

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Efeitos filogenéticos em atributos reprodutivos de espécies
endozoocóricas em uma Floresta com Araucária no Sul do Brasil

Guilherme Dubal dos Santos Seger

Orientador: Prof. Dr. João André Jarenkow

Co-orientador: Prof. Dr. Andreas Kindel

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Botânica, como pré-
requisito para obtenção do título de Mestre
em Botânica

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter (UFRGS)

Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo (UNESP Rio Claro)

Prof. Dr. Valério De Patta Pillar (UFRGS)

Porto Alegre, março de 2010

Agradecimentos

Bem,..... o que dizer depois de três anos e meio, indo todos os meses pra FLONA e ficando quase o dia inteiro dentro do mato ou pelas bordas das estradas, olhando para o alto tentando achar aquele fruto que ainda não tinha coletado ou alguma trepadeira que tivesse passado despercebida. Deus do céu, quanta coisa aconteceu! Frio de -2°C , nuvens de mosquitos e varejeiras, calor de rachar o côco, chovendo canivete e eu pegava a minha capa e ia pro mato (bendita caderneta write in rain), fora aqueles temporais repentinos em que não adianta correr. Nesse momento digo com a maior sinceridade e alegria que passaria por tudo isso de novo e com o maior prazer! Foi muito bom! Uma aventura a cada dia! Aqueles dias intermináveis sozinho no mato foram a melhor terapia que podia acontecer, voltava renovado pra cidade. Hoje eu valorizo ainda mais isso, e fico feliz de ter escolhido esse caminho pra mim!

Por isso agradeço de coração à Graziela Iob, que confiou em mim desde o início e que me deu a oportunidade, através de seu mestrado, a iniciar este projeto que por fim desencadou tantos outros. Andreas Kindel, obrigado por também confiar em mim, pelas idéias malucas nem tantas vezes levadas à sério, mas quero que saiba que as tuas idéias mirabolantes me contagiaram e não foi à toa que ficava pirando contando frutos! Muita coisa ainda está por vir!

Ao amigo Leandro Duarte, obrigado pela parceria neste trabalho, sua ajuda foi fundamental! ahh e obrigado por me apresentar o mundo das cervejas artesanais! Um agradecimento especial também à Sandra Hartz, que acreditou nas minhas maluquices em querer contar trepadeiras pelas estradas, e muito me estimulou com os convites a ser seu monitor na disciplina de eco pop. Ao meu orientador, João A. Jarenkow não tenho palavras para agradecer as portas que abriste para mim na botânica!

Todo esse trabalho não teria tido graça sem a presença dos grandes amigos que fiz ao longos destes anos! Aos amigos do Laboratório de ecologia de populações e comunidades, Jan, Fifi, Dedé, Rapina, Calango, Cissa, Fezinha, Fê Brum, Lari, Camila Both, Marcos e tantos outros que passaram, e aos amigos do Laboratório de Fitoecologia e Fitogeografia, Jair, Fernando, Luciano, Jaqueline, Greta, Fernanda, Pedro, Rodrigo, Ernestino, Eduardo e Susa, valeu pelos momentos de descontração e diversão!

Aos companheiros de campo! Bah quantas indiadadas! Andrézito, Jacaré, Berga, Grings, foi muito divertido se chafurdar pelas matas paludosas do litoral. Que doidera! Aos meus amigos que me ajudaram na FLONA, Carol Gualdi, Léo da Beth, Filipe e Sofia, Frediny, Susa, Gui Frainer e Tiago de la Bama (que temporal aquele em Tiaguinho!, as araucárias entortam!) muito obrigado pela ajuda! Aos amigos Thiérs, Clóvis e todo o pessoal da UNISINOS pelos momentos de descontração na FLONA.

Meus agradecimentos ao pessoal do herbário, Rumi e Camila, sempre dispostas a ajudar. Aos motoristas da UFRGS, seu Luís, Sandro, Rafael e Marcelo pelas ótimas viagens até a FLONA. Aos professores e colegas botânicos que foram imprescindíveis na identificação das espécies, Claudio Mondin, Lilian Mentz, Giovanna Vendruscolo, Jorge Mariath, Marcos Sobral, Greta Dettke, Rodrigo Bergamin, Martin Molz, Paulo Brack, Anderson Melo e Róberson Setúbal.

Ao pessoal da FLONA, Edenice, Soligo, Marcos, Pacheco, seu Bepe, Cabo, Beloni, Seco, Norberto, Sid, meus agradecimentos de coração por toda logística, apoio e por tornar FLONA um exemplo de unidade de conservação a ser seguida.

Ao Centro de Ecologia e aos laboratórios de Ictiologia e Fisiologia vegetal, obrigado por me cederem as balanças de precisão.

Aos membros da banca avaliadora Jorge Luiz Waechter, Marco Aurélio Pizo e Valério De Patta Pillar, pela disponibilidade.

A CAPES pela bolsa concedida e à Fundação O Boticário de Proteção a Natureza pelo auxílio financeiro.

Ao meu grande amigo Giovani Neves pelo “puxão de orelha” quando eu estava desanimado! Sem palavras...

A minha família, por sempre me apoiarem e darem a oportunidade de eu poder fazer o que gosto, já que ser um biólogo não é uma profissão, mas uma escolha de vida. Obrigado!

A minha paixão e namorada Evelise Bach, obrigado pela cumplicidade, compreensão, carinho, paciência..... por me aguentar tanto tempo longe e depois voltar parecendo um bugio (e ainda gostar disso), pela ajuda em campo e pelo incentivo nessa fase final.

“Limitações são criadas apenas pela nossa mente”
(Provérbio chinês)

Sumário

Lista de Tabelas	v
Lista de Figuras	vi
1. Introdução	7
Apresentação	7
Desenvolvimento do projeto	9
Referências	13
2. Efeitos filogenéticos em atributos reprodutivos de espécies endozocóricas em uma Floresta com Araucária no Sul do Brasil	16
Resumo	16
Abstract	18
Introdução	19
Material e métodos	21
Resultados	28
Discussão	33
Agradecimentos	39
Referências	40
Apêndice 1	46
Apêndice 2	50
Apêndice 3	54
3. Considerações finais	58
Referências	59

Índice de tabelas

2. Efeitos filogenéticos em atributos reprodutivos de espécies endozoocóricas em uma Floresta com Araucária no Sul do Brasil

Tabela 1: Relação dos atributos morfológicos de diásporos e sementes com os processos ecológicos de dispersão endozoocórica e sobrevivência da prole, respectivamente23

Tabela 2: Regressões parciais de Mantel (R_M^2) de atributos de diásporos, sementes e fenologia em relação à filogenia, controlando o efeito da forma de vida. Valores em negrito são resultados significativos ($\alpha \leq 0,05$) após a correção de Bonferroni (diásporos $\alpha \leq 0,05/15 = 0,0033$; sementes $\alpha \leq 0,05/11 = 0,0045$; fenologia $\alpha \leq 0,05/5 = 0,01$). Valores de P obtidos através de 10000 permutações. CV= Coeficiente de Variação.....32

Índice de figuras

1. Introdução

Figura 1: Localização da Floresta Nacional de São Francisco de Paula (estrela preta), São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil7

2. Efeitos filogenéticos em atributos reprodutivos de espécies endozoocóricas em uma Floresta com Araucária no Sul do Brasil

Figura 1: Atributos morfológicos das espécies de árvores, arbustos e trepadeiras na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil. Proporção de espécies em cada atributo de diásporos (**a–f**) e sementes (**g–k**). **e.** *Display* dos diásporos (A= Ausente; S= Simples; MT= Multicolorido Temporal; MM= Multicolorido Morfológico). **g.** Número médio de sementes por diásporo. **k.** Razão do peso/número de sementes (do inglês *Seed Mass/Number Ratio – SMNR*).....28 e 29

Figura 2: Atributos de fenológicos das espécies de árvores, arbustos e trepadeiras na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **A.** Proporção de espécies apresentando o pico de floração e frutificação por mês. **B.** Proporção de espécies por intervalo de concentração dos períodos de floração e frutificação. **C.** Proporção de espécies por intervalo do período de desenvolvimento do diásporo31

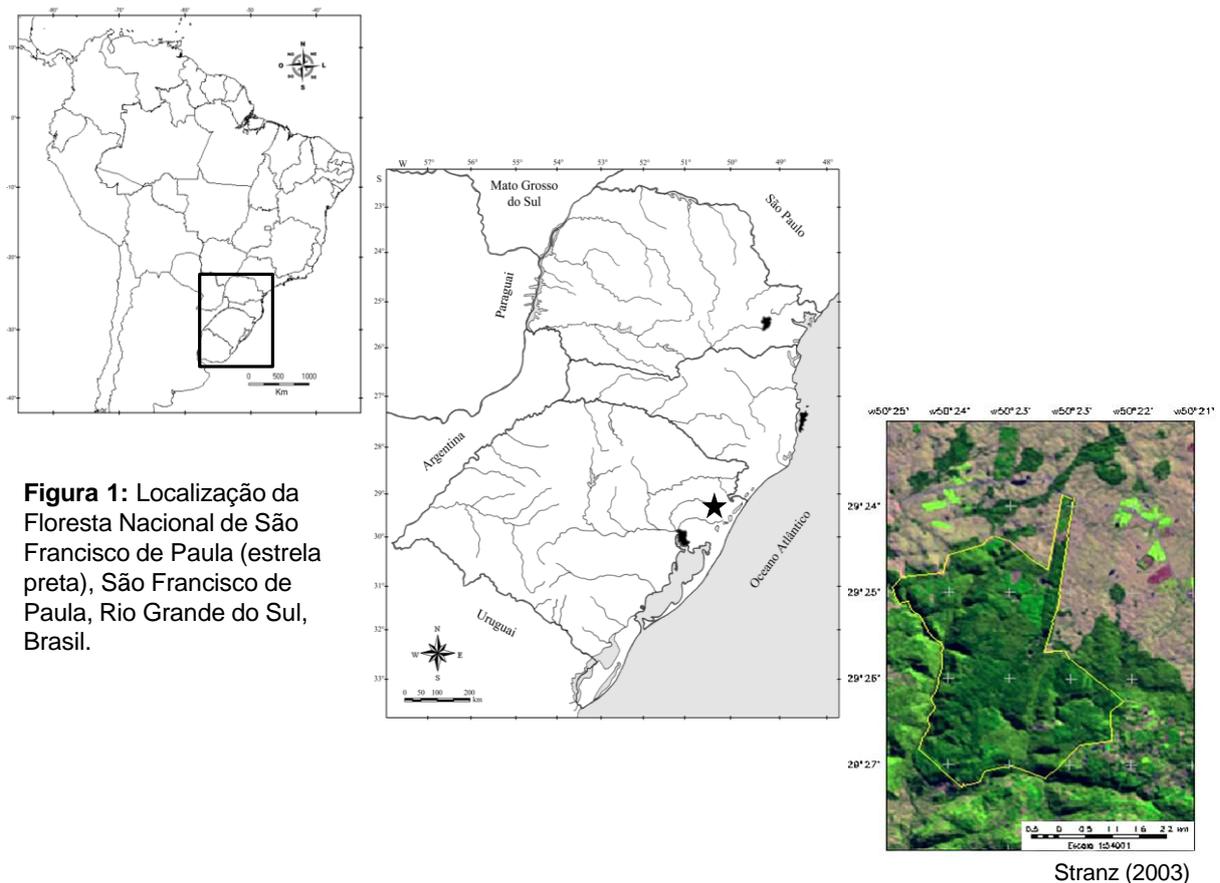
1. Introdução

Apresentação

A Floresta Ombrófila Mista, ou simplesmente Floresta com Araucária, é uma formação vegetal de relevante cobertura nos estados do sul do Brasil, constituindo parte da Floresta Atlântica *sensu lato* (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Sua principal área de distribuição cobre desde a metade norte do estado do Rio Grande do Sul até o Paraná, com ocorrência de áreas disjuntas restritas a altitudes elevadas nos estados de São Paulo, Minas Gerais e Espírito Santo, além de ocorrer na parte nordeste da Argentina, na província de Misiones (Hueck, 1953; Veloso *et al.*, 1991) e na Serra do Sudeste no estado do Rio Grande do Sul onde possivelmente se encontra seu limite austral de ocorrência (Reitz *et al.* 1983). Como sua própria denominação indica, a Floresta Ombrófila Mista, apresenta uma “mistura” de espécies relacionadas a diferentes contingentes fitogeográficos, com a distinta presença mais antiga de espécies de origem Austral-Antártica e Andina (Rambo, 1951) e o ingresso mais recente das espécies de origem tropical da corrente atlântica e amazônica (Rambo, 1950; Behling & Pillar, 2007). Esta relação da Floresta com Araucária com outras formações vegetais adjacentes ocasiona uma grande variabilidade estrutural e florística ao longo de sua distribuição (Klein, 1960), reunindo elementos florísticos de diferentes origens e com atributos selecionados em ambientes muito distintos, formando-se uma diversidade funcional peculiar. O alto regime pluviométrico bem distribuído ao longo do ano, propicia a ocorrência de uma grande riqueza de espécies vegetais com diásporos suculentos dispersos por animais (Almeida-Neto *et al.*, 2008; Duarte *et al.*, 2009) ao longo da Floresta Atlântica *sensu lato*. Aliado a essa situação que favorece a grande presença de espécies zoocóricas, a ocorrência sazonal de baixas temperaturas nas grandes

altitudes em que ocorrem as Florestas com Araucária, juntamente com a produção das sementes de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze., popularmente chamadas de pinhões, durante esse período limitante de frio, nos levou a questionar como deve ser a distribuição destes recursos alimentares à fauna durante o ano.

Para responder a esta pergunta foi necessária a seleção de uma área que apresentasse uma Floresta com Araucária sem pressões antrópicas, ação de gado e um bom grau de conservação da fauna. Por isso, o trabalho desenvolveu-se na Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FLONA-SFP) uma unidade de conservação de uso sustentável no nordeste do estado do Rio Grande do Sul, Brasil, sob as coordenadas 29°25'S, 50°24'W (Fig. 1).



A FLONA-SFP cobre cerca de 1606 ha distribuídos entre 600 e 950 m de altitude, formando um mosaico heterogêneo constituído por remanescentes de Floresta com Araucária junto com monoculturas de *A. angustifolia* e *Pinus* spp.

ecologicamente manejadas (para mais detalhes veja Backes *et al.*, 2005; Fonseca *et al.*, 2009). O clima regional é caracterizado como subtropical chuvoso, com precipitação uniformemente distribuída ao longo do ano e com média anual alcançando 2252 mm. A temperatura média anual é 14,5 °C com temperaturas negativas de abril a novembro e verões amenos (Backes, 1999).

Desenvolvimento do projeto

Para avaliar a distribuição e a produção de diásporos zoocóricos ao longo do ano e sua consequente disponibilidade para a fauna foi realizado o estudo fenológico das espécies vegetais, que se caracteriza pela avaliação periódica dos eventos biológicos (floração, frutificação, brotação e queda foliar) e sua relação com os meios bióticos e abióticos, buscando esclarecer a sazonalidade desses eventos (Lieth, 1974; Morellato *et al.*, 1990). Estudos fenológicos são prioritários para o entendimento da dinâmica de ecossistemas (Lieth, 1974) e fundamentais para a avaliação da ocorrência de quais tipos de fruto, quando e em qual quantidade estão disponíveis aos frugívoros, em uma determinada área (Galetti *et al.*, 2003). Diversos métodos são propostos para avaliar a fenologia das plantas (Chapman *et al.*, 1994; Bencke & Morellato, 2002; Galetti *et al.*, 2003; Stevenson, 2004; Zang & Wang, 1995; Hemingway & Overdoff, 1999). A maioria dos estudos utiliza métodos qualitativos, com a presença ou ausência da fenofase, e/ou quantitativos com avaliação da abundância através de estimativas de intensidade do evento fenológico em cada indivíduo.

