



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**“Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo
de Cerrado: da indução de floração à emergência de
plântulas”**

Desirée Marques Ramos

Brasília - DF

2010

Brasília - DF

2010

**“Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo
de Cerrado: da indução de floração à emergência de
plântulas”**

Dissertação apresentada ao Departamento de Botânica, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Botânica.

Aluna: Desirée Marques Ramos

Orientador: Dr. José Francisco Montenegro Valls

Brasília - DF

2010

Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo de Cerrado: da indução de floração à emergência de plântulas

Desirée Marques Ramos

Esta Dissertação foi julgada adequada para obtenção do Título de Mestre em Botânica e aprovada em sua forma final pelo programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília.

Dr. José Francisco Montenegro Valls (Orientador)
Universidade de Brasília / UnB

Dr. Marco Antônio Portugal Luttembarck Batalha (Examinador externo)
Universidade Federal de São Carlos

Dr. Fabian Borghetti (Examinador interno)
Universidade de Brasília / UnB

Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz (Suplente)
Universidade de Brasília / UnB

“Maldita avidez! Nesta alma não há nenhuma renúncia; mas, porém, há um Eu que deseja tudo e que gostaria, através de mil indivíduos, ver com os seus olhos, agarrar como se o fizesse com as suas mãos... um Eu que prende a totalidade do passado e não quer dar nada, seja do que for, que lhe possa pertencer! Ah, chama da avidez! Ah! Pudesse eu renascer em mil seres!” Quem não conhece por experiência este suspiro, ignora também a paixão do pesquisador do conhecimento.

Friedrich Nietzsche

Agradecimentos

Agradeço...

À minha família, pais (Daniel e Zuleica) e irmãos (Yuri, Renan, Thales e Stella) por sempre acreditarem em mim, mesmo quando nem eu o fazia, e por cuidarem tão bem desses gens egoístas! Aos meus tios e primos, pelo apoio, sem o qual nunca alcançaria nenhum de meus objetivos.

Ao biólogo e companheiro Pedro Diniz, por dividir diariamente as responsabilidades e alegrias deste trabalho. Por compartilhar comigo os sonhos e ideais da existência que temos pela frente. Muito obrigada por concordar e também por discordar de mim diversas vezes, pois isto faz parte do pensamento crítico e da “inquietação” que nos impulsiona a dar cada dia mais um passo!

Ao José Valls, meu Orientador (será que posso restringir assim o papel que ele teve?). Seus ensinamentos superam quaisquer limites que possam existir em uma pós-graduação. A alegria e paixão com que trabalha e a importância que ele atribui a cada pequena descoberta (por menor que ela pareça ser) me comovem! Tenha certeza que sempre irei falar de você com a mesma paixão com que você fala do seu orientador!

Aos biólogos e amigos (Rosi, Renato, Marcela, Rafael, Carol e André), pelos momentos de descontração necessários para a minha saúde! E também pelas discussões de cunho científico, que geralmente estavam nesses momentos de descontração, por que será que nunca conseguimos separar isto? Talvez, porque pra nós seja divertido fazer ciência!

A todos os amigos alunos da botânica que cresceram junto comigo durante o curso e aos professores que nos doaram o conhecimento. Ao Mark que sempre esteve presente quando precisei! A UnB e Embrapa pelo apoio físico e financeiro dado a esta pesquisa.

Às professoras da graduação Dulce e Andrea que me levaram ao meu Orientador e fizeram parte da minha vida acadêmica.

A todos os pesquisadores e funcionários do Cenargen com os quais tive contato durante o trabalho, muito obrigada pelo apoio! À CAPES pelo financiamento.

Por fim, agradeço aos membros da banca pela valiosa contribuição científica necessária para uma correta apresentação dos resultados desta pesquisa.

RESUMO

A fenologia é o estudo de manifestações rítmicas, ou eventos naturais recorrentes, apresentadas por animais e plantas em resposta a estímulos endógenos ou ambientais. A fenologia da reprodução em plantas se inicia com a floração, seguida de frutificação, dispersão e finaliza-se com a germinação e estabelecimento da nova plântula. Os principais objetivos deste trabalho foram: (1) descrever a fenologia circanual reprodutiva de dez espécies de gramíneas em um campo sujo de Cerrado, (2) testar quais os fatores ambientais utilizados como sinais por essas gramíneas para escolha de período de floração e (3) testar se a dormência em cariopses de gramíneas é uma estratégia para o estabelecimento de plântulas em épocas de precipitação favoráveis (hipótese da sazonalidade hídrica). Para a fenologia amostramos dez indivíduos de dez espécies, quinzenalmente, durante um ano (2009 a 2010). As estratégias fenológicas foram descritas por estatística circular. Para testar quais sinais induzem a floração, foram feitas correlações e regressões entre a duração da floração e fatores ambientais climáticos (precipitação, temperatura) e celestiais (fotoperíodo, radiação, nascer e por do sol). Aferimos a ocorrência de dormência nas sementes a partir de testes de germinação com oito destas espécies de gramíneas sob diferentes períodos de armazenamento. Por fim, coletadas plântulas em 40 parcelas (20x20 cm) para identificar a fenologia da emergência destas plântulas. O período reprodutivo da comunidade de gramíneas foi sazonal, com concentração na estação chuvosa. Porém, as fenofases de frutificação e dispersão, em algumas espécies, também ocorreram no período seco. Com base no início, duração e sincronia da reprodução, foi possível distinguir grupos de espécies com estratégias fenológicas distintas. Corroboramos a hipótese de fotoperíodo como principal sinal indutor de floração nessas gramíneas. A hipótese de temperatura foi rejeitada. Da mesma forma, não foi registrada relação entre a precipitação e a floração das espécies, sugerimos que precipitação e umidade atuam mais como fatores limitantes do que sinalizadores à floração nessas gramíneas. Os diásporos de *Paspalum gardnerianum* e *Echinolaena inflexa* possuem dormência, sendo que esta é superada como o período de armazenamento. A espécie *Andropogon selloanus* não apresentou dormência. A emergência de plântulas se concentrou no início da estação chuvosa. Corroboramos a hipótese de sazonalidade hídrica para explicar a dormência em *E. inflexa* e *P. gardnerianum*.

Abstract

Phenology behavior of grasses in a grassland of Cerrado: from induction of flowering until seedling emergence

Phenology is the study of rhythmic events, or recurring natural events, presented by animals and plants in response to endogenous or environmental stimuli. The phenology of reproduction in plants begins with flowering, then fruiting, dispersal and ends with the germination and establishment of new seedlings. The main objectives were: (1) describe the circannual reproductive phenology of ten species of grass in a grassland of Savannah, (2) test which environmental factors are used as signs for these grasses to choose the flowering period (3) test whether dormancy in caryopses of grasses is a strategy for the establishment of seedlings in times of favorable precipitation (hypothesis of water seasonal stress). For the phenology, were sampled ten individuals of ten species, fortnightly, for one year (2009-2010). Phenological strategies were described by circular statistics. To test which signals induce flowering, correlations and regressions were done among the time of flowering and environmental factors climatic (precipitation, temperature) and celestial (photoperiod, radiation, sunrise and sunset). We found the incidence of seed dormancy from germination tests with eight species of these grasses under different storage periods. Finally, we collected seedlings in 40 plots (20x20 cm) to identify the phenology of the emergence of these seedlings. The reproductive period of the community of grasses was seasonal, with an increase in the rainy season. However, both phenophases of fruiting and dispersal, in some species, also occurred in the dry season. Based on the onset, duration and synchrony of reproduction, it was possible to distinguish groups of species with different phenological strategies. We corroborate the hypothesis of photoperiod as the primary signal inducing flowering in these grasses. The temperature hypothesis was rejected. Likewise, no relationship was recorded between precipitation and flowering species, we suggest that rainfall and moisture act as limiting factors more than these inducers to flowering grasses. The diaspore of *Paspalum gardnerianum* and *Echinolaena inflexa* has dormancy, and this is overcome as the storage period. The species *Andropogon selloanus* showed no dormancy. The seedling emergence was concentrated at the beginning of the rainy season. Corroborate the hypothesis of water seasonal stress for explaining dormancy in *E. inflexa* and *P. gardnerianum*.

Sumário

1- INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1 - OBJETIVOS	2
2- METODOLOGIA GERAL.....	3
3- CAPÍTULO I: Estratégias fenológicas de espécies de gramíneas campestres em Cerrado	8
3.1 - RESUMO	9
3.2 - INTRODUÇÃO	10
3.3 - METODOLOGIA	12
3.4 - RESULTADOS.....	14
3.5 - DISCUSSÃO	26
3.6 - CONCLUSÕES	30
4- CAPÍTULO II: Sinais próximos para a floração de gramíneas em uma savana neotropical	
.....	31
4.1 - RESUMO	32
4.2 - INTRODUÇÃO	33
4.3 - METODOLOGIA	38
4.4 - RESULTADOS.....	40
4.5 - DISCUSSÃO	47
3.6 - CONCLUSÕES	57
5- CAPÍTULO III: Fenologia da germinação e emergência de plântulas de gramíneas de um campo sujo	58
5.1 - RESUMO	59
5.2 - INTRODUÇÃO	60
5.3 - METODOLOGIA	62
5.4 - RESULTADOS.....	64
5.5 - DISCUSSÃO	68
5.6 - CONCLUSÕES	70
6- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	71

1. INTRODUÇÃO GERAL

A fenologia é o estudo de manifestações rítmicas, ou eventos naturais recorrentes, apresentadas por animais e plantas em resposta a estímulos endógenos ou ambientais (Lieth 1974, Rathcke & Lacey 1985). Entre as manifestações rítmicas, estão os fenômenos sazonais como a reprodução em plantas (Fenner 1998, Oliveira 2008), reprodução e migração em aves (Coppack *et al.* 2001, Macdougall-Shackleton & Hahn 2007). O comportamento fenológico apresentado por um indivíduo pode refletir a ação de um estímulo atual (interações ecofisiológicas) (Borchert 1994), pressões seletivas (Augspurger 1981, Aide 1992, Sloan *et al.* 2007) e limitações filogenéticas (passado evolutivo) (Kochmer & Handel 1986, Wright & Calderon 1995, Smith-ramírez *et al.* 1998).

Há duas questões principais que regem o estudo comportamental: entender como os organismos se comportam, ou seja, as causas próximas do comportamento; e por que eles se comportam da maneira que o fazem, estudando a função adaptativa atual do comportamento (Tinbergen 1963, Krebs & Davies 1993). Estas questões são conhecidas como questões de Tinbergen e usualmente são aplicadas em comportamento animal e ecologia comportamental (Tinbergen 1963, Krebs & Davies 1993, Danchin *et al.* 2008). Karban (2008) e McNickle e colaboradores (2009) defendem o uso das questões e métodos de estudos do comportamento animal nas pesquisas em biologia vegetal. A discriminação e aplicação corretas das duas principais questões do comportamento animal (como e porque, Tinbergen 1963) em comportamento vegetal tornariam os estudos mais claros, evitando mistura de hipóteses e debates desnecessários (Karban 2008, McNickle *et al.* 2009). Nesse contexto, a fenologia vegetal pode ser abordada como um componente do comportamento vegetal, e encontrar um paralelo com áreas da fenologia animal (*e.g.* seleção de período reprodutivo, Hau *et al.* 2008).

Os padrões fenológicos das plantas refletem a organização temporal de suas estratégias reprodutivas, que podem ser analisadas em escala global (Rathcke & Lacey 1985) ou local (Monasterio & Sarmiento 1976). Também relaciona-se com a compreensão de quando e como ocorrem as fenofases, ou seja, duração e intensidade de cada fenofase e as inter-relações entre elas (Primack 1987, Fenner 1998). A primeira fenofase reprodutiva evidenciada pela planta é a floração, por isso, espera-se que a indução do período reprodutivo ocorra previamente a esta fenofase. Primeiro, a

ocorrência das fenofases em período delimitado tende a maximizar a aptidão do organismo, refletindo respostas da planta às pressões seletivas (fatores funcionais) no passado evolutivo (e.g. polinização Janzen 1967, dispersão Guitián & Garrido 2006, Oberrath & Böhning-Gaese 2002, predação Atlan *et al.* 2010, Collin & Shykoff 2009, competição Jong & Klinkhamer 1991). No entanto, plantas precisam de um mecanismo no presente para reconhecer quando é esse período (Imaizumi & Kay 2006). Esse reconhecimento se dá na interação fisiológica- ambiental (Borchert 1994) ou por predisposições endógenas (fatores próximos: precipitação Proença & Gibbs 1994, temperatura Bendix *et al.* 2006, fotoperíodo Imaizumi & Kay 2006)

As fenofases reprodutivas floração e frutificação, embora possam estar sob pressões evolutivas distintas, possuem um objetivo em comum: produção mais sobrevivência de novos indivíduos (Primack 1985). A semente, o estágio móvel da planta, representa a oportunidade de colonização de novos sítios. A germinação da semente e estabelecimento da nova plântula significa o sucesso do esforço de todas as fenofases até este ponto; no entanto, ambas também sofrem pressões como predação e competição (Gibson 2009). Além disso, a nova plântula necessita de condições climáticas favoráveis para se estabelecer, como, por exemplo, um período mínimo de precipitação (Keya 1997). Sob provável influência evolutiva da sazonalidade, a dormência na semente tem sido explicada como um mecanismo que proporciona a germinação em épocas favoráveis para o estabelecimento da plântula (Garwood 1983, Rathcke & Lacey 1985, Jurado & Flores 2005). A função adaptativa da dormência pode estar intimamente relacionada com as demais fenofases da planta, sendo que este conjunto de estratégias visa o sucesso reprodutivo do indivíduo.

1.1 OBJETIVOS

- 1) Descrever a fenologia circanual de dez espécies de gramíneas de um campo sujo de Cerrado (Capítulo I);
- 2) Testar quais os fatores ambientais utilizados como sinais por gramíneas de Cerrado para escolha de período de floração (Capítulo II); e
- 3) Verificar a função da dormência em cariopses de gramíneas como uma estratégia para o estabelecimento de plântulas em épocas favoráveis quanto à precipitação (hipótese da sazonalidade hídrica) (Capítulo III).

2. METODOLOGIA GERAL

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Área de Proteção Ambiental do Rio São Bartolomeu, próximo à Sobradinho, Distrito Federal-DF, Brasil (15°35'30"S e 47°42'30"W). A região apresenta um mosaico de formações vegetais savânicas e campestres e possui cerca de 700 ha de área (Parron *et al.* 1998). Uma área de campo sujo de 11,56ha, localizado entre fragmentos de Cerrado sentido restrito, foi delimitada para o presente estudo. A área pertencia a Embrapa Cerrados (CPAC) no início do estudo e, em conjunto com mais dois fragmentos de áreas naturais, constituía uma reserva conhecida como Chapadão, fazendo conectividade com a Estação Ecológica de Águas Emendadas a leste (Parron *et al.* 1998). Esta Reserva foi estabelecida com o objetivo de conservar amostras das fitofisnomias de Cerrado e áreas suscetíveis à degradação por apresentarem características como nascentes, solos arenosos e áreas inundáveis (Parron *et al.* 1998). Durante a execução do trabalho, esta área foi cedida a um movimento reivindicador de terras: Movimento Renascer (MATR).

