	25/jun	04/out	21/out	11/dez	07/jul	09/out	01/nov	15/nov	04/Jul	02/nov	02/nov	06/nov
	Comprimento médio do Vetor (r)	0,303	0,764	0,788	0,879	0,309	0,848	0,776	1	0,320	0,977	0,977	0,982
	Desvio padrão circular	88,57°	42,02°	39,59°	29,14°	111,06°	32,86°	40,81°	**	88,49°	12,24°	12,24°	10,82°
	Rayleigh Test (p)	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	4,88E-11	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12
<i>Miconia holosericea</i>	Número de observações	40	140	700	300	105	11	580	245	304	219	1019	510
	Média do vetor (μ)	315°	358,90°	105°	165°	315°	346,50°	87,01°	130,51°	203,181°	235,605°	81,33°	193,248°
	Data média	15/nov	29/dez	17/abr	16/jun	15/nov	16/dez	30/mar	12/mai	25/jul	27/ago	24/mar	15/jul
	Comprimento médio do Vetor (r)	1	0,902	0,539	0,921	0,915	0,922	0,602	0,923	0,339	0,245	0,062	0,455
	Desvio padrão circular	**	25,96°	63,67°	23,22°	24,12°	23,10°	57,71°	22,92°	84,27°	96,12°	134,95°	71,94°
	Rayleigh Test (p)	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12
<i>Miconia prasina</i>	Número de observações	176	88	428	88	261	133	507	247	187	71	415	167
	Média do vetor (μ)	270°	285°	40,70°	75°	282,74°	299,59°	36,92°	73,86°	174,62°	195°	180,834°	6,805
	Data média	30/set	16/out	10/fev	17/mar	13/out	31/out	06/fev	16/mar	26/Jun	18/Jul	--	07/Jan
	Comprimento médio do Vetor (r)	0,977	1	0,644	1	0,756	0,736	0,525	0,923	0,679	1	0,074	0,595
	Desvio padrão circular	12,35°	**	53,71°	**	42,90°	44,85°	65,08°	22,88°	50,38°	**	130,66°	58,40°
	Rayleigh Test (p)	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	ns	< 1E-12

Tabela 2 – Grau de sobreposição (%) das fenofases entre as espécies de *Miconia* Ruiz & Pav na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, BA. BT= botões, FL= Flores, FI= frutos imaturos, FM=frutos maduros.

Espécies	<i>Miconia holosericea</i>				<i>Miconia prasina</i>			
	BT	FL	FV	FM	BT	FL	FV	FM
<i>Miconia alborufescens</i>	8,5	3,0	7,4	3,8	7,6	3,2	6,8	3,8
<i>Miconia holosericea</i>	-	-	-	-	6,0	3,5	7,2	4,3

DISCUSSÃO

As espécies de *Miconia* avaliadas exibiram um padrão de floração anual e preferencialmente na estação mais úmida, porém as ofertas de flores foram curtas, sequenciais, com alta sincronia intraespecífica e quase sem sobreposição entre as espécies, ressaltando a importância da organização na oferta do recurso entre espécies simpátricas.

A fenologia de floração nas espécies de *Miconia* parece estar estreitamente relacionada com a fenologia das abelhas coletoras de pólen, uma vez que este é a única recompensa oferecida em 98% das espécies da família (RENNER, 1989). Logo, ajustar a oferta do recurso ao ciclo de atividade reprodutiva do polinizador/coletor, especialmente espécies vibráteis que utilizam o pólen na manutenção das larvas, garante um maior número de oportunidades para cruzamentos intraespecíficos e, conseqüentemente, o sucesso dessa co-evolução de espécies poricidas e a *buzz pollination* (BUCHMANN, 1983).

Uma baixa sobreposição da floração entre os táxons proporciona uma oferta por tempo maior e diminui a probabilidade dos grãos de pólen serem depositados em espécies aparentadas, aumentando as possibilidades dos cruzamentos intraespecíficos e bem sucedidos (MITCHELL et al., 2009).

A oferta concentrada de flores por um curto período de tempo (*Big Bang*) foi descrita por Genty (1974) para espécies de Bignoniaceae e parece ser uma característica comum para algumas espécies do gênero *Miconia* (MORI e PIPOLY, 1984; MEYER, 1998; GOLDEMBERG e SHEPHERD, 1998; SANTOS et al., 2010). Entretanto, este modo de oferta está associado a uma alta sincronia e esta, apesar de favorecer a atração de visitantes (*display*), pode diminuir as chances de cruzamentos entre populações mais distantes, uma vez que o polinizador pode saciar-se rapidamente devido a alta oferta do

recurso, não necessitando percorrer grandes distâncias para novas coletas (RATHCKE e LACEY, 1985; BAWA, 1985) e assim favorecer a formação de frutos por autopolinização ou por apomixia, características já descritas em muitas espécies do grupo (GOLDEMBERG e SHEPHERD, 1998).

A antese, ocorrendo entre o final da estação seca e início da estação chuvosa associada ao rápido desenvolvimento e diponibilidade dos frutos maduros observada em *M. alborufescens*, parece estar associada ao fato desta espécie possuir o menor porte dentre as três e, por isso, necessite ofertar o recurso no momento em que há maior visibilidade do sub-dossel coincidindo com a época de maior perda foliar na comunidade no período (FUNCH et al., 2002). Assim, as chances de vizualização dos flores e frutos de *M. alborufescens* seriam maiores e enfatizadas pela ausência destes recursos nas demais espécies investigadas.

Na referida espécie foi observada ainda, que não ocorreram diferenças interanuais representativas nos percentuais de recursos ofertados, com respostas semelhantes mesmo nos períodos mais estiados. O florescimento ao final da estação seca e início da chuvosa parece ser uma estratégia conservada em *M. alborufescens* uma vez que esta também está presente em ambiente de cerrado onde as condições climáticas e edáficas são diferentes e, no entanto, possuem fenologia semelhante (SPS Neves dados não publicados).

Quando comparado ao trabalho de Funch (1997), também na floresta ciliar do rio Lençóis, no qual a autora realizou registro qualitativo em nível de comunidade, os meses de floração das espécies foram coincidentes apenas em *M. alborufescens*. A referida autora registrou uma floração intermediária para *M. holosericea*, com uma manifestação subanual breve no ano mais seco e subanual para *M. prasina*, comportamento este semelhante ao observado no último período do presente estudo. Tal

comportamento pode significar maior sensibilidade a condição de seca nestas espécies, o que pode ser justificado pela distribuição destas espécies especialmente em florestas, enquanto *M. alborufescens* está presente também em ambientes de cerrado.

A ocorrência de fenofases reprodutivas durante a estação mais úmida ou nos momentos de condição hídrica mais favoráveis é esperada em ambientes florestais tropicais (FRANKIE et al., 1974; HOWE e SMALLWOOD, 1982; MORELLATO et al., 1989). Entretanto, episódios subanuais e diferenças nas intensidades de floração e frutificação intra-anuais são referenciadas em espécies lenhosas e podem estar relacionadas com a condição hídrica, combinação de nutrientes, alocação de assimilados e mecanismos endógenos de controle dos eventos reprodutivos. Assim, se a relação carbono/proteína não estiver positiva, é possível a não formação de flores ou ainda que esta ocorra de forma assincrônica entre os indivíduos (LARCHER, 2000).

Com base no observado por Funch et al. (2002), foi estimado que as três espécies de *Miconia* representam 17% das espécies com frutos carnosos da mata ciliar do rio Lençóis que frutificam na estação chuvosa, e 38% das espécies exclusivas do sub-dossel. Logo, garantir uma oferta sem sobreposição e prolongada, inclusive ao longo da estação seca como visto em *M. holosericea*, é essencial na permanência das espécies que utilizam este estrato como nicho fundamental a exemplo de *Turdus rufiventris* Vieillot, 1818 e *T. leucomelas* Vieillot, 1818 (VOGEL et al., 2011) uma vez que durante a estiagem a abundância de insetos também diminui, favorecendo o consumo de vegetais pelas espécies onívoras ou ainda atuando como um recurso alternativo para as insetívoras (HOWE e ESTABROOK, 1977; ATHIÊ e DIAS, 2012).

Entretanto, dentre os dispersores de *Miconia* encontra-se também marsupiais como *Gracilinanus microtarsus*, espécie citada como boa dispersora em *M. albicans* atuando na facilitação da germinação após o consumo (MAGNUSSON e SANAIOTTI,

1987; PEREIRA et al., 2009). Marsupiais ocupam os estratos superiores da floresta (PASSAMANI, 2000) com poucos contatos com o solo, porém são bastante velozes e capazes de percorrer grandes distâncias.

A segregação temporal e sem sobreposição na oferta de frutos maduros de *Miconia*, também foi observado por Maruyama et al. (2007) em uma formação vegetal secundária em Uberlândia-MG, por Poulin et al. (1999) no Panamá e por Croat (1978) *apud* Poulin et al. 1999 na ilha de Barro Colorado. Tal comportamento enfatiza não somente a questão da redução da competição por dispersores.

Uma certa previsibilidade da estação favorável à germinação permite que as sementes germinem logo após serem dispersas e assim aproveitem melhor todo o período chuvoso para o desenvolvimento e estabelecimento das plântulas. Possivelmente esta deve ser a estratégia adotada por *M. alborufescens*, enquanto *M. prasina* e *M. holosericea* possivelmente armazenam suas sementes no solo e aguardam a estação chuvosa para iniciar o processo de germinação. Possivelmente, a influência da estação chuvosa nestas duas espécies esteja associada a necessidade hídrica para o desenvolvimento e composição do fruto uma vez que estes são compostos majoritariamente por água, chegando a percentuais até 80% (MARUYAMA et al. 2007).