A partir de março de 2006, avaliou-se mensalmente a fenologia das espécies zoocóricas de todas as formas de vida presentes em unidades amostrais dispostas em diferentes áreas de floresta nativa e silviculturas de *A. angustifolia*, resultando

em parte da dissertação de mestrado intitulada – “Influência de frutos e sementes na abundância de pequenos mamíferos e a sua relação com a predação e dispersão de sementes de Araucária (*Araucaria angustifolia*)” (G. Iob, 2007). Como a intensidade e a quantidade de flores e diásporos produzidos varia ao longo dos anos, a avaliação fenológica continuou até fevereiro de 2009, totalizando três anos de acompanhamento dos períodos de floração e frutificação e um ano de acompanhamento dos eventos de brotação e queda foliar. A partir do terceiro ano (durante o mestrado) a amostragem se restringiu apenas às áreas nativas, onde as unidades amostrais foram ampliadas de 4x60 m para 10x60 m apenas para espécies arbóreas, por representarem a maior parte da produção de diásporos, e foi realizado um levantamento fitossociológico dos indivíduos arbóreos ($CAP \geq 15$ cm) para avaliar o efeito do aumento da área amostral na produção e a proporção de espécies e indivíduos que apresentaram alguma fenofase. Ainda, concomitantemente com esse projeto, foi realizado durante dois anos, entre setembro de 2007 e agosto de 2009, a avaliação fenológica da assembléia de trepadeiras, onde foram contabilizados o número de indivíduos e espécies em cerca de 13 km de trilhas no interior e bordas de fragmentos de Floresta com Araucária e monoculturas de *A. angustifolia* (G.D.S. Seger & S.M. Hartz, dados não publicados). Parte desses resultados foi explorado no trabalho de conclusão de curso intitulado – “Estrutura espacial de trepadeiras entre plantação de araucária (*Araucaria angustifolia*) e floresta ombrófila mista no sul do Brasil” (G.D.S. Seger, 2008).

A diferença deste estudo de três anos em relação aos demais estudos já realizados foi a utilização de diferentes métodos de avaliação fenológica em uma mesma área, incluindo a porcentagem de espécies em frutificação (Frankie *et al.*, 1974), a porcentagem de indivíduos em frutificação, também chamado de índice de

atividade (Bencke & Morellato, 2002), o percentual ou índice de intensidade (Fournier, 1974), a soma dos diâmetros à altura do peito (DAP) dos indivíduos arbóreos em frutificação (Chapman, 1992) e a contagem direta dos diásporos, multiplicado pelo peso médio dos mesmos (Zang & Wang, 1995). Além desses métodos, foi proposto um novo descritor da disponibilidade de recursos, denominado “Índice de Disponibilidade de Frutos” (IDF):

$$\mathbf{IDF} = \sum (\mathbf{IF}_i \times \mathbf{PM}_i)$$

IF_i= Índice de Frutificação do indivíduo *i*, **PM_i**= Peso Médio do diásporo da espécie *i*.

Para calcular o IF, utilizamos seis intervalos conforme o número de frutos: **0-** ausência de frutos, **1-** de 1 a 9 frutos, **10-** de 10 a 99 frutos, **100-** de 100 a 999, **1000-** de 1000 a 9999, **10000-** 10000 ou mais frutos. Estes intervalos buscam agilizar a coleta de dados, não havendo a necessidade da contagem direta dos diásporos, sem influenciar significativamente a resposta final, possibilitando assim, um aumento do esforço amostral (Kindel *et al.* em prep.).

Como tanto o método de contagem dos diásporos quanto o IDF utilizam o peso médio dos diásporos, foram coletados e analisados os diásporos e as sementes de todas as espécies zoocóricas amostradas. Nesta análise morfológica foram medidos diversos atributos quantitativos (comprimento, diâmetro, número de sementes por fruto, porcentagem e peso de polpa) e qualitativos (cor, display das cores, presença de brilho, tipo de tecido comestível e o grau de proteção do diásporo e da semente), buscando revelar possíveis padrões fenológicos nas características de diásporos e sementes em diferentes formas de vida. É usual testar a correlação de variáveis climáticas com os períodos fenológicos de espécies e

comunidades, porém muitas vezes nenhuma variável climática explica os padrões encontrados, ficando em aberto qual fator pode estar determinando certo padrão. Ao longo da avaliação fenológica e da análise morfológica dos diásporos e sementes, notaram-se certas similaridades de determinadas características em espécies aparentadas, bem como em espécies com um grau de parentesco distante. Como é esperado que espécies aparentadas (e.g. da mesma família ou gênero), compartilhem características herdadas de um ancestral comum (Harvey & Pagel, 1991), essa similaridade filogenética deve ser considerada como um possível fator explicativo dos padrões encontrados.

Com isso questionou-se quais fatores poderiam estar influenciando estes padrões similares, já que se duas espécies pertencentes a um mesmo gênero por exemplo, compartilham uma determinada característica e ocorrem em um mesmo local, essa característica pode ser tanto uma adaptação ao ambiente quanto ser um reflexo de sua proximidade filogenética (Duarte, 2007). Como os atributos de sementes representam a estratégia de cada espécie para sobrevivência de sua prole, os atributos de diásporos representam a estratégia para dispersão de suas sementes e os períodos fenológicos representam as estratégias para ocorrerem no melhor momento de desenvolvimento de flores, frutos, polinização e dispersão, compreender o quanto esses processos mudaram ou se conservaram ao longo do tempo é muito relevante. A medida de um sinal ou efeito filogenético (Blomberg & Garland, 2002), possibilita estimar quanto da variação de um atributo é devido a similaridades filogenéticas. Como um conjunto de atributos morfológicos pode ser utilizado como indicador de processos ecológicos (Losos & Miles, 1994), esse efeito filogenético indica se determinado processo se conservou ou se modificou ao longo da história evolutiva. Por isso, a presença de um sinal filogenético nos períodos

fenológicos e nos atributos de diásporos e sementes, foi avaliada e apresentada nesta dissertação, que está formatada de acordo com as normas do periódico *Journal of Evolutionary Biology*.

Referências

- Almeida-Neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P. & Oliveira-Filho, A.T. 2008. Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. *Global Ecol. Biogeogr.* **17**: 503–513.
- Backes, A. 1999. Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no Brasil — II. *Pesq. Bot.* **49**: 31–51.
- Backes, A., Prates, F.P. & Viola, M.G. 2005. Produção de serapilheira em Floresta Ombrófila Mista, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Bot. Bras.* **19**: 155–160.
- Behling, H. & Pillar, V.D. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **362**: 243–251.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Rev. Bras. Bot.* **25**: 269–275.
- Blomberg, S.P. & Garland, T. Jr. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.* **15**: 899–910.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Wrangham, R., Hunt, K., Gebo, D. & Gardner, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* **24**: 527–531.
- Chapman, C.A., Wrangham, R. & Chapman, J.L. 1994. Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forests. *Biotropica* **26**: 160–170.
- Duarte, L.S. 2007. Padrões, processos e mecanismos de nucleação da vegetação lenhosa florestal nos campos do Planalto Nordeste do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 186 p.
- Duarte, L.S., Carlucci, M.B. & Pillar, V.D. 2009. Macroecological analyses reveal historical factors influencing seed dispersal strategies in Brazilian *Araucaria* forests. *Global Ecol. Biogeogr.* **18**: 314–326.

- Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter, C.R., Brescovit, A.D., Campos, L.M., Fleck, T., Fonseca, V.S., Hartz, S.M., Joner, F., Käffer, M.I., Leal-Zanchet, A.M., Marcelli, M.P., Mesquita, A.S., Mondin, C.A., Paz, C.P., Petry, M.V., Piovensan, F.N., Putzke, J., Vergara, M. & Vieira, M. 2009. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biol. Cons.* **142**: 1209–1219.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* **24**: 422–423.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* **62**: 881–913.
- Galetti, M., Pizo, M.A. & Morellato, P.C. 2003. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: *Métodos de estudos em Biologia da Conservação & manejo da vida silvestre* (L. Cullen Jr., R. Rudran & C. Valladares-Padua eds) UFPR, Curitiba.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hemingway, C.A. & Overdorff, D.J. 1999. Sampling effects on food availability estimates: Phenological method, sample size, and species composition. *Biotropica* **31**: 354–364.
- Hueck, K. 1953. Distribuição e hábitat natural do Pinheiro-do-Paraná (*Araucaria angustifolia*). *Bol. Fac. Fl. Ciênc. Univ. S. Paulo-Botânica* **10**: 1–24.
- Iob, G. 2007. Influência de frutos e sementes na abundância de pequenos mamíferos e a relação com a predação e dispersão de sementes da araucária (*Araucaria angustifolia*). Tese de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 51 p.
- Kindel, A., Seger, G.D.S., Iob, G. & Coelho, A.P. Witch method select to estimate fruit availability to frugivores: a field and virtual environment assessment. Em preparação.
- Klein, R.M. 1960. O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* **12**: 17–51.
- Lieth, H. 1974. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. In: *Phenology and seasonality modeling* (H. Lieth, ed), p. 3–19. Springer Verlag, Berlin.
- Losos, J.B. & Miles, D.B. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. In: *Ecological morphology: Integrative organismal biology* (P.C. Wainwright & S.M. Reilly, eds), pp. 60–98. University of Chicago Press, Chicago.

- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H.F. & Joly, C.A. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Rev. Bras. Bio.* **50**: 149–162.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* **32**: 793–810.
- Rambo, B. 1950. A porta de Torres: estudo fitogeográfico. *An. Bot. HBR* **2**: 125–136.
- Rambo, B. 1951. O elemento andino no pinhal riograndense. *An. Bot. HBR* **3**: 7–39.
- Reitz, R., Klein, R.M. & Reis, A. 1983. Projeto madeira do Rio Grande do Sul. *Sellowia* **34/35**: 1–525.
- Seger, G.D.S. 2008. Estrutura espacial de trepadeiras entre plantação de araucária (*Araucaria angustifolia*) e floresta ombrófila mista no sul do Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 43 p.
- Stevenson, P.R. 2004. Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua Park, Colombia: Methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia* **26**: 125–150.
- Stranz, A. 2003. Análise histórica da Floresta Nacional de São Francisco de Paula (1965–2000): a utilização do sistema de informação geográfica como ferramenta para o monitoramento ambiental. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo. 25 p.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE/DERMA, Rio de Janeiro.
- Zhang, S. & Wang, L. 1995. Comparison of three fruit census methods in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* **11**: 281–294.

2. Efeitos filogenéticos em atributos reprodutivos de espécies endozoocóricas em uma Floresta com Araucária no Sul do Brasil

**Seger, Guilherme D. S.¹; Duarte, Leandro da S.²; Kindel, Andreas³;
Jarenkow, João A.¹**

¹Laboratório de Fitoecologia e Fitogeografia, Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul;

²Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

³Laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Correspondência: Guilherme D. S. Seger, Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, CP 15007, Porto Alegre, RS 91501-970, Brasil. Tel.: 0055-51-33087686, fax: 0055-51-33087755; e-mail: guiseger@yahoo.com.br

Resumo

Os processos de dispersão, sobrevivência da prole e os períodos fenológicos das espécies vegetais, são o resultado tanto de sua história evolutiva quanto de suas adaptações ao ambiente. Para analisar o padrão evolutivo destes processos,

foi testada a hipótese de que a similaridade entre espécies aparentadas em relação aos seus atributos reprodutivos (frutos, sementes e a fenologia da floração e frutificação) é maior do que o esperado por mero acaso (alto sinal filogenético), através de testes de Mantel parcial controlando o efeito da forma de vida das espécies. Os resultados revelaram que a maioria dos atributos de sementes, dois atributos dos diásporos (*display* das cores e a porcentagem de polpa) e o tempo de desenvolvimento dos diásporos, apresentaram um moderado sinal filogenético. Isto sugere que a conservação de atributos de sementes para sobrevivência da prole e a labilidade dos atributos de diásporos buscando dispersões mais efetivas, afetam significativamente o *fitness* das espécies, além de indicar uma influência do tempo de desenvolvimento dos diásporos nos picos de frutificação.

Palavras-chave: Atributos de sementes, Atributos de frutos, Fenologia, Sinal filogenético, Filogenia, Zoocoria

Abstract

The processes of dispersal, offspring survival and phenological periods of plant species result both from their evolutionary history and adaptations to the environment. To analyze the evolutionary pattern of these processes, the hypothesis that the similarity among related species in relation to their reproductive traits (fruits, seeds and the phenology of flowering and fruiting) is higher than expected by chance (high phylogenetic signal) was tested through partial Mantel tests, controlling for the effect of species life form. The results revealed that most seed traits, two diaspores traits (color display and pulp percentage) and the time of diaspore development, show moderate phylogenetic signal. This suggests that the conservation of seed traits for offspring survival and the lability of diaspore traits seeking more effective dispersions, significantly affect the species fitness, and it also indicates the influence of the time of diaspore development on the fruiting peaks.

Keywords: Seed traits, Fruit traits, Phenology, Phylogenetic signal, Phylogeny, Zoochory

Introdução

Para as espécies vegetais, a mudança ou conservação de atributos morfológicos, fisiológicos e de história de vida, refletem as diferentes maneiras com que as mesmas responderam às condições ambientais ao longo da evolução. Espécies aparentadas compartilham características devido a ancestralidade comum (Harvey & Pagel, 1991), levando-as a explorarem e se estabelecerem em ambientes similares, onde há condições ideais para seu desenvolvimento. Esta similaridade fenotípica entre espécies aparentadas, chamada de efeito ou sinal filogenético (Blomberg & Garland, 2002), descreve a tendência de determinada característica ter se conservado evolutivamente. O sinal filogenético possibilita não apenas inferir o padrão evolutivo de determinado atributo, mas também detectar o quanto da variação desse atributo é devido a uma similaridade filogenética. A presença de sinal filogenético ao nível de espécies é o primeiro passo e condição necessária para poder confirmar a existência de uma conservação filogenética de nicho, onde se infere como gradientes ambientais afetam os processos da comunidade, levando-se em consideração a estrutura e o sinal filogenético ao nível de metacomunidades (Pillar & Duarte, 2010). Para espécies de aves, Böhning-Gaese & Oberrath (1999) encontraram um sinal filogenético para atributos morfológicos e de história de vida, e uma ausência de sinal para atributos ecológicos e comportamentais. Contudo, os resultados podem ser diferentes para espécies de plantas, pois as mesmas não podem se mover ou adaptar seu comportamento para otimizar suas respostas ao ambiente.

As características dos frutos e sementes, bem como a fenologia reprodutiva, são diretamente relacionadas com o *fitness* (colonização, estabelecimento, sobrevivência, crescimento e reprodução) de cada espécie. Portanto, é esperado

que características que favoreçam o sucesso na manutenção de uma população de plantas em um determinado conjunto de condições ambientais sejam transferidas para a prole. Ao longo do tempo estas características tendem a determinar o nicho de cada espécie, limitando sua amplitude ecológica (Leishman *et al.*, 2000). As características das sementes determinam como a prole irá responder ao ambiente que somados à quantidade de sementes produzidas, representam o resultado do esforço reprodutivo de cada espécie. As características de sementes que influenciam o estabelecimento das plântulas são provavelmente relacionadas ao ambiente onde as espécies se adaptaram ao longo de sua história evolutiva, e neste caso, uma mudança no conjunto dessas características entre gerações pode diminuir o *fitness* das espécies.

Para muitas espécies de plantas, os animais fornecem os meios para a fase móvel de sua história de vida (Stiles, 2000), com a polinização e a dispersão de sementes influenciando potencialmente os padrões de fluxo gênico e a estrutura genética intra e interpopulacional (Willson & Traveset, 2000; Jordano *et al.*, 2006). Por esta razão os animais são responsáveis por grande parte da diversificação das angiospermas (Eriksson & Bremer, 1991, 1992; Tiffney & Mazer, 1995; Dodd *et al.*, 1999). Estas interações mutualísticas possivelmente influenciaram o processo evolutivo dos períodos de floração e frutificação, além de certas características dos frutos. Adaptações a agentes dispersores são esperadas, visto que, sob o ponto de vista das plantas, todo o processo que otimize seus eventos reprodutivos e aumente a possibilidade de perpetuação da espécie é vantajoso. Por isso é de se esperar que atributos de frutos se modifiquem ao longo do tempo, otimizando sua relação com os dispersores, já que a grande maioria das plantas dependem desses para determinar o destino de suas sementes (Wheelwright & Orrians, 1982).

A relação entre um conjunto de atributos morfológicos indicadores de processos ecológicos (Losos & Miles, 1994) e a medida do sinal filogenético de um grupo de espécies co-ocorrentes numa dada comunidade, possibilita um melhor entendimento do papel da filogenia nos processos ecológicos em nível de comunidades (Pillar & Duarte, 2010). Neste trabalho foram mensurados atributos de frutos, sementes, os períodos fenológicos de floração e frutificação das espécies de árvores, arbustos e trepadeiras, que estão relacionados aos processos ecológicos de dispersão, sobrevivência da prole e fenologia, respectivamente, e formuladas as seguintes perguntas: **1)** Atributos relacionados à dispersão são menos conservados filogeneticamente do que atributos relacionados à sobrevivência da prole? **2)** Atributos de dispersão e sobrevivência da prole são mais conservados filogeneticamente que atributos fenológicos?