O clima da região é classificado como tropical úmido (Aw), (Köppen 1948), caracterizado por duas estações bem definidas: verão chuvoso e um inverno seco. Os solos apresentam déficit hídrico nas camadas superficiais durante a estação seca (Eiten 1972, Franco 2002). A precipitação, durante o período de estudo, variou de zero no mês mais seco (julho) a 150 mm no mês mais chuvoso (abril). A precipitação acumulada durante o período de estudo (janeiro de 2009 a março de 2010) foi de 1.152 mm (Figura 2). A temperatura média mensal variou de 13,07 a 29,14 °C no período de estudo. A área encontra-se a uma altitude de 1.200 m.

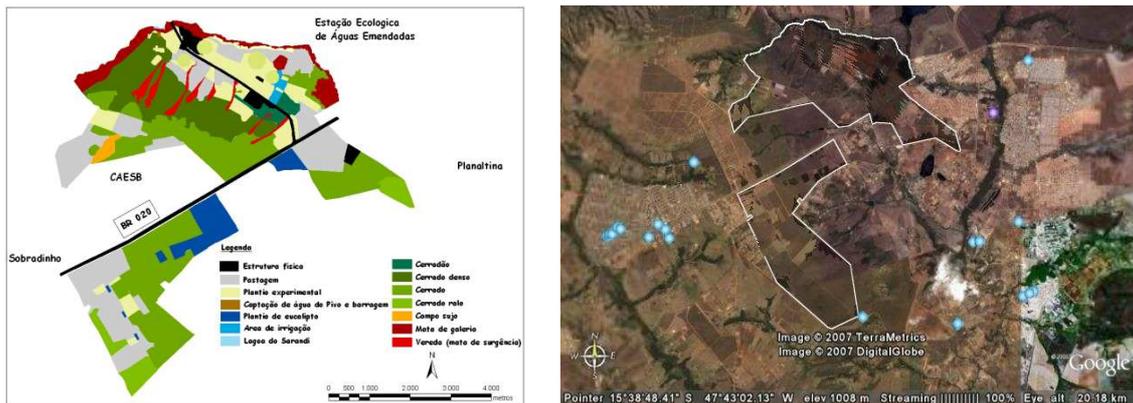


Figura 1. Localização da Área de Estudo. Esquerda: disposição dos fragmentos da Reserva em relação às cidades de Sobradinho e Planaltina e a composição de fitofisionomias. O campo sujo está localizado no fragmento maior à direita da BR 020. Direita) Imagem aérea.

Espécies estudadas

Foram estudadas dez espécies de gramíneas perenes representativas na área de estudo, sintópicas, frequentes em formações campestres e savânicas do Cerrado (Viana e Filgueiras 2008), e, com exceção de *Axonopus pellitus*, de ampla distribuição geográfica (Tabela 1). Observações preliminares mostram uma riqueza de 24 espécies de gramíneas no campo sujo estudado (Tabela 2). Exemplares das espécies estudadas foram coletados e depositados no Herbário da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) Recursos Genéticos e Biotecnologia (CENARGEN), com sede localizada em Brasília-DF (Tabela 1).

Tabela 1: Espécies estudadas, características, distribuição e coletas. A distribuição foi obtida a partir do site (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.html>). Rizoma – R: rizomatosa; NR: não-rizomatosa.

Espécie	Distribuição	Rizoma	Nº coleta	Referência
<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.	Argentina, Belize, Bolívia, Brasil, Caribe, Colômbia, Costa Rica, El Salvador, Guiana Francesa, Guatemala, Guiana, Honduras, México, Nicarágua, Panamá, Paraguai, Peru, Suriname, Uruguai, Venezuela.	NR	V 15356	Renvoize (1984)
<i>Axonopus pellitus</i> (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase	Brasil	NR	V 15351	Black (1963)
<i>Axonopus pressus</i> (Nees ex Steud.) Parodi	Bolívia, Brasil e Paraguai.	NR	V 15350	Cialdella <i>et al</i> (2006)
<i>Echinoalaena inflexa</i> (Poir.) Chase	Bolívia, Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Venezuela.	R	V 15352	Renvoize (1984)
<i>Panicum cyanescens</i> Nees	Argentina, Belize, Bolívia, Brasil, Caribe, Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Honduras, México, Nicarágua, Suriname, Venezuela.	R	V 15353	Renvoize (1984)
<i>Panicum olyroides</i> Kunth	Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Paraguai, Suriname, Venezuela.	NR	V 15364	Smith <i>et al.</i> (1982)
<i>Paspalum carinatum</i> Humb. & Bonpl.	Bolívia, Brasil, Caribe, Colômbia, Guiana, Nicarágua, Suriname, Venezuela.	NR	V 15347	Renvoize (1984)
<i>Paspalum gardnerianum</i> Nees	Bolívia, Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Panamá, Paraguai, Suriname, Venezuela.	NR	V 15349	Sendulski & Burman (1980)
<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees	Argentina, Belize, Bolívia, Brasil, Caribe, Chile, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guiana Francesa, Guatemala, Guiana, Honduras, México, Nicarágua, Panamá, Paraguai, Peru, Estados Unidos, Uruguai, Venezuela.	R	V 15354	Renvoize (1984)
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	Argentina, Belize, Bolívia, Brasil, Caribe, Chile, Colômbia, Costa Rica, Equador, El Salvador, Guiana Francesa, Guatemala, Guiana, Honduras, México, Nicarágua, Panamá, Paraguai, Peru, Suriname, Estados Unidos, Uruguai, Venezuela.	NR	V 15356	Renvoize (1984)

Tabela 2. Espécies de gramíneas observadas no campo sujo amostrado, dentro da Reserva Ecológica da Embrapa Cerrados (CPAC), Distrito Federal, Brasil.

Espécies

Andropogon selloanus (Hack.) Hack.
Aristida setifolia Kunth
Aristida riparia Trin.
Axonopus pellitus (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase
Axonopus pressus (Nees ex Steud.) Parodi
Echinolaena inflexa (Poir.) Chase
Elionurus sp.
Eragrostis polytricha Nees
Eragrostis sp.1
Eragrostis sp.2
Gymnopogon foliosus (Willd.) Nees
Mesosetum loliiforme (Hochst. ex Steud.) Chase
Paspalum carinatum Humb. & Bonpl.
Paspalum gardnerianum Nees
Paspalum hyalinum Nees ex Trin.
Paspalum multicaule Poir.
Paspalum pilosum Lam.
Paspalum polyphyllum Nees ex Trin.
Paspalum stellatum Humb. & Bonpl. ex Flüggé
Paspalum foliiforme S. Denham
Panicum cyanescens Nees
Panicum olyroides Kunth
Schyzachyrium tenerum Nees
Trachypogon spicatus (L. f.) Kuntze

Coleta de dados

Condições climáticas (observado vs. esperado)

Os dados climáticos diários de precipitação, umidade relativa do ar e temperatura (máxima, mínima, média e amplitude), referentes ao período do estudo e há dez anos passados, foram obtidos na Estação Climatológica da EMBRAPA CERRADOS, cuja sede localiza-se a 15 km da área de estudo. Os dados de fotoperíodo, nascer e pôr do sol, além de radiação solar foram obtidos a partir do site (<http://aom.giss.nasa.gov/srlocat.html>, NASA 2010).

Testamos se as variáveis climáticas no período de estudo seguem o padrão esperado para a região. Consideramos somente precipitação, umidade, temperatura e variáveis derivadas. Para isso, utilizamos dados de 10 anos anteriores ao estudo: 1998 a 2008 (= padrão esperado). Os dados foram agrupados em intervalos mensais ($n = 15$, janeiro de 2009 até março 2010). Essa etapa das análises foi conduzida no software R. Foram feitos os testes t (Student) e Kolmogorov-Smirnov para comparar médias e

distribuição, respectivamente. Para variáveis não-paramétricas, substitui-se o teste *t* por Wilcoxon (medianas). A normalidade foi verificada pelo teste de Shapiro-Wilk, e a homogeneidade das variâncias por ANOVA. A precipitação acumulada foi a única variável que se apresentou diferente do padrão, não variando quanto à mediana (Wilcoxon $P = 0.17$), mas diferindo na distribuição (Kolmogorov-Smirnov $P = 0.03$). Os meses de novembro a março foram mais chuvosos, e outros meses, como junho, setembro e novembro, foram mais secos do que o padrão esperado (Figura 2).

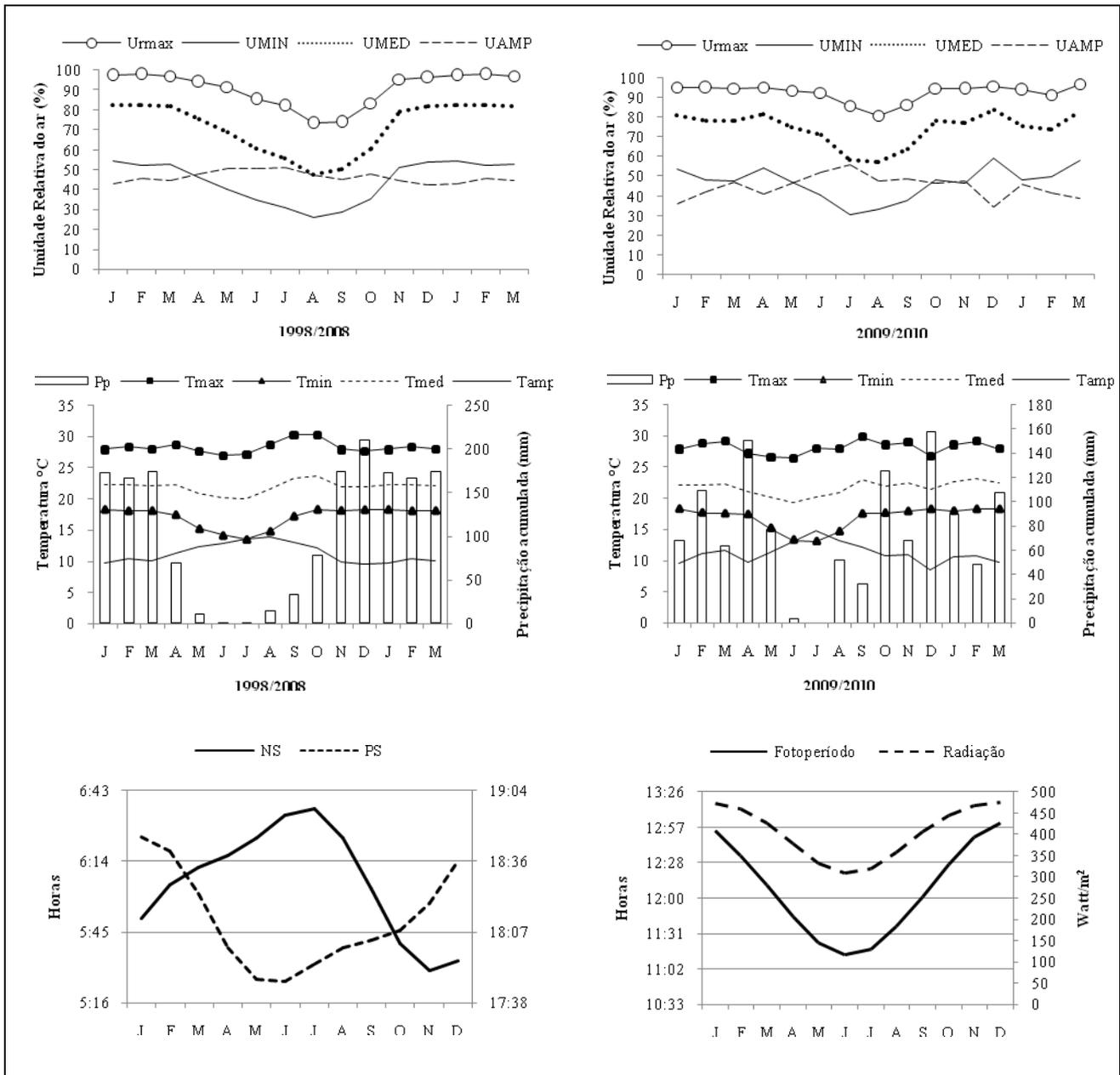


Figura 2: Variáveis climáticas e celestiais da área de estudo em dez anos passados (1998-2008) e no período de estudo (2009-2010). Pp = precipitação acumulada, Tmax = temperatura máxima, Tmin = temperatura mínima, Tmed = temperatura média, Tamp = amplitude de temperatura, Umax = umidade máxima, UMIN = umidade mínima, UMED = umidade média, UAMP = amplitude de umidade, NS = nascer do sol, PS = pôr do sol.

3. Capítulo I

Estratégias fenológicas de espécies de gramíneas campestres em Cerrado

3.1 RESUMO

O hábito das plantas é um fator determinante na classificação de seus padrões fenológicos. Herbáceas, especialmente gramíneas, parecem limitadas a reproduzir na estação chuvosa, o que, teoricamente, resultaria na evolução convergente de estratégias fenológicas específicas. Por outro lado, estudos em savanas mostram que gramíneas podem diferir em vários parâmetros fenológicos, e não estão limitadas à estação chuvosa. À luz dessas premissas, descrevemos aqui a fenologia reprodutiva circunual (floração, frutificação e dispersão) de dez espécies de gramíneas em um campo sujo de Cerrado, usando estatística circular. A amostragem foi quinzenal e durante um ano. Em nível de comunidade, início e duração de período reprodutivo, floração, frutificação e dispersão, distribuíram-se ao longo de todo ano, mas foram marcadamente sazonais e sincrônicas (concentração entre fevereiro e abril: meio ao fim da estação chuvosa). No entanto, com base no início e duração da reprodução, e na uniformidade de suas distribuições temporais, foi possível identificar três grupos (ou guildas) fenológicos dentro dessa comunidade: espécies não sazonais, sazonais precoces e sazonais tardias. As primeiras (e.g. *Paspalum gardnerianum*) tiveram longo período reprodutivo assincrônico, chegando a florescer durante 10 meses. Sazonais precoces (e.g. *Axonopus pellitus*), assim como tardias (e.g. *Trachypogon spicatus*), apresentaram marcada sincronia na reprodução e nas demais fenofases. Precoces e tardias diferiram quanto ao início de período reprodutivo. Especulamos que essas distintas estratégias fenológicas possam ter evoluído em resposta à predação (granivoria), dispersão (frugivoria) ou competição interespecífica (segregação de nichos fenológicos). Nesse sentido, mostramos que a evolução de estratégias fenológicas diversas em gramíneas não está limitada à estação chuvosa e hábito herbáceo.

3.2 INTRODUÇÃO

A escolha de período reprodutivo em plantas ocorre temporal e espacialmente, consistindo no ajuste adaptativo das estratégias das espécies à seleção natural como, por exemplo, ao ambiente físico, competição, predação, polinização e dispersão (Bazzaz 1991). Uma das conseqüências da escolha de diferentes períodos reprodutivos por plantas pode ser a segregação de nichos entre as espécies (Bazzaz 1991). A diferenciação em nichos reprodutivos espaciais e/ou temporais (fenológicos) contribui para a coexistência entre espécies (Bazzaz 1991, Martínková *et al.* 2002), sendo que a evolução de uma ampla gama de estratégias, a partir da segregação de nichos, pode conferir equilíbrio à comunidade (Iwasa *et al.* 1995). Os nichos reprodutivos temporais podem ser representados pelas diferentes fenofases da planta (*e.g.* floração, frutificação e dispersão), as quais podem estar sujeitas a distintas pressões seletivas (Rathcke & Lacey 1985, Primack 1987). O clima exerce forte influência na reprodução das plantas de ambientes tropicais. Os padrões das fenofases estão comumente relacionados com a sazonalidade climática do ambiente onde ocorrem (Frankie *et al.* 1974, van Schaik *et al.* 1993), embora esta relação não esteja tão evidente para a fenofase de frutificação (Talora & Morellato 2000).