Quando comparado com as observações de Funch (1997), os padrões e épocas foram bastante divergentes, a exemplo de *M. alborufescens*, espécie descrita pela autora com floração intermediária e dispersão na estação seca. Já *M. holosericea* manteve o padrão intermediário porém a época da oferta não se repetiu na observação de Funch (1997) e nem coincide com as observações recentes. Em *M. prasina* a floração mostrou-se irregular na duração e período de oferta, provevelmente relacionado aos eventos subanuais identificados pela autora. As diferenças encontradas entre os registros de

Funch (1999) e o presente estudo podem ser devido a diferenças na amostragem (número de indivíduos acompanhados) e na avaliação (qualitativa e semi-quantitativa), sendo relacionadas ao desenho dos estudos fenológicos em nível de comunidade e população. Assim, as respostas características de cada espécie tendem a ficar ocultas nas descrições gerais em nível de comunidade (WILLIAMS-LINERA e MEAVE 2002).

As espécies em questão possuem flores e frutos com morfologia muito semelhante. Apesar do tipo de deiscência das anteras limitar alguns tipos de visitantes florais (*buzz-pollination*) e dos frutos muito semelhantes atraírem as mesmas espécies de dispersores como *Turdus* sp., *Dacnis cayana*, *Tangara palmarum* (LIMA et al., não publicados), estas características possivelmente atuam em conjunto para compor um grau de associação em nível intermediário (BLÜTHGEN, 2012).

As espécies de *Miconia* estudadas na mata ciliar do rio Lençóis ajustaram seu florescimento e frutificação de forma sequencial, iniciando por *M. alborufescens*, em seguida *M. prasina* e *M. holosericea*. Este ajuste na oferta de flores e frutos se deu com quase nenhuma sobreposição entre as espécies, estabelecendo uma importante estratégia para evitar a competição por polinizadores e dispersores.

REFERÊNCIAS

- AIDE, T.M. Dry season leaf production: An escape from herbivory. **Biotropica**, v.24, p.532–537, 1992.
- ALLENSPACH, N.; TELLES, M.; DIAS, MM. Phenology and frugivory by birds on *Miconia ligustroides* (Melastomataceae) in a fragment of cerrado, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v.72, n.4, p. 859-864, 2012.
- ANTUNES, N.B.; RIBEIRO, J.F. Aspectos fenológicos de seis espécies vegetais em matas de galeria do Distrito Federal. **Pesquisa agropecuaria brasileira**. v.34, n.9, p. 1517-1527, 1999.
- ATHIE, S.; DIAS, M.M. Frugivoria por aves em um mosaico de Floresta Estacional Semidecidual e reflorestamento misto em Rio Claro, São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, v.26, n.1,2012
- BAWA, K.S.; PERRY, D.R; BEACH, J.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany** 72: 331-345, 1985.
- BLÜTHGEN, N. Interação planta-animal e a importância funcional da biodiversidade. In: **Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma Abordagem Ecológico-Evolutiva**. Kleber Del - Claro e Helena Maura Torezan – Silingardi Orgs. 2012, 336p .
- BORCHERT, R.; MEYER, S.A.; Felger, R.S.; Porter-Bolland, L. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. **Global Ecology and Biogeography** 13: 409-425. 2004.
- 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.

BUCHMANN S.L Buzz pollination in angiosperms. In: Jones CE and Little JR (ed). **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold, p. 73-113, 1983.

CALLE Z, SCHLUMPBERGER BO, PIEDRAHITA L, LEFTIN A, HAMMER SA, 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.

COUTO, A.P.; FUNCH, L.S, CONCEIÇÃO, A.A. Composição florística e fisionomia de floresta estacional semidecídua submontana na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Rodriguésia** v.61, n.2, p. 391-405, 2011.

FOURNIER, L.A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba** v.2, p. 422-423, 1974.

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

FUNCH, L.S. Composição florística e fenologia de mata ciliar e mata de encosta adjacentes ao Rio Lençóis, Lençóis, BA. **Tese**. (Doutorado, Botânica), Campinas. Universidade de Campinas. 1997.

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.; RODAL, M.J.N.; FUNCH, R.R Floristic aspects of forests of the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. In: Wayt Thomas, Wm. (ed.). The Atlantic coastal forest of northeastern Brazil. New York, The New York Botanical Garden Press. 2008.

GALETTI, M.; STOTZ, D.F. *Miconia hypoleuca* (Melastomataceae) como espécie-chave para aves frugívoras no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, v.56, n.2, p.435-439, 1996.

- GENTRY, H.A. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** v.6, p.64-68, 1974.
- GOLDENBERG, R.; SHEPHERD, G.J. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. **Plant Systematics and Evolution** v.211, p.13-29, 1998.
- GRESSLER, E. Floração e frutificação de Myrtaceae de floresta atlântica: limitações ecológicas e filogenéticas. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2005.
- HOWE, H.F.; ESTABROOK, G.F. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **American Naturalist**, v.111, n.981, p. 817-832. 1977.
- HOWE, H.F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 201-228, 1982.
- KOCHMER, J.P.; HANDEL, S.N. Constrains and competition in the evolution of flowering phenology. **Ecological Monographs**, v.56:303-325, 1986.
- KOVACH. 2012. Oriana for Windows. Wales, Kovach Computing Services.
- KOPPEN, W. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. **Fondo de Cultura Econômica**. México, 1948.
- KREBS, C.J. Ecological methodology. Harper and Row Publishers, New york. 1989.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2000. 531 p.
- LIETH, H. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. Phenology and seasonality modeling. p. 3-19. H. Lieth (ed.). **Ecological Studies** 8. Springer-Verlag, Berlin. 1974.
- MAGNUSSON, W. E.; SANAIOTTI, T. M. Dispersal of Miconia seeds by the rat *Bolomys lasiurus*. **Journal of Tropical Ecology**, v.3, p.277-278, 1987

- MARUYAMA, PK.; ALVES-SILVA, E.; MELO, C., Oferta qualitativa e quantitativa de frutos em espécies ornitocóricas do gênero *Miconia* (Melastomataceae). **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p. 672-674, 2007.
- MEYER, J. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). **Biotropica**, v.30, p. 609-624, 1998.
- MIRANDA, L.d’P de, 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* 70(2-3): 143-150, 2011.
- MITCHELL, R. J., IRWIN, R. E. *et al.* Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. **Annals of Botany**, v.103, p. 1355-136, 2009.
- MORELLATO, L.P.C.; ALBERTI, L.F.; HUDSON, I.L. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. Pp. 357-371. In: Keatley, M. and Hudson, I.L. (eds.) **Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis**. New York, Springer. 2010
- MORELLATO, L.P.C.; RODRIGUES, R.R., LEITÃO FILHO,H.F.; JOLY, C.A. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí. **Revista Brasileira de Botânica**, n. 12, p. 85-98, 1989.
- MORELLATO, L.P.C.; TALORA, D.C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C.C.; ROMERA, E.C. and ZIPPARRO, V.B. Phenology of Atlantic rain forest trees: A comparative study. **Biotropica**, v.32, p.811-823, 2000.
- MORI, S.A.; PIPOLY, J.S. Observations on the big bang flowering of *Miconia minutiflora*. **Brittonia**, v. 36, p. 337-341, 1984.

- NEWSTROM, L. E., FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** v.26, n.2, p. 141-159, 1994.
- PASSAMANI, M. Análise da comunidade de marsupiais em Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão** (N. Ser.), 11/12: p. 215-228, 2000.
- PEREIRA, M.S; PASSAMANI, M. da SILVA E.A.A. Germinação de Sementes de *Miconia* (Melastomataceae) ingeridas pelo Marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae) - **Boletim Museu Biologia Mello Leitão**, n.25, p. 43-51, 2009.
- PESSOA, M. de S. et al. Reproductive phenology of *Miconia mirabilis* (Melastomataceae) within three distinct physiognomies of Atlantic Forest, Bahia, Brazil. **Biota Neotropica**, v.12, n.2, p. 49-56, 2012.
- POULIN, B.; WRIGHT, S.J.; LEFEBVRE, G.; CALDERÓN, O. Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v.15, p. 213-227, 1999.
- RATHCKE, B.; LACEY, E.P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.16, p.179-214, 1985.
- RENNER, S.S. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden** v, 76, p. 496-518, 1989..
- RIBEIRO-FILHO, A.A.; FUNCH, L.S.; RODAL, M.J.N. Composição florística da Floresta Ciliar do Rio Mandassaia, Parque Nacional da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Rodriguésia**, v.60, p. 265-276, 2009.
- SANTOS, A.P.M. dos; ROMERO, R.; OLIVEIRA, P.E.A.M. de. Biologia reprodutiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endêmica da Serra da Canastra, Minas Gerais. **Revista brasileira de Botânica**, v.33, n.2, p. 333-341, 2010.

SMYTHE, N. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. **The American Naturalist**, v.104, p.25-35, 1970.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira em APG III. 2.ed. Nova Odessa, SP. Instituto Plantarum, p.572-601, 2012.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009

VOGEL, H.F.; ZAWADZKI, C.H.; METRI, R.I. Coexistência entre *Turdus leucomelas* Vieillot, 1818 e *Turdus rufiventris* Vieillot, 1818 (Aves: Passeriformes) em um fragmento urbano de floresta com araucárias, Sul do Brasil. **Biota Neotropica**, v.11, n.3, 2011.

WILLIAMS-LINERA, G.; MEAVE, J. Patrones fenológicos. Pp. 407-431. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Costa Rica, Libro Universitario regional. 2002.

WRIGHT, S.J.; van SCHAIK, C.P. Light and the phenology of tropical trees. **American Naturalist**, v.143, p. 192-199, 1994.