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi conduzido na Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FLONA-SFP), uma unidade de conservação de uso sustentável no nordeste do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (29°25'S, 50°24'W). A FLONA-SFP cobre cerca de 1606 ha distribuídos entre 600 e 950 m de altitude, formando um mosaico heterogêneo constituído por remanescentes de Floresta com Araucária junto com monoculturas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze e *Pinus* spp.. O clima regional é caracterizado como subtropical chuvoso, com precipitação uniformemente distribuída ao longo do ano, e com média anual alcançando 2252 mm. A temperatura média anual é 14,5 °C com temperaturas negativas de abril a novembro e verões amenos (Backes, 1999). A Floresta com Araucária é caracterizada pela

ocorrência de espécies relacionadas a diferentes contingentes fitogeográficos, com a presença mais antiga de espécies de origem austral-antártica e andina e o ingresso mais recente das espécies tropicais de origem atlântica e amazônica (Rambo, 1950; Behling & Pillar, 2007). Portanto, reúne elementos florísticos de diferentes origens com atributos reprodutivos que foram selecionados em ambientes muito distintos, formando-se uma diversidade funcional peculiar. Apesar de a *Araucaria angustifolia* ser a espécie arbórea fisionomicamente dominante, *Dicksonia sellowiana* Hook. (feto arborescente), *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (conífera) e muitas outras espécies das famílias Myrtaceae, Solanaceae e Lauraceae compõem esta floresta.

Fenologia

A fenologia reprodutiva de espécies endozoocóricas foi registrada através de dois métodos. Árvores e arbustos foram monitorados de março de 2006 a fevereiro de 2009, em oito unidades amostrais de 4x60 m, distribuídas em quatro áreas de Floresta com Araucária. Trepadeiras e algumas espécies arbóreas adicionais, não encontradas nas áreas mencionadas acima, foram monitoradas de setembro de 2007 a agosto de 2009 ao longo de 13 km de trilhas no interior e bordas de fragmentos de Floresta com Araucária e monoculturas de *A. angustifolia*. Apenas as espécies em que foram obtidos os registros fenológicos completos e cujos frutos e sementes puderam ser coletados e analisados foram utilizadas para as análises, totalizando 83 espécies, pertencentes a 33 famílias e 55 gêneros (Apêndices 1, 2 e 3). As formas de vida foram representadas por 47 espécies de árvores, 18 arbustos e 18 trepadeiras. Estas espécies são as mais abundantes e representam cerca de 60% das espécies endozoocóricas de cada forma de vida na área (G.D.S.Seger dados não publicados). Para evitar uma superestimativa de indivíduos pela presença

de *genets*, uma situação comum em trepadeiras e algumas espécies de arbustos (e.g. *Piper* spp.), aglomerados discretos no espaço dessas espécies foram consideradas como um único indivíduo. O número de indivíduos apresentando flores abertas (antese) e diásporos maduros foi registrado mensalmente, para cada espécie encontrada. A copa de árvores altas e trepadeiras foram observadas com auxílio de binóculo e a presença de flores e diásporos caídos foram utilizados como indicadores da atividade fenológica, quando uma observação direta não foi possível (Smith-Ramírez & Armesto, 1994).

Atributos morfológicos

Neste estudo o termo 'diásporo' foi considerado como a unidade consumida pelos dispersores, composta pela semente e o tecido succulento (Eriksson & Ehrlén, 1991). Sementes foram consideradas como o conjunto do embrião e a testa, que também podem ser constituídos por um endosperma e/ou um endocarpo lignificado. Os diásporos foram coletados, quando possível, diretamente da planta, acondicionados em potes plásticos para evitar a perda de água e mantidos em refrigeração até a análise. Ao menos três unidades de mais de um indivíduo foram coletadas e aquelas com evidência de predação por insetos foram excluídas. Os critérios para detecção de diásporos maduros foram o amolecimento da polpa, o fácil desprendimento da planta e se não havia mais alguma mudança da coloração (Schaefer *et al.* 2007). No caso de frutos deiscentes com uma ou mais sementes ariladas, cada uma foi considerada como um diásporo.

Apesar de atributos morfológicos não necessariamente predizerem processos ecológicos, em alguns casos esta relação é forte, porém raramente explicada (Losos, 2008).

Tabela 1: Relação dos atributos morfológicos de diásporos e sementes com os processos ecológicos de dispersão endozoocórica e sobrevivência da prole, respectivamente.

Atributos morfológicos	Relação com processos ecológicos	Referências
Diásporo		
Peso do diásporo	Quanto maior o peso, maior o dispersor e também maior a probabilidade de saciação, por isso em diásporos com poucas sementes grandes, há pouca polpa e em diásporos com muitas sementes pequenas, há muita polpa.	Primack (1987)
Tamanho do diásporo	Limita o espectro de dispersores eficientes que conseguem engolir o diásporo inteiro e defecar as sementes ao invés de regurgitá-las, tendo uma relação com o tamanho do dispersor, em especial a largura da boca, onde uma alongamento do diásporo facilitaria o consumo.	Wheelwright (1985); Herrera (1992); Mazer & Wheelwright (1993); Jordano (2000); Lord (2004)
Peso e % da polpa	Quanto maior é a recompensa pela dispersão, maior é a procura, porém muitas vezes quantidade não reflete qualidade e diásporos com pouca polpa geralmente possuem maior valor nutricional.	Herrera (1981)
Tipo de tecido comestível	Cada tipo de polpa possui valores nutricionais e quantidade de água e fibras diferentes que podem limitar digestibilidade do dispersor.	?
Proteção do diásporo	Seleciona o dispersor pois diásporos mais protegidos são dispersos por animais, fortes o suficiente para romper a proteção (casca).	Primack (1987) e referências por ele citadas
Presença de brilho	Atratividade de dispersores; em diásporos com cores crípticas (ou inconspícuos) com a folhagem o brilho seria um fator determinante para detectabilidade.	?
Cor final	Define a atratividade dos dispersores de acordo com a percepção visual de cada um, seja informando sua localização (contraste com a folhagem), sua qualidade (valor nutricional e digestibilidade) ou toxicidade quando imaturos (cores intermediárias).	Willson & Whelan (1990); Cipollini & Levey (1997); Schaefer <i>et al.</i> (2004, 2007)
Display	Define a probabilidade de percepção do dispersor, através de cores crípticas, colorações conspícuas e contrastantes com a folhagem, combinações de cores e estruturas acessórias que amplificam o sinal e aumentam a detectabilidade do dispersor.	Stiles (1982); Wheelwright & Janson (1985); Schaefer <i>et al.</i> (2004); Cazetta <i>et al.</i> (2009)
Semente		
Peso da semente	A quantidade de substâncias de reserva determina o tempo que as plântulas serão nutridas e sua capacidade de estabelecimento em condições ambientais adversas.	Westoby <i>et al.</i> (1996)
Tamanho da semente	Sementes pequenas seriam adaptadas a ambientes com mais luz, secos e perturbados (bordas e clareiras), formando banco de sementes à espera destas condições, enquanto sementes grandes seriam adaptadas a ambientes escuros (interior de florestas) e comumente não formariam bancos de sementes, apresentando rápida germinação.	Stiles (2000)
Nº de sementes por diásporo	Envolve um balanço com o tamanho e massa das sementes, definindo a estratégia de cada espécie para o estabelecimento e sobrevivência da prole.	Harper <i>et al.</i> (1970); Westoby <i>et al.</i> (1996)
SMNR*	Estratégia em que um maior valor significa uma menor quantidade de sementes com maior massa e potencial de sobrevivência, enquanto um menor valor significa uma maior quantidade de sementes de menor massa e potencial de sobrevivência que seria compensado pela maior quantidade.	Rathcke & Lacey (1985); Primack (1987); Westoby <i>et al.</i> (1996)
Proteção da semente	Determina a capacidade de passar intacta pelo trato digestivo do dispersor, bem como a proteção à predação ou infecção por patógenos; define a permeabilidade à água e ao oxigênio, que irá influenciar uma rápida germinação ou um período de dormência.	Rathcke & Lacey (1985); Stiles (2000); Tiffney (2004)

*Razão do peso/número de sementes (do inglês *Seed Mass/Number Ratio*)

A seleção de atributos de diásporos e sementes para representar os processos ecológicos de dispersão e sobrevivência da prole, respectivamente, proposta na Tabela 1 é baseada em diversos estudos que evidenciaram essa associação.

Considerando as relações apresentadas na Tabela 1, foram analisados 17 atributos de diásporos e suas respectivas sementes (modificado de Gautier-Hion *et al.*, 1985) – diásporos: peso, comprimento, diâmetro, peso e porcentagem de polpa, tipo de tecido comestível, proteção do diásporo, presença de brilho, cor na maturidade e o *display* das cores; sementes: peso, comprimento, diâmetro, número de sementes viáveis por fruto, proteção da semente e a razão do peso/número de sementes (SMNR, do inglês *Seed Mass/Number Ratio*). Diásporos e sementes foram pesados frescos e seu comprimento e diâmetro foram medidos de acordo com o ponto de vista do consumidor, sem levar em conta sua ontogênese (a maior medida junto com a maior medida perpendicular correspondendo ao comprimento e diâmetro, respectivamente). O tipo de tecido comestível foi classificado como suculento, suculento-fibroso, esponjoso e arilo (frutos deiscentes). A proteção dos diásporos foi classificada como grossa (≥ 1 mm), fina (facilmente rompida com a unha) e desprotegida (frutos deiscentes). A mudança de cores do diásporo foi analisada e quando havia um limite sutil entre duas cores (e.g. laranja e vermelho) o diásporo foi classificado em ambas as categorias de cor. O *display* das cores foi classificado como ausente (a cor não muda com o amadurecimento do diásporo), simples (a cor muda de verde diretamente para a coloração final), multicolorido temporal - MT (o diásporo muda a sua cor de verde para a coloração final passando por uma ou mais cores intermediárias contrastantes, sem considerar os gradientes de uma mesma cor) e multicolorido morfológico - MM (diásporos bicoloridos ou ornamentados com estruturas coloridas contrastantes como pedúnculos, arilos ou

cápsulas deiscentes). A proteção da semente foi classificada como lignificada (ou pétrea), pouca (quando pode ser rompida com a unha) e ausente. Todos os atributos contínuos foram medidos com auxílio de lupa, paquímetro ($\pm 0,01$ cm), balança de precisão digital ($\pm 0,0001$ g) e expressos como valores médios com seus respectivos coeficientes de variação (CV). Como a variação intraespecífica de um atributo reflete plasticidade e isso pode ter um valor adaptativo, os CV de cada atributo foram testados para a presença de sinal filogenético.

Filogenia

A matriz filogenética das espécies amostradas foi gerada através do módulo Phylomatic do *software* Phylocom 4.1 (Webb *et al.*, 2008), usando a superárvore R20091110 (disponível em <http://svn.phylodiversity.net/tot/megatrees/R20091110.new>), construída de acordo com a classificação de APG III (2009). O comprimento dos ramos da árvore foram obtidos através do módulo (*branch length adjustment*) do *software* Phylocom 4.1 (Webb *et al.*, 2008), seguindo as estimativas de idade mínimas para gêneros e famílias propostas por Wikström *et al.* (2001). Clados não datados foram interpolados uniformemente entre os datados. Então, uma matriz de distâncias filogenéticas entre pares de taxóns terminais para o conjunto de toda a filogenia foi calculada.

Análise de dados

Os dados fenológicos foram representados em uma escala circular, onde as datas das observações foram transformadas em dias do ano e reescalados para uma escala de 0 – 360°, em que um grau é aproximadamente equivalente a um dia

do ano. Não há nenhum começo natural ou ponto final para o ano e, portanto, na escala circular a diferença entre março e novembro é de quatro meses enquanto seria de oito meses em uma escala linear. Em cada espécie, foi utilizado o número de indivíduos apresentando a fenofase em cada data para o cálculo do ângulo médio, que representa o pico da fenofase (Zar, 1998). A média dos ângulos médios de cada espécie foi calculada quando mais de um ano de observações completas de cada fenofase estava disponível. Estes ângulos médios foram transformados em duas variáveis, seno e cosseno, que foram utilizadas para calcular as distâncias fenológicas entre as espécies. Para representar a concentração de cada fenofase por espécie foi calculado o comprimento do vetor médio (r), que não possui unidade de medida e varia de zero (quando os dados fenológicos são distribuídos igualmente ao longo de todos os meses) a um (quando todos os dados fenológicos ocorrem em um único mês) (Zar, 1998). O período de desenvolvimento do diásporo (PDD) foi medido, em uma escala linear, como a diferença em dias do pico da floração até o pico da frutificação.

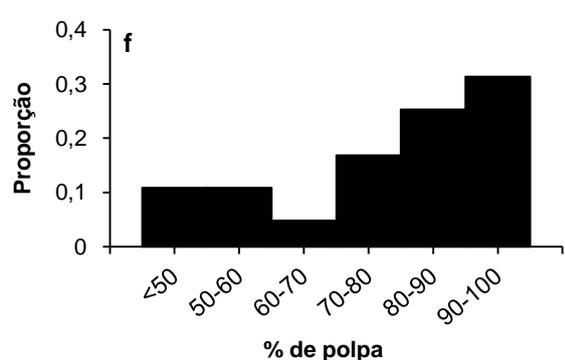
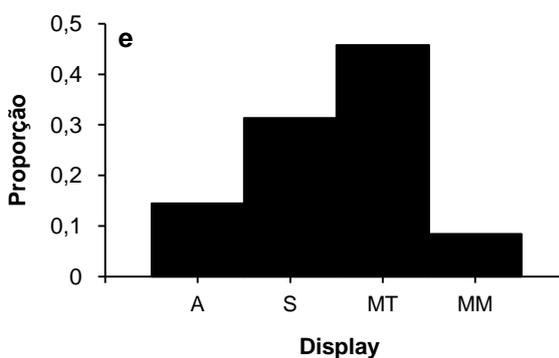
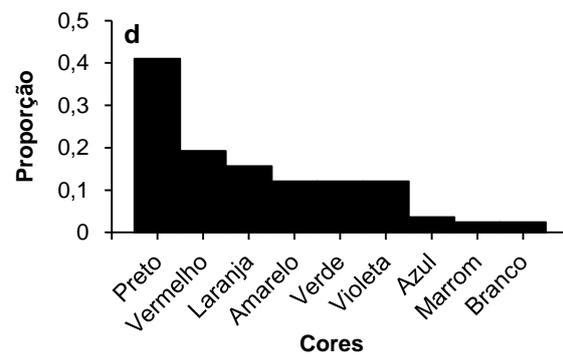
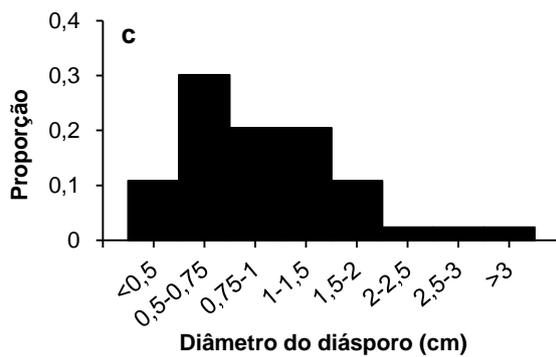
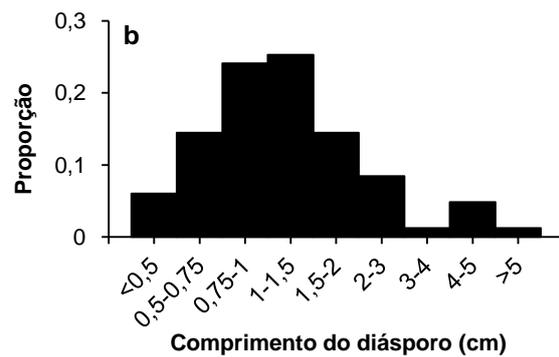
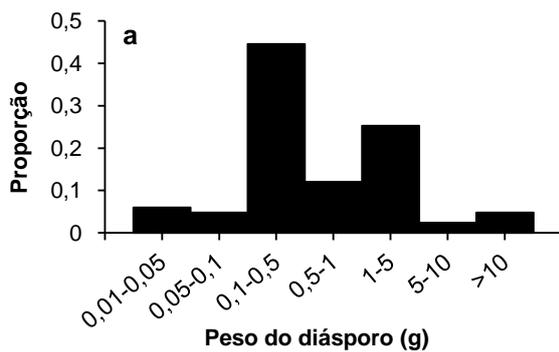
A relação entre a matriz filogenética (variável independente) e cada atributo (variável dependente) foi analisada através de regressões parciais de Mantel (Legendre & Legendre, 1998), controlando a influência da forma de vida das plantas (árvores, arbustos e trepadeiras). A razão para controlar este efeito é que as espécies recebem diferentes pressões ambientais de acordo com sua forma de vida o que poderia refletir na associação entre filogenia e os atributos das espécies. Para cada par de espécies foi calculada a similaridade de cada atributo contínuo e discreto, usando o complemento do índice de similaridade de Gower (Podani & Schmera, 2006). A significância dos valores de P das regressões parciais de Mantel foram testadas por 10.000 permutações de Monte Carlo, sendo as probabilidades