Espécies arbóreas de florestas tropicais não sazonais apresentam fraca sazonalidade na floração (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000) em relação às habitantes de florestas tropicais sazonais (Borchert 1996, Borchert *et al.* 2004, McLaren & McDonald 2005). Ainda assim, a floração tende a ocorrer no período mais chuvoso do ano para ambas as florestas (Borchert 1996, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Borchert *et al.* 2004, McLaren & McDonald 2005); e a sincronia da floração parece ocorrer de acordo com fatores como fotoperíodo e radiação solar (Wright & van Schaik 1994, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Hamman 2004, Zimmerman *et al.* 2007). Em contrapartida, a fenofase de frutificação parece não ser influenciada por fatores climáticos (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000), com as espécies apresentando uma ampla gama de estratégias em relação ao tempo (Frankie *et al.* 1974). O tempo de dispersão parece ter mais relação com o clima que a frutificação, sendo que o modo de dispersão, em muitas espécies, determina o tempo de ocorrência desta fenofase (Frankie *et al.* 1974, Hamman 2004).

Nas savanas, ambientes caracterizados pela sazonalidade climática, grande parte dos eventos de reprodução sexuada em plantas está concentrada no período úmido, com exceção principal de espécies arbóreas, que também se reproduzem na estação seca (Kelly & Walker 1976, Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992, Almeida 1995, Batalha *et al.* 1997, Batalha & Mantovani 2000, Ramírez 2002, Batalha & Martins 2004, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006, Munhoz & Felfili 2007). Dessa forma, a fenologia reprodutiva de árvores, nesses ambientes, não está limitada ao período chuvoso (Batalha & Martins 2004, Ramírez 2002). Por outro lado, plantas herbáceas usualmente iniciam a floração no meio da estação chuvosa (Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992, Almeida 1995, Batalha & Mantovani 2000, Ramírez 2002, Batalha & Martins 2004, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006, Munhoz & Felfili 2007). Este comportamento estaria relacionado com a forte restrição hídrica no período seco (Barbosa & Sazima 2008), decorrente da profundidade do sistema radicular: plantas herbáceas possuem raízes superficiais (Soriano & Sala 1984, Scholes & Archer 1997, Ogle & Reynolds 2004) e há disponibilidade de água apenas nas camadas mais profundas do solo (Eiten 1972, Franco 2002).

A fenologia reprodutiva de gramíneas em savanas, destacando-se a floração, parece limitada à estação chuvosa (Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985). Mesmo assim, gramíneas exibem um escalonamento reprodutivo dentro da estação chuvosa (Silva & Ataroff 1985, Almeida 1995). De acordo com o início e duração do período reprodutivo, três padrões fenológicos são reconhecidos para gramíneas em savanas na região do Cerrado (segundo Almeida 1995): (1) ciclo reprodutivo muito curto, de novembro a janeiro (precoces de ciclo curto); (2) reprodução entre novembro e agosto (precoces de ciclo longo); (3) e tardias, com período reprodutivo do meio ao final da estação chuvosa. Ao estudar gramíneas no Parque Nacional de Brasília, Martins (1996) encontrou padrões de floração semelhantes aos propostos por Almeida (1995).

Considerando a escassez de informações sobre os padrões fenológicos para gramíneas (Monasterio & Sarmiento 1976) em savanas (Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992), especificamente em Cerrado (Almeida 1995, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006, Munhoz & Felfili 2007); bem como a ausência de informações básicas sobre a história de vida das espécies estudadas (Gibson

2009), e sobre a diversidade de estratégias fenológicas de organismos em Cerrado; (1) o objetivo deste capítulo foi descrever a fenologia circanual de dez espécies de gramíneas de um campo sujo de Cerrado: analisando os padrões fenológicos em nível de comunidade (*i.e.* considerando as dez espécies como representativas da comunidade) e populações (estratégias específicas). Abrangemos as fenofases: floração, frutificação e dispersão (Fenner 1998). Avaliamos parâmetros como concentração e intensidade de floração, dinâmica de transição entre fenofases, sincronia/ sazonalidade. Discutimos os padrões em escala geográfica, inter-ecossistemas (*e.g.* savanas) (Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992), intra-ecossistemas (Cerrado; Almeida 1985, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006) e taxonômica (Poaceae, com ênfase nos gêneros aqui estudados). Por fim, especulamos sobre a evolução, incluindo valor adaptativo, das estratégias fenológicas específicas.

3.3 METODOLOGIA

Coleta de dados

A área de estudo e as espécies estudadas estão descritas na Metodologia Geral (pg. 3 e 5, respectivamente). O acompanhamento fenológico de dez espécies de gramíneas foi realizado quinzenalmente pelo período de janeiro de 2009 a janeiro de 2010 (*A. selloanus*, *A. pellitus*, *A. pressus*, *P. carinatum*, *P. gardnerianum*, *P. olyroides*, *S. tenerum* e *P. cyanescens*) e de março de 2009 a março de 2010 (*E. inflexa* e *T. spicatus*). Para espécies arbóreas em florestas tropicais, a frequência de observações quinzenais fornece acurácia e eficiência, independente do tamanho da amostra (Morellato *et al.* 2010a). A marcação de indivíduos se iniciou após a floração dos mesmos, pois a identificação das espécies de gramíneas pode ser comprometida quando feita apenas por material vegetativo (obs. pess.).

Dez indivíduos de cada espécie foram amostrados de forma assistemática e permanentemente delimitados. Em oito espécies (*A. selloanus*, *A. pellitus*, *A. pressus*, *P. carinatum*, *P. gardnerianum*, *P. olyroides*, *S. tenerum* e *T. spicatus*), os indivíduos puderam ser claramente delimitados. Foi considerado como um indivíduo o conjunto de colmos que formavam uma touceira natural, espacialmente isolada de outras touceiras. Para as espécies *E. inflexa* e *P. cyanescens*, que possuem crescimento rizomatoso e não se distribuem em touceiras (Tabela 1), cada um dos dez indivíduos teve uma área de

10cm² delimitada dentro de uma matriz contínua de cobertura vegetal da espécie. Para evitar que um mesmo indivíduo fosse marcado duas vezes, pois as gramíneas apresentam reprodução vegetativa via rizoma (Gibson 2009), optou-se por escolher plantas distantes entre si por, no mínimo, três metros (ver Munhoz & Felfili 2005).

A fenologia reprodutiva foi dividida em três fases: floração, frutificação e dispersão. Para mensurar a magnitude de cada fenofase reprodutiva, foi utilizado o método direto quantitativo com contagem do número total de colmos, os quais foram marcados com arame e registrados quanto à ocorrência de determinada fenofase (d'Eça-Neves & Morellato 2004, Morellato *et al.* 2010a). Este método possui esforço amostral e tempo de observação altos, mas permite calcular a intensidade das fenofases (d'Eça-Neves & Morellato 2004, Morellato *et al.* 2010a).

A Floração foi dividida em quatro subfases: emborrachado, emergente, início e antese. Emborrachado, fase na qual a inflorescência está completamente envolvida pela folha bandeira da gramínea (Zadoks *et al.* 1974, Coradin 1982), representando o primeiro sinal evidente da reprodução. Emergente, fase em que a inflorescência está saindo da folha bandeira. Início, neste ponto a inflorescência já saiu da folha bandeira, mas ainda não ocorreu a antese. Antese, fase em que a espiguetas se apresenta aberta e com as anteras, estigma, ou ambos, expostos.

A Frutificação foi dividida em duas subfases: fruto imaturo e fruto maduro. Para a dispersão foi considerada a fase na qual os frutos foram dispersos, ou seja, todos ou a maior parte se desprende da ráquis da inflorescência. Gramíneas apresentam comumente antese, formação e dispersão de frutos em momentos distintos nas espiguetas de um mesmo ramo florífero. Por este motivo, foi considerada apenas a fenofase dominante na ráquis.

Análise dos dados

Padrões fenológicos

Foi utilizada a estatística circular para descrever os padrões fenológicos das gramíneas, conforme Morellato e colaboradores (2010b). Primeiro, transformamos as datas de ocorrência de uma determinada fenofase (e.g. floração) em ângulos. Os ângulos foram determinados para cada espécie, uma vez que as datas de coleta variaram entre espécies. Calcularam-se a média (μ) e desvio angular (DA), intervalos de confiança e

comprimento do vetor r , para as variáveis ‘duração de fenofase’ e ‘início de fenofase’, em populações e comunidade (grupo) de gramíneas estudadas. O comprimento do vetor r possibilita aferir a concentração da fenofase em torno da média angular. O teste Rayleigh (Z) (Zar, 1999) foi usado para avaliar a uniformidade dos dados fenológicos, sendo útil na determinação do grau de sazonalidade de uma fenofase (Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2010b). O teste de Rao foi usado para complementar as análises de uniformidade em ‘início de floração’ (Morellato *et al.* 2010b). Por fim, utilizou-se a correlação circular-linear (Fisher 1983, Mardia & Jupp 2000) para testar a relação entre a distribuição/concentração (circular, ângulos de ocorrência) com a intensidade da fenofase (linear, média de colmos). Para ilustrar os resultados, apresentou-se as médias angulares também em forma de datas (Morellato *et al.* 2000, Morellato *et al.* 2010b). Todas as análises circulares foram feitas no software Oriana versão 3.13.

3.4 RESULTADOS

Padrões fenológicos circanuais

Reprodução. Em escala de comunidade, as gramíneas apresentaram duração do período reprodutivo distribuindo-se sazonalmente (Rayleigh $Z = 13,7$; $P < 0,001$). A concentração reprodutiva ocorreu em cinco de março, com intervalo de confiança entre 12 de fevereiro e 27 de março, dentro do período chuvoso. O pico reprodutivo foi pouco acentuado ($r = 0,31$, $n = 141$; Tabela 3; Figura 3). Com base no início e duração do período reprodutivo, e na uniformidade da distribuição, foi possível identificar três grupos dentro dessa comunidade (Tabela 3): sazonais precoces (SAZP), sazonais tardias (SAZT), e não-sazonais (NSAZ). ‘Sazonais precoces’ (Rayleigh $p < 0,01$) têm início em novembro ou dezembro, com duração da reprodução menor ou igual sete meses (4 espécies). O período reprodutivo das ‘sazonais tardias’ (Rayleigh $p < 0,01$) começa em janeiro ou fevereiro, e se estende por seis meses (2 espécies). As gramíneas ‘não-sazonais’ (Rayleigh $p > 0,05$) têm período reprodutivo começando em outubro, novembro ou janeiro, que se estende por mais de oito meses (4 espécies, Tabela 3). A concentração e intensidade do período reprodutivo se correlacionaram significativamente ($p < 0,0001$; Tabela 6).

Floração. O início da floração concentrou-se no dia 10 de dezembro com intervalo de confiança entre 10 de novembro e 9 de janeiro (Figura 3). O pico e a sincronia no início

de floração foram mais acentuados ($r = 0,78$, $n = 10$, Rayleigh $p < 0,0001$; Tabela 5) que no período reprodutivo. O período de floração se concentrou no dia 7 de fevereiro, ainda na estação chuvosa, e com intervalo de confiança entre 25 de janeiro e 21 de fevereiro (Tabela 3). O pico de floração também foi mais acentuado ($r = 0,55$) quando comparado ao pico reprodutivo. A floração foi fortemente sincrônica, ou sazonal (Rayleigh $Z = 28,66$, $p < 0,001$; Tabela 3).

Frutificação. A fenofase de frutificação, para a comunidade, foi presente em todo o ano de estudo (Tabela 3; Figura 3). O início do período de frutificação se concentrou em torno do dia 15 de janeiro, com intervalo de confiança entre 16 de dezembro e 14 de fevereiro (Tabela 3). A sincronia e pico no início de frutificação foram consideravelmente elevados ($r = 0,77$; Rayleigh $p = 0,0001$; Tabela 5). O período de frutificação se concentrou no dia 19 de março, com intervalo de confiança entre 25 de fevereiro e 10 de abril (Tabela 3). A frutificação foi menos sincrônica e concentrada ($r = 0,33$; Rayleigh $p < 0,001$; Tabela 3) que a floração.

Dispersão. O início do período de dispersão concentrou-se no dia 19 de fevereiro, com intervalo de confiança entre 22 de janeiro e 20 de março (Tabela 3). O pico de concentração do início de dispersão foi acentuado para as gramíneas ($r = 0,8$), assim como a sincronia desta fenofase (Rayleigh $p < 0,0001$; Tabela 5). A duração do período de dispersão se concentrou no dia 20 de abril (Tabela 3, Figura 3), com intervalo de confiança entre 31 de março e 9 de maio. O pico de dispersão foi discreto, mas evidente ($r = 0,4$), bem como a sincronia desta fenofase (Rayleigh $p < 0,001$; Tabela 3).

Tabela 3. Período reprodutivo de gramíneas em um campo sujo de Cerrado.