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

Capítulo II

FENOLOGIA VEGETATIVA E CARACTERES MORFOFUNCIONAIS DE ESPÉCIES DE *MICONIA* RUIZ & PAV. (MELASTOMATACEAE) EM FLORESTA CILAR, CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA, BRASIL

Mara Rúbia de Oliveira Lima, Lia d'Afonsêca Pedreira de Miranda & Ligia
Silveira Funch

Capítulo a ser submetido à Revista TREES

RESUMO

Este estudo investigou a fenologia vegetativa e caracteres morfofuncionais de três espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae) ocorrentes em floresta ciliar (12°27'30"S e 41°27'56"W), na Chapada Diamantina, nordeste do Brasil. As observações fenológicas foram realizadas mensalmente durante 48 meses em indivíduos de *Miconia alborufescens* Naud., *Miconia holosericea* (L.) DC. e *Miconia prasina* (Sw) DC., sendo acompanhadas as fenofases de queda e brotamento foliar. Mensurações de potencial hídrico (Ψ_w) ao amanhecer (Ψ_{PD}) e após o meio dia (Ψ_{PM}), trocas gasosas, atributos foliares, densidade de madeira e concentração de pigmentos fotossintéticos foram realizadas em dois períodos secos. Observações de idade foliar foram tomadas durante 24 meses. As espécies exibiram um padrão perenifólio com produção contínua de pequenas quantidades de folhas com alta longevidade, sendo esta influenciada pelos caracteres morfofuncionais foliares. As médias do (Ψ_{PD}) foram diferentes em comparação as do (Ψ_{PM}), sendo *M. prasina* a espécie de maior (Ψ_w) em ambas as aferições. Os caracteres morfofuncionais não diferiram entre as amostragens e a densidade de madeira foi alta. Nos meses mais secos houve redução das trocas gasosas em todas as espécies. *M. alborufescens* apresentou as maiores concentrações de pigmentos e as maiores taxas fotossintéticas. A quantidade de água disponível no solo foi suficiente na manutenção da condição hídrica positiva e do padrão perenifólio. A alta longevidade foliar conferiu uma relação custo benefício positivo e um indicativo da longa funcionalidade fisiológica e regulação endógena das fenofases.

Palavras Chave: Sub-dossel de floresta tropical, regulação endógena fenológica, longevidade foliar, potencial hídrico, trocas gasosas.

ABSTRACT

This study investigated the phenology and vegetative characters morphofunctional three species of *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae) occurring in gallery forest (12 ° 27'30 "S and 41 ° 27'56" W), in the Chapada Diamantina, Northeastern Brazil. The phenological observations were made monthly for 48 months in individuals *Miconia alborufescens* Naud., *Miconia holosericea* Triana and *Miconia prasina* (Sw) DC., being accompanied phenophases budding and leaf fall. Measurements of water potential (Ψ_w) at dawn (Ψ_{PD}) and mid-day (Ψ_{PM}), gas exchange, leaf traits, wood density and concentration of photosynthetic pigments were performed along the two dry season. Observations were taken of leaf age 24 months. The species exhibited of evergreen pattern with a continuous production of leaves in small quantities and of high longevity, this being influenced by characters morphofunctional leaf. Mean (Ψ_{PD}) were different in the comparison of (Ψ_{PM}) and *M. prasina* species of higher (Ψ_w) in both measurements. The characters morphofunctional did not differ between samples and wood density was high. In the driest months decreased gas exchange in all species. *M. alborufescens* had the highest concentrations of pigments and higher photosynthetic rates. The amount of water available soil was sufficient to maintain a positive water condition and evergreen pattern. The high leaf longevity conferred a positive cost benefit and an indication of the long feature and physiological regulation of endogenous phenophases.

Key words: understory of Tropical Forest, seasonality, endogenous regulation phenological, leaf longevity, water potential, gas exchange.

INTRODUÇÃO

A fenologia pode ser definida como o estudo dos eventos biológicos repetitivos, de acordo com ocorrência, e as causas que determinam tais eventos (Lieth 1974). Trata-se principalmente do estudo das fases de desenvolvimento externamente visíveis nas plantas - podendo compreender desde a germinação de sementes, produção de folhas, flores e frutos até a senescência destes órgãos - e das diferentes pressões bióticas (polinizadores, dispersores e herbívoros) e abióticas (temperatura, precipitação, umidade, fotoperíodo e insolação) que afetam tais fases.

Nas regiões temperadas, a temperatura é considerada como o principal fator regulador dos eventos fenológicos, enquanto nas tropicais e subtropicais, a variação na disponibilidade de água ao longo do ano em função da existência de estações secas e chuvosas tem sido considerada a mais importante condicionante fenodinâmica (Borchert 1994a; Peñuelas et al. 2004) uma vez que a água é um fator limitante (Reich and Borchert 1984).

A importância atribuída à água é oriunda de trabalhos que relatam os períodos de crescimento e produção de folhas ocorrendo simultaneamente nas épocas em que há maior disponibilidade hídrica para as plantas (Frankie et al. 1974; Ferraz et al. 1999; Peñuelas et al. 2004) ou a características estruturais e fisiológicas que auxiliem na economia e/ou eficiência no uso desta (Rosado and Mattos 2007).

Em florestas secas, algumas espécies podem produzir folhas mesmo durante períodos de estiagem, evidenciando a presença de características ligadas à manutenção de um balanço hídrico positivo (Reich and Borchert 1982; Borchert 1994b), dentre elas a redução de superfície foliar e altura da planta e madeiras menos densas (Larcher 2000). Nas florestas úmidas, onde a sazonalidade climática é menos intensa, as espécies vegetais geralmente apresentam características foliares distintas das espécies de

florestas secas. Dentre estas estão variações no tamanho, venação, posição e textura da lamina foliar (Turner 1994; Marques et al. 2000; Taiz and Zeiger 2009) além de alta longevidade foliar (Kikuzawa and Ackerly 1999).

Tais diferenças se dão principalmente em função da disponibilidade de água e luz. Assim, em ambientes úmidos, onde existe pouco estresse sazonal, as folhas geralmente apresentam tamanho alongado, baixa espessura, textura macia ou as vezes pouco esclerificada e cutícula fina (Cutler et al. 2011) ou seja, características que em conjunto proporcionem um melhor desempenho na captação de luz.

As características morfológicas foliares são apontadas como propriedades importantes para a regulação do balanço hídrico, podendo a espessura, suculência, massa de folha por unidade de área e densidade foliar e da madeira influenciar no padrão fenológico das espécies, uma vez que todos estes podem atuar na conservação do estado hídrico positivo e na eficiência das trocas gasosas (Rosado and Mattos 2007, Lima et al. 2012). O grau de suculência foliar pode regular grandes variações do potencial hídrico uma vez que ocorrem pequenas variações no conteúdo de água devido a perdas por transpiração. Além disso, o controle da abertura dos estômatos também contribui para regulação do balanço hídrico além de evitar que a perda excessiva de água seja capaz de causar embolia nos vasos xilemáticos (Sperry 2000).

A longevidade foliar reflete em geral uma relação custo-benefício, considerando a maximização do ganho de carbono pela planta (Kikuzawa and Ackerly 1999) ou ainda, uma condição de equilíbrio entre o custo de construção e manutenção (Kikuzawa 1991). Associada a duração das folhas, o investimento em pigmentos fotossintéticos justifica em parte a resistência destas, uma vez que a aquisição destes compostos, mesmo aumentando a eficiência na captação de luz (Porra 1989) é dispendiosa para a planta (Larcher 2000).

Investigações, associando a fenologia vegetativa e características morfofuncionais ainda são bastante escassas principalmente em áreas úmidas, uma vez que nestes ambientes muitas plantas conservam as suas folhas ao longo do ano. Na floresta ciliar do rio Lençóis, os estudos realizados por Funch (1997) descreveram as espécies de *Miconia*, como perenifólias. Posteriormente, Miranda (2007) mostrou que o padrão perenifólio pode estar associado a características ou estratégias diferentes entre espécies.

Dessa forma, este trabalho investigou como as espécies de *Miconia* no subdossel da floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, nordeste do Brasil, se mantêm perenifólias mesmo nos períodos com maior estiagem, avaliando os caracteres morfofuncionais das folhas e densidade de madeira, trocas gasosas, pigmentos foliares e o potencial hídrico das mesmas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo - Este estudo foi realizado em um trecho da floresta ciliar do rio Lençóis, situado entre os pontos 12°27'30"S e 41°27'56"W e 12° 33'34"S e 41°24'15"W - a 440 m de altitude, no município de Lençóis, localizado na Serra do Sincorá, na borda oriental da Chapada Diamantina, Bahia. Esta floresta ocorre em altitudes entre 400 e 500 m, em faixas de 15 a 25m paralelas ao eixo do rio, sob um solo distrófico com umidade variando entre 16 e 75% durante os períodos seco e chuvoso respectivamente (Miranda et al. 2011). O dossel é composto por árvores em torno de 10m de altura, com poucos indivíduos superiores a 20 m e um sub-dossel descontínuo variando de 3,5 a 8 m, formado principalmente por espécies das famílias Myrtaceae e Melastomataceae e indivíduos jovens das espécies do estrato superior (Funch et al. 2008).

O clima da região é mesotérmico do tipo Cwb, segundo a classificação de Koppen (1948), sendo considerado tropical semiúmido, com verão chuvoso e inverno seco. As médias de temperatura ficam em torno de 24,4°C e a precipitação total para a região em torno de 1118 mm (Fig. 1 A). É notória a irregularidade das chuvas na região. Nos anos de execução dos trabalhos, as médias de precipitação foram díspares das médias históricas com destaque para o ano de 2012 onde foi verificada uma estação seca bastante prolongada na região (Fig. 1B-C), seguindo uma tendência do Estado da Bahia (INMET 2012). Os dados climatológicos foram obtidos na Estação Climatológica de Lençóis Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Os dados de fotoperíodo foram obtidos do *Astronomical Applications Department of the U.S. Naval Observatory* (http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_OneYear.php) e as informações de insolação através do site (<http://aom.giss.nasa.gov/srlocat.html>) (Figura 1D).