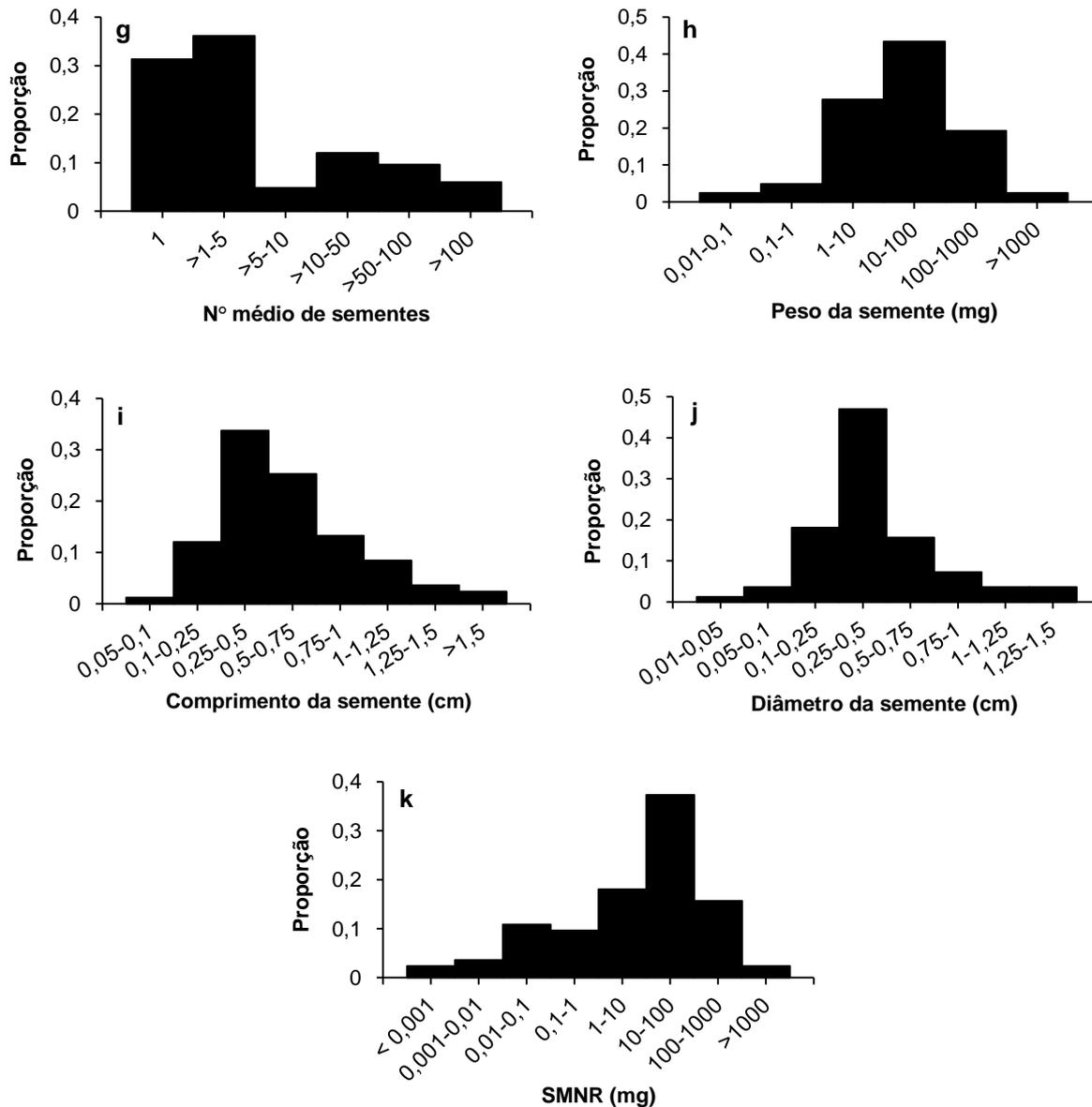
corrigidas para testes múltiplos, usando a correção de Bonferroni (Rice, 1989). Para os atributos relacionados a dispersão (15 atributos), sobrevivência da prole (11) e fenologia (5) a correção de Bonferroni foi calculada dividindo o nível de significância 0,05 pelo número de atributos de cada grupo em separado. Parte dos dados fenológicos foi analisada através do *software* ORIANA 3.0 (disponível em <http://www.kovcomp.com/oriana/downl.html>) para análise de dados circulares e todas as outras análises foram realizadas através do *software* estatístico MULTIV 2.63b (por V. Pillar, disponível em <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/software>, manual incluso).

Resultados

A maioria das espécies apresentou diásporos pequenos com polpa succulenta e poucas sementes. O peso dos diásporos variou ao longo de três ordens de magnitude, com grande parte das espécies (44,5%) apresentando o peso entre 0,1 e 0,5 g e poucas espécies (7%) com mais de 5 g (Fig. 1a). O comprimento dos diásporos concentrou-se entre 0,75 e 1,5 cm (49% das espécies) e o diâmetro entre 0,5 e 1,5 cm predominou em 71% das espécies, enquanto apenas 7% das espécies apresentaram comprimento maior que 3 cm e diâmetro maior que 2 cm (Figs. 1b e 1c). A coloração dos diásporos foi predominantemente preta, vermelha ou laranja (Fig. 1d), com 77% dos diásporos apresentando um *display* simples ou multicolorido temporal (Fig. 1e). A porcentagem de polpa maior que 70% do peso do diásporo foi predominante, compreendendo 73,5% das espécies (Fig. 1f). Diásporos contendo uma única semente compreenderam 31% das espécies, enquanto 15% das espécies apresentaram diásporos contendo mais de 50 sementes (Fig. 1g). O peso das semente variou através de cinco ordens de magnitude, com 78% das espécies

apresentando sementes com peso menor que 100 mg e apenas 2,4% das espécies com peso maior que 1 g (Fig. 1h). O comprimento das sementes entre 0,25 e 0,75 cm compreendeu 59% das espécies enquanto 65% das espécies exibiram diâmetros entre 0,1 e 0,5 cm (Fig. 1i e 1j). O SMNR apresentou 37% das espécies com valores entre 10 e 100 mg e 44,5% das espécies com valores menores que 10 mg (Fig. 1k).





Atributos morfológicos das espécies de árvores, arbustos e trepadeiras na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil. Proporção de espécies em cada atributo de diásporos (a-f) e sementes (g-k). e. Display dos diásporos (A= Ausente; S= Simples; MT= Multicolorido Temporal; MM= Multicolorido Morfológico). g. Número médio de sementes por diásporo. k. Razão do peso/número de sementes (do inglês *Seed Mass/Number Ratio* – SMNR).

O período de floração concentrou-se entre a primavera e o verão, com 90% das espécies apresentando o pico de atividade entre setembro e fevereiro (Fig. 2a), com um maior número de espécies em dezembro (20 spp.). O período de frutificação concentrou-se entre o verão e o outono, onde 84% das espécies apresentaram seus picos de atividade entre dezembro e maio (Fig. 2a), com um maior número de

espécies em abril (15 spp.). Os períodos de floração das espécies apresentaram uma maior concentração em comparação a frutificação (Fig. 2b), demonstrando que um maior número de espécies apresentam a frutificação mais dispersa no tempo. O PDD variou de 23 a 443 dias, com média de 143,8 dias (CV= 0,588) e 67,4% das espécies levando de dois a seis meses para desenvolverem seus frutos (Fig. 2c).

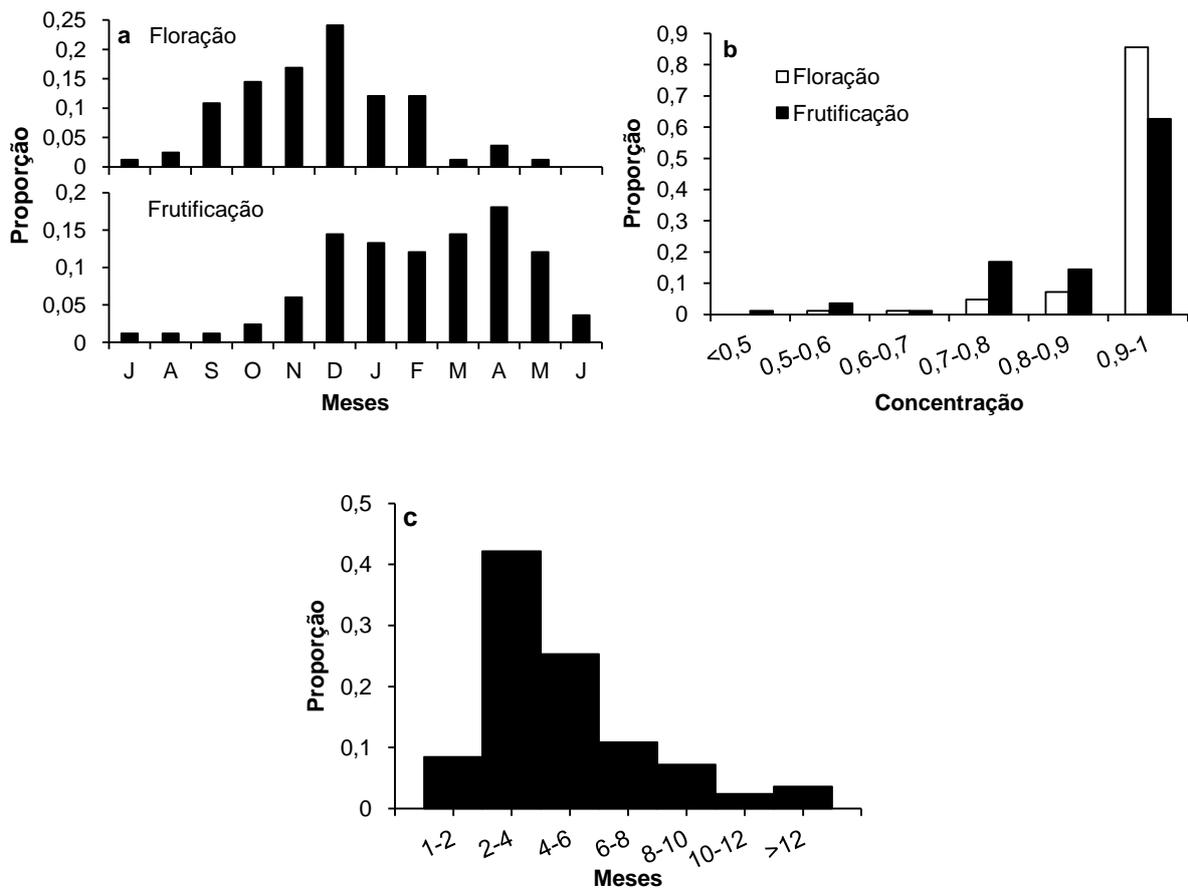


Figura 2: Atributos fenológicos das espécies de árvores, arbustos e trepadeiras na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **A.** Proporção de espécies apresentando o pico de floração e frutificação por mês. **B.** Proporção de espécies por intervalo de concentração dos períodos de floração e frutificação. **C.** Proporção de espécies por intervalo do período de desenvolvimento do diásporo.

Os resultados das regressões parciais de Mantel demonstraram um sinal filogenético significativo, após correção de Bonferroni, para o peso, comprimento e diâmetro da semente, para o SMNR, porcentagem de polpa e para o *display* (Tabela 2). A variação na filogenia explicou entre 1,3 e 8,5% da variação desses atributos. O

efeito da filogenia nos atributos fenológicos foi significativo apenas para o PDD, onde 2,8% da variação entre as espécies foi explicada pela filogenia (Tabela 2).

Tabela 2: Regressões parciais de Mantel (R_M^2) de atributos de diásporos, sementes e fenologia em relação à filogenia, controlando o efeito da forma de vida. Valores em negrito são resultados significativos ($\alpha \leq 0,05$) após a correção de Bonferroni (diásporos $\alpha \leq 0,05/15 = 0,0033$; sementes $\alpha \leq 0,05/11 = 0,0045$; fenologia $\alpha \leq 0,05/5 = 0,01$). Valores de P obtidos através de 10000 permutações. CV (Coeficiente de Variação).

Atributos	R_M^2	P
<i>Diásporos</i>		
Peso do diásporo	0,0009	0,7717
Peso do diásporo (CV)	0,0001	0,8604
Comprimento do diásporo	0,0036	0,4025
Comprimento do diásporo (CV)	0,0341	0,0151
Diâmetro do diásporo	0,0009	0,6686
Diâmetro do diásporo (CV)	0,0006	0,6450
Peso da polpa	< 0,0001	0,9729
Peso da polpa (CV)	0,0058	0,1757
Porcentagem de polpa	0,0796	0,0001
Porcentagem de polpa (CV)	0,0331	0,0096
Tipo de polpa	0,0126	0,1157
Proteção do fruto	0,0006	0,7232
Presença de brilho	0,0035	0,4207
Cor do diásporo	< 0,0001	0,9727
Display	0,0129	0,0024
<i>Sementes</i>		
Peso da semente	0,0846	0,0003
Peso da semente (CV)	0,0024	0,4564
Comprimento da semente	0,0797	0,0001
Comprimento da semente (CV)	0,0011	0,5889
Diâmetro da semente	0,0688	0,0002
Diâmetro da semente (CV)	0,0024	0,3717
Nº de sementes	0,0005	0,7490
Nº de sementes (CV)	0,0024	0,1797
SMNR*	0,0848	0,0005
SMNR (CV)	0,0036	0,2802
Proteção da semente	< 0,0001	0,9564
<i>Fenologia</i>		
Pico da floração	0,0083	0,0308
Concentração (r) da floração	0,0048	0,3185
Pico da frutificação	0,0022	0,1887
Concentração (r) da frutificação	0,0053	0,2488
PDD†	0,0280	0,0075

* Razão do peso/número de sementes (*Seed Mass/Number Ratio*)

† Período de desenvolvimento do diásporo

Discussão

A tendência de encontrar um maior sinal filogenético nos atributos de sementes do que em atributos de diásporos, demonstra que estratégias de sobrevivência da prole são mais conservadas do que estratégias de dispersão. No entanto, os sinais filogenéticos encontrados neste estudo (1,3 a 8,5%) foram apenas moderados em comparação a outros estudos (Böhning-Gaese & Oberrath, 1999; Böhning-Gaese *et al.*, 2003), que encontraram valores variando de 0,6 a 25,2%.

As pressões ambientais parecem não ter exercido influência suficiente para alterar as características da semente, o que sugere que qualquer alteração nas características que influenciam o processo de estabelecimento das plântulas em uma condição ambiental diferente ao que a espécie evoluiu pode não ser vantajoso. As características da semente correspondem à estratégia de estabelecimento e crescimento da plântula, onde sua massa representa os custos diretos para formação do embrião e do endosperma (Lord & Westoby, 2006), determinando a capacidade da plântula em suportar os riscos de mudanças ambientais limitantes. A massa da sementes é considerada como um balanço entre o tamanho e a quantidade de sementes produzidas por unidade de recurso alocado, resultando em um *trade-off* entre a alta produção de sementes e a alta taxa de sobrevivência da plântula (Rathcke & Lacey, 1985; Westoby *et al.*, 1996). Essa relação é fundamental na estratégia de estabelecimento da planta e tem sido apontada como moldada por um espectro de atributos de história de vida, incluindo o tamanho da planta e sua longevidade, a taxa de sobrevivência das plântulas e o período para atingir a maturidade reprodutiva (Moles & Westoby, 2006). O sinal filogenético encontrado na massa, tamanho e SMNR das sementes indica que estes atributos se modificaram menos do que seria esperado ao acaso dentro de cada linhagem ao longo da

história evolutiva, sugerindo que é arriscado mudar para uma estratégia que pode diminuir a sobrevivência da prole e a aptidão da espécie. Sinais filogenéticos na massa e no tamanho das sementes já foram encontrados em diversos estudos (Hodgson & Mackey, 1986; Mazer, 1989, 1990; Casper *et al.*, 1992; Shipley & Dion, 1992; Peat & Fitter, 1994; Lord *et al.*, 1995; Zhang, 2004), apesar dos diferentes métodos e classificações taxonômicas utilizadas.