	Táxon	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Média° ± DA (n)	IC 95%	Data média	Vetor R	Rayleigh (Z)	
Reprodução	sazp	<i>A. pellitus</i>		a										30.85° ± 33,7(8)	2.2 a 59.4°	1/fev	0.84	**5.66	
		<i>P. carinatum</i>	a												14.78° ± 33.5 (8)	346.3 a 43.2°	15/jan	0.84	**5.68
		<i>P. olyroides</i>	a												23.71° (10)	-	25/jan	0.71	**5.01
		<i>S. tenerum</i>			a										77.74° ± 54.6 (12)	45.2 a 110.3°	20/mar	0.64	**4.84
		<i>P. cyanescens</i>			a										87.41° ± 49.4 (11)	57.4 a 117.4°	30/mar	0.69	**5.23
		<i>T. spicatus</i>					a								127.16° ± 48.2 (11)	94.2 a 160.1°	9/maio	0.70	**5.42
	nsaz	<i>A. selloanus</i>		a											40.11° (18)	-	10/fev	0.27	1.33
		<i>E. inflexa</i>			a										83.13° (18)	-	26/mar	0.34	2.06
		<i>A. pressus</i>					a								135.29° (21)	-	18/maio	0.08	0.14
		<i>P. gardnerianum</i>												a	332.44° (24)	-	4/dez	0.03	0.02
		Comunidade			a										63,09° ± 87,4 (141)	42,2 a 84,0	05/mar	0,31	***13,7
				J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D				
Floração	<i>A. pellitus</i>	a												16.33° ± 24.8 (6)	349.9 a 42.7°	17/jan	0.91	**4.97	
	<i>P. carinatum</i>	a												0.36 ± 24.6° (6)	334.2 a 26.5°	1/jan	0.91	**4.99	
	<i>P. olyroides</i>	a												7.81° (8)	-	8/jan	0.80	**5.08	
	<i>S. tenerum</i>		a											47.58 ± 34.5° (8)	18.3 a 76.9°	18/fev	0.83	**5.56	
	<i>P. cyanescens</i>		a											35.24 ± 15.9° (4)	10.5 a 60°	5/fev	0.96	*3.70	
	<i>T. spicatus</i>			a										83.3 ± 19.1° (5)	59.4 a 107.2°	26/mar	0.95	**4.47	
	<i>A. selloanus</i>	a												16.32° (15)	-	17/jan	0.44	*2.95	
	<i>E. inflexa</i>			a										74.34° (14)	-	17/mar	0.50	*3.47	
	<i>A. pressus</i>		a											58.02 ± 35.1° (8)	28.3 a 87.7°	28/fev	0.83	**5.50	
	<i>P. gardnerianum</i>		a											35.21° (19)	-	5/fev	0.26	1.28	
	Comunidade		a											37.36 ± 62.2° (93)	23.8 a 50.9°	7/fev	0.55	***28.66	
			J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D					
Frutificação	<i>A. pellitus</i>	a												38.12 ± 20.3° (5)	12.8 a 63.4°	8/fev	0.94	**4.41	
	<i>P. carinatum</i>	a												24.97 ± 30.6° (6)	352.4 a 57.5°	26/jan	0.87	**4.51	
	<i>P. olyroides</i>	a												40.48 ± 27.7° (6)	11 a 70°	11/fev	0.89	**4.75	
	<i>S. tenerum</i>		a											77.72 ± 44.8° (10)	45.31 a 110.1°	20/mar	0.74	**5.43	
	<i>P. cyanescens</i>		a											87.3° (9)	-	30/mar	0.78	**5.46	
	<i>T. spicatus</i>			a										141.719 ± 30.9° (7)	112.7 a 170.8°	24/maio	0.87	**5.23	
	<i>A. selloanus</i>	a												40.17° (16)	-	10/fev	0.38	2.36	
	<i>E. inflexa</i>			a										113.03° (13)	-	25/abr	0.44	2.46	
	<i>A. pressus</i>					a								160.38° (18)	-	12/jun	0.23	0.91	
	<i>P. gardnerianum</i>													332.44° (24)	-	04/dez	0.03	0.02	
	Comunidade		a											76.38 ± 85.1° (114)	54.6 a 98.2°	19/mar	0.33	***12.52	
			J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D					
Dispersão	<i>A. pellitus</i>		a											59.67 ± 16.4° (4)	34.2 a 85.2°	2/mar	0.96	*3.685	
	<i>P. carinatum</i>		a											50.79 ± 12.1° (3)	24.2 a 77.3°	21/fev	0.98	*2.869	
	<i>P. olyroides</i>		a											63.64 ± 20.8° (5)	37.7 a 89.6°	6/mar	0.94	**4.383	
	<i>S. tenerum</i>			a										107.99 ± 35.8° (8)	77.7 a 138.3°	20/abr	0.82	**5.411	
	<i>P. cyanescens</i>			a										110 ± 35.7° (8)	79.8 a 140.2°	22/abr	0.82	**5.421	
	<i>T. spicatus</i>					a								164.4 ± 25.9° (6)	136.8 a 192°	16/jun	0.90	**4.888	
	<i>A. selloanus</i>			a										70.56° (14)	-	13/mar	0.43	2.567	
	<i>E. inflexa</i>					a								120.86° (9)	-	3/maio	0.75	**5.09	
	<i>A. pressus</i>						a							160.2° (14)	-	12/jun	0.34	1.636	
	<i>P. gardnerianum</i>								a					215.3° (21)	-	7/ago	0.12	0.31	
	Comunidade			a										108.33° (92)	88.7 a 127°	20/abr	0.4	***15.03	

Meses contendo média angular indicados por 'a'. Data média = data correspondente à média angular. saz = sazonais precoces: *A. pellitus*, *P. carinatum*, *P. olyroides*, *S. tenerum*. saz = sazonais tardias: *P. cyanescens*, *T. spicatus*. nsaz = não sazonais: *A. selloanus*, *E. inflexa*, *A. pressus*, *P. gardnerianum*. Rayleigh: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Células em branco indicam parâmetros que não puderam ser mensurados. Em alguns casos, não foi possível calcular com precisão o desvio angular e o intervalo de confiança, devido à baixa concentração da fenofase.

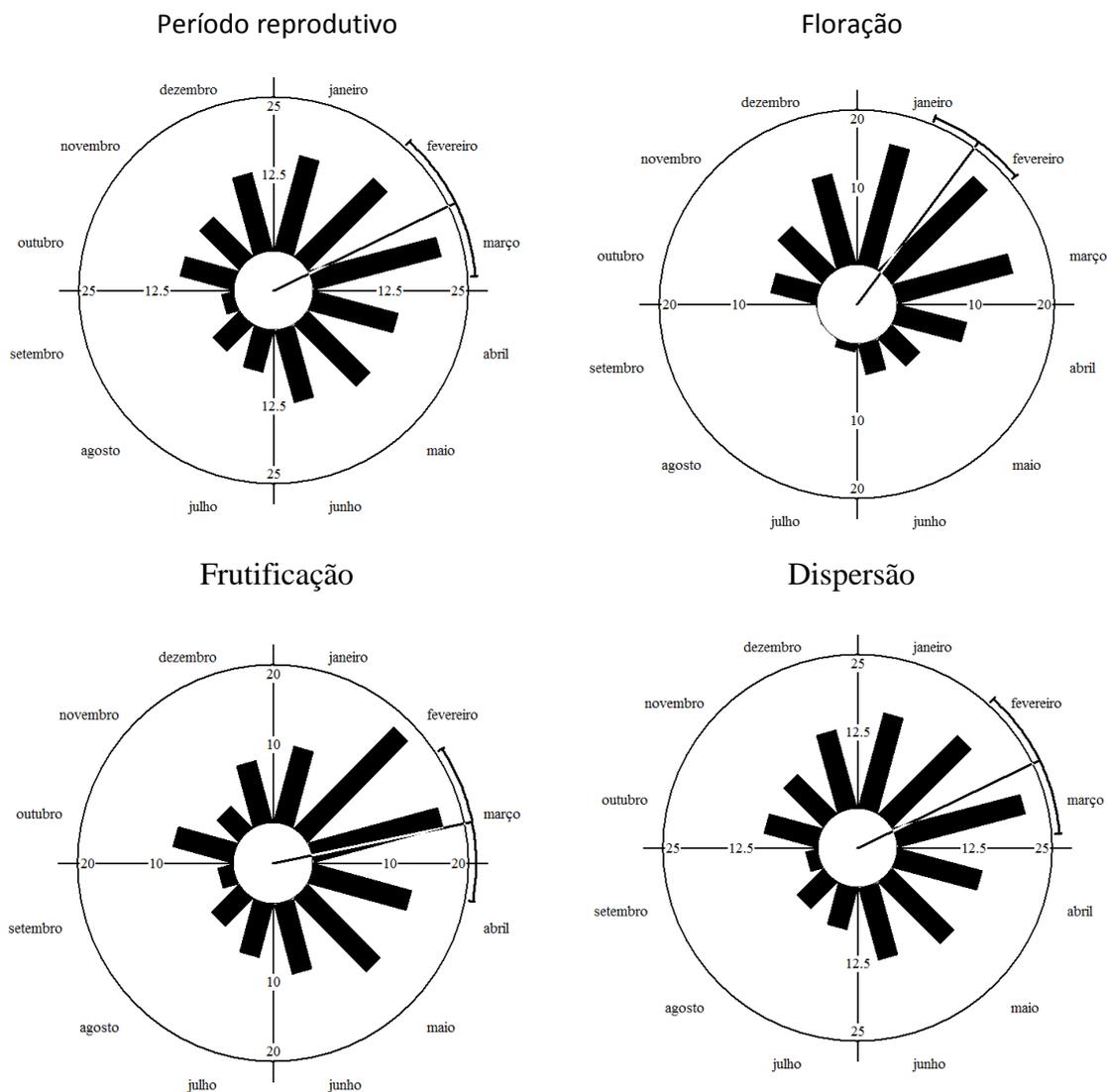


Figura 3. Análise circular do período reprodutivo, floração, frutificação e dispersão de 10 espécies de gramíneas campestres em Cerrado. A média angular indica que a reprodução está concentrada no mês de março ($n = 141$), a floração em fevereiro (dia 9), a frutificação em março e a dispersão em abril.

Estratégias fenológicas específicas

Andropogon selloanus. Possui estratégia de reprodução contínua, ao longo de nove meses, não sazonal ($r = 0,27$; Tabela 3), assincrônica. As fenofases mantêm-se constantes e estáveis ao longo de grande parte do período reprodutivo. Os picos de intensidade das fenofases são sutis, novamente reforçando a constância. O intervalo entre o início de floração e o primeiro evento de dispersão é de pouco mais de um mês (Tabela 4). A floração ocorre em todos os oito meses com possibilidade real de precipitação, e é assincrônica ($r = 0,44$). Todavia, a intensidade da floração não se

correlaciona com a sua distribuição, mostrando uma instabilidade temporal nesta fenofase (Tabela 6). A frutificação (nove meses, $r = 0,38$) e a dispersão (seis meses, $r = 0,43$) mantêm-se estáveis, com exceção de picos de dispersão em março e abril (Figura 4).

Axonopus pellitus. Forte sincronia reprodutiva (quatro meses) na área de estudo ($r = 0,84$; Rayleigh $p < 0,01$; Tabela 3), concentrada em fevereiro. Colmos em floração emergem de janeiro a fevereiro, representando uma fenofase sazonal, ou sincrônica ($r = 0,91$; Rayleigh $p < 0,01$). A intensidade de floração (*i.e.* quantidade de colmos apresentado em uma fenofase) é mais elevada em janeiro; porém ainda é baixa quando comparada com a intensidade das outras fenofases. Não houve correlação entre a intensidade e a concentração da floração (Tabela 6). A fase de antese parece efêmera em *A. pellitus*, com duração menor que 15 dias (intervalo amostral; Tabela 4). Já a frutificação, sincrônica ($r = 0,94$; Rayleigh $p < 0,01$) concentrou-se em fevereiro, quando também é mais intensa (Tabela 3; Figura 4). A fase de dispersão ($r = 0,96$; Rayleigh $p < 0,05$) é mais intensa em março, antes da seca (Tabela 3; Figura 4).

Tabela 4. Datas de início das fenofases de floração, frutificação e dispersão para dez espécies de gramíneas em um campo sujo - Cerrado.

Táxon	Início da fenofase		
	Floração	Frutificação	Dispersão
<i>Axonopus pellitus</i>	10/12	12/01	08/02
<i>Andropogon selloanus</i>	03/10	18/10	14/11
<i>Axonopus pressus</i>	16/01	03/02	06/03
<i>Paspalum carinatum</i>	25/11	10/12	06/02
<i>Panicum olyroides</i>	14/11	28/12	04/02
<i>Schizachyrium tenerum</i>	27/12	12/01	25/02
<i>Panicum cyanescens</i>	16/01	27/01	27/02
<i>Trachypogon spicatus</i>	27/2	07/04	09/05
<i>Echinolaena inflexa</i>	28/11	12/12	01/03
<i>Paspalum gardnerianum</i>	03/10	31/10	29/11

Axonopus pressus. Difere da congênera (acima) pelo longo período reprodutivo (11 meses) não sazonal ($r = 0,08$; Tabela 3), concentrado em maio. A floração (cinco meses) é sincrônica ($r = 0,83$; Rayleigh $p < 0,01$), atingindo níveis elevados de intensidade em janeiro e fevereiro. A relação entre intensidade e distribuição da floração não foi significativa (Tabela 6). As fenofases de frutificação (nove meses, $r = 0,23$) e dispersão (oito meses, $r = 0,34$) têm larga distribuição ao longo do ano (Tabela 3),

porém a dispersão é discreta (diferindo de *A. pellitus*), mantendo-se constante, tendo picos em março e abril (Figura 4). Sobrepõe-se nas fenofases à *A. pellitus*, especialmente em fevereiro, quando *A. pressus* está florescendo enquanto *A. pellitus* frutifica (Figura 4).

Echinolaena inflexa. Gramínea com distribuição reprodutiva (10 meses) não sazonal ($r = 0,34$; Tabela 3), concentrando-se em abril. A intensidade das fenofases é sincrônica: a frutificação (oito meses), por exemplo, tem um pico elevado em março (Figura 4), explicando a ausência de correlação (Tabela 6) entre intensidade e distribuição circular (assincrônica, $r = 0,44$; Tabela 3) desta fenofase. A permanência dos colmos em frutificação parece dependente do avanço do período reprodutivo. A floração (nove meses) mantém-se a níveis baixos (Figura 4), e a antese provavelmente é efêmera como em *A. pellitus*. As distribuições da floração ($r = 0,5$) e dispersão (cinco meses, $r = 0,75$) são sincrônicas. Ressalta-se a intensidade das fenofases, que se mantêm constantes a níveis baixos (Figura 4).

Panicum cyanescens. Gramínea com período reprodutivo (seis meses) sazonal ($r = 0,69$; Rayleigh $p < 0,01$; Tabela 3), concentrado em março. A floração foi a fenofase mais sincrônica ($r = 0,96$; Rayleigh $p < 0,05$), concentrada em fevereiro, e com colmos emergindo apenas em janeiro e fevereiro (Tabela 3). A frutificação e dispersão duraram cinco meses e foram sazonais ($r = 0,78$; Rayleigh $p < 0,01$; $r = 0,82$; Rayleigh $p < 0,01$; respectivamente; Tabela 3), com concentração em março e abril, respectivamente. A transição flor-fruto é breve (menos de 15 dias), e a fruto-disperso um pouco maior (quase um mês; Tabela 4). O pico de intensidade de floração ocorre nos meses de janeiro e fevereiro, enquanto frutificação e dispersão têm picos em março (Figura 4).

Tabela 5. Parâmetros circulares do início das fenofases na comunidade de gramíneas.

Fenofase	Média \pm DA $^\circ$	IC 95%	n	Data média	Vetor R	Rayleigh		Rao	
						Z	P	U	P
Floração	338,84 \pm 40,56 $^\circ$	309,57 a 8,11 $^\circ$	10	10/12	0,78	6,06	<0,0001	184,44	<0,05
Frutificação	14,01 \pm 41,17 $^\circ$	344,3 a 43,72 $^\circ$	10	15/1	0,77	5,97	0,0001	183,94	<0,05
Dispersão	49,20 \pm 38,6 $^\circ$	21,34 a 77,06 $^\circ$	10	19/2	0,8	6,35	<0,0001	222,41	<0,01

O tamanho amostral corresponde ao número de espécies estudadas.

Panicum olyroides. Assemelha-se à congênere (acima) com período reprodutivo (seis meses) sazonal ($r = 0,71$; Rayleigh $p < 0,01$; Tabela 3), concentrado em janeiro. Todas as fenofases tiveram duração de três meses cada. A concentração da floração ocorreu no mês de janeiro (Tabela 3) e o pico de intensidade em janeiro e fevereiro (Figura 4), novamente semelhante à congênere. A frutificação foi concentrada no mês de fevereiro (Tabela 3) e a intensidade nos meses de janeiro e fevereiro (Figura 4). A dispersão foi concentrada no mês de março (Tabela 3) e a intensidade em fevereiro (Figura 4). Não houve relação entre a intensidade e a concentração em nenhuma das fenofases (Tabela 6).