Espécies experimentais – foram avaliadas três espécies arbóreas do gênero *Miconia* (Melastomataceae), que em conjunto representam 13% das espécies do sub-dossel e 50% da família, sendo esta a terceira com maior em riqueza neste estrato (Funch 1997). As espécies acompanhadas foram: *M. alborufescens* Naud., arvoreta de 1 a 3m, com folhas discolores e coriácea; *M. holosericea* (L.) DC. árvore de 3 a 6 m, com folhas discolores e cartácea; e *M. prasina* (Sw) DC. árvore de 3 a 8m com folhas concolores e cartácea. O material coletado foi identificado por especialistas e depositados no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS).

Observações fenológicas - foram realizadas mensalmente e em dois períodos: junho de 2008 a maio de 2010 (8-10 indivíduos N=26) e janeiro de 2011 a dezembro de 2012 (16-24 indivíduos de cada espécie N=62), sendo acompanhadas as fenofases: brotamento e queda foliar, que foram estimadas seguindo as classes propostas por Fournier (1974). Os padrões foliares foram classificados de acordo Frankie et al. (1974).

Idade Foliar - O tempo de vida da folha foi acompanhado segundo metodologia adaptada de Reich et al. (1991), em 18-22 ramos marcados por espécie e distribuídos entre seis indivíduos acompanhados na fenologia. Todos os ramos foram marcados e esquematizados e a cada visita mensal o surgimento de novas folhas e a queda foliar foram anotadas e datadas sobre o esquema de cada ramo. A idade da folha foi determinada em meses pelo intervalo entre essas duas datas.

Potencial hídrico -. As mensurações do Ψ_w foram realizadas antes do amanhecer Ψ_{PD} (entre 4:30 e 5:30 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, em

ramos coletados da base da copa de 3 indivíduos de cada espécie, seguindo-se a mesma sequência dos indivíduos na coleta dos ramos. Utilizou-se uma câmara de pressão de Scholander (PMS Instrument Company 1000), com máxima pressão de trabalho de -7,0 MPa. A amplitude diária do potencial hídrico foi calculada a partir dos valores máximos obtidos ao amanhecer e dos valores mínimos obtidos depois do meio dia ($\Delta\Psi = \Psi_{PD} - \Psi_{MD}$).

Simultaneamente às medidas do potencial hídrico, foram medidas a temperatura e umidade relativa do ar com auxílio de um termo-higrômetro digital para cálculo do déficit de pressão de vapor (DPV) usando a equação proposta por Jones (1992).

Caracteres Morfofuncionais

Atributos Foliares - foram analisados: Espessura (ESP), Massa Seca de Folha por Unidade de Área (MFA), Suculência (SUC) e Densidade (DEN). Nestas mensurações foram utilizados três indivíduos de cada espécie e coletados 10 discos de 10 folhas maduras, totalmente expandidas e sem sinais de injúria ou senescência, totalizando 30 amostras de disco por espécie (N=3). Os discos foliares foram coletados com um furador de rolha com área fixa conhecida e colocados em potes plásticos e herméticos contendo 5 mL de água destilada, sendo mantidos em geladeira por de 24 horas. Em seguida, foi medida a espessura (mm) com paquímetro digital e a massa saturada com balança eletrônica de precisão. Posteriormente os discos foram colocados em sacos de papel e levados à estufa de ventilação forçada a 55°C por 72 horas, para a mensuração da massa seca.

Densidade Básica de Madeira- Para densidade de madeira, foram coletados cinco “peças” (Casca + Cerne + Alburno) com aproximadamente 10 cm de comprimento e 2

cm de circunferência em quatro indivíduos marcados. Cada peça foi saturada em água destilada por 72 h, depois pesada (M_{sat}) e medida o volume utilizando uma proveta graduada de 250 mL contendo água destilada. Em seguida as peças foram desidratadas (M_s) em estufa de ventilação forçada, até atingir massa constante. Posteriormente, foram calculadas as variáveis: Densidade de madeira (M_s/Volume) e Quantidade de água saturada ($M_{sat}-M_s/M_s$) adaptado de Trugilho et al. (1990). A quantidade de água saturada representou a quantidade potencial de água suportada pela madeira e consequentemente uma medida de capacidade de armazenamento de água (Borchert 1994a). A classificação da densidade seguiu os parâmetros de Borchert (1994a). Os dados de densidade e quantidade de água armazenada foram calculados a partir das médias obtidas nos indivíduos de cada espécie.

Trocas gasosas - A assimilação de CO_2 (A ; $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e mensurações da transpiração (E ; $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s ; $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e carbono interno (C_i ; $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) foram realizadas no período entre (08:00 e 12:00 h) com um analisador de gases no infravermelho (IRGA), em folhas maduras do segundo par, completamente expandidas e sem danos, sendo expostas a uma fluxo de fótons contínuo de $1470 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a partir de uma lâmpada de halogênio acoplada ao aparelho. A eficiência no uso da água instantânea (EUA) e intrínseca (EIUA) foram calculadas através das razões (A/E) e (A/g_s) respectivamente. A razão C_i/C_a foi calculada a partir das concentrações internas e externas de CO_2 . Todas as mensurações foram realizadas em três plantas por espécie e duas folhas por indivíduo.

Determinação do teor de pigmentos - Na determinação das clorofilas *a* e *b* e carotenoides totais, foram utilizados quatro discos foliares com diâmetro conhecido, oriundos de quatro folhas de três indivíduos por espécie. Cada disco foi colocada em tubos de plástico escuros, contendo de 5 mL de dimetilsulfóxido P.A (99,9%), conforme método adaptado de Hiscox and Israelstam (1979). Após 72 horas em repouso as amostras foram analisadas em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 665, 649 e 480 nm, e os conteúdos de clorofilas *a* e *b* e carotenóides foram quantificados de acordo com as equações propostas por Wellburn (1994). Todos os procedimentos em laboratório foram realizados sob baixa luminosidade e os valores finais expressos de acordo com a área do disco utilizado.

As mensurações dos caracteres morfológicos foliares, taxas fotossintéticas e potencial hídrico foram realizadas no mesmo dia e em duas avaliações (setembro de 2011 e setembro de 2012), enquanto a avaliação dos pigmentos fotossintéticos foi realizada apenas no ultimo período (set/2012). Os dados foram coletados nos mesmos indivíduos acompanhados na fenologia.

Análise dos Dados - Os dados relativos a atributos foliares, dosagem de pigmentos, trocas gasosas, potencial hídrico e densidade de madeira foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade com o uso do Software Sisvar 5.3 (2010).

Na verificação da dependência da assimilação de carbono em relação à abertura estomática foi utilizado da correlação de Pearson ($p \geq 0,05$) entre a *A* e *g_s* (Zar 2010).