Outra possibilidade que pode explicar o padrão conservado de atributos de sementes é que atributos florais, tais como o número de óvulos por carpelo e o tipo de placentação, limitantes do tamanho e quantidade de sementes produzidas, apresentam um alto grau de conservação entre as linhagens (Hodgson & Mackey, 1986), gerando o mesmo padrão em sementes. Porém, a ausência de sinal filogenético no número de sementes produzidas, em parte não sustenta esta hipótese, pois em flores que possuem mais do que um rudimento seminal (óvulo) por carpelo ou um maior número de carpelos, o número de sementes produzidas está diretamente relacionado a polinizações efetivas. Como muitas plantas dependem desta relação com outros organismos, cuja eficiência é imprevisível, não haveria como apresentar um padrão conservativo do número de sementes, mas mesmo assim esta relação merece ser melhor investigada.

Para facilitar o movimento das sementes proporcionado pelos dispersores e aumentar o sucesso em atingir um ambiente adequado para o estabelecimento, adaptações nos diásporos evoluíram em parte como uma resposta à morfologia, fisiologia e comportamento dos animais dispersores (Stiles, 2000). A diversificação nos atributos de diásporos parece ter seguido a irradiação dos dispersores (Tiffney, 1984, 2004), responsáveis em grande parte pelo aumento da diversidade nas angiospermas (Eriksson & Bremer, 1991, 1992; Tiffney & Mazer, 1995). A relação

entre plantas e seus dispersores tem sido tratada como uma coevolução difusa, onde agentes dispersores podem influenciar certos aspectos dos frutos (Janzen, 1980; Tiffney, 2004). Tal associação tem sido demonstrada em vários estudos (Herrera, 1992; Mazer & Wheelwright, 1993; Fischer & Chapman, 1993; Jordano, 1995; Lord, 2004), em que grande parte da variação no tamanho e formato dos frutos é explicado pelos diferentes tipos de dispersores.

Neste estudo os únicos atributos dos diásporos que apresentaram sinal filogenético foram a porcentagem de polpa e o *display*. A porcentagem de polpa reflete o investimento da planta em atrair os dispersores e representa um custo maior e proporcional ao aumento da massa das sementes (Lord & Westoby, 2006). Em algumas espécies, o alto custo de desenvolvimento de estruturas para dispersão, pode gerar um *trade-off* com outros componentes do *fitness* (Willson, 1993), possivelmente ocasionando uma redução na produção de diásporos. O fato de a porcentagem de polpa apresentar um padrão conservativo, sugere um balanço entre os custos para produzir uma polpa atrativa aos dispersores, a quantidade de diásporos produzidos e o retorno deste investimento com dispersões efetivas. Já o *display*, que é um atributo diretamente relacionado às cores dos diásporos, possivelmente evoluiu tanto em resposta a adaptações fisiológicas quanto a função de sinalização e atratividade aos dispersores (Wheelwright & Janson, 1985). Um exemplo é a presença de metabólitos secundários, como pigmentos, que protegem e regulam o desenvolvimento dos embriões e das sementes (Cipollini & Levey, 1997) além de atuarem como sinalizadores, atraindo dispersores, e como recompensa alimentar, já que carotenóides e antocianinas são importantes na dieta de muitos animais (Schaefer *et al.*, 2008). Estas funções dos metabólitos secundários podem

ser uma das razões do reduzido efeito da filogenia como explicação para a variação no *display*.

A ausência de sinal filogenético na maioria dos atributos de dispersão evidencia uma labilidade frente às pressões seletivas mutualísticas e antagonísticas. Aparentemente, a possibilidade de mudanças nos atributos relacionados a dispersão parece ser menos arriscada do que mudanças em atributos relacionados a sobrevivência da prole. Mas vale salientar que os padrões encontrados nos atributos de diásporos e sementes podem variar em comparação a outras comunidades de acordo com sua composição florística, sendo importante avaliar se os padrões encontrados aqui são corroborados em outras comunidades. Além disso, grande parte da variação nos atributos de diásporos pode ser explicada pela variação em alguma outra característica da planta (Herrera, 2002) e não necessariamente ser apenas explicada como uma adaptação aos dispersores.

A presença de um moderado sinal filogenético no PDD e a sua ausência nos demais atributos fenológicos, podem ser explicadas por diferentes processos ecológicos. A ausência de sinal filogenético nos picos de floração, indica uma segregação temporal da floração entre espécies aparentadas, ou seja, que possuem uma morfologia floral similar. Isso dá suporte a hipótese de compartilhamento de polinizadores (Wright & Calderón, 1995) que prediz uma segregação temporal da floração, para minimizar a sobreposição dos períodos e maximizar o *fitness*. Essa segregação aumentaria o *fitness*, pois evita a competição por polinizadores e assim, uma perda devido a transferência interespecífica de pólen ocasionada por visitas mistas de polinizadores compartilhados por espécies co-ocorrentes (Morales & Traveset, 2008). Entretanto, assumir que o compartilhamento de polinizadores seria a principal causa de divergência evolutiva nos períodos de floração é arriscado, já

que não há informação suficiente sobre os polinizadores e a possibilidade de espécies congênicas os compartilharem continua uma inferência baseada em similaridades da morfologia floral (Wright & Calderón, 1995). Portanto, são necessários mais estudos para afirmar se os resultados encontrados sustentam a hipótese apresentada.

A presença de sinal filogenético nos períodos de floração demonstrada por outros estudos (Kochmer & Handel, 1986; Smith-Ramírez & Armesto, 1994; Wright & Calderón, 1995) diferem dos resultados encontrados aqui, o que poderia ser justificado pela utilização de diferentes métodos fenológicos, além da ausência de uma precisa classificação filogenética como APG III (2009). O fato de que atributos fenológicos podem restringir uns aos outros (Rathcke & Lacey, 1985) e o PDD apresentar um sinal filogenético, suscita que esse possa ser o responsável pelo padrão de frutificação encontrado.

Outra hipótese possível para explicar a ausência de sinal filogenético nos picos de frutificação e a sazonalidade na oferta de diásporos, é que a frutificação possivelmente ocorra quando as condições para o sucesso da dispersão sejam ótimas, combinando com o período de maior disponibilidade de agentes dispersores (Rathcke & Lacey, 1985; Willson & Traveset, 2000). Uma das forças evolutivas mais frequentemente reconhecida como determinante do período de frutificação de plantas zoocóricas é o influxo de frugívoros migratórios (Thompson & Willson, 1979; Stiles, 1980; Herrera, 1982; Loiselle & Blake, 1991) que influenciaria, em nível de comunidade, a sazonalidade da frutificação. Porém, a sazonalidade da frutificação não deve ser totalmente interpretada como uma adaptação aos dispersores (Willson & Traveset, 2000), pois esses podem moldar os padrões de disponibilidade de frutos, mas não a fenofase em si, influenciando o deslocamento sazonal dessa

disponibilidade através de efeitos demográficos em espécies particulares que frutificam quando há maior abundância de aves (Fuentes, 1992).

A ausência de sinal filogenético na concentração dos períodos de floração e frutificação sugere que a ação de frugívoros e do clima, que variam ao longo e entre anos, podem ser os responsáveis pelos períodos em que flores e frutos estão presentes. Mesmo que um sinal filogenético tenha sido encontrado para o PDD, grande parte de sua variação, além dos demais eventos fenológicos, não foi explicada, sendo possível que fatores climáticos sejam responsáveis pelos padrões dos períodos reprodutivos encontrados. O aumento do comprimento do dia, e o consequente aumento da temperatura, são apontados como os principais determinantes do período de floração (Wright & van Schaik, 1994; Fenner, 1998), com os picos de floração acompanhando o aumento dos níveis de luminosidade até o solstício de verão (van Schaik *et al.*, 1993) induzindo também a brotação e beneficiando assim a fotossíntese líquida. Como a variação sazonal do comprimento do dia é o único sinal ambiental que é constante ano após ano (Borchert *et al.*, 2005), seu efeito seria pronunciado, ao contrário das interações bióticas sujeitas a variações. Estudos realizados em Florestas com Araucária (Marques *et al.*, 2004; Paise & Vieira, 2005; Liebsch & Mikich, 2009) demonstraram que a floração e a frutificação em espécies zoocóricas é fortemente influenciada pelo comprimento do dia e pela temperatura, além da frutificação ser influenciada pela pluviosidade do mês anterior.

Como cada espécie possui um custo diferente na produção de estruturas atrativas e efetivas para polinização e dispersão, são esperadas variações ao longo do tempo tanto em cobertura da copa quanto em quantidade. Com isso, sugere-se que outros métodos de análise fenológica, com o uso de estatísticas circulares,

possam ser testados para a existência de efeitos filogenéticos, como por exemplo, o índice percentual de intensidade de Fournier (Fournier, 1974) e uma contagem ou estimativa da quantidade ou biomassa de frutos produzidos (Zhang & Wang, 1995), que poderão evidenciar a contribuição de cada espécie na comunidade.

Todas estas interações sejam bióticas ou abióticas, mutualísticas ou antagônicas, e também filogenéticas, não explicam sozinhas os padrões reprodutivos encontrados, e somente uma análise conjunta poderá desvendar quais fatores podem estar direcionando ou controlando os processos de dispersão, sobrevivência da prole e os períodos reprodutivos das espécies vegetais. O uso da medida de sinal filogenético, propicia uma nova possibilidade de explicar a variação de atributos e qual direção tomada pelo padrão evolutivo dos processos ecológicos que eles representam. Além da medida de um sinal filogenético em nível do *pool* de espécies, incorporando-se dados de composição e abundância das espécies, será possível avaliar a estrutura filogenética das comunidades, o sinal filogenético em nível de metacomunidade, a relação dos atributos dessas espécies com as comunidades ao longo de gradientes ambientais (Pillar & Duarte, 2010) e a possível existência de uma conservação filogenética de nicho.

Agradecimentos

Este trabalho foi financiado pela Fundação O Boticário de Proteção a Natureza e com bolsa de estudo concedida pela CAPES à Guilherme D. S. Seger. Agradecemos à Edenice Brandão Avila de Souza, Artur Soligo e toda equipe da Floresta Nacional de São Francisco de Paula por todo suporte logístico concedido. A Evelise Bach pela importante revisão.

Referências

- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**: 105–121.
- Backes, A. 1999. Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no Brasil — II. *Pesq. Bot.* **49**: 31–51.
- Behling, H. & Pillar, V.D. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **362**: 243–251.
- Blomberg, S.P. & Garland, T. Jr. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evolution. Biol.* **15**: 899–910.
- Böhning-Gaese, K. & Oberrath, R. 1999. Phylogenetic effects on morphological, life-history, behavioural and ecological traits of birds. *Evol. Ecol. Res.* **1**: 347–364.
- Böhning-Gaese, K., Schuda, M.D. & Helbig, A.J. 2003. Weak phylogenetic effects on ecological niches of *Sylvia* warblers. *J. Evolution. Biol.* **16**: 956–965.
- 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.
- Casper, B.B., Heard, S.B. & Apanius, V. 1992. Ecological correlates of single-seededness in a woody tropical flora. *Oecologia* **90**: 212–217.
- Cazetta, E., Schaefer, H.M. & Galetti, M. 2009. Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evol. Ecol.* **23**: 233–244.
- Cipollini, M.L. & Levey, D.J. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *Am. Nat.* **150**: 346–372.
- Dodd, M.E., Silvertown, J. & Chase, M.W. 1999. Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* **53**: 732–744.
- Eriksson, O. & Bremer, B. 1991. Fruit characteristics, life forms, and species richness in the plant family Rubiaceae. *Am. Nat.* **138**: 751–761.
- Eriksson, O. & Bremer, B. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution* **46**: 258–266.

- Eriksson, O. & Ehrlén, J. 1991. Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plants. *Oecologia* **86**: 463–470.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspect. Plant Ecol.* **1**: 78–91.
- Fischer, K. E. & Chapman, C. A. 1993. Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. *Oikos* **66**: 472–482.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* **24**: 422-423.
- Fuentes, M. 1992. Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western european bird- dispersed plants. *Ecography* **15**: 177–183.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C. & Thiollay J.M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* **65**: 324–337.
- Harper, J.L., Lovell, P.H. & Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **1**: 327-356.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Herrera, C.M. 1981. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? *Am. Nat.* **118**: 896–907.
- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* **63**: 773–785.
- Herrera, C.M. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* **73**: 1832–1841.
- Herrera, C.M. 2002. Correlated evolution of fruit and leaf size in bird-dispersed plants: species-level variance in fruit traits explained a bit further? *Oikos* **97**: 426–432.
- Hodgson, J.G. & Mackey, J.M.L. 1986. The ecological specialization of dicotyledonous families within a local flora: some factors constraining optimization of seed size and their possible evolutionary significance. *New Phytol.* **104**: 497–515.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* **34**: 611–612

- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Am. Nat.* **145**: 163–191.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. In: *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*. (M. Fenner ed.), pp. 125–166. CAB International, Wallingford.
- Jordano, P., Galetti, M., Pizo, M.A. & Silva, W.R. 2006. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. In: *Biologia da conservação: essências* (C.F.D. Rocha, H.G. Bergallo, M.A.S. Alves & M. Van-Sluys eds.), pp. 411–436. Editora Rima, São Carlos.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* **56**: 303–325.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 2nd edn. Elsevier, Amsterdam.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. & Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*. (M. Fenner ed.), pp. 31–57. CAB International, Wallingford.
- Liebsch, D. & Mikich, S.B. 2009. Fenologia reprodutiva de espécies vegetais da Floresta Ombrófila Mista do Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* **32**: 375–391.
- Loiselle, B.A. & Blake, J.G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* **72**: 180–193.
- Lord, J., Westoby, M. & Leishman, M. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *Am. Nat.* **146**: 349–364.
- Lord, J. 2004. Frugivore gape size and the evolution of fruit size and shape in southern hemisphere floras. *Austral Ecol.* **29**: 430–436.
- Lord, J.M. & Westoby, M. 2006. Accessory costs of seed production. *Oecologia* **150**: 310–317.
- Losos, J.B. & Miles, D.B. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. In: *Ecological morphology: Integrative organismal biology* (P.C. Wainwright & S.M. Reilly, eds), pp. 60–98. University of Chicago Press, Chicago.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol. Lett.* **11**: 995–1007.
- Marques, M.C.M., Roper, J.J. & Salvalaggio, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant lifeforms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecol.* **173**: 203–213.

- Mazer, S.J. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana Dune angiosperms. *Ecol. Monogr.* **59**: 153–175
- Mazer, S.J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evol. Ecol.* **4**: 326–357.
- Mazer, S.J. & Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evol. Ecol.* **7**: 556–575.
- Moles, A.T. & Westoby, M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* **113**: 91–105.
- Morales, C.L. & Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Crit. Rev. Plant Sci.* **27**: 221–238.
- Paise, G. & Vieira, E.M. 2005. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul. *Rev. Bras. Bot.* **28**: 615–625.
- Peat, H.J. & Fitter, A.H. 1994. Comparative analyses of ecological characteristics of british angiosperms. *Biol. Rev.* **69**: 95–115
- Pillar, V.D & Duarte, L.S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecol. Lett.* **13**: 587–596.
- Podani, J. & Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*. **115**: 179–185.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruit and seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 409–430.
- Rambo, B. 1950. A porta de Torres: estudo fitogeográfico. *An. Bot. HBR* **2**:125–136.
- Rathcke, B.J. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 179–214.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**: 223–225.
- Schaefer, H.M., Schaefer, V. & Levey, D.J. 2004. How plant–animal interactions signal new insights in communication. *Trends Ecol. Evol.* **19**: 577–584.
- Schaefer, H.M., Schaefer, V. & Vorobyev, M. 2007. Are fruit colors adapted to consumer vision and birds equally efficient in detecting colorful signals? *Am. Nat.* **169**: s159–169.
- Schaefer, H. M., McGraw, K. & Catoni, C. 2008. Birds use fruit colour as honest signals of antioxidant contents. *Funct. Ecol.* **22**: 303–310.