Paspalum carinatum. Gramínea com forte sincronia reprodutiva (cinco meses), sazonal ($r = 0,84$; Rayleigh $p < 0,01$; Tabela 3). Colmos em floração emergem de novembro a fevereiro, representando uma fenofase sazonal ou sincrônica ($r = 0,91$; Rayleigh $p < 0,01$; Tabela 3). A intensidade de floração é mais elevada em janeiro; porém ainda é baixa quando comparada com a intensidade das outras fenofases (Figura 4). A rápida transição de flor para fruto em *P. carinatum* (Tabela 4), evento que ocorre em menos de 15 dias (intervalo amostral), pode explicar a baixa intensidade da fenofase de floração em relação às outras. A frutificação e dispersão foram mais intensas em fevereiro (Figura 4). A fenofase de frutificação foi sincrônica ($r = 0,87$; Rayleigh $p < 0,01$), com concentração em janeiro. A dispersão, fenofase que apresentou mais sincronia ($r = 0,98$; Rayleigh $p < 0,05$), está concentrada em fevereiro (Tabela 3). Não houve relação entre a intensidade e a concentração em nenhuma das fenofases (Tabela 6).

Tabela 6. Correlação circular-linear entre a distribuição (circular) e a intensidade (linear) das fenofases nas gramíneas estudadas. Em destaque (negrito), as relações não significativas ($p > 0,05$).

	Floração		Frutificação		Dispersão		Reprodução	
	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>n</i>
<i>A. pellitus</i>	0,251	6	0,041	5	0,507	4	0,039	8
<i>P. carinatum</i>	0,432	6	0,053	6	1	3	0,006	8
<i>P. olyroides</i>	0,197	8	0,139	6	0,533	5	0,026	10
<i>S. tenerum</i>	0,046	8	0,044	10	0,177	8	0,001	12
<i>P. cyanescens</i>	0,252	4	0,017	9	0,228	8	0,0005	11
<i>T. spicatus</i>	0,06	5	0,017	7	0,301	6	0,002	11
<i>A. selloanus</i>	0,251	15	0,0002	16	0,009	14	<0,0001	18
<i>E. inflexa</i>	0,036	14	0,062	13	0,024	9	0,002	18
<i>A. pressus</i>	0,104	8	<0,0001	18	0,02	14	<0,0001	21
<i>P. gardnerianum</i>	0,0006	19	<0,0001	24	0,119	21	<0,0001	24
Comunidade	0,002	93	0,004	114	0,004	92	<0,0001	141

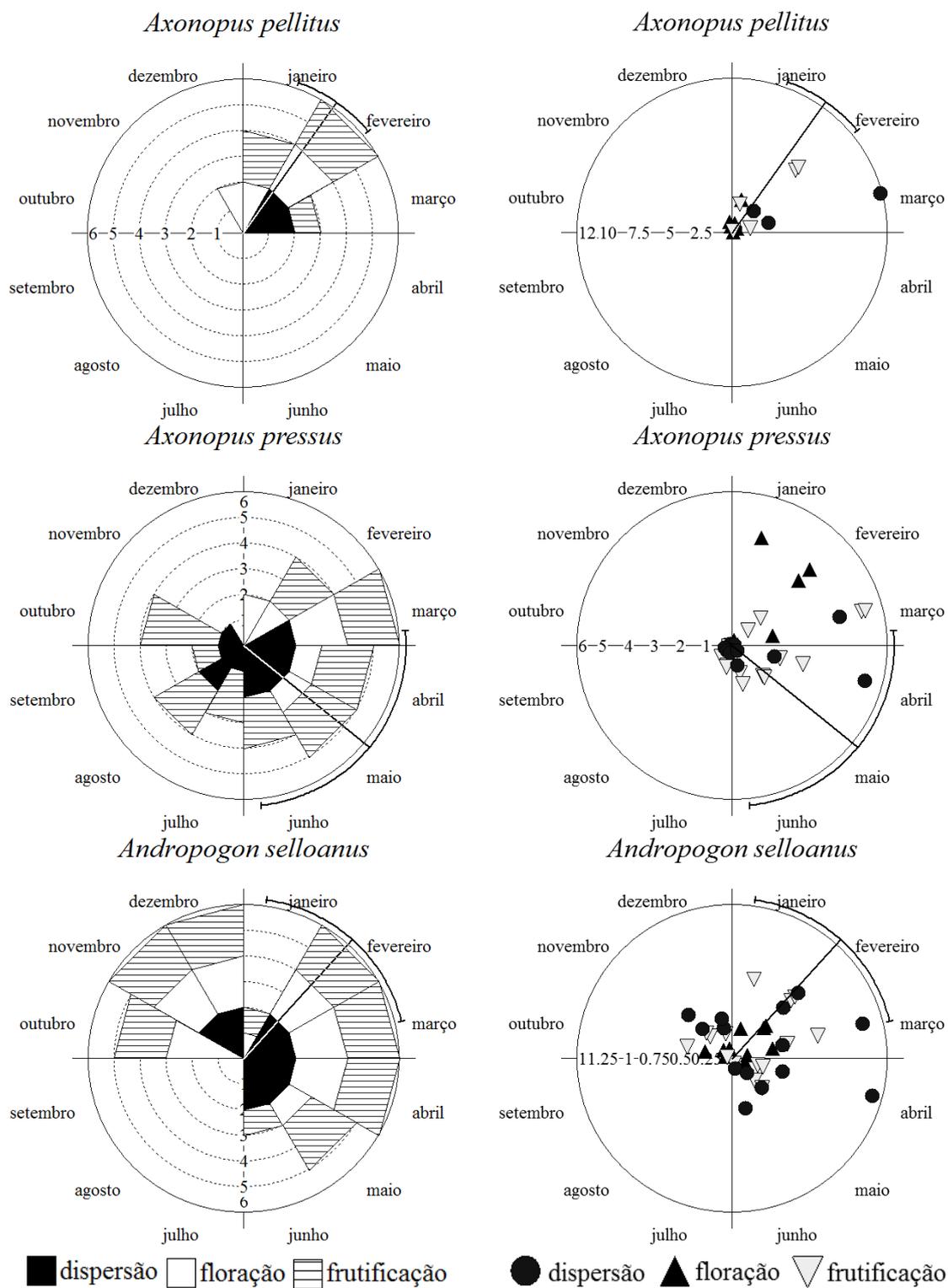


Figura 4. Estratégias fenológicas das dez espécies de gramíneas estudadas. Fenologia circular (esquerda) e linear-circular (direita). A linha sólida corresponde à média angular, com respectivos desvios angulares. A escala linear é baseada na média de colmos apresentando determinada fenofase.

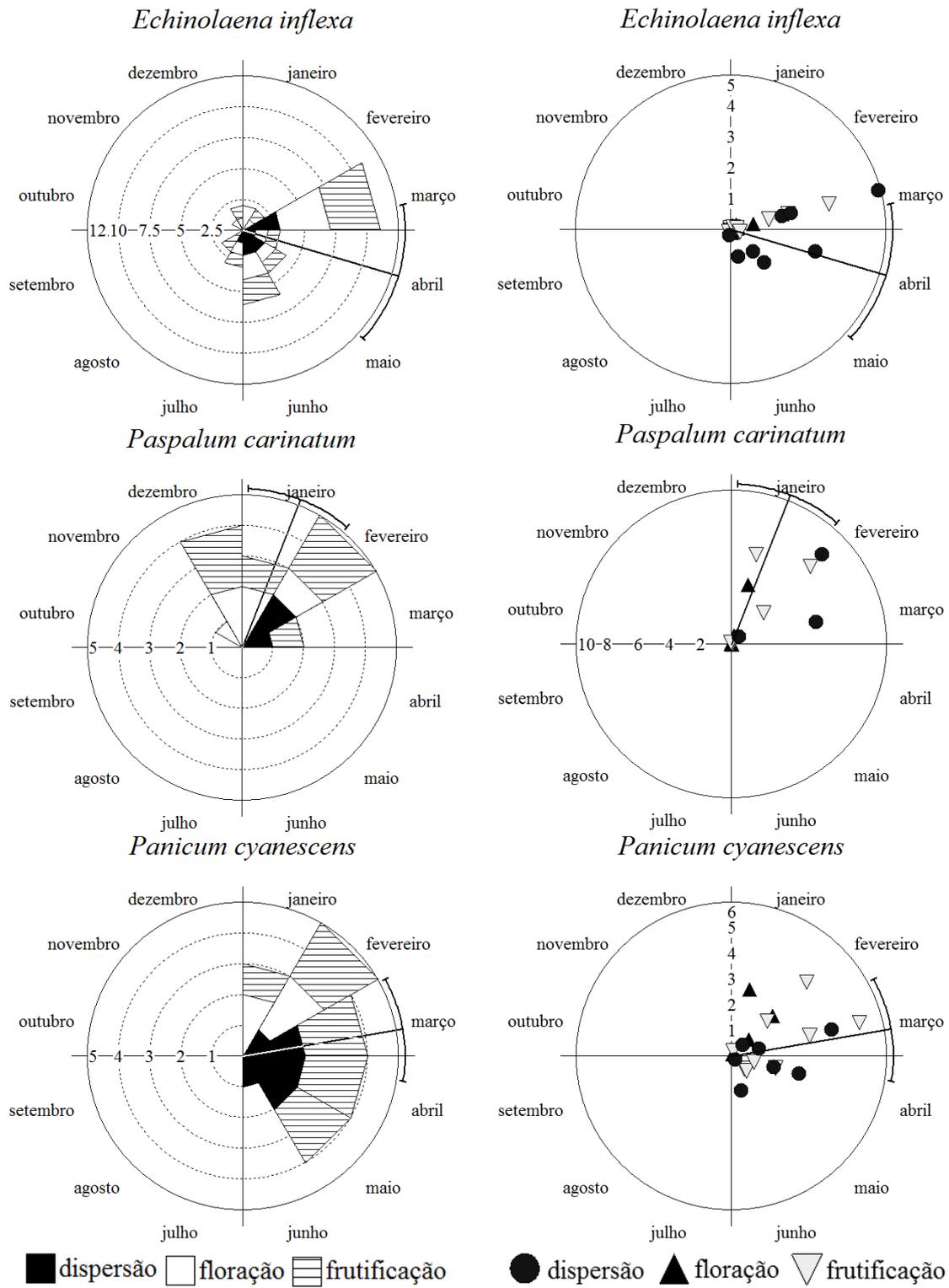
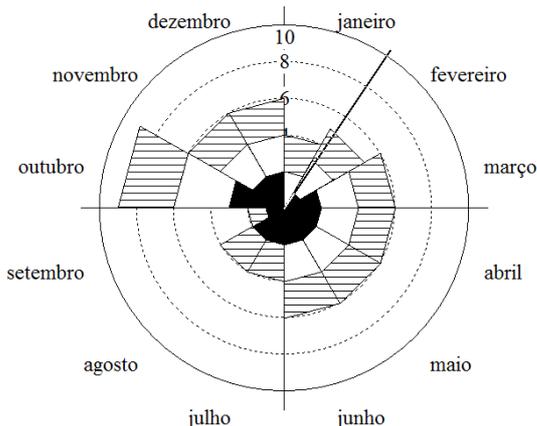
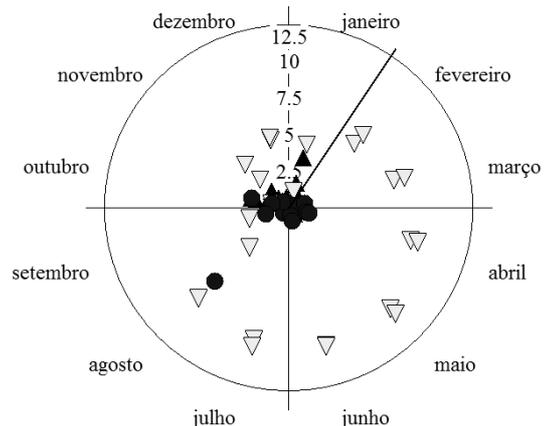


Figura 4. Continuação

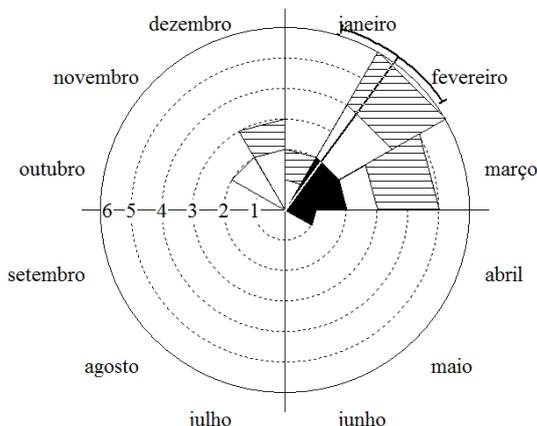
Paspalum gardnerianum



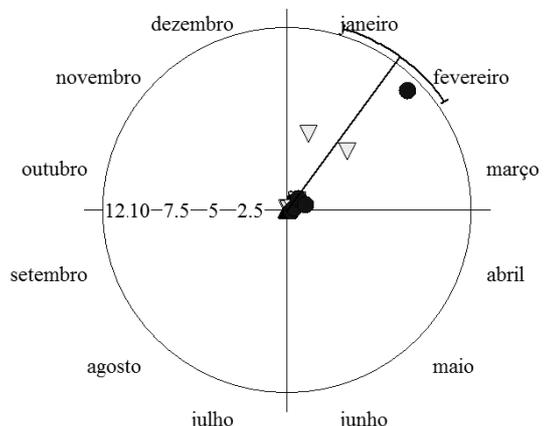
Paspalum gardnerianum



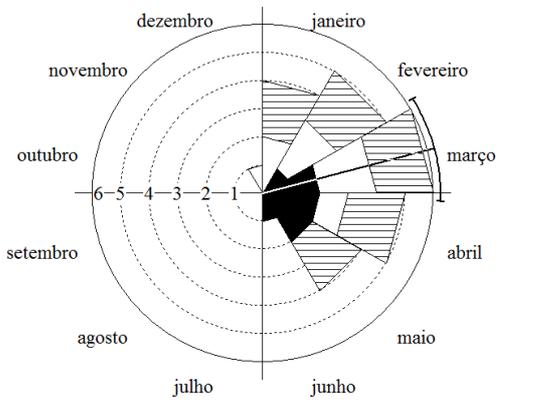
Panicum olyroides



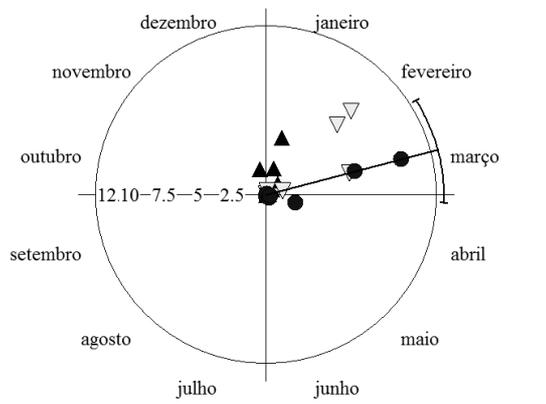
Panicum olyroides



Schizachyrium tenerum



Schizachyrium tenerum



■ dispersão □ floração ▨ frutificação

● dispersão ▲ floração ▽ frutificação

Figura 4. Continuação.