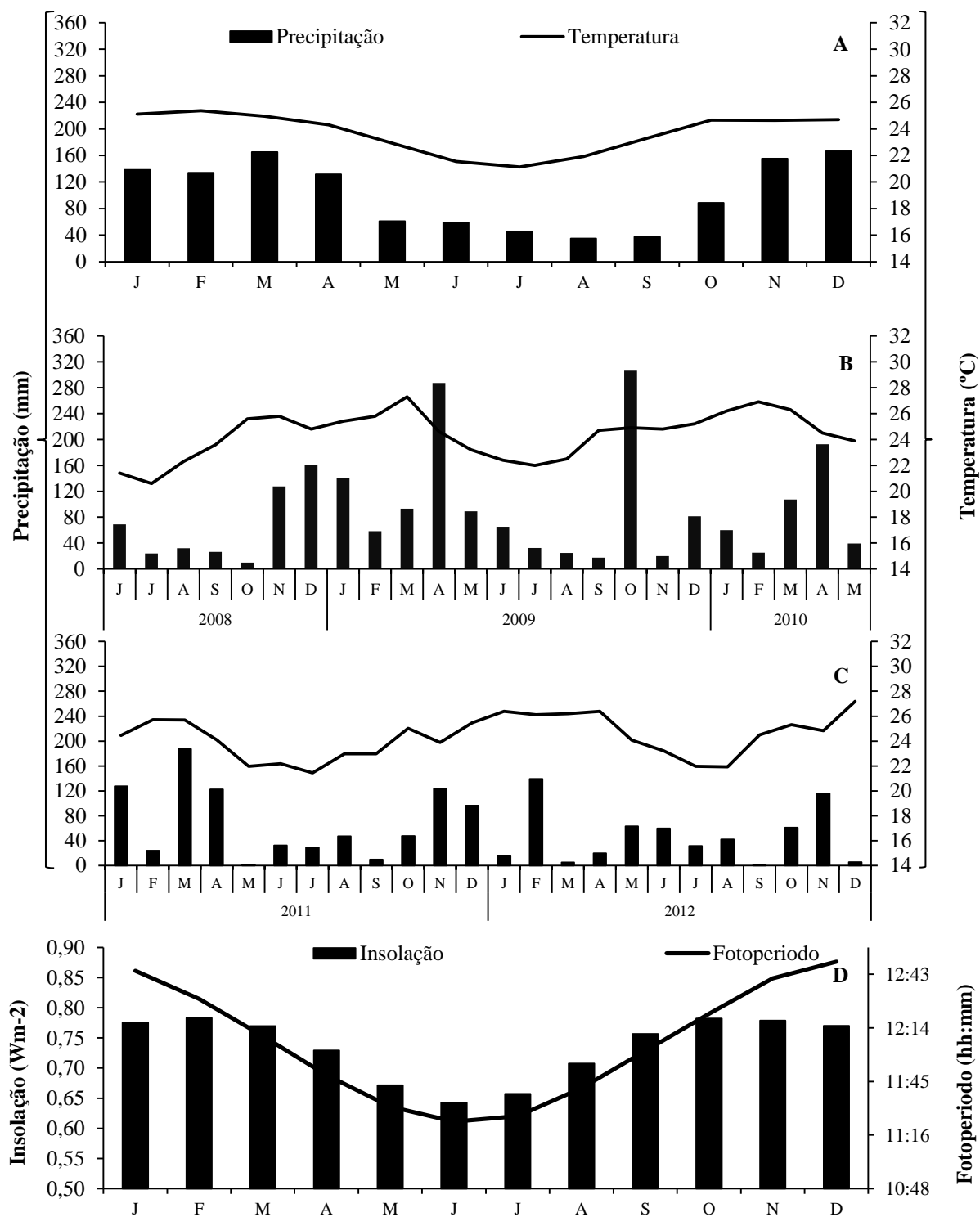


Figura 1 - Dados de precipitação e temperatura (INMET) e insolação e fotoperíodo (*Insolation at Specified Location* (2012) e *On line Photoperiod calculator*) para a região de Lençóis, Bahia, **A)** Médias Históricas de precipitação referente ao período de 1962-2011 e de temperatura de 1993-2006. **B)** Precipitação total e temperatura média mensal do primeiro período de estudo. **C)** Precipitação total e temperatura média mensal do segundo período de estudo. **D)** Médias de Insolação e Fotoperíodo (2005-2010).

RESULTADOS

As espécies de *Miconia* estudadas, de um modo geral mantiveram queda e brotamento foliar constantes e em baixa intensidade caracterizando padrão perenifólio (Figura 2). Eventualmente, estas fenofases ocorreram em maiores intensidades, porém sem causar grandes variações no aspecto geral da planta.

Nos ramos acompanhados durante os 24 meses, para determinação da idade foliar, o número de folhas perdidas por senescência foi muito pequeno, não permitindo inferir o tempo médio de vida, uma vez que a proporção não foi representativa. Foi estimado apenas, que o tempo de vida das folhas destas espécies, seja superior a 22 meses (tempo entre os primeiros registros de emissão foliar e data final das observações, na qual as mesmas ainda permaneciam na planta).

O potencial hídrico ao amanhecer (Tabela 1) variou entre -0,80 MPa (*M. prasina*) e -1,09 MPa (*M. holosericea*), ambas no ano mais seco. O potencial após o meio dia variou entre -1,74 MPa (*M. prasina*) e -2,07 MPa (*M. alborufescens*), diferindo estatisticamente entre os períodos na espécie *M. alborufescens*. As menores e maiores $\Delta\Psi$ ocorreram em *M. alborufescens* (0,57 MPa e 1,11 Mpa), diferindo estatisticamente entre as espécies no ano de 2012 (Tabela 1). *M. prasina* apresentou as maiores médias de potencial hídrico ao amanhecer e após o meio dia, porém sem diferença estatística entre *M. holosericea* (Figura 3).

O déficit de pressão de vapor (DPV) ao longo do dia, variou de 0,93 a 2,88 KPa e de 1,02 a 3,45 KPa na primeira e segunda avaliações respectivamente (Tabela 2).

A densidade de madeira foi alta em todas as espécies com valores de 0,75; 0,71 e 0,68 g cm⁻³ em *M. alborufescens*, *M. holosericea* e *M. prasina* respectivamente e sem diferença significativa entre as espécies. A maior capacidade de saturação foi observada

em *M. prasina* (51%), seguida por *M. holosericea* (49%) e *M. alborufescens* (27%), também não diferindo entre as espécies.

Entre os caracteres foliares analisados, as menores e maiores médias de suculência (SUC) e massa foliar por unidade de área (MFA) e espessura (ESP) foram observadas nas espécies *M. prasina*, e *M. alborufescens* respectivamente, diferindo estatisticamente entre as espécies e entre as avaliações. Entretanto, no parâmetro DEN, *M. holosericea* apresentou o menor valor, diferindo entre as espécies e entre as avaliações (Tabela 3).

Os valores relativos às trocas gasosas, de modo geral foram semelhantes entre *M. holosericea* e *M. prasina* nas avaliações, entretanto diferente em comparação a *M. alborufescens* (Figura 4). Quando comparado em nível de espécie, *M. alborufescens* obteve os maiores valores médios de *A* dentre as demais, diferindo estatisticamente entre as demais. Em todas as espécies houve aumento dos valores de EUA e EIUA ao longo das avaliações e redução da *E* e *g_s*. (Figura 4). O teste de correlação de Pearson entre a condutância estomática e a taxa fotossintética evidenciou uma correlação forte positiva entre estes parâmetros (Tabela 4).

As maiores concentrações de pigmentos fotossintéticos foram observadas em *M. alborufescens*, diferindo estatisticamente entre as espécies. Em termos proporcionais, as maiores razões entre clorofila *a* e *b* e entre as clorofilas totais e carotenoides foram observados em *M. holosericea*, mas sem diferença entre as espécies (Tabela 5). O maior conteúdo de clorofilas foi encontrado em *M. alborufescens* com diferença significativa entre as espécies (Tabela 5).

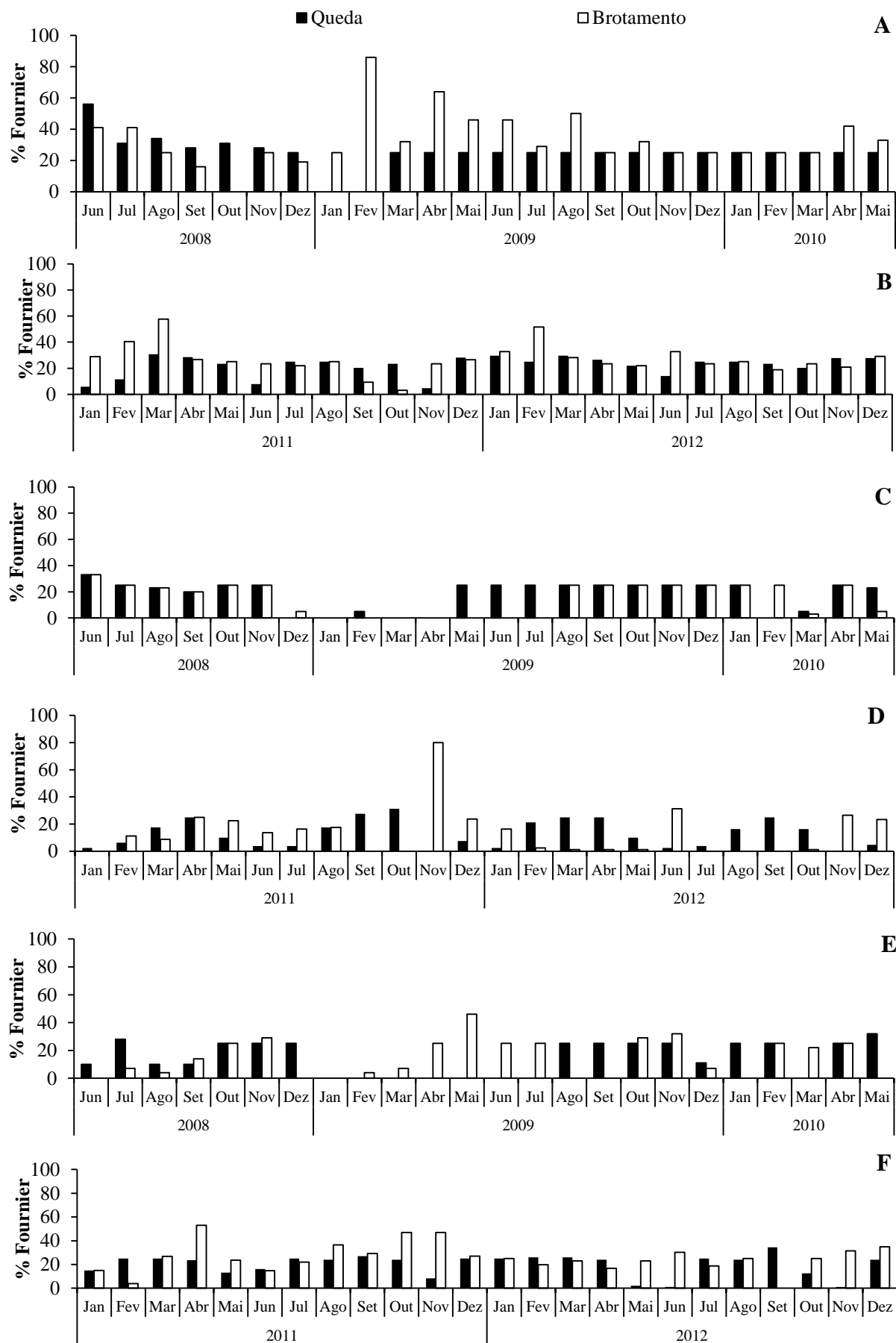


Figura 2 – Fenologia vegetativa de espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia Brasil.. A-B) *M. alborufescens* Naud.. C-D) *M. holosericea* (L.) DC.. E-F) *M. prasina* (Sw) DC..

Tabela 1 – Média e desvio padrão (\pm) do potencial hídrico (MPa) antes do amanhecer (Ψ_{PD}), após o meio dia (Ψ_{PM}) e amplitude da variação do potencial hídrico ($\Delta\Psi$) em espécies de *Miconia* na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, BA nos meses de setembro de 2011 a setembro de 2012. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si (Tukey 5%). Letras minúsculas na coluna comparam as médias das espécies na mesma avaliação. Letras maiúsculas na coluna comparam as médias de cada espécie entre as avaliações.