- Shipley, B. & Dion, J. 1992. The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. *Am. Nat.* **139**: 467–483.
- Smith-Ramírez, C. & Armesto, J.J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile - ecologies and climatic constraints. *J. Ecol.* **82**: 353–365.
- Stiles, E.W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *Am. Nat.* **116**: 670–688.
- Stiles, E.W. 1982. Fruit flags: two hypotheses. *Am. Nat.* **120**: 500–509.
- Stiles, E.W. 2000. Animals as seed dispersers. In: *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*. (M. Fenner ed.), pp. 111–124. CAB International, Wallingford.
- Thompson, J.N. & Willson, M.F. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: Phenological strategies. *Evolution* **33**: 973–982.
- Tiffney, B.H. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **71**: 551–76.
- Tiffney, B.H. 2004. Vertebrate dispersal of seed plants through time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**:1–29.
- Tiffney, B.H. & Mazer, S.J. 1995. Angiosperm growth habit, dispersal and diversification reconsidered. *Evol. Ecol.* **9**: 93–117.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**: 353–377.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. 2008 Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution. *Bioinformatics* **24**: 2098–2100. Version 4.1 [Online] Disponível em <http://www.phylodiversity.net/phylocom/>
- Westoby, M., Leishman, M.R., Lord, J. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philos. T. R. Soc. Lond. B* **351**: 1309–18.
- Wheelwright, N.T. & Orians, G.H. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.* **119**: 402–413.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* **66**: 808–818.
- Wheelwright, N.T. & Janson, C.H. 1985. Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *Am. Nat.* **126**: 777–799.

- Wikström, N., Savolainen, V. & Chase, M.W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc. R. Soc.Lond. B* **268**: 2211–2220.
- Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* **107/108**: 261–280.
- Willson, M.F. & Whelan, C.J. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *Am. Nat.* **136**: 790–809.
- Willson, M.F. & Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. In: *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*. (M. Fenner ed.), pp. 85–110. CAB International, Wallingford.
- Wright, S.J. & Calderón, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *J. Ecol.* **83**: 937–948.
- Wright, S.J. & Van Schaik, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Am. Nat.* **143**: 192–199.
- Zar, J.H. 1998. *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice Hall, New Jersey.
- Zhang, S. & Wang, L. 1995. Comparison of three fruit census methods in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* **11**: 281–294.
- Zhang, S.T., Du, G.Z. & Chen, J.K. 2004. Seed size in relation to phylogeny, growth form and longevity in a subalpine meadow on the east of the tibetan plateau. *Folia Geobot.* **39**: 129–142.

Apêndice 1: Características dos diásporos das espécies endozoocóricas na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **Forma de vida:** A=Árvore, AB=Arbusto, T=Trepadeira; **TP** (Tipo de Polpa): S=Suculento, SF=Suculento Fibroso, AR=Arilo, E=Esponjoso; **PF** (Proteção do fruto): A=Ausente (frutos deiscentes), F=Fina, G=Grossa; **PB** (Presença de Brilho): O= Opaco, B=Brilhoso; **Cor Final:** AM=Amarelo, AZ=Azul, BR=Branco, L=Laranja, M=Marrom, P=Preto, VD=Verde, VM=Vermelho, VI=Violeta; **Display:** AU=Ausente, S=Simples, MT=Multicolorido Temporal, MM=Multicolorido Morfológico; **CV** (Coeficiente de Variação do atributo descrito na coluna anterior).

Família / Espécies	Forma de vida	Nº de unidades analisadas	Peso do diásporo (mg)	CV	Comprimento do diásporo (cm)	CV	Diâmetro do diásporo (cm)	CV	Peso da polpa (mg)	CV	% Polpa	CV	TP	PF	PB	Cor final	Display
ALSTROEMERIACEAE																	
<i>Bomarea edulis</i> (Tussac) Herb.	T	14	153,5	0,1342	0,6943	0,0826	0,5971	0,0635	89,1	0,1676	57,8669	0,0694	AR	AU	B	VM	MM
ANNONACEAE																	
<i>Annona rugulosa</i> H. Rainier	A	9	29768,2	0,6666	4,2233	0,1755	3,4644	0,2964	23816,8	0,7402	79,2526	0,1178	SF	F	B	AM	S
AQUIFOLIACEAE																	
<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	A	18	42,1	0,2402	0,4533	0,0886	0,3889	0,0737	35	0,2028	81,9155	0,0315	S	F	B	P	MT
<i>Ilex microdontha</i> Reissek	A	17	100,4	0,3676	0,5941	0,1458	0,5312	0,1603	96,9	0,3544	89,6066	0,0274	S	F	B	P	MT
<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	A	23	192	0,2541	0,7343	0,0873	0,6404	0,1046	156,1	0,2784	81,7644	0,0420	S	F	B	P	MT
BERBERIDACEAE																	
<i>Berberis laurina</i> Thunb	AB	13	154,5	0,2217	0,76	0,0471	0,6246	0,0700	116,8	0,2322	73,2261	0,0297	S	F	O	VI	S
BORAGINACEAE																	
<i>Tournefortia paniculata</i> Vent.	T	26	40,7	0,3654	0,4891	0,2009	0,3141	0,0664	31,8	0,3583	76,2395	0,0493	S	F	B	P-AM	MM
CANNABACEAE																	
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	T	18	972,3	0,2918	1,2412	0,1101	1,1606	0,1058	878,4	0,3117	89,9269	0,0363	SF	F	O	L	MT
CELASTRACEAE																	
<i>Maytenus evonymoides</i> Reissek	A	48	131,4	0,1746	1,064	0,0681	0,7112	0,1312	51	0,2566	38,5384	0,1349	AR	AU	B	BR	MM
CUCURBITACEAE																	
<i>Apodanthera lacinoso</i> (Schltdl.) Cogn.	T	8	10312,3	0,3100	7,5125	0,1697	1,8	0,0993	9425,8	0,3145	91,2401	0,0133	S	G	B	VD	A
<i>Cayaponia palmata</i> Cogn.	T	15	1877,08	0,3119	1,542	0,1185	1,4707	0,1019	1537,4	0,2714	83,4652	0,0710	SF	F	B	M	S
<i>Cayaponia pilosa</i> Cogn.	T	23	2620,1	0,3543	2,0752	0,1131	1,6471	0,1036	2237,2	0,3269	85,3197	0,0583	SF	F	B	VM	MT
<i>Cayaponia</i> cf. <i>tibiricae</i> Cogn.	T	9	178,3	0,2869	1,0831	0,0539	0,705	0,0630	128,2	0,2739	72,243	0,0648	SF	F	O	M	S
EUPHORBIACEAE																	
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	A	27	82,2	0,0855	0,6426	0,0339	0,5726	0,0309	40,7	0,1301	49,3619	0,0628	AR	AU	O	VM	MM
LAURACEAE																	

<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	A	18	3703,8	0,2519	2,0011	0,1132	1,86	0,1025	2034,2	0,2404	55,4853	0,1197	S	F	B	AM	S
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	A	5	723,8	0,3026	1,2662	0,1186	1,0212	0,0995	369,8	0,2399	51,9788	0,0974	S	F	B	P	S
<i>Ocotea cf. dyospirifolia</i> (Meisn.) Mez	A	6	1439,6	0,3114	1,595	0,0837	1,325	0,1160	733,5	0,3546	50,8619	0,1203	S	F	B	P	S
<i>Ocotea porosa</i> (Nees & C. Mart.) Barroso	A	8	1449,3	0,1606	1,7225	0,0660	1,32	0,0506	562,2	0,1339	39,0974	0,0899	S	F	B	P	S
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	A	16	476,2	0,2074	1,1281	0,0750	0,8981	0,0661	227,1	0,1804	46,3304	0,0898	S	F	B	P	MM
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez	A	7	356,9	0,4267	0,9986	0,1595	0,7228	0,1435	182,4	0,4776	59,1088	0,2327	S	F	B	P	S
LOGANIACEAE																	
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	T	29	1356,6	0,3106	1,3628	0,1207	1,3414	0,1238	701,5	0,3252	51,6217	0,0742	S	F	B	L	MT
MELASTOMATACEAE																	
<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	AB	14	198,1	0,4170	0,7414	0,1841	0,6821	0,1685	243,3	0,2146	95,3448	0,0142	S	F	B	P	MT
<i>Leandra cf. macropora</i> Cogn.	AB	18	134,2	0,2498	0,6689	0,1217	0,6184	0,0997	137,6	0,2432	95,2872	0,0147	S	F	B	VI	MT
<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	A	23	96,9	0,3026	0,605	0,0882	0,4693	0,0807	80,5	0,2256	88,7713	0,0325	S	F	B	VI/P	MT
<i>Miconia hyemalis</i> A. St.-Hil. & Naudin	A	13	128,5	0,2748	0,6969	0,1065	0,5015	0,1026	114,9	0,2940	89,0614	0,0273	S	F	B	P	S
MENISPERMACEAE																	
<i>Cissampelos pareira</i> L.	T	8	69,1	0,0862	0,5557	0,0439	0,4971	0,0380	63,2	0,0886	91,3658	0,0139	S	F	B	L/VM	MT
MONIMIACEAE																	
<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.	A	16	1825,2	0,1395	1,6476	0,0986	1,4771	0,0616	575,6	0,2047	31,6846	0,1021	AR	AU	B	P	MM
<i>Mollinedia elegans</i> Tul.	AB	42	128,8	0,2112	0,8639	0,1801	0,5409	0,1660	53,5	0,2535	41,2377	0,1089	S	F	B	P	MT
MYRTACEAE																	
<i>Acca sellowiana</i> (O. Berg) Burret	A	10	30195,2	0,7054	4,1136	0,2094	3,71	0,1854	29688,2	0,1079	99,2742	0,0022	S	G	B	VD	A
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	A	20	176	0,4062	0,7693	0,1887	0,6653	0,1865	138,1	0,3867	78,9426	0,0966	S	F	B	L/VM	MT
<i>Campomanesia aurea</i> O. Berg	AB	8	561,1	0,3008	1,1325	0,1390	0,8437	0,1165	538	0,2513	89,783	0,0387	S	F	B	AM	S
<i>Campomanesia rhombea</i> O. Berg	A	13	355,8	0,3784	0,8954	0,1609	0,6791	0,1650	389	0,2383	91,3797	0,0242	S	F	O	AM	S
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	A	15	4518,4	0,7033	2,12	0,2365	1,8113	0,2220	4423,2	0,6972	95,9853	0,0214	S	F	O	AM/L	MT
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	A	22	4398,1	0,3419	2,2492	0,1043	2,0908	0,1138	3810,9	0,3224	87,2963	0,0347	S	F	B	P	MT
<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	A	22	601,6	0,7773	1,0416	0,1943	0,9192	0,1957	351,4	0,7253	60,8476	0,1359	S	F	B	P	MT
<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	A	16	1029,6	0,1498	1,3894	0,0759	1,1456	0,0672	538,8	0,1724	52,5925	0,1199	S	F	B	P	MT
<i>Myrceugenia cucullata</i> D. Legrand	AB	12	476,9	0,6551	1,2678	0,1563	0,9733	0,1513	464,7	0,4960	82,6357	0,0780	S	F	B	P	MT
<i>Myrceugenia foveolata</i> (O. Berg) Sobral	AB	13	243,1	0,4896	0,7759	0,1629	0,7135	0,1548	160,9	0,4234	72,9852	0,1054	S	F	O	VI/P	S
<i>Myrceugenia mesomischa</i> (Burret) D. Legrand & Kausel	A	22	256,2	0,4042	1,17	0,1567	0,6481	0,1709	203,4	0,4157	80,2419	0,0587	S	F	O	VI/P	S
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	A	24	1553,7	0,4791	1,5409	0,1534	1,3383	0,1771	1588,3	0,4399	88,6265	0,0729	S	F	B	L/VM	MT

<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	A	16	2798,75	0,3121	1,8319	0,1320	1,6993	0,1519	2318,275	0,3217	83,0297	0,0647	S	F	O	VI	S
<i>Myrcia oligantha</i> O. Berg	A	12	476,2	0,3456	1,0212	0,1769	0,9225	0,1448	341	0,3963	72,3458	0,1841	S	F	B	P	MT
<i>Myrcianthes gigantea</i> (D. Legrand) D. Legrand	A	20	506,3	0,4978	1,0989	0,1762	0,8541	0,2130	329,3	0,4312	67,3793	0,1366	S	F	B	P	MT
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	A	7	1658,6	0,3122	1,5771	0,0644	1,3457	0,0819	1381,8	0,3010	83,4342	0,0588	S	F	B	L/VM	MT
<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott	A	19	126,4	0,3072	0,6253	0,1181	0,5884	0,1090	95,6	0,2773	76,4806	0,0934	S	F	B	P	S
<i>Siphoneugena reitzii</i> D. Legrand	A	14	402,4	0,4410	0,99	0,1554	0,7542	0,1481	263,9	0,4881	64,7691	0,0966	S	F	B	P	MT
PASSIFLORACEAE																	
<i>Passiflora actinia</i> Hook.	T	13	9346,9	0,4006	2,9125	0,1254	2,7456	0,1273	8009,7	0,3531	92,1748	0,0269	S	G	B	AM	S
PIPERACEAE																	
<i>Piper mikanianum</i> (Kunth) Steud.	AB	9	1018,2	0,6196	4,55	0,5874	0,5186	0,1392	807,2	0,7354	92,6741	0,0385	S	F	O	VD	A
<i>Piper xylosteoides</i> (Kunth) Steud.	AB	24	306,5	0,4514	2,9229	0,4899	0,3835	0,1517	244,4	0,4241	90,2633	0,0252	S	F	O	VD	A
PODOCARPACEAE																	
<i>Podocarpus lambertii</i> Klotzsch ex Endl.	A	20	65,13	0,2646	1,024	0,0831	0,465	0,1080	26,125	0,5644	38,335	0,3741	S	F	O	VI	MM
PRIMULACEAE																	
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	A	13	30,3	0,3542	0,3723	0,1187	0,3508	0,1474	18	0,5037	56,5499	0,1163	S	F	O	P	MT
<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	A	18	41,5	0,1881	0,4313	0,0793	0,3587	0,0674	22,6	0,2684	54,9596	0,1334	S	F	O	P	MT
RHAMNACEAE																	
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.	A	17	247,2	0,0037	0,8118	0,0775	0,6741	0,0997	190,3	0,2388	77,433	0,0605	S	F	B	P	MT
ROSACEAE																	
<i>Rubus sellowii</i> Cham. & Schltdl.	T	15	2003,3	0,2948	1,808	0,1150	1,698	0,1107	1797,8	0,3057	94,2564	0,0175	S	F	B	P	MT
RUBIACEAE																	
<i>Relbunium hypocarpium</i> subsp. <i>grandifolium</i> Ehrend.	T	21	101,6	0,5317	0,7533	0,2122	0,6678	0,2679	91,4	0,5026	95,4836	0,0155	E	F	B	L/VM	MT
<i>Rudgea parquioides</i> (Cham.) Müll. Arg.	AB	16	263,5	0,3131	0,87	0,1170	0,7918	0,1410	190,7	0,3436	70,0346	0,0542	S	F	B	VM	MT
RUTACEAE																	
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	A	12	22	0,2849	0,4806	0,2743	0,4372	0,2435	7,5	0,2089	36,2098	0,3120	AR	AU	B	P	A
SALICACEAE																	
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	A	10	463,5	0,2150	0,976	0,0722	0,934	0,0696	384,2	0,1928	93,668	0,0117	S	F	O	AM	S
<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer	A	9	378,8	0,4370	0,981	0,1558	0,823	0,1781	329	0,4684	89,7555	0,0123	S	F	B	VI/P	MT
SAPINDACEAE																	
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	A	3	455	0,1464	0,9933	0,0769	0,9533	0,0484	330,5	0,1294	72,7617	0,0251	S	F	B	VM	MT