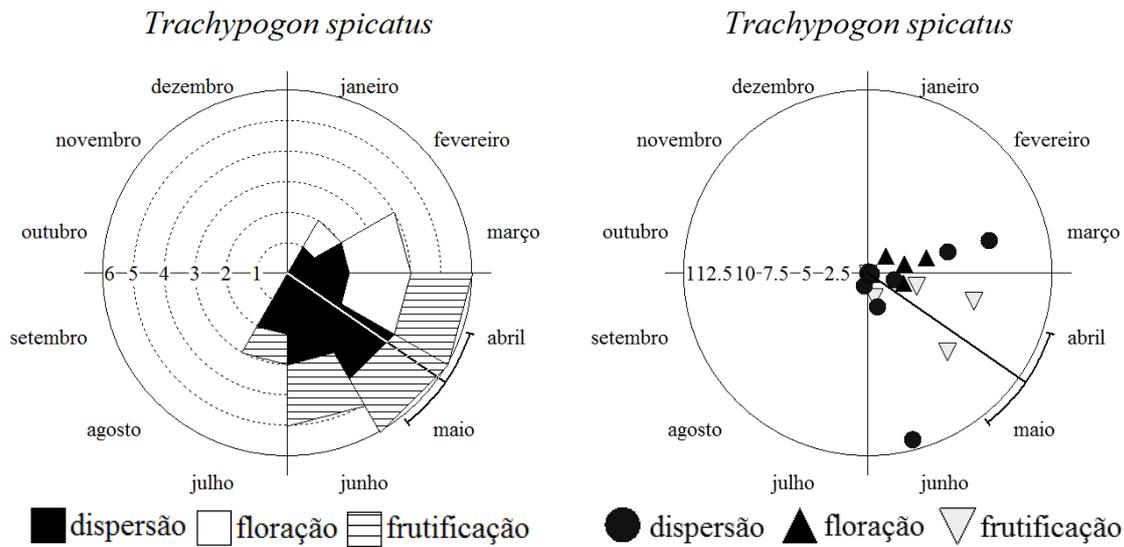


Figura 4. Continuação.

Paspalum gardnerianum. Possui estratégia de reprodução contínua, ao longo de todo o período de estudo, não sazonal ($r = 0,03$), concentrada em dezembro (Tabela 3). De todas as espécies foi a mais assincrônica. As fenofases mantêm-se constantes e estáveis ao longo de grande parte do período reprodutivo. Os picos de intensidade das fenofases são sutis, novamente reforçando a constância. A floração ocorre em dez meses, e é assincrônica ($r = 0,26$). A frutificação (12 meses, $r = 0,03$) mantêm-se estável, com colmos em frutificação de abril a agosto (Figura 4). A dispersão (11 meses, $r = 0,12$), também se mantém estável, em baixas taxas de intensidade. O pico de intensidade de dispersão foi em agosto (Figura 4), tempo em que se iniciam as chuvas no período de estudo (Figura 2, metodologia geral). O intervalo entre o início de floração e o primeiro evento de dispersão é de quase dois meses (Tabela 4). Houve relação entre a intensidade e a concentração para as fenofases de floração e frutificação, o que não ocorreu para a fase de dispersão (Tabela 6).

Schizachyrium tenerum. Gramínea com período reprodutivo (sete meses) sazonal ($r = 0,64$; Rayleigh $p < 0,01$; Tabela 3), concentrado em março. Todas as fenofases tiveram uma duração de cinco meses cada. A concentração da floração ocorreu no mês de fevereiro (Tabela 3) e o pico de intensidade em janeiro (Figura 4). A frutificação foi concentrada no mês de março (Tabela 3) e a intensidade no mês de fevereiro (Figura 4). A dispersão foi concentrada no mês de abril (Tabela 3) e a intensidade em março (Figura 4). Não houve relação entre a intensidade e a concentração para a fenofase de

dispersão (Tabela 6): o mês de concentração (abril) teve baixo número de colmos em dispersão (Figura 4).

Trachypogon spicatus. Gramínea com período reprodutivo (seis meses) sazonal ($r = 0,70$; Rayleigh $p < 0,01$; Tabela 3) concentrado em maio. A floração (três meses) foi a fenofase mais sincrônica ($r = 0,95$; Rayleigh $p < 0,01$), concentrada em março e com colmos emergindo em fevereiro, março e abril (Tabela 3). A frutificação (quatro meses) e dispersão (cinco meses) foram sazonais ($r = 0,87$; Rayleigh $p < 0,01$; $r = 0,90$; Rayleigh $p < 0,01$; respectivamente; Tabela 3), com concentrações em maio e junho, respectivamente. Ambas as transições flor-fruto e fruto-disperso duram um pouco mais de um mês (Tabela 6). O pico de intensidade de floração ocorre no mês de março, de frutificação em abril e maio, e o pico de intensidade de dispersão em junho (Figura 4). Não houve relação entre a intensidade e a concentração para as fenofases de floração e dispersão (Tabela 6).

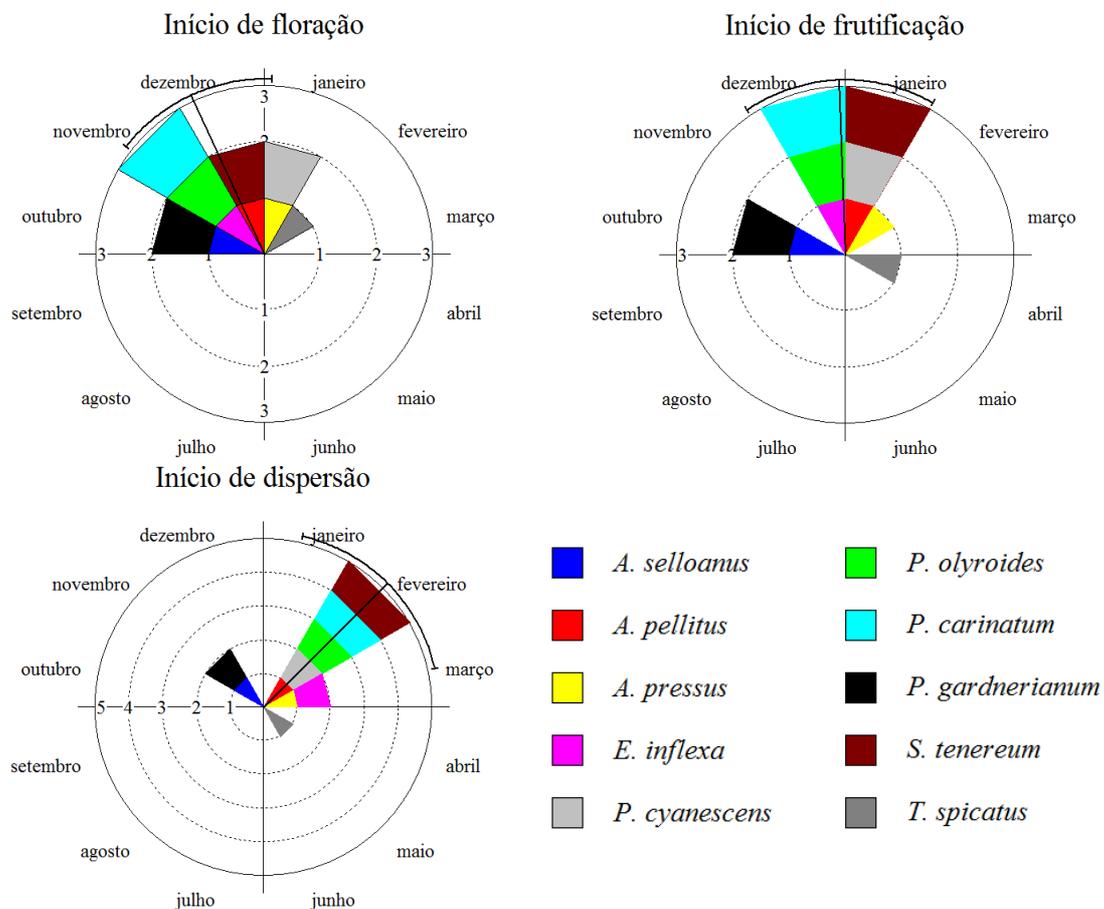


Figura 5. Início das fenofase de floração, frutificação e dispersão nas dez gramíneas estudadas.

3.5 DISCUSSÃO

Padrões fenológicos

A concentração do período reprodutivo das gramíneas na estação chuvosa corrobora os resultados de estudos anteriores para espécies herbáceas em savanas neotropicais (Kelly & Walker 1976, Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992, Almeida 1995, Batalha & Mantovani 2000, Ramírez 2002, Batalha & Martins 2004, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006, Munhoz & Felfili 2007). A precipitação sazonal foi apontada por Monasterio & Sarmiento (1976) como a maior restrição à reprodução de espécies vegetais em savanas. Embora a reprodução de todas as espécies se inicie na estação chuvosa, é evidente a ocorrência de grupos de espécies com estratégias fenológicas distintas (Tabela 3). O escalonamento reprodutivo das espécies herbáceas, incluindo gramíneas, nesses ambientes (Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Almeida 1995, Madeira & Fernandes 1999), sugere que, além da restrição hídrica, outros fatores podem favorecer a reprodução de herbáceas dentro do período chuvoso, como conseqüências da evolução de estratégias específicas de seleção de período reprodutivo.

Entre os fatores limitantes à fenologia reprodutiva, podem-se considerar a forma de vida ou hábito (Monasterio & Sarmiento 1976, Smith-Ramírez & Armesto 1994, Madeira & Fernandes 1999, Batalha & Mantovani 2000, Ramírez 2002, Stevenson *et al.* 2008), arquitetura e forma de crescimento (Sarmiento 1992, Veenendaal *et al.* 1996a), e estratégia de dispersão da planta (Smith-Ramírez & Armesto 1994, Batalha & Mantovani 2000, Batalha & Martins 2004, Munhoz & Felfili 2007, Pirani *et al.* 2009). As limitações morfológicas e estruturais que influenciam no período reprodutivo das espécies são características que parecem relacionadas à filogenia (Kochmer & Handel 1986, Smith-Ramírez *et al.* 1998).

Veenendaal e colaboradores (1996a) demonstraram que a época de produção de frutos e sementes, em espécies de gramíneas de savanas em Botswana (África), varia amplamente em função da história de vida e forma de crescimento da planta. Espécies anuais e perenes com estolões curtos têm a produção de frutos concentrada no início da estação chuvosa, enquanto as perenes cespitosas e perenes com longos estolões, no fim da estação chuvosa (Veenendaal *et al.* 1996a). As espécies rizomatosas deste estudo, *E. inflexa*, *S. tenerum* e *P. cyanescens*, apresentaram comportamento semelhante, com o

pico de produção de frutos (data média = 25/04, 20/03 e 30/03, respectivamente) e dispersão de propágulos (data média = 03/05, 20 e 22/04, respectivamente), no meio e, preferencialmente, no fim da estação chuvosa (Tabela 3, Figura 4). Já as espécies precoces, *A. pellitus*, *P. carinatum* e *P. olyroides*, frutificaram e dispersaram seus propágulos no meio da estação chuvosa (Tabela 3, Figura 4). As espécies não sazonais tiveram um amplo período de produção de frutos e dispersão de propágulos, sendo que a espécie *T. spicatus*, teve o pico de produção e dispersão dos propágulos nos meses de maio e junho durante a estação seca (Tabela 3, Figura 4).

As espécies de gramíneas estudadas por Almeida (1995), em um campo sujo, tiveram a reprodução escalonada, incluindo espécies precoces, precoces de ciclo longo e tardias. Embora apresentassem reprodução escalonada, todas as espécies destes grupos, inclusive as tardias, têm início da floração na estação chuvosa (Almeida 1995), assim como no presente estudo. Se considerada apenas a floração, todas as espécies, à exceção de *P. gardnerianum*, foram limitadas ao período chuvoso (Rayleigh $Z = 28,66$; $P < 0,001$). Se consideradas as fenofases de frutificação e dispersão de propágulos, a espécie não sazonal *P. gardnerianum*, e a tardia *T. spicatus*, apresentam atividade reprodutiva também no período seco (Tabela 3, Figura 4). Almeida (1995) também encontrou reprodução dentro da estação seca para espécies dos grupos precoces de ciclo longo e tardias.

Singh & Kushwaha (2006) especulam que a periodicidade da floração, em espécies arbóreas de uma floresta tropical decídua na Índia, pode ter evoluído como uma adaptação anual à duração do período de quedas de folhas. O predomínio do florescimento junto com a emergência de folhas pode ser uma estratégia que favoreça a sobrevivência em ambientes de clima sazonal (Singh & Kushwaha 2006). Da mesma forma, no Cerrado, ambiente de clima sazonal, a estação seca pode exercer uma pressão sob a fenologia vegetativa em herbáceas, fazendo com que o florescimento de gramíneas se concentre na estação chuvosa (Figura 4b) e ocorra simultaneamente ao crescimento vegetativo (Monasterio & Sarmiento 1976, Sarmiento 1992).

Gramíneas restritas à sazonalidade? Discutindo o valor adaptativo das estratégias fenológicas

A presença de espécies com período reprodutivo sazonal e não sazonal (Tabela 3), indica que estas espécies podem ser afetadas de maneira distinta pela precipitação sazonal no Cerrado. Munhoz & Felfili (2005) mostraram que a seca não restringe completamente a emissão de flores das espécies do estrato herbáceo-subarbusivo em um campo sujo. Apesar de o período reprodutivo das espécies se concentrarem na estação chuvosa, ocorreram eventos de floração durante todo o ano (Munhoz & Felfili 2005).

A presença de gramíneas não sazonais neste estudo (Tabela 3; Figura 4) reforça o argumento de que a seca não restringe a reprodução em espécies herbáceas do Cerrado (Munhoz & Felfili 2005). Dessa forma, o período reprodutivo para algumas dessas espécies não está restrito à sazonalidade. As espécies não sazonais, *A. selloanus*, *A. pressus*, *E. inflexa* e *P. gardnerianum*, tiveram longo período reprodutivo assíncrono, verificado pelos baixos valores de r (Tabela 3). Neste estudo, a floração em *P. gardnerianum* não foi sazonal, ocorrendo durante 10 meses do ano e a frutificação durante todo o período de estudo (Tabela 3). Todavia, esta permanência de colmos com frutos em *P. gardnerianum*, deve-se a uma característica da espécie de manter as espiguetas aderidas à ráquis por longo tempo (12 meses; Tabela 3). O pico de intensidade de dispersão em agosto (Figura 4), época em que se iniciou o período chuvoso (Figura 2, em Metodologia Geral, pg. 7), indica que as chuvas possam ter auxiliado no desprendimento dessas espiguetas (obs. pess.).

A estratégia das espécies não sazonais difere consideravelmente da estratégia das espécies sazonais, que possuem como característica a sincronia reprodutiva (Tabela 3). As espécies *A. pellitus* e *P. carinatum*, sazonais precoces, foram as mais sincrônicas ($r = 0,84$; Rayleigh $p < 0,01$). Todas as espécies dos grupos sazonais precoces e sazonais tardias tiveram a frutificação e a dispersão sincrônicas (Tabela 3). A frutificação em massa pode reduzir a predação de sementes por ter um efeito de saciar o predador (Kelly & Sork 2002, Espelta *et al.* 2008), ou diluir o risco de predação (Hamilton 1971). Em desertos da Argentina, por exemplo, a granivoria é responsável pela perda de maior parte dos diásporos de gramíneas no solo (Marone & Horno 1997, Marone *et al.* 1998, Marone *et al.* 2000), chegando a uma taxa de 50% (Lopez de Casenave *et al.* 1998,

Marone *et al.* 2000), sendo que os principais predadores são pequenos mamíferos e aves (Lopez de Casenave *et al.* 1998). No Cerrado, há uma grande diversidade de aves granívoras (Sick 1997, Bagno & Marinho-Filho 2001, Sigrist 2007, Braz 2008). Nesse caso, a sincronia na frutificação e dispersão de diásporos das espécies sazonais pode ter evoluído como uma estratégia antipredação.