Espécies	Avaliação	Ψ_{PD}	Ψ_{PM}	$\Delta\Psi$
<i>M. alborufescens</i>	2011	-1,04 \pm 0,07 b B	-1,77 \pm 0,12 aA	0,57 \pm 0,35 aB
	2012	-0,96 \pm 0,08 abA	-2,07 \pm 0,11 bB	1,11 \pm 0,14 bA
<i>M. holosericea</i>	2011	-1,02 \pm 0,20 bA	-1,98 \pm 0,10 bA	0,96 \pm 0,25 bA
	2012	-1,09 \pm 0,17 bA	-1,86 \pm 0,25ab A	0,77 \pm 0,19 aA
<i>M. prasina</i>	2011	-0,81 \pm 0,15 aA	-1,74 \pm 0,14 aA	0,93 \pm 0,22 bA
	2012	-0,80 \pm 0,18 aA	-1,84 \pm 0,13 aA	1,04 \pm 0,22 bA
Média geral		-0,95	-1,88	0,90

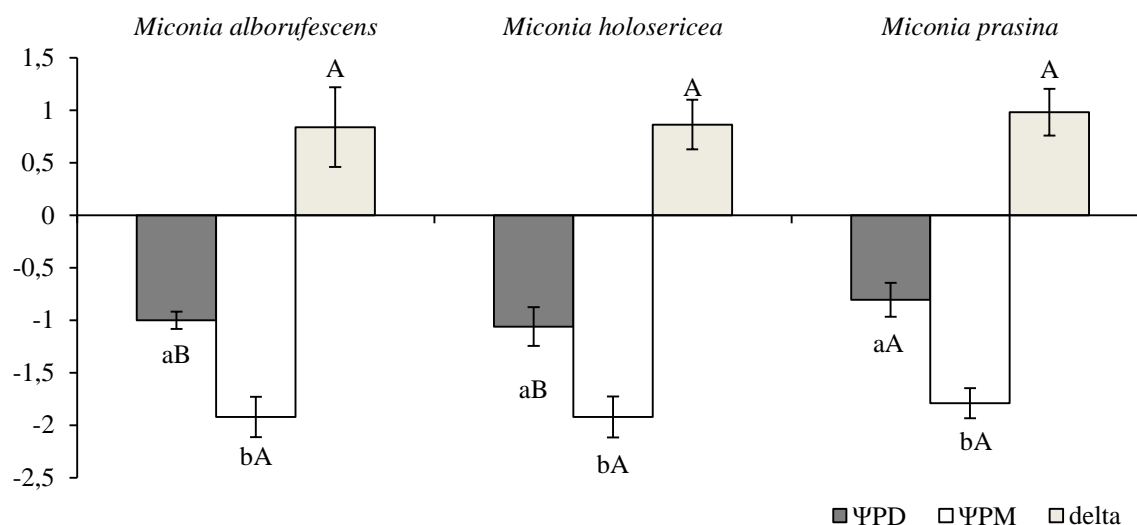


Figura 3- Média e desvio padrão do potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{PD}) e após o meio dia (Ψ_{MD}) das espécies de *Miconia*, na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Letras minúsculas comparam as médias da espécie entre o amanhecer e após o meio dia. Letras maiúsculas comparam do as médias dos potenciais entre as espécies. Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferenças significativas a Tukey (5%)

Tabela 2- Déficit de pressão de vapor (kPa) avaliados na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Avaliação 1 (setembro/2011); Avaliação 2 (setembro/2012);

Horário	Avaliação 1	Avaliação 2
4:00	0,93	1,22
5:00	0,95	1,05
6:00	0,68	1,02
7:00	0,90	1,06
8:00	2,18	1,31
9:00	2,54	1,56
10:00	2,63	2,41
11:00	2,54	2,32
12:00	2,75	2,75
13:00	2,88	3,45
Δ	1,95	2,43

Tabela 3 – Valores médios e desvio padrão de caracteres foliares em espécies de *Miconia*, na mata ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, BA. Massa saturada (Msat), Massa Seca (Msec), Suculência Foliar (SUC), Massa de Folha por unidade de Área (MFA), Espessura (ESP) e Densidade Foliar (DEN). Letras em minúsculo comparam as médias entre as espécies na mesma avaliação. Letras em maiúscula comparam as médias da espécie entre as avaliações. Médias seguidas da mesma letra não diferiram entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância.

Espécies	Avaliação	Caracteres foliares					
		Msat (g.cm ²)	Msec (g.cm ²)	SUC (g.cm ²)	MFA (g.cm ²)	ESP (mm)	DEN (mg.mm ⁻²)
<i>M. alborufescens</i>	2011	0,043±0,003 aA	0,017±0,001 aB	0,022±0,002aA	0,016±0,001aA	0,350±0,028aA	0,046±0,004aA
	2012	0,036±0,005 aB	0,017±0,002 aA	0,016±0,003aB	0,014±0,002aB	0,291±0,027aB	0,048±0,005aA
<i>M. holosericea</i>	2011	0,029±0,001 bA	0,011±0,001bA	0,015±0,001bA	0,010±0,001bA	0,233±0,034bA	0,043±0,006bA
	2012	0,025±0,003 bA	0,010±0,003bA	0,020±0,027aA	0,009±0,040bB	0,226±0,002bA	0,038±0,008bB
<i>M. prasina</i>	2011	0,024±0,001 cA	0,007±0,001cB	0,014±0,001cA	0,006±0,001cB	0,164±0,014cB	0,040±0,007cA
	2012	0,023±0,003 bA	0,009±0,002cA	0,012±0,001aB	0,007±0,001cA	0,179±0,001cA	0,041±0,006bA

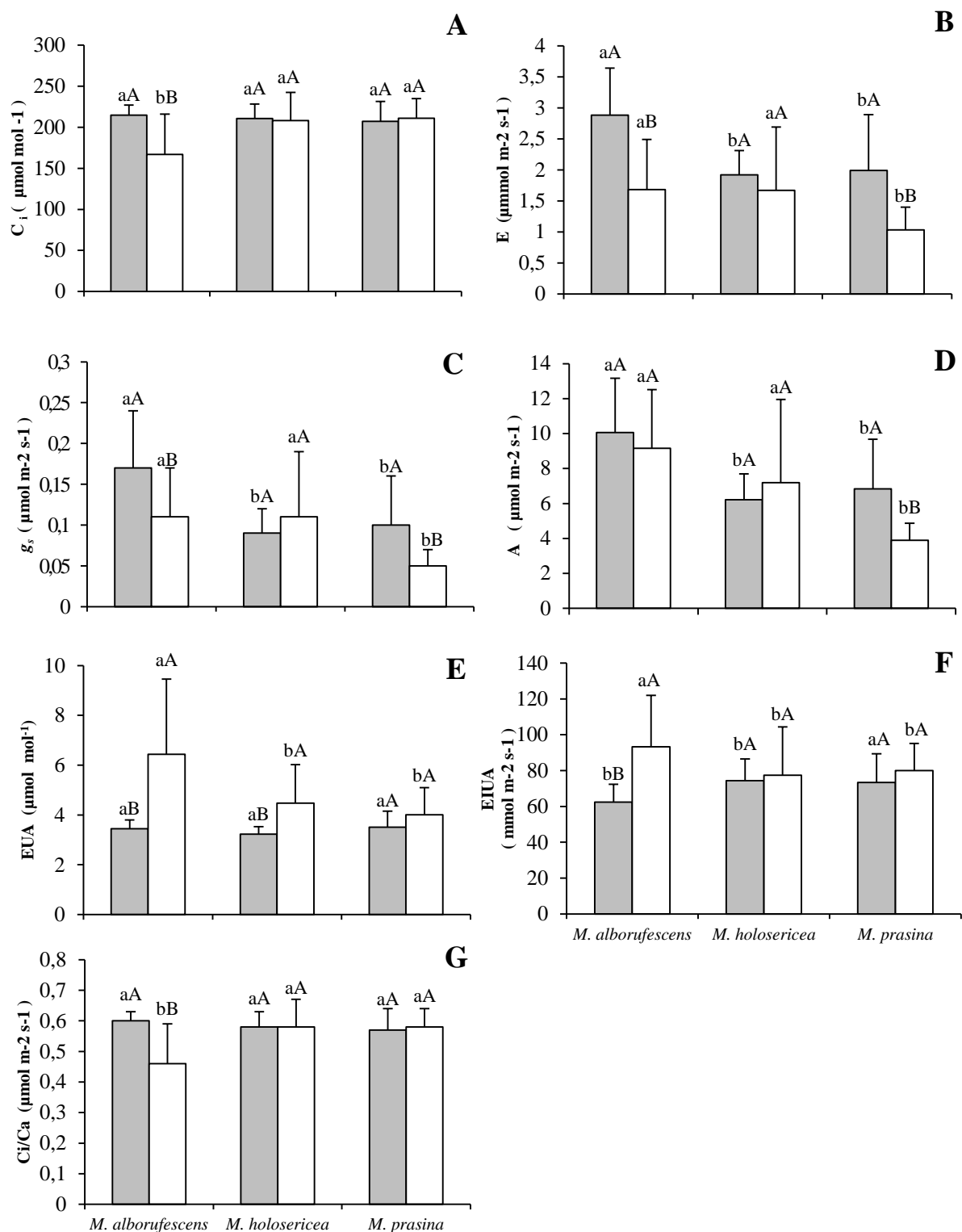


Figura 4 – Trocas gasosas em espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. A) Concentração interna de CO_2 . B) Transpiração. C) Condutância estomática. D) Taxas fotossintéticas. E) Eficiência no uso da água. F) Eficiência intrínseca no uso da água. G) Razão entre C_i/C_a . ■ Setembro 2011 □ Setembro 2012. Letras minúsculas comparam as médias entre as espécies na mesma avaliação. Letras maiúsculas comparam as médias da espécie entre as avaliações. Médias seguida da mesma letra não diferiram entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância.