<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	A	36	420,6	0,3789	1,3154	0,2477	0,8179	0,1215	122,8	0,5474	26,3761	0,2893	AR	AU	B	BR	MM
SMILACACEAE																	
<i>Smilax cognata</i> Kunth	T	15	166,3	0,3512	0,7094	0,1455	0,6512	0,0998	108,5	0,3304	65,6067	0,0423	S	F	B	P	MT
SOLANACEAE																	
<i>Aureliana wettsteiniana</i> (Witasek) Hunz. & Barboza	AB	17	950,6	0,3705	1,6264	0,1404	1,1614	0,1274	781,4	0,0337	90,7039	0,0315	S	F	B	VD	A
<i>Brunfelsia cuneifolia</i> J.A. Schmidt	AB	18	578,2	0,4752	1,245	0,1759	1,036	0,1490	420,8	0,5251	82,1225	0,0966	S	G	B	VD	A
<i>Capsicum flexuosum</i> Sendtn.	AB	15	300,6	0,4277	0,8567	0,1600	0,7907	0,1732	261,4	0,4475	90,3423	0,0649	S	F	B	L/VM	MT
<i>Solanum corymbiflorum</i> (Sendtn.) Bohs	AB	11	14497,2	0,2806	4,2127	0,1149	2,6782	0,0841	14351	0,2812	96,1237	0,0074	S	G	O	VD	A
<i>Solanum flaccidum</i> Vell.	T	6	1551,9	0,2034	1,5583	0,0802	1,31	0,0746	1233,5	0,1456	95,4173	0,0512	S	F	B	VI	S
<i>Solanum inodorum</i> Vell.	T	18	424,2	0,5568	0,9423	0,2165	0,8912	0,2211	401,2	0,5593	98,2689	0,0119	S	F	B	VM	S
<i>Solanum johannae</i> Bitter	A	19	5428,4	0,4103	3,0067	0,1364	1,9856	0,1778	5067	0,4454	96,251	0,0084	S	G	O	VD	A
<i>Solanum laxum</i> Spreng.	T	11	339,8	0,4513	0,9064	0,1421	0,8082	0,1718	307	0,4608	90,1626	0,0768	S	F	B	AZ	S
<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.	AB	6	1897,3	0,2410	1,5883	0,0822	1,515	0,0846	1638,6	0,2406	86,3621	0,0198	S	F	B	L/VM	MT
<i>Solanum ramulosum</i> Sendtn.	AB	9	279,9	0,3270	0,8056	0,1317	0,7467	0,1196	256,4	0,3230	93,0586	0,0259	S	F	B	P	S
<i>Solanum sanctaecatharinae</i> Dunal	A	10	574	0,2202	1,0825	0,1333	1,0031	0,1153	529,3	0,2146	94,7095	0,0204	S	F	B	VD	A
<i>Solanum trachytrichium</i> Bitter	AB	4	2566,1	0,5688	1,72	0,1968	1,6125	0,1782	2496	0,5716	97,2077	0,0065	S	G	O	VD	A
<i>Solanum vaillantii</i> Dunal	AB	3	1214,3	0,0658	1,3433	0,0436	1,29	0,0355	1102,7	0,0726	90,7771	0,0068	S	F	B	AM	S
<i>Vassobia breviflora</i> (Sendtn.) Hunz.	A	6	1236,8	0,2257	1,348	0,0886	1,152	0,1214	1156,1	0,2205	93,6181	0,0131	S	F	B	L/VM	MT
SYMPLOCACEAE																	
<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	A	15	517,8	0,4727	1,2033	0,1635	0,884	0,1656	374,6	0,4893	72,5577	0,0509	S	F	B	AZ	MT
THYMELAEACEAE																	
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevling	A	16	274,6	0,2135	0,9719	0,0974	0,7581	0,0745	213	0,2454	76,9598	0,0463	S	F	B	L/VM	MT
TROPAEOLACEAE																	
<i>Tropaeolum pentaphyllum</i> Lam.	T	6	212,7	0,2559	0,9014	0,0397	0,7114	0,0676	152,9	0,3518	70,2424	0,1261	S	F	O	AZ	MM
VERBENACEAE																	
<i>Citharexylum solanaceum</i> Cham.	A	23	4999,1	0,3052	2,2787	0,1405	2,0265	0,0966	4111,8	0,3263	81,7423	0,0265	S	F	B	L/VM	MT
<i>Duranta vestita</i> Cham.	A	15	769,5	0,3165	1,155	0,1174	1,0162	0,1159	773,5	0,2577	89,1041	0,0430	S	F	B	AM	S
VITACEAE																	
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	T	22	158,7	0,2043	0,7179	0,0757	0,5647	0,0726	141,9	0,2201	89,0357	0,0208	S	F	B	P	MT
WINTERACEAE																	
<i>Drimys angustifolia</i> Miers	A	13	159,5	0,2572	0,8677	0,1219	0,6731	0,0880	149,3	0,2370	90,7035	0,0280	E	F	O	VI/P	S

Apêndice 2: Características das sementes de espécies endozoocóricas na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **SMNR** (*Seed Mass/Number Ratio*); **PS** (Proteção da semente): A=Ausente, P=Pouca, L=Lignificada; **CV** (Coeficiente de Variação do atributo descrito na coluna anterior).

Famílias/ Espécies	Forma de vida	Nº sementes (amplitude)	CV	Peso da semente (mg)	CV	Comprimento da semente (cm)	CV	Diâmetro da semente (cm)	CV	SMNR (mg)	CV	Proteção da semente
ALSTROEMERIACEAE												
<i>Bomarea edulis</i> (Tussac) Herb.	T	1 (0)	0	64,4	0,1383	0,5414	0,0446	0,465	0,0630	64,4214	0,1383	L
ANNONACEAE												
<i>Annona rugulosa</i> H. Rainier	A	20,5555 (8-37)	0,5138	247	0,3042	1,1002	0,1295	0,8091	0,1275	16,316	0,5187	L
AQUIFOLIACEAE												
<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	A	2,7059 (1-4)	0,3137	2,3721	0,3086	0,2828	0,1396	0,1737	0,1748	1,0104	0,5807	L
<i>Ilex microdontha</i> Reissek	A	3,4118 (1-4)	0,2942	2,7995	0,2153	0,3007	0,1104	0,1614	0,1341	1,0149	0,8493	L
<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	A	4 (0)	0	8,7	0,3253	0,4115	0,1194	0,2622	0,1453	2,1325	0,2885	L
BERBERIDACEAE												
<i>Berberis laurina</i> Thunb	AB	3,0769 (2-4)	0,1604	13,2	0,1047	0,5216	0,0796	0,2726	0,0724	4,245	0,1354	L
BORAGINACEAE												
<i>Tournefortia paniculata</i> Vent.	T	2,4783 (1-4)	0,4691	4,0966	0,2048	0,2477	0,0695	0,2117	0,0599	2,3455	0,6723	L
CANNABACEAE												
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	T	1 (0)	0	93,9	0,3281	0,8944	0,0777	0,6281	0,0632	93,95	0,3281	L
CELASTRACEAE												
<i>Maytenus evonymoides</i> Reissek	A	1 (0)	0	80,4	0,1651	0,79	0,0703	0,4867	0,1344	80,3583	0,1651	P
CUCURBITACEAE												
<i>Apodanthera laciniosa</i> (Schtdl.) Cogn.	T	62 (26-98)	0,3620	14,6	0,0959	0,58	0,0622	0,3418	0,0879	0,2799	0,5572	P
<i>Cayaponia palmata</i> Cogn.	T	18,0667 (2-26)	0,4939	18,5	0,1464	0,5919	0,0924	0,3873	0,0651	1,8223	1,1491	L
<i>Cayaponia pilosa</i> Cogn.	T	7,2917 (1-12)	0,4566	48	0,2767	0,9921	0,1113	0,5036	0,1122	11,0085	0,8717	L
<i>Cayaponia</i> cf. <i>tibiricae</i> Cogn.	T	2,2222 (1-3)	0,3952	25,6	0,2757	0,6477	0,0809	0,3597	0,0843	16,2873	0,7639	L
EUPHORBIACEAE												
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	A	1 (0)	0	41,5	0,0729	0,5404	0,0254	0,5237	0,0281	41,4889	0,0729	L
LAURACEAE												
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	A	1 (0)	0	1669,6	0,3265	1,6289	0,1318	1,4417	0,1127	1669,6167	0,3265	L
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	A	1 (0)	0	354	0,3900	1,136	0,1491	0,824	0,1178	354,02	0,3900	L

<i>Ocotea cf. dyospirifolia</i> (Meisn.) Mez	A	1 (0)	0	706	0,3239	1,3333	0,0670	1,04	0,1091	706,05	0,3239	L
<i>Ocotea porosa</i> (Nees & C. Mart.) Barroso	A	1 (0)	0	887,1	0,1948	1,4025	0,0796	1,1137	0,0654	887,1	0,1948	L
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	A	1 (0)	0	263,9	0,1886	0,9553	0,0565	0,7133	0,0655	263,9333	0,1886	L
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez	A	1 (0)	0	154,2	0,7701	0,8833	0,1520	0,6067	0,1811	154,2	0,7701	L
LOGANIACEAE												
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	T	1 (0)	0	655,1	0,3185	1,0924	0,1073	1,0617	0,1260	655,0724	0,3185	L
MELASTOMATACEAE												
<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	AB	118,375 (50-167)	0,3344	0,0954	0,1083	0,1009	0,1181	0,0618	0,1286	0,00084	0,3772	P
<i>Leandra cf. macropora</i> Cogn.	AB	191,3125 (145-267)	0,1708	0,032	0,1709	0,0629	0,1159	0,0374	0,1175	0,00016	0,2419	P
<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	A	5,7 (1-10)	0,4374	2,6316	0,4720	0,2189	0,1138	0,1739	0,1657	1,0462	1,4087	P
<i>Miconia hyemalis</i> A. St.-Hil. & Naudin	A	11,9231 (8-15)	0,1623	1,1432	0,1853	0,2105	0,0760	0,13	0,1142	0,0982	0,2308	P
MENISPERMACEAE												
<i>Cissampelos pareira</i> L.	T	1 (0)	0	6	0,1583	0,3525	0,0769	0,3362	0,0673	5,9625	0,1583	L
MONIMIACEAE												
<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.	A	1 (0)	0	1249,1	0,1271	1,4635	0,1015	1,2359	0,0896	1249,0709	0,1271	L
<i>Mollinedia elegans</i> Tul.	AB	1 (0)	0	76	0,2122	0,7705	0,1509	0,4441	0,0953	75,9878	0,2122	L
MYRTACEAE												
<i>Acca sellowiana</i> (O. Berg) Burret	A	36,5 (24-51)	0,3199	6	0,1618	0,3176	0,0849	0,2544	0,0978	0,1837	0,4548	P
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	A	1,48 (1-5)	0,6205	24,4	0,3568	0,4635	0,1706	0,3744	0,1593	20,759	0,5464	A
<i>Campomanesia aurea</i> O. Berg	AB	2,25 (1-5)	0,6614	23,1	0,2754	0,4459	0,0809	0,3953	0,1059	15,5231	0,7189	P
<i>Campomanesia rhombea</i> O. Berg	A	1,0714 (1-2)	0,2494	13,1	0,3575	0,502	0,0828	0,36	0,0642	12,0667	0,3016	P
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	A	4,47 (1-10)	0,7419	33,8	0,7659	0,7686	0,1913	0,55	0,1633	15,3424	0,8612	P
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	A	1,7949 (1-5)	0,6414	403,1	0,3169	1,0041	0,1199	0,89	0,1256	326,0428	0,5311	P
<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	A	1,08 (1-2)	0,2564	275,3	0,9720	0,7956	0,2768	0,7291	0,2753	283,8113	0,9538	P
<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	A	1 (0)	0	490,8	0,2136	1,1769	0,0766	0,8794	0,0806	490,8375	0,2136	L
<i>Myrceugenia cucullata</i> D. Legrand	AB	2,8333 (1-5)	0,6079	53,2	0,2354	0,615	0,1439	0,4542	0,1171	23,75	0,5136	A
<i>Myrceugenia foveolata</i> (O. Berg) Sobral	AB	2,0667 (1-5)	0,6711	27	0,3759	0,473	0,0981	0,3518	0,1840	20,0389	0,7034	A
<i>Myrceugenia mesomischa</i> (Burret) D. Legrand & Kausel	A	2,2609 (1-5)	0,5202	23,2	0,4607	0,5173	0,1383	0,3444	0,1677	16,6397	0,7932	A
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	A	3,6087 (1-11)	0,8046	56,5792	0,2725	0,6037	0,0944	0,4952	0,1339	27,0889	0,6664	A
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	A	6,5 (3-12)	0,3892	67,8	0,4000	0,6446	0,1444	0,5348	0,1428	15,1682	0,7577	A
<i>Myrcia oligantha</i> O. Berg	A	1,375 (1-2)	0,3636	99,5	0,4291	0,69125	0,1954	0,5681	0,1720	81,7854	0,5705	A

<i>Myrcianthes gigantea</i> (D. Legrand) D. Legrand	A	1,4074 (1-3)	0,4519	114,2	0,3896	0,7571	0,1223	0,6116	0,1659	96,7375	0,9215	P
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	A	1 (0)	0	276,8	0,5373	0,87	0,1420	0,8157	0,1663	276,8	0,5373	L
<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott	A	2,2632 (1-5)	0,5278	13,6	0,1919	0,3828	0,1047	0,317	0,0920	8,6878	0,6349	A
<i>Siphoneugena reitzii</i> D. Legrand	A	1,5714 (1-3)	0,4112	88,4	0,3493	0,7186	0,1149	0,5209	0,1254	70,5137	0,5633	P
PASSIFLORACEAE												
<i>Passiflora actinia</i> Hook.	T	64,125 (18-99)	0,3272	11,0106	0,2919	0,4571	0,0850	0,3075	0,0739	0,1929	0,4152	L
PIPERACEAE												
<i>Piper mikanianum</i> (Kunth) Steud.	AB	143,1428 (36-400)	0,8734	0,4118	0,1302	0,1082	0,0992	0,0869	0,1425	0,0048	0,7091	P
<i>Piper xylosteoides</i> (Kunth) Steud.	AB	65,7 (40-132)	0,4185	0,3752	0,2303	0,1065	0,0862	0,0888	0,1263	0,0062	0,4275	P
PODOCARPACEAE												
<i>Podocarpus lambertii</i> Klotzsch ex Endl.	A	1 (0)	0	38,7	0,2854	0,555	0,1176	0,465	0,1080	38,675	0,2854	P
PRIMULACEAE												
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	A	1 (0)	0	12,9	0,1921	0,3117	0,0747	0,2975	0,0557	12,8833	0,1921	L
<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	A	1 (0)	0	18,2	0,1748	0,3487	0,0658	0,3267	0,0563	18,1867	0,1748	L
RHAMNACEAE												
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.	A	2,4118 (1-4)	0,3608	22,8	0,2083	0,5058	0,0571	0,4517	0,0512	10,9023	0,5960	L
ROSACEAE												
<i>Rubus sellowii</i> Cham. & Schltdl.	T	44,9091 (8-69)	0,4317	2,7117	0,3739	0,2926	0,0542	0,1778	0,0876	0,1096	1,2943	L
RUBIACEAE												
<i>Relbunium hypocarpium</i> subsp. <i>grandifolium</i> Ehrend.	T	1,5 (1-2)	0,3420	2,7	0,2530	0,264	0,1200	0,1873	0,0950	2,02	0,4430	L
<i>Rudgea parquioides</i> (Cham.) Müll. Arg.	AB	2 (0)	0	40,3	0,2390	0,6417	0,1224	0,4163	0,1062	19,69	0,2356	L
RUTACEAE												
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	A	1 (0)	0	15	0,4427	0,3675	0,0724	0,3312	0,0654	14,9625	0,4427	L
SALICACEAE												
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	A	1,2222 (1-2)	0,3608	25,4	0,0808	0,52	0,0385	0,45	0,0385	25,4333	0,0808	P
<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer	A	4,1 (1-8)	0,6748	9,3	0,2372	0,3933	0,0986	0,2973	0,0971	5,5043	1,0775	L
SAPINDACEAE												
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	A	1 (0)	0	124,5	0,2023	0,7866	0,0954	0,6033	0,0582	124,5	0,2023	L
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	A	1 (0)	0	318,3	0,2632	1,0432	0,1433	0,7876	0,0831	318,2618	0,2632	L
SMILACACEAE												
<i>Smilax cognata</i> Kunth	T	1,375 (1-2)	0,3636	41,5	0,2645	0,4686	0,0586	0,4204	0,0629	34,7875	0,4154	L