Uma hipótese alternativa à predação para a sincronia da frutificação é a hipótese de dispersão por animais frugívoros (Kelly & Sork 2002). Segundo esta hipótese, a produção sincrônica de frutos atrai animais frugívoros, favorecendo a dispersão das sementes (Kelly & Sork 2002). Esta hipótese pode ser considerada, visto que os propágulos de gramíneas podem resistir ao trato digestivo de aves e germinar assim que dispersos (Davidse & Morton 1973, Guerrero & Tye 2009). Em Galápagos, estudos realizados com amostras fecais de espécies de aves do gênero *Geospiza* (tentilhões Darwin), granívoros, e com uma espécie de insetívoro *Camarhynchus parvulus*, encontraram sementes intactas em 50% das amostras (Guerrero & Tye 2009). No Cerrado não houve estudos que testaram se as aves granívoras são apenas predadoras ou também dispersoras de sementes de gramíneas.

A estratégia de reprodução tardia com dispersão na seca da espécie *T. spicatus* (Tabela 3; Figura 4) ocorre com frequência em congêneres savânicas (Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Almeida 1995). As espécies *T. plumosus* e *T. vestitus*, em savanas Venezuelanas, florescem no meio da estação chuvosa e frutificam no início da seca (Monasterio & Sarmiento 1976). Padrão confirmado anos depois por Silva & Ataroff (1985), novamente para *T. plumosus* e no mesmo ambiente. No Cerrado, *Trachypogon* sp. apresentou comportamento semelhante, com reprodução iniciando no fim da estação chuvosa e início da seca (Almeida 1995). Espécies de gramíneas de savanas brasileiras e africanas com morfologias do diásporo similares têm sido classificadas como tendo síndrome de dispersão epizoocórica (Silberbauer-Gottsberger 1984, Ernst *et al.* 1992). É possível que a dispersão em época seca consista em uma estratégia que favoreça a aderência do diásporo ao pêlo de animais, visto que as aristas presentes nas espécies do gênero parecem adaptadas a este mecanismo (Ernst *et al.* 1992). A ausência de relação entre a intensidade e a concentração das fenofases de floração e dispersão na maioria das espécies (Tabela 6), pode ter sido influenciada pelo baixo número de colmos amostrados ($n = 5$, floração; $n = 6$, dispersão; Tabela 6).

Espécies arbóreas e herbáceas que possuem sistema radicular com profundidades distintas não competem entre si por água (Scholes & Archer 1997). Já as espécies de gramíneas, que possuem sistema radicular semelhante e coexistem em um mesmo habitat, podem evitar a competição por estarem reprodutivamente ativas em momentos diferentes, ou seja, em nichos temporais distintos (Golluscio *et al.* 1998, Martínková *et al.* 2002, Ogle & Reynolds 2004). A separação das espécies de gramíneas em grupos fenológicos (Tabela 3; Figura 4) pode representar nichos temporais reprodutivos. Esta segregação em nichos temporais reprodutivos pode ter evoluído sob pressão competitiva entre as espécies. São perceptíveis as sobreposições existentes entre os períodos de floração das espécies neste estudo, mas não entre todas simultaneamente (Tabela 3). A característica de explorar um nicho temporal reprodutivo vago, não ocupado por espécies nativas, pode explicar o sucesso reprodutivo de espécies invasoras (Godoy *et al.* 2009) que, atualmente, constituem importante obstáculo à conservação de ecossistemas naturais (Filgueiras 1990).

3.6 CONCLUSÕES

- A concentração do período reprodutivo das gramíneas ocorre na estação chuvosa, mas a frutificação e dispersão não se restringem a esta estação. Dois grupos fenológicos foram reconhecidos: gramíneas sazonais (longo período reprodutivo assincrônico) e não sazonais (curto período reprodutivo sincrônico). A separação das espécies de gramíneas em grupos fenológicos pode representar nichos temporais reprodutivos evoluídos por competição interespecífica.
- A sincronia na frutificação e dispersão de diásporos pode ser uma estratégia antipredação, ou de dispersão, atraindo possíveis animais frugívoros dispersores; A estratégia de reprodução tardia com dispersão na seca da espécie *T. spicatus*, cuja dispersão é epizoocórica, pode ser favorecida no período de seca.

4. Capítulo II

Sinais próximos para a floração de gramíneas em uma savana neotropical

4.1 RESUMO

A ocorrência de uma fenofase, seja reprodutiva ou vegetativa, em período delimitado tende a maximizar a aptidão do organismo. No entanto, plantas precisam de um mecanismo no presente para reconhecer quando é esse período. Esse reconhecimento, para organismos, se dá na interação fisiológica-ambiental ou por predisposições endógenas. Os fatores que regulam eventos fenológicos circanuais em plantas podem ser agrupadas em fatores climáticos, destacando-se precipitação, umidade e temperatura, e fatores celestiais como, por exemplo, o fotoperíodo, intensidade luminosa, nascer e pôr do sol. Nesse sentido, o objetivo desse capítulo foi testar quais os fatores ambientais utilizados como sinais por gramíneas de Cerrado para escolha de período de floração. Avaliamos a natureza desses fatores, isto é, distinguindo entre fatores indutores de floração e condições ecológicas para a floração. A fenologia da floração de 10 espécies de gramíneas perenes foi monitorada em amostras quinzenais, durante um ano. Os colmos de 10 indivíduos/espécie foram marcados com arames coloridos e identificados quanto à presença/ausência de floração. Correlações e modelos lineares e não-lineares (polinomial) de regressão foram aplicados, comparando a duração de floração com as variáveis climáticas e celestiais. Todas as regressões seguiram o método passo-a-passo progressivo ($N = 93$). Nosso principal resultado direto foi o efeito do pôr do sol e, secundariamente, do nascer do sol na floração da comunidade de gramíneas. Este resultado corrobora o fator fotoperíodo como principal sinal indutor de floração nessas gramíneas. Rejeita-se o fator temperatura, empiricamente suportado para diversos táxons temperados e tropicais. Não houve nenhuma correlação entre a precipitação e a duração de floração em nenhuma das espécies. Portanto, inferimos que precipitação e umidade parecem atuar mais como fatores limitantes que sinalizadores à floração em plantas tropicais sazonais. A resposta (duração da floração) ao nascer do sol nas espécies tardias variou em função da interação início de floração x filogenia (tribos *Andropogoneae* vs. *Paniceae*), e da morfologia estrutural (rizomatosas vs. não-rizomatosas). Gramíneas *Andropogoneae*, e não rizomatosas florescem durante maior comprimento do dia do que gramíneas *Paniceae*, e rizomatosas, respectivamente.

4.2 INTRODUÇÃO

Fenologia: estratégias adaptativas ou respostas fisiológicas?

Plantas usualmente têm três fenofases: folhagem, floração e frutificação (Lieberman 1982, Bullock & Solis-magallanes 1990, Talora & Morellato 2000, Funch *et al.* 2002, Ruiz & Alencar 2004, Munhoz & Felfili 2005, Singh & Kushwaha 2006). Dois conjuntos de fatores podem ser relacionados à seleção dos períodos de ocorrência dessas fenofases (Bendix *et al.* 2006, ver Tinbergen 1963). Primeiro, a ocorrência da fenofase em período delimitado tende a maximizar a aptidão do organismo, refletindo respostas da planta às pressões seletivas (fatores funcionais) no passado evolutivo (*e.g.* polinização (Janzen 1967), dispersão (Oberrath & Böhning-Gaese 2002, Guitián & Garrido 2006), predação (Collin & Shykoff 2009, Atlan *et al.* 2010), competição (Jong & Klinkhamer 1991). Por exemplo, a predação em sementes de carvalhos, *Quercus ilex* e *Quercus humilis*, em uma região mediterrânea da Espanha, é reduzida quando a produção ocorre de maneira sincrônica (Espelta *et al.* 2008). De maneira semelhante, a emergência sincrônica de folhas no período seco evita a herbivoria por insetos em *Hybanthus runifolius* (Aide 1992). Segundo, plantas precisam de um mecanismo no presente para reconhecer quando é esse período. Esse reconhecimento, para organismos, se dá na interação fisiológica-ambiental (*e.g.* sinais próximos: temperatura e fotoperíodo) (Borchert *et al.* 2004, Imaizumi & Kay 2006, Sawa *et al.* 2008) ou por predisposições endógenas (relógio biológico em aves, Dawson 2007). A distinção entre causas próximas e últimas nos estudos em fenologia vegetal parece fundamental para evitar confusões semânticas e fornecer uma interpretação correta dos resultados (Sloan *et al.* 2007, van Schaik *et al.* 1993). van Schaik e colaboradores (1993), propõem uma classificação, em que as causas próximas seriam os fatores abióticos (*e.g.* temperatura, fotoperíodo, precipitação) e, causas últimas, fatores bióticos (Wright 1996, Borchert *et al.* 2004) (*e.g.* predação, dispersão). Os fatores abióticos determinariam a periodicidade da fenofase, enquanto que os bióticos determinariam a concentração da intensidade da fenofase (van Schaik *et al.* 1993, Stevenson *et al.* 2008). Por outro lado, (Hamann 2004) propõe que fatores abióticos podem se comportar como próximos e últimos, como sugere para a intensidade luminosa em uma comunidade florestal submontana nas Filipinas.

Sinais ambientais na indução fisiológica da floração

As principais hipóteses próximas para explicar, ecologicamente, como plantas regulam eventos fenológicos circanuais podem ser agrupadas em fatores climáticos e celestiais (Borchert *et al.* 2005b, Yeang 2007ab). Dentre fatores climáticos, destacam-se precipitação, umidade e temperatura; fatores celestiais seriam fotoperíodo, intensidade luminosa, nascer e pôr do sol (Sarmiento 1983, Heide 1994, Samach & Coupland 2000, Borchert *et al.* 2005ab, Yeang 2007ab, Calle *et al.* 2009, Lesica & Kittelson 2010, Way & Oren 2010). A ação desses fatores parece relacionada ao gradiente latitudinal e à sazonalidade (Rathcke & Lacey 1985, van Schaik *et al.* 1993, Fenner 1998, Yeang 2007b). Plantas de ambientes tropicais e temperados respondem principalmente à temperatura e fotoperíodo (Morellato & Leitão-filho 1990, Samach & Coupland 2000, Talora & Morellato 2000, Minorsky 2002, Borchert *et al.* 2005a, Sung & Amasino 2004). Enquanto a fenologia de plantas em ambientes equatoriais relaciona-se mais ao nascer e pôr do sol e à intensidade luminosa (Borchert *et al.* 2005b, Yeang 2007ab, Calle *et al.* 2009).

Sinais climáticos

Em ambientes onde a precipitação é bem distribuída ao longo do ano, como as florestas úmidas, as fenofases vegetativa e reprodutiva tendem a ser pouco sazonais ou não sazonais (Talora & Morellato 2000, Staggemeier *et al.* 2007). Em contraste, nos ambientes sazonais, como as savanas, a reprodução sexuada em plantas na maioria das vezes está concentrada no período úmido, com exceção, principalmente de espécies arbóreas, que também se reproduzem na estação seca (Kelly & Walker 1976, Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992, Almeida 1995, Batalha & Mantovani 2000, Ramírez 2002, Batalha & Martins 2004, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006, Munhoz & Felfili 2007). A forte sazonalidade presente nas savanas neotropicais parece afetar de forma distinta os estratos, arbóreo e herbáceo, da comunidade vegetal (Batalha & Mantovani 2000, Batalha & Martins 2004, Ramírez 2002). Nas savanas, a fenologia reprodutiva de árvores não está limitada ao período chuvoso (Batalha & Martins 2004, Ramírez 2002). Por outro lado, plantas herbáceas só

começam a florescer no meio da estação chuvosa (Monasterio & Sarmiento 1976, Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992, Almeida 1995, Batalha & Mantovani 2000, Ramírez 2002, Batalha & Martins 2004, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006, Munhoz & Felfili 2007). O estrato herbáceo possui, em geral, sistema radicular superficial e o pico da atividade de floração para esta vegetação ocorre na estação chuvosa (Batalha & Mantovani 2000, Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006). Este comportamento estaria relacionado com a forte restrição hídrica no período seco (Barbosa & Sazima 2008), uma vez que há disponibilidade de água apenas nas camadas mais profundas do solo (Eiten 1972, Franco 2002).

A fenologia reprodutiva de gramíneas parece limitada à estação chuvosa (Monasterio & Sarmiento 1976), mas no Cerrado há um escalonamento reprodutivo dentro da estação chuvosa para essas plantas (Almeida 1995). De acordo com o início e duração do período reprodutivo, três padrões fenológicos são reconhecidos para gramíneas em savanas na região do Cerrado (segundo Almeida 1995): (1) ciclo reprodutivo muito curto, de novembro a janeiro (precoces de ciclo curto); (2) reprodução entre novembro e agosto (precoces de ciclo longo); (3) e tardias, com período reprodutivo do meio ao final da estação chuvosa. Ao estudar gramíneas no Parque Nacional de Brasília, Martins (1996), encontrou padrões de floração semelhantes aos propostos por Almeida (1995).

Além da precipitação outro fator determinante do comportamento fenológico é a temperatura. Estudos com árvores em florestas tropicais demonstraram uma forte correlação da temperatura com as fenofases de brotamento (Daubenmire 1972, Talora & Morellato 2000) e floração (Talora & Morellato 2000). A indução da fenofase de brotamento, para árvores tropicais, também pode decorrer da associação da temperatura com o fotoperíodo (Daubenmire 1972, Talora & Morellato 2000). Sparks e colaboradores (2000), estudando 11 espécies nativas das Ilhas Britânicas, evidenciaram floração precoce devido a um aumento da temperatura. Os autores alertam ainda para as conseqüências negativas do adiantamento da floração na viabilidade populacional da planta, apontando a falta de polinizadores como uma delas (Sparks *et al.* 2000).

Sinais celestiais

A sincronia na floração, no brotamento e na quebra ou indução de dormência em gemas caulinares de árvores tropicais (Daubenmire 1972, Talora & Morellato 2000, Borchert & Rivera 2001, Borchert *et al.* 2005*ab*) são características que tem sido relacionadas à capacidade de percepção e controle do tempo, por meio de um mecanismo conhecido como fotoperiodismo que, resumidamente, consiste nas respostas (fisiológicas, comportamentais) a mudanças nos comprimentos do dia e/ou noite (Hazlerigg & Wagner 2006, Imaizumi & Kay 2006, Sawa & Imaizumi 2008). Em consequência desta capacidade, plantas apresentam eventos periódicos, como reprodução e brotamento de folhas, regulados por ritmos circadianos (Dodd *et al.* 2005). Esta percepção do tempo é uma característica presente em diversos táxons vegetais e animais, que possibilita aos organismos regularem o tempo de desenvolvimento de processos cruciais na história de vida, com consequências diretas para a aptidão (Hastings & Follett 2001, Yanovsky & Kay 2003, Hazlerigg & Wagner 2006).