Tabela 4 – Coeficiente de correlação de Pearson ($p \geq 0,05$) entre a taxa fotossintética (A) e condutância estomática (g_s) nas espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.. * Correlação positiva ($n=9$).

Espécies	Avaliação 1	Avaliação 2
	r_s	r_s
<i>M. alborufescens</i>	0,97*	0,90*
<i>M. holosericea</i>	0,91*	0,96*
<i>M. prasina</i>	0,88*	0,88*

Tabela 5 – Conteúdo de pigmentos fotossintéticos (nmol/cm^2) de espécies de *Miconia* Ruiz & Pav. na floresta ciliar do rio Lençóis, Chapada Diamantina, BA, Brasil extraídos em setembro de 2012. Clo= clorofila; Cx + c = carotenoides ($n=12$). Medias seguida da mesma letra não diferiram entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância,

Espécies	Pigmentos Fotossintéticos					
	Clo a	Clo b	Cx + c	Clo a/ b	Clo total/Cx + c	Clo total
<i>Miconia alborufescens</i>	51,849 \pm 3,254a	29,232 \pm 4,972a	16,371 \pm 3,343a	1,832 \pm 0,383a	5,205 \pm 1,365b	81,080 \pm 4,044a
<i>Miconia holosericea</i>	36,146 \pm 7,667c	20,203 \pm 5,293b	8,719 \pm 2,592c	1,833 \pm 0,270a	7,061 \pm 2,729a	56,349 \pm 12,335c
<i>Miconia prasina</i>	44,284 \pm 5,741b	26,281 \pm 5,916a	12,052 \pm 1,586b	1,738 \pm 0,298a	5,997 \pm 1,424ab	70,565 \pm 10,043b

DISCUSSÃO

O baixo índice de intensidade das fenofases vegetativas distribuídas quase ininterruptamente durante todo o ano conferiu as espécies de *Miconia* um padrão não sazonal. Uma produção pouco mais acentuada de folhas coincidiu com os momentos posteriores aos meses de maior precipitação. De modo geral, espécies de sub-dossel tendem a apresentar queda foliar e brotamento em baixas intensidades ao longo do ano, sem um pico marcado (Frankie et al. 1974, San Martin-Gajardo and Morellato 2003; Marques et al. 2004) sendo a manutenção de um padrão perenifólio relatada em florestas úmidas (Frankie et al. 1974).

A ausência de sazonalidade está relacionada à condição ciliar ou às respostas fisiológicas das plantas à disponibilidade de luz do sub-bosque. Em se tratando de um ambiente ciliar, possivelmente a importância da precipitação está mais direcionada a manutenção do nível do rio do que propriamente a garantia de água disponível no solo, uma vez que existe uma fonte próxima que garantiria o suprimento de água mesmo durante a estação seca.

Como não foram registrados picos de brotamento e queda foliar, nossos dados reforçam a proposta de que os fatores envolvidos na troca foliar envolvem questões endógenas, marcadas geneticamente como sugerido para a senescência por Kikuzawa and Lechowicz (2011). Ainda, pode ser resultante de uma combinação de fatores (Polgar and Primack 2013), a exemplo do que foi verificado por Miranda (2007) em *Tibouchuna fissinervia* (DC.) Cogn. (Melastomataceae), árvore do dossel da mata ciliar do rio Lençóis, que exibiu padrão perenifólio com troca foliar constante, atribuída a uma estratégia de custo benefício envolvendo construção de folhas cartáceas, com curta longevidade (11 meses), possivelmente para manutenção dos níveis ótimos de fotossíntese.

Nas espécies de *Miconia* estudadas o padrão perenifólio foi decorrente da emissão contínua de pequenas quantidades de folhas que variam de cartáceas a coriáceas, de longa duração (acima de 22 meses), mostrando, através desta estratégia, que o balanço hídrico se manteve positivo.

A medida do potencial hídrico antes do amanhecer é um parâmetro importante na verificação da água disponível, pois reflete a capacidade de recuperação das perdas diurnas (Wright and Cornejo 1990), uma vez que fatores como a transpiração estão sujeitos, sobretudo as variações diurnas sendo indicado também como uma medida de disponibilidade de água no solo (Andrade et al. 1998).

Nas espécies avaliadas, os resultados do Ψ_w foram relativamente altos, considerando que as medidas foram tomadas em períodos secos e estão dentro do esperado para ambientes florestais ciliares (Gurevitch et al. 2009). Tais resultados são similares ainda ao observado por Miranda et al. (2011) para espécies do dossel neste mesmo ambiente e por Lemos Filho and Mendonça Filho (2000) para espécies de Leguminosae de Mata Atlântica.

Os potenciais ao amanhecer e ao meio dia foram mais baixos do que o descrito para outras espécies de *Miconia* em vegetação de cerrado, também medidos durante a seca (Prado et al. 2004). Essa diferença encontrada entre os habitats de mata ciliar e cerrado pode ser reflexo das características intrínsecas das espécies ou adaptativas aos ambientes, dentre elas a baixa densidade de madeira, espessura foliar, esclerofilia e a suculência foliar, importantes por promover estocagem de água (Reich and Borchert, 1984; Borchert 1994a).

Os valores de densidade foliar encontrados refletem simultaneamente uma estratégia fisiológica e ecológica. Folhas densas são derivadas do aumento na espessura foliar atribuído ao número e organização de células do parênquima (Cutler et al. 2011).

Nas espécies do presente estudo, a pequena variação na densidade e espessura em ambas as avaliações, sugere que o investimento em parênquima não foi afetado pela redução da fotossíntese em *M. alborufescens* e *M. prasina*. Sob o ponto de vista ecológico, folhas mais densas representam também uma relação maior de esclerofilia, constatada também pelo aumento da MFA, tornando-as mais rígidas, porém menos palatáveis a herbívoros (Turner 1994; Peeters 2002; Corrêa et al. 2008). Todos esses caracteres favorecem o aumento da longevidade foliar o que torna a relação custo-benefício positiva (Kikuzawa and Lechowicz 2011).

O aumento na SUC em *M. holosericea* entre as avaliações, apesar de não ter sido significativo, parece ser um indicativo de uma maior capacidade de retenção de água na folha, proporcionando fontes alternativas ou imediatas durante momentos de menor disponibilidade hídrica ou em resposta a pequena redução do potencial hídrico como o descrito por Lamont and Lamont (2000).

Os atributos foliares analisados apresentaram valores semelhantes ao encontrado por Marques et al. (2000), em *Miconia ibaguensis* e *M. stenostachya*, o avaliado por Boeger et al. (2008) para *M. sellowiana* em fisionomias florestais diversas, estando todas de modo geral, dentro da média esperada para espécies de ambientes sombreados (Larcher 2000).

A maior taxa fotossintética em *M. alborufescens*, comparada às demais, pode estar associada aos maiores índices de clorofilas registrados na espécie uma vez que o alto teor de clorofila, proporciona maior eficiência na captação de luz por unidade de tempo (Porra et al. 1989), sendo esta uma estratégia esperada em plantas de subdossel (Fitter and Hay 2002; Gurevitch et al. 2009).

A pequena redução na assimilação de CO₂ verificada na segunda avaliação, reflete a importância de características que auxiliem na diminuição dos efeitos causados

pelas baixas temperaturas e baixa umidade no solo típico da estação seca (Prado et al. 2004). Dentre essas características, a redução da abertura estomática foi um melhor mecanismo de resposta, pois o declínio na assimilação fotossintética foi acompanhado por uma diminuição na g_s , sendo a alta correlação entre as duas variáveis um indicativo de que o estômato responde significativamente as variações de água e temperatura nestas espécies.

A redução da condutância estomática entre as avaliações nas espécies *M. alborufescens* e *M. prasina* pode ter sido em consequência do aumento no DPV, ocasionando ainda a redução da transpiração (E) e o decréscimo do CO_2 na câmara subestomática em ambas as espécies, sendo a influência da condutância na regulação das trocas gasosas similar ao encontrado por Lage-Pinto et al. (2012), para espécies nativas do sub-bosque de plantações de eucalipto, e por Gonçalves et al. (2009), Costa and Marengo (2007) e Oliveira et al. (2002) em espécies submetidas a ausência de irrigação e sob diferentes luminosidades.

Apesar do potencial hídrico ter revelado pequena diferença entre as avaliações, pôde-se perceber um aumento nas eficiências no uso da água (EIUA) e (EUA) ao longo destas. Tal ajuste foi atribuído especialmente à redução da condutância estomática e da transpiração, em resposta as condições do meio uma vez que o fechamento estomático responde muito rápido as mudanças no ambiente principalmente ao déficit de pressão de vapor (Marengo and Lopes 2007). No entanto, implica também na diminuição da taxa fotossintética devido à disponibilidade limitada de CO_2 no mesófilo.

A água disponível no solo, constatada através dos valores do Ψ_{PD} parece ser suficiente para a manutenção de um estado hídrico positivo mesmo durante a estiagem prolongada que ocorreu no período de estudo e, conseqüentemente, do padrão foliar perenifólio. Aliado a isso, os atributos foliares observados são indicativos de alta

relação com a longevidade foliar e apoiam uma ligação preditiva entre os custos de construção e o tempo de vida da folha destas espécies. Estas características conferem uma vantagem adaptativa frente a outras espécies de sub-dossel dada a manutenção da funcionalidade fisiológica foliar por um período prolongado, podendo-se inferir que nas espécies de *Miconia* estudadas, a regulação das fenofases vegetativas é primariamente determinada por fatores endógenos e condicionadas pelo ambiente ciliar e o estrato em que se encontram na floresta ciliar.