SOLANACEAE

<i>Aureliana wettsteiniana</i> (Witasek) Hunz. & Barboza	AB	36,4286 (21-53)	0,2368	2,0991	0,2704	0,2482	0,0923	0,2068	0,1149	0,0619	0,3426	P
<i>Brunfelsia cuneifolia</i> J.A. Schmidt	AB	7,9 (3-11)	0,5516	17,4	0,2519	0,5221	0,0938	0,2965	0,1168	2,9227	0,5032	L
<i>Capsicum flexuosum</i> Sendtn.	AB	10,5 (3-22)	0,6128	2,9211	0,4073	0,3669	0,1117	0,2869	0,1220	0,4083	0,9294	P
<i>Solanum corymbiflorum</i> (Sendtn.) Bohs	AB	175,7 (141-210)	0,1246	2,9155	0,1029	0,3154	0,0814	0,2599	0,0989	0,0169	0,1093	P
<i>Solanum flaccidum</i> Vell.	T	68,6666 (46-108)	0,4980	0,7235	0,5970	0,2717	0,1272	0,224	0,1110	0,0105	0,3889	P
<i>Solanum inodorum</i> Vell.	T	3,5 (0-8)	0,7580	2,1693	0,5267	0,3763	0,1746	0,2983	0,2151	1,0444	1,0285	P
<i>Solanum johannae</i> Bitter	A	94,0625 (22-183)	0,4162	2,1269	0,2530	0,2795	0,1130	0,2242	0,1033	0,0280	0,7236	P
<i>Solanum laxum</i> Spreng.	T	20,5454 (4-36)	0,4526	1,5798	0,5795	0,3195	0,0845	0,2532	0,1139	0,0983	0,8475	P
<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.	AB	116,1666 (74-140)	0,2415	2,2573	0,2080	0,2733	0,1200	0,2175	0,1052	0,0210	0,4264	P
<i>Solanum ramulosum</i> Sendtn.	AB	17,1111 (3-29)	0,4426	1,2156	0,3504	0,2303	0,1497	0,1827	0,1725	0,1263	1,5131	P
<i>Solanum sanctaecatharinae</i> Dunal	A	13,5625 (1-24)	0,5391	2,4899	0,1569	0,3297	0,1080	0,2615	0,1143	0,5129	1,6433	P
<i>Solanum trachytrichium</i> Bitter	AB	69 (23-146)	0,7732	1,1132	0,2683	0,2365	0,0717	0,2013	0,0838	0,0258	0,7557	P
<i>Solanum vaillantii</i> Dunal	AB	78,6667 (77-81)	0,0409	1,4211	0,0422	0,3	0,0420	0,269	0,0564	0,0181	0,0848	P
<i>Vassobia breviflora</i> (Sendtn.) Hunz.	A	97,5 (64-128)	0,2722	0,8173	0,2089	0,1967	0,0866	0,1638	0,1067	0,0087	0,2717	L
SYMPLOCACEAE												
<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	A	1 (0)	0	143,2	0,4585	1,1087	0,1612	0,5113	0,1747	143,1933	0,4585	L
THYMELAEACEAE												
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevlng	A	1 (0)	0	61,6	0,1486	0,645	0,0640	0,4512	0,0723	61,6437	0,1486	L
TROPAEOLACEAE												
<i>Tropaeolum pentaphyllum</i> Lam.	T	1 (0)	0	59,8	0,1127	0,635	0,0259	0,4817	0,0463	59,7833	0,1127	P
VERBENACEAE												
<i>Citharexylum solanaceum</i> Cham.	A	2 (0)	0	443,65	0,2268	1,7585	0,1116	1,3902	0,0852	0,2218	0,2217	L
<i>Duranta vestita</i> Cham.	A	4 (0)	0	26,8	0,2982	0,529	0,1031	0,341	0,1754	5,0876	0,3861	L
VITACEAE												
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	T	1 (0)	0	17,1	0,1766	0,4033	0,0770	0,3724	0,0494	17,1524	0,1766	L
WINTERACEAE												
<i>Drimys angustifolia</i> Miers	A	3,3077 (1-6)	0,3977	4,5992	0,1111	0,3476	0,0724	0,2371	0,0845	1,7144	0,7704	P

Apêndice 3: Fenologia das espécies endozoocóricas na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil.

Família / Espécies	Forma de vida	Floração			Frutificação			Período de desenvolvimento do diásporo (dias)
		Ângulo médio	Dia do ano	Comprimento do vetor médio (r)	Ângulo médio	Dia do ano	Comprimento do vetor médio (r)	
ALSTROEMERIACEAE								
<i>Bomarea edulis</i> (Tussac) Herb.	Trepadeira	356,054	361	0,9805	118,849	121	1	125
ANNONACEAE								
<i>Annona rugulosa</i> H. Rainier	Árvore	347,173	352	0,9751	110,093	112	0,9788	125
AQUIFOLIACEAE								
<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	Árvore	343,183	348	0,9948	133,211	136	0,7788	153
<i>Ilex microdontha</i> Reissek	Árvore	283,562	288	1	31,065	32	0,9595	109
<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	Árvore	296,97	302	0,9742	115,183	117	0,7064	180
BERBERIDACEAE								
<i>Berberis laurina</i> Thunb	Arbusto	256,931	261	0,9987	343,726	349	1	88
BORAGINACEAE								
<i>Tournefortia paniculata</i> Vent.	Trepadeira	356,721	362	0,8247	53,825	55	0,9378	58
CANNABACEAE								
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Trepadeira	306,606	311	0,9816	129,508	132	0,8004	186
CELASTRACEAE								
<i>Maytenus evonymoides</i> Reissek	Árvore	201,86	205	0,9804	9,222	10	0,971	170
CUCURBITACEAE								
<i>Apodanthera laciniosa</i> (Schltdl.) Cogn.	Trepadeira	40,267	41	0,8657	83,85	86	0,9360	45
<i>Cayaponia palmata</i> Cogn.	Trepadeira	15,615	16	0,9929	88,729	90	0,9570	74
<i>Cayaponia pilosa</i> Cogn.	Trepadeira	17,573	18	0,9812	95,873	98	0,8903	80
<i>Cayaponia</i> cf. <i>tibiricae</i> Cogn.	Trepadeira	357,103	363	0,9683	66,801	68	0,9342	70
EUPHORBIACEAE								
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Árvore	353,626	359	0,9832	57,819	59	0,9900	65
LAURACEAE								
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	Árvore	338,425	344	1	90,69	92	0,9836	113
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Árvore	97,723	100	0,8835	350,468	356	0,8953	256
<i>Ocotea</i> cf. <i>dyospirifolia</i> (Meisn.) Mez	Árvore	85,064	87	0,9061	32,74	34	0,9643	312

<i>Ocotea porosa</i> (Nees & C. Mart.) Barroso	Árvore	4,198	5	0,9327	357,928	363	0,9780	372
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Árvore	119,076	121	0,9680	354,248	360	0,9350	239
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez	Árvore	40,227	41	0,9796	63,919	65	0,9850	389
LOGANIACEAE								
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	Trepadeira	338,42	344	0,9849	155,808	158	0,7968	179
MELASTOMATACEAE								
<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	Arbusto	8,915	10	0,6920	113,71	116	0,5410	106
<i>Leandra cf. macropora</i> Cogn.	Arbusto	358,565	364	0,9691	158,809	162	0,7037	163
<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	Árvore	340,887	346	0,7455	125,669	128	0,9039	147
<i>Miconia hyemalis</i> A. St.-Hil. & Naudin	Árvore	253,541	258	0,9285	356,659	362	0,9620	104
MENISPERMACEAE								
<i>Cissampelos pareira</i> L.	Trepadeira	356,264	362	0,9589	90,351	92	0,9024	95
MONIMIACEAE								
<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.	Árvore	275,178	279	0,9840	20,876	22	0,7481	108
<i>Mollinedia elegans</i> Tul.	Arbusto	301,729	306	0,9582	191,717	195	0,6759	254
MYRTACEAE								
<i>Acca sellowiana</i> (O. Berg) Burret	Árvore	311,838	317	0,9976	99,809	102	0,9731	150
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Árvore	341,26	347	1	128,283	131	0,9039	149
<i>Campomanesia aurea</i> O. Berg	Arbusto	346,685	352	1	95,671	97	0,9982	110
<i>Campomanesia rhombea</i> O. Berg	Árvore	319,068	324	1	82,112	84	0,9740	125
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	Árvore	300,657	305	0,9683	15,634	16	0,9674	76
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	Árvore	344,4	350	0,9531	39,034	40	0,7261	55
<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	Árvore	343,085	348	0,9616	50,608	52	0,9826	69
<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	Árvore	50,371	52	0,9462	328,716	334	0,8990	282
<i>Myrceugenia cucullata</i> D. Legrand	Arbusto	34,86	36	0,9793	265,802	270	0,9433	234
<i>Myrceugenia foveolata</i> (O. Berg) Sobral	Arbusto	19,751	21	0,9890	233,048	237	0,8603	216
<i>Myrceugenia mesomischa</i> (Burret) D. Legrand & Kausel	Árvore	42,608	44	0,9779	288,039	293	0,9465	249
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	Árvore	5,288	6	0,9592	86,052	88	0,9398	82
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	Árvore	11,519	12	0,9816	113,978	116	0,9630	104
<i>Myrcia oligantha</i> O. Berg	Árvore	42,063	43	0,9711	280,013	284	0,9275	241
<i>Myrcianthes gigantea</i> (D. Legrand) D. Legrand	Árvore	334,603	340	0,9778	51,554	53	0,9880	78
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	Árvore	56,219	57	0,9800	318,159	323	0,8858	266

<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott	Árvore	280,498	285	0,9386	110,984	113	0,9573	193
<i>Siphoneugena reitzii</i> D. Legrand	Árvore	94,732	97	0,9747	317,222	322	0,9363	225
PASSIFLORACEAE								
<i>Passiflora actinia</i> Hook.	Trepadeira	316,849	322	0,9496	61,828	63	0,5898	106
PIPERACEAE								
<i>Piper mikanianum</i> (Kunth) Steud.	Arbusto	254,572	259	0,9309	64,62	66	0,77	172
<i>Piper xylosteoides</i> (Kunth) Steud.	Arbusto	261,541	266	0,9430	73,863	75	0,7312	174
PODOCARPACEAE								
<i>Podocarpus lambertii</i> Klotzsch ex Endl.	Árvore	308,219	313	1	42,683	44	0,9876	96
PRIMULACEAE								
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	Árvore	116,348	118	0,9462	5,158	6	0,9041	253
<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	Árvore	280,873	285	0,9780	125,079	127	0,5205	207
RHAMNACEAE								
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.	Árvore	319,91	325	0,9879	52,811	54	0,9712	94
ROSACEAE								
<i>Rubus sellowii</i> Cham. & Schltldl.	Trepadeira	55,558	57	0,9186	111,256	113	0,8783	56
RUBIACEAE								
<i>Reibunium hypocarpium</i> subsp. <i>grandifolium</i> Ehrend.	Trepadeira	306,086	311	0,9158	20,114	21	0,8480	75
<i>Rudgea parquioides</i> (Cham.) Müll. Arg.	Arbusto	322,114	327	0,9778	38,874	40	0,7811	443
RUTACEAE								
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Árvore	318,632	324	0,9667	86,423	88	0,9646	129
SALICACEAE								
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Árvore	296,134	301	0,9780	22,061	23	0,9487	87
<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer	Árvore	231,168	235	0,9530	328,272	333	0,9350	98
SAPINDACEAE								
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	Árvore	278,379	283	0,9721	359,833	365	0,9784	82
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Árvore	327,058	332	0,9791	25,253	26	0,9857	59
SMILACACEAE								
<i>Smilax cognata</i> Kunth	Trepadeira	339,208	344	0,9702	311,698	317	0,5759	338
SOLANACEAE								
<i>Aureliana wettsteiniana</i> (Witasek) Hunz. & Barboza	Arbusto	52,172	53	0,882	74,883	76	0,346	23
<i>Brunfelsia cuneifolia</i> J.A. Schmidt	Arbusto	298,201	303	0,9630	157,984	161	0,9740	223

<i>Capsicum flexuosum</i> Sendtn.	Arbusto	41,267	42	0,8713	143,861	146	0,7319	104
<i>Solanum corymbiflorum</i> (Sendtn.) Bohs	Arbusto	305,574	310	0,9005	96,229	98	0,8550	153
<i>Solanum flaccidum</i> Vell.	Trepadeira	29,895	31	0,7403	95,501	97	0,9225	66
<i>Solanum inodorum</i> Vell.	Trepadeira	239,145	243	0,8498	351,351	357	0,9018	114
<i>Solanum johannae</i> Bitter	Árvore	264,347	269	0,6970	6,805	7	0,9810	103
<i>Solanum laxum</i> Spreng.	Trepadeira	260,043	264	0,7040	345,617	351	0,7906	87
<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.	Arbusto	274,609	279	0,9130	345,328	351	0,9256	72
<i>Solanum ramulosum</i> Sendtn.	Arbusto	267,779	272	0,9885	350,21	356	0,9279	84
<i>Solanum sanctaecatharinae</i> Dunal	Árvore	344,712	350	0,9994	120,055	122	0,8130	137
<i>Solanum trachytrichium</i> Bitter	Arbusto	287,658	292	0,5843	19,233	20	0,9976	93
<i>Solanum vaillantii</i> Dunal	Arbusto	17,014	18	0,9922	145,479	148	1	130
<i>Vassobia breviflora</i> (Sendtn.) Hunz.	Árvore	257,878	262	0,945	1,715	2	0,921	75
SYMPLOCACEAE								
<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	Árvore	291,575	296	0,9533	58,192	60	0,9800	129
THYMELACEAE								
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevlng	Árvore	265,37	270	0,9443	341,201	346	0,9488	76
TROPAEOLACEAE								
<i>Tropaeolum pentaphyllum</i> Lam.	Trepadeira	299,836	305	0,9690	331,397	336	0,9650	31
VERBENACEAE								
<i>Citharexylum solanaceum</i> Cham.	Árvore	329,918	335	0,9905	115,963	118	0,8990	148
<i>Duranta vestita</i> Cham.	Árvore	339,524	345	0,9934	105,612	108	0,7500	128
VITACEAE								
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	Trepadeira	29,762	31	0,9567	128,413	131	0,8751	100
WINTERACEAE								
<i>Drimys angustifolia</i> Miers	Árvore	266,268	270	0,9579	29,066	30	0,7940	125

3. Considerações Finais

A realização de estudos fenológicos é considerada uma ferramenta fundamental no conhecimento da dinâmica florestal (Fournier, 1976) e das relações entre as plantas e seu ambiente climático e edáfico (Fournier, 1974), bem como na aplicação de planos de manejo e conservação de espécies animais dependentes da oferta sazonal de alimento (Ghilardi Jr. & Alho, 1990). Devido a periodicidade ser no mínimo mensal e a duração abranger ao menos três anos de acompanhamento, muitas regiões ainda carecem desse tipo de estudo em nível de comunidade. Além disso, mais escassos ainda são os estudos que quantificam a disponibilidade de recursos para os frugívoros. Com isso, o presente estudo contribuiu para descrever a fenologia de flores e diásporos zoocóricos de uma Floresta com Araucária em seu limite mais austral de ocorrência, formando um importante banco de dados de características de diásporos e sementes até então não disponível para essa formação vegetal na região Sul do Brasil. Com essa informação disponível, aliada ao recente desenvolvimento de uma precisa classificação filogenética (APG III, 2009), e *softwares* capazes de gerar matrizes de distâncias dessa classificação (Webb *et al.*, 2008), foi possível ir um pouco mais além das abordagens usuais que avaliam a influência de variáveis climáticas e edáficas na vegetação, e explorar a história evolutiva das características das plantas.

Os resultados obtidos neste estudo, através da medida de um sinal filogenético, possibilitaram adicionar mais uma variável explicativa aos padrões que encontramos no ambiente, neste caso a história evolutiva das diferentes linhagens que compõem a comunidade. A possibilidade de utilizar os diferentes métodos de análise fenológica mensurados para testar a existência de um sinal filogenético é uma abordagem ainda a ser explorada. Com os dados de composição e frequência

das espécies será possível avaliar a estrutura filogenética das comunidades, o sinal filogenético em nível de metacomunidade e explorar a relação dos atributos das espécies ao longo de gradientes ambientais (Pillar & Duarte, 2010), compondo um estudo completo capaz de avaliar a possível existência de uma conservação filogenética de nicho.

Referências

- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**: 105–121.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* **24**: 422–423.
- Fournier, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque umedo premontano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. *Turrialba* **26**: 54–59.
- Ghilardi JR, R. & Alho, C.J.R. 1990. Produtividade sazonal da floresta e atividade de forrageamento animal em habitat de terra firme da Amazônia. *Acta Amazonica* **20**: 61–76.
- Pillar, V.D & Duarte, L.S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecol. Lett.* **13**: 587–596.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. 2008 Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution. *Bioinformatics* **24**: 2098–2100. Version 4.1 [Online] Disponível em <http://www.phylodiversity.net/phylocom/>