REFERÊNCIAS

- Andrade JL, Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier, Jackson D, Silvera K (1998) Regulation of the water flux throughout trunks, branches and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia* 115: 463–471.
- Boeger MRT, Gluzezak RM, PIL MW, Goldenberg R, Medri M (2008) Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana* Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Botânica* 31:443-452.
- Borchert R (1994a) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forests trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Borchert R (1994b) Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8:115-125.
- Correa PG, Pimentel RM de M, Cortez JS de A, Xavier HS (2008) Herbivoria e anatomia foliar em plantas tropicais brasileiras. *Ciência e Cultura* 60 (3): 54-57.
- Costa GF, Marengo RA (2007) Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta Amazônica* 37 (2): 229-234.
- Cutler DF, Botha T, Stevenson DW (2011) Anatomia vegetal: uma abordagem aplicada. Artmed. Porto Alegre.
- Ferraz DK, Mantovani W, Magalhães LM (1999) Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 59 (2): 305-317.
- Fitter A H, Hay RKM (2002) Environmental physiology of plants. Academic Press, San Diego.
- Fournier LA (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 22-423.

Frankie GW, Baker HG, Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-913.

Funch LS (1997) Composição florística e fenologia de mata ciliar e mata de encosta adjacentes ao Rio Lençóis, Lençóis, BA. Tese de doutorado. Universidade de Campinas.

Funch LS, Rodal MJN, Funch RR (2008) Floristic aspects of forests of the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. In: Wayt Thomas, Wm. (ed.). *The Atlantic coastal forest of northeastern Brazil*. New York, The New York Botanical Garden Press.

Gonçalves JFC, Silva CEM, Gato GD (2009) Fotossíntese e potencial hídrico de mudas de andiroba submetidas ao estresse hídrico e à reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 44: 8-14.

Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA (2009) *Ecologia Vegetal*. 2ed. Artmed, Porto Alegre.

Hiscox JD, Israelstam GF (1979) Different methods of chlorophyll extraction. *Canadian Journal of Botany* 57:1332-1332.

Jones HG (1992) *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Second Edition. Cambridge University Press, New York.

Kikuzawa K (1991) A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138: 1250–1263.

Kikuzawa K, Ackerly D (1999) Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biology* 14: 39–45.

Kikuzawa K, Lechowicz M J (2011) *Ecology of Leaf Longevity*. Springer.

- Lamont B, Lamont H (2000) Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. *Physiologia Plantarum* 110:64-71.
- Lage-Pinto F, Bernini E, Oliveira J G, Vitoria AP (2012) Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. *Brazilian Journal Plant Physiology* 24(2): 95-106.
- Larcher W (2000) *Ecofisiologia vegetal*. Rima. São Carlos.
- Lemos Filho JP, Mendonça Filho CV (2000) Seasonal changes in the water status of three wood legumes from the Atlantic forest, Caratinga, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 21-32.
- Lieth H (1974) Introduction to phenology and the modeling of seasonality. In: H. Lieth (ed.) *Phenology and seasonality modeling*. Ecological Studies 8. Berlin, Springer - pp.3-19.
- Lima ALA de, Sampaio EV de SB, Castro CC de, Rodal, MJN, Antonino ACD, Melo AL de (2012) Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? *Trees* 26(5): 1605-1616.
- Marenco R A, Lopes N F (2007) *Fisiologia Vegetal*. 2 ed. Viçosa Editora UFV.
- Marques AR, Garcia QS, Rezende JLP, Fernandes GW (2000) Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under the different light intensities. *Tropical Ecology* 41(1): 47-60.
- Marques MCM, Oliveira PEAM (2004) Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4): 713-723.

Miranda Ld’P (2007) Fenologia de cinco espécies arbóreas em matas ciliar e de encosta na região de Lençóis, Chapada diamantina, Bahia, Brasil. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana.

Miranda Ld’P de, Vitória AP, Funch LS (2011) Leaf phenology and water potential of five arboreal species in gallery and montane forests in the Chapada Diamantina; Bahia; Brazil. *Environmental and Experimental Botany* 70(2-3): 143-150.

Oliveira MAJ, Bovi MLA, Machado EC, Gomes MMA, Habermann G, Rodrigues JD (2002) Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. *Scientia Agricola* 59: 59-63.

Peeters PJ (2002) Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insects guilds. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 43- 65.

Peñuelas J, Filella I, Zhang X, Llorens L, Ogaya R, Llorer F, Comas P, Estiarte M, Terradas J (2004) Complex spatio temporal phenological shift as a response to rainfall changes. *New Phytologist* 161: 837-846.

Polgar CA, Primack RB (2013) Leaf out phenology in temperate forests. *Biodiversity Science*. 21 (1): 111–116.

Porra RJ, Thompson WA, Kriedermann PE (1989) Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equation for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophylls standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta* 975: 384-394.

Prado CHB de A, Wenhui Z, Cardoza MHC, Souza GM (2004) Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal Plant Physiology* 16 (1): 7-16.

Reich PB, Borchert R (1982) Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63: 294-299.

- Reich PB, Borchert R (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61-74.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS (1991) Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia* 86 (1): 16-24.
- Rosado BHP, Mattos EA de (2007) Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 21(3): 741-752.
- San Martin-Gajardo I, Morellato LPC (2003) Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26 (3): 299-309.
- Sperry JS (2000) Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 104:13-23.
- Taiz L, Zeiger E (2009) *Fisiologia vegetal*. 4.ed. Artmed. Porto Alegre.
- Trugilho PF, Silva DA, Frazão FJL, Matos JLM (1990) Comparação de métodos de determinação de densidade básica em madeira. *Acta Amazonica* 20: 307-319.
- Turner IM (1994) Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8: 669-675.
- Wellburn AR (1994) The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal Plant Physiology* 144: 307-313.
- Wright SJ, Cornejo FH (1990) Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71:1165–1175.
- Zar JH (2010) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. New Jersey.

Anexo 1 – Trocas gasosas avaliadas em espécies de *Miconia* na floresta ciliar do rio Lençóis. C_i = concentração interna de CO_2 ; E = transpiração; g_s =condutância estomática; A = Taxa fotossintética; EUA=eficiência no uso da água; EIUA=eficiência intrínseca no uso da água. (n=30). Letras minúsculas comparam as médias entre as espécies na mesma avaliação. Letras maiúsculas comparam as médias da espécie entre as avaliações. Letras minúsculas na coluna comparam as médias entre espécies para cada avaliação. Médias seguida da mesma letra não diferiram entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância

Espécies	Avaliação	Trocias gasosas						
		C_i ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	g_s ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EUA ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	EIUA ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	C_i/C_a ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>M. alborufescens</i>	2011	214,81±12,33 aA	2,88±0,76 aA	0,17±0,07 aA	10,06±3,11 aA	3,45±0,35aB	62,46±9,95 bB	0,60±0,03 aA
	2012	166,81±49,08 bB	1,68±0,81 aB	0,11±0,06 aB	9,16±3,36 aA	6,44±3,02aA	93,31±28,74 aA	0,46±0,13 bB
<i>M. holosericea</i>	2011	210,62±17,55aA	1,92±0,39bA	0,09±0,03bA	6,22±1,48bA	3,23±0,30aB	74,41±12,14bA	0,58±0,05aA
	2012	208,10±34,34aA	1,67±1,02aA	0,11±0,08aA	7,19±4,76aA	4,47±1,55bA	77,44±26,89bA	0,58±0,09aA
<i>M. prasina</i>	2011	207,33±24,04aA	1,99±0,90bA	0,10±0,06bA	6,84±2,83bA	3,51±0,64aA	73,34±16,00aA	0,57±0,07aA
	2012	211,00±23,91aA	1,03±0,37bB	0,05±0,02bB	3,90± 0,97bB	4,01±1,09bA	79,96±15,21bA	0,58±0,06aA

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os registros fenológicos deste estudo quando analisados em conjunto suscitam alguns questionamentos importantes sobre as espécies de *Miconia* investigadas. É notável a relação entre o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo, uma vez que o investimento contínuo nas estruturas vegetativas não foi um fator limitante para a manifestação das fenofases reprodutivas, evidenciando um importante ajuste fisiológico.

As espécies acompanhadas, *M. alborufescens*, *M. prasina* e *M. holosericea*, ocorrendo lado a lado na mata ciliar do rio Lençóis, exibiram floração e frutificação sequencial e quase sem sobreposição na oferta dos recursos, podendo esta segregação temporal refletir não somente como um ajuste para evitar competição por polinizadores e dispersores, mas também se estender à dinâmica de plântulas (recrutamento sequencial) como uma estratégia para evitar a competição por recursos no solo. Esta questão será investigada futuramente.

A irregularidade climática na região confere diferenças interanuais, especialmente, na precipitação, que podem influenciar no deslocamento da época de manifestação das fenofases reprodutivas, porém estas mantiveram-se fortemente sazonais, mesmo no momento de maior estiagem para o local.

Os dados aqui apresentados reforçam a importância da observação por longo período, da amostragem e análises de caracteres morfofuncionais para compreensão dos padrões fenológicos. Maior tempo de observação associado à avaliação semi-quantitativa proporcionaram uma base mais consistente de dados. Além disso, a utilização da análise circular favoreceu a identificação dos padrões fenológicos reprodutivos. E, finalmente, as medidas dos atributos morfofuncionais das plantas

aumentaram enormemente o esforço de campo deste estudo que foi plenamente gratificado por seu caráter esclarecedor das estratégias fenológicas vegetativas.

Os resultados deste trabalho deixam algumas propostas para estudos posteriores especialmente àqueles que busquem compreender a relação dessas espécies com seus, predadores, polinizadores e dispersores efetivos e a rede de interações envolvida entre eles e os estratos desse ecossistema.