Van Schaik e colaboradores (1993) afirmam que o brotamento em árvores tropicais é induzido por mudanças no comprimento do dia associadas à mudanças na temperatura. Na Costa Rica (10° N), onde a variação anual do comprimento do dia é menor que uma hora, a floração de espécies arbóreas tropicais é induzida por uma redução no fotoperíodo menor que 30 min (Rivera & Borchert 2001). O parcial sincronismo de floração encontrado em *Begonia urophylla*, herbácea de sub-bosque de floresta tropical úmida, também foi atribuído à redução no fotoperíodo (Rivera & Cozza 2008). Em uma floresta tropical decídua, na Índia (24° N), a floração de espécies arbóreas no verão e na estação seca esteve relacionada ao aumento, e decréscimo, do fotoperíodo, respectivamente (Singh & Kushwaha 2006).

Nas latitudes temperadas (Fenner 1998) subtropicais e tropicais (Morellato *et al.* 2000, Rivera & Borchert 2001, Rivera *et al.* 2002, Marques *et al.* 2004, Singh & Kushwaha 2006, Sloan *et al.* 2007), que estão sujeitas à mudanças sazonais de comprimento do dia, o fotoperíodo pode ser um fator determinante no sincronismo das diversas fenofases. Mas em regiões equatoriais, onde o fotoperíodo e a precipitação apresentam pequena variação ao longo ano, outros sinais ambientais próximos podem estar relacionados com a indução de floração, e conseqüente sincronismo (Borchert *et al.* 2005*b*, Yeang 2007*ab*, Calle *et al.* 2009). Borchert e colaboradores (2005*b*)

propuseram um novo mecanismo fotoperiódico de quantificar o tempo, baseado na percepção de nascer e pôr do sol, os quais explicam e predizem a anual repetição, estagnação, sincronismo ou floração bimodal em muitas espécies amazônicas.

Em oposição à hipótese de nascer e pôr do sol (Borchert *et al.* 2005b), a radiação, ou hipótese da intensidade luminosa solar (Bertero 2001), tem sido proposta como causa do sincronismo de floração nas regiões equatoriais (Hamman 2004, Yeang 2007ab). Em seu estudo, Calle e colaboradores (2009), em dois anos amostrados, encontraram floração bimodal em árvores em um gradiente latitudinal do México ao Equador. Os autores constataram que estes picos coincidiram com os dois períodos de declínio da insolação e inferiram que a intensidade luminosa seria a principal causa do sincronismo nestas espécies (Calle *et al.* 2009). A hipótese de intensidade luminosa também se aplica à ambientes tropicais (van Schaik *et al.* 1993), principalmente quando não há restrição hídrica (Wright & van Schaik 1994). A disponibilidade luminosa influencia nas taxas fotossintéticas de *Luehea seemannii*, árvore de floresta tropical úmida no Panamá (9° N), havendo uma relação positiva entre as taxas de intensidade luminosa e o crescimento e floração da espécie (Graham *et al.* 2003). Zimmerman e colaboradores (2007) testaram o efeito da intensidade luminosa na reprodução de duas florestas tropicais, uma úmida e outra sazonalmente seca. O resultado encontrado sugere que a variação sazonal em irradiância limita o comportamento reprodutivo para ambas as florestas (Zimmerman *et al.* 2007). A indução da resposta fenológica por este sinal pode estar relacionada ao total diário de irradiância solar ou a qualidade espectral da luz; porém os mecanismos fisiológicos desta interação permanecem desconhecidos (Lüttge & Hertel 2009).

A compreensão dos fatores endógenos e externos que determinam o ciclo reprodutivo dos vegetais torna possível a previsão do seu comportamento diante de fenômenos como o El Niño (Beaubien & Freeland 2000) e o aquecimento global (Menzel *et al.* 2006, Cleland *et al.* 2007). Podendo assim, em casos de alterações climáticas, prever as conseqüências econômicas para a agricultura, ou ecológicas, para as espécies de animais silvestres, as quais dependem do recurso vegetal. Nesse sentido, (1) o objetivo desse capítulo foi identificar quais os fatores ambientais utilizados como sinais por gramíneas de Cerrado para escolha de período de floração. (a) Avaliando a natureza desses fatores, isto é, distinguindo fatores indutores (fisiológicos, ver (Sawa *et al.* 2008)) de floração (duração de floração) de condições ecológicas para a floração (ver

(Prieto *et al.* 2008)). (b) Também testou-se o efeito de co-fatores próximos de variação na resposta fenológica (*i.e.* floração), analisando se a filogenia (*Andropogoneae*, *Panicaceae*), morfologia estrutural, padrão fenológico ou os táxons de gramíneas estudados, influenciam na interação floração(comunidade)-sinal indutor.

4.3 METODOLOGIA

Coleta de dados

A área de estudo e as espécies estudadas foram descritas na Metodologia geral (Tabela 1, na pg. 5) e a coleta de dados seguiu a metodologia descrita no Capítulo 1 (pg. 12).

Análise dos dados

Sinais ambientais para a floração

A relação entre floração e sinais ambientais foi avaliada em nível de (1) populações e (2) comunidade. Todos os testes abaixo foram feitos no programa STATISTICA 7.0.

Na análise de cada população, a relação foi testada por correlações (amostras quinzenais, $n = 24$). Consideramos a média de colmos em floração em cada amostra ($n = 10$ indivíduos por espécie). Poucas populações tiveram seus dados brutos com distribuição normal, por isso a relação com o clima foi testada por correlações de Spearman.

Na segunda etapa, usamos correlação paramétrica e modelos de regressão para testar a relação entre a floração das gramíneas (comunidade) e o clima. Comumente os estudos em fenologia utilizam modelos de regressão com dados de longas séries temporais (*e.g.* de 1976 a 2004, ver Sparks & Tryjanowski 2010), considerando como variável resposta a 1ª data de florescimento em cada ano (Sparks & Tryjanowski 2010). Consideramos como variável resposta (*i.e.* floração), neste estudo, o log. da média relativa de colmos em floração (log. 'mrc.flor'). A média relativa é calculada para cada espécie ($n = 10$), e corresponde à razão entre (1) a média de colmos em flor em uma

amostra x e (2) a soma das médias de colmos em flor de todas as amostras ($n = 24$). A média absoluta de colmos foi evitada pela variação na produção de colmos reprodutivos entre espécies. Nestas análises, consideramos apenas o período de floração ($n = 93$), ou seja, dados nulos (= 0%) de 'mrc.flor' foram descartados. O número de zeros do período não-reprodutivo impossibilitava a normalização dos dados. As variáveis ambientais não-paramétricas foram descartadas. Mesmo após transformação (log.), essas variáveis não atenderam a premissa de normalidade.

Primeiro, testou-se a relação entre a floração e os sinais ambientais através de correlações de Pearson. Foram selecionadas as variáveis correlacionadas (Pearson, $P < 0.05$) e utilizou-se análises de regressão simples e múltipla (não-fatorial). Regressões polinomiais quadráticas foram feitas para as mesmas variáveis submetidas à correlação de Pearson. O objetivo foi identificar relações de outra natureza (não-lineares) entre as variáveis. Todas as regressões seguiram o método *stepwise forward* (progressivo). Este método consiste em adicionar variáveis independentes ao modelo explicativo. A premissa para inclusão de uma variável é a significância da correlação parcial desta nova variável, e das variáveis independentes já existentes no modelo, com a variável resposta.

Depois, utilizou-se GLM '*repeated measures ANOVA*' para testar o efeito de fatores categóricos na interação floração x sinais ambientais. Floração e parâmetros climáticos foram considerados variáveis dependentes. A variável floração foi fixa nos modelos. As variáveis climáticas foram selecionadas com base nos resultados das correlações (Pearson) com a floração (*i.e.* NS, PS, UAM). Os fatores categóricos considerados foram (1) filogenia e morfologia de diásporo (MOD), (2) morfologia estrutural (MOE), (3) espécies (SPP) e os grupos fenológicos baseados no (4) início de floração (INF) e (5) início e duração de floração (IDF) (Tabela 7). A separação das espécies com base na morfologia do diásporo (MOD) foi feita considerando a presença/ausência de aristas e resultou no agrupamento das tribos *Andropogoneae* e *Paniceae*. Para morfologia estrutural (MOE) consideramos a característica presença de rizoma (rizomatoso e não-rizomatoso) que foi atribuída de acordo com a literatura referenciada na tabela 1 (ver Metodologia geral, pg. 5). Ao considerar início de floração (INF) as espécies foram agrupadas em tardias e precoces (Tabela 7), sendo que precoces foram aquelas que iniciaram a floração entre os meses de outubro e novembro e as tardias entre dezembro e fevereiro (Figura 5, cap. I na pg. 25). A característica início e

duração da floração (IDF) são as estratégias fenológicas: não sazonal, sazonal precoce e sazonal tardia (Tabela 3, cap. I, pg. 16).

Tabela 7. Classificação das espécies de gramíneas em relação ao início de reprodução – INF (PRE: precoce, TAR: tardia); início e duração de reprodução – IDF (NSAZ: não sazonal, SAZP: sazonal precoce, SAZT: sazonal tardia); morfologia do diásporo – MOD (AR: aristada, NAR: não aristada); e morfologia estrutural – MOE (RIZ: rizomatosa, NRIZ: não-rizomatosa).

	INF		IDF			MOD		MOE	
	PRE	TAR	NSAZ	SAZP	SAZT	AR	NAR	RIZ	NRIZ
<i>Axonopus pellitus</i>		■		■			■		■
<i>Axonopus pressus</i>		■	■				■		■
<i>Andropogon seloanus</i>	■					■			■
<i>Echinoalaena inflexa</i>	■		■				■	■	
<i>Panicum cyanescens</i>		■			■		■		
<i>Panicum olyroides</i>	■			■			■		■
<i>Paspalum carinatum</i>	■			■			■		■
<i>Paspalum gardnerianum</i>	■		■				■		■
<i>Schizachyrium tenerum</i>		■		■		■		■	
<i>Trachypogon spicatus</i>		■			■	■			■

4.4 RESULTADOS

Floração em resposta aos sinais ambientais

Populações

Apesar de o período reprodutivo se dar na estação chuvosa, a floração de nenhuma espécie se correlacionou com a precipitação (Tabela 8). Houve correlação positiva entre a maioria das espécies e as variáveis temperatura mínima, umidade mínima e média, radiação e fotoperíodo (Tabela 8). Com exceção de *T. spicatus* todas as outras espécies se correlacionaram positivamente com a variável pôr-do-sol. Houve também correlação negativa entre algumas espécies e as amplitudes de temperatura e umidade (Tabela 8).

Tabela 8. Matriz mostrando a relação entre a floração (média de colmos) das espécies de gramíneas e as condições climáticas do local de estudo. Coeficientes de correlação de Spearman (R_s). Relações significativas destacadas ($P < 0.05$). Colunas: variáveis climáticas.

	PRE	TMA	TMI	TME	TAM	UMA	UMI	UME	UAM	RAD	BSO	NS	PS	FOT
ASE	0.40	0.28	0.63	0.55	-0.61	0.57	0.62	0.62	-0.50	0.61	-0.49	-0.54	0.71	0.59
APE	0.23	-0.05	0.56	0.29	-0.57	0.28	0.51	0.43	-0.57	0.72	-0.26	-0.45	0.75	0.68
APR	0.28	0.22	0.43	0.39	-0.38	0.35	0.39	0.39	-0.42	0.36	-0.02	-0.10	0.57	0.29
EIN	0.20	-0.02	0.34	0.20	-0.39	0.33	0.41	0.41	-0.42	0.24	0.01	0.01	0.44	0.17
PCY	0.06	0.22	0.40	0.42	-0.30	0.07	0.22	0.16	-0.35	0.48	0.01	-0.23	0.63	0.42
POL	0.18	0.31	0.41	0.49	-0.29	0.12	0.25	0.21	-0.37	0.49	0.04	-0.22	0.67	0.42
PCA	0.15	0.05	0.69	0.38	-0.55	0.22	0.43	0.34	-0.49	0.74	-0.36	-0.58	0.71	0.73
PGA	0.32	0.32	0.68	0.65	-0.61	0.60	0.59	0.58	-0.40	0.71	-0.57	-0.79	0.68	0.72
STE	0.38	0.15	0.56	0.39	-0.57	0.42	0.55	0.52	-0.58	0.59	-0.20	-0.27	0.76	0.52
TSP	0.20	0.07	0.16	0.15	-0.29	0.43	0.39	0.44	-0.32	0.00	-0.05	0.09	0.17	-0.03

ASE = *Andropogon selloanus*, APE = *Axonopus pellitus*, APR = *A. pressus*, EIN = *Echinolaena inflexa*, PCY = *Panicum cyanescens*, POL = *P. olyroides*, PCA = *Paspalum carinatum*, PGA = *P. gardnerianum*, STE = *Schizachyrium tenerum*, TSP = *Trachypogon spicatus*. PRE = Precipitação, TMA = Temperatura máxima, TMI = Temperatura mínima, TME = Temperatura média, TAM = Amplitude de temperatura, UMA = Umidade máxima, UMI = Umidade mínima, UME = Umidade média, UAM = Amplitude de umidade, RAD = Radiação solar, NS = Nascer do sol, PS = Pôr do sol e FOT = Fotoperíodo.

Comunidade

O período de floração da comunidade parece ter sido influenciado negativamente pelas variáveis amplitude-de-umidade e nascer-do-sol, e positivamente pelo pôr-do-sol (Tabela 9). Não houve correlação entre a floração da comunidade e a precipitação (Tabela 9). A regressão múltipla progressiva determinou o pôr do sol como modelo candidato escolhido, explicando 46,6% da variância na duração da floração na comunidade de gramíneas (Tabela 10, Figura 6). No entanto, a amplitude de umidade e o nascer do sol, isoladamente e em menor escala, se relacionaram significativamente com a duração na floração. Já na regressão polinomial (quadrática), o modelo escolhido foi o nascer do sol, explicando 40,7% da variância não linear da duração de floração. Em menor escala, encontrou-se relação dependente significativa entre as variáveis, precipitação e temperatura máxima, com a duração da floração, novamente nos modelos quadráticos (Tabela 11, Figura 7). Dentro do período de floração, os eventos de floração parecem ocorrer no pico de temperatura máxima; enquanto a intensidade da floração tende a aumentar com a redução da temperatura máxima, considerando uma seção cônica da variável climática. Na estação chuvosa, os eventos de floração podem estar

concentrados no pico negativo de precipitação; e a intensidade de floração aumenta acompanhando uma seção cônica invertida de precipitação, apresentando ao final uma leve tendência exponencial positiva de intensidade de floração em relação à precipitação. No que se referem ao nascer do sol, os eventos, bem como a intensidade de floração, respondem a seção cônica invertida, com forte tendência exponencial negativa. Isso significa que essas características de floração podem responder à redução do nascer do sol.

Tabela 9. Correlação entre floração (log média relativa de colmos em flor) das gramíneas (comunidade) e as variáveis climáticas. Coeficiente de Pearson (R_p). Relações significativas em destaque: *0.012; **0.041; *** <0.001.

	PP	TMAX	TAMP	UMIN	UMED	UAMP	BS	NS	PS
floração	0.12	0.19	-0.16	0.15	0.14	-0.26*	-0.09	-0.22**	0.46***

Tabela 10. Seleção de modelos de regressão linear múltipla para explicar a variância na floração das espécies de gramíneas. O modelo linear de pôr do sol (PS) foi escolhido, explicando 46,4% da variância.

	gl	F	R parcial	P
PS				
Intercepto	1	24.936		<0.0001
PS	1	24.936	0.464	<0.0001
Erro	91			
PS x UAMP				
Intercepto	1	15.426		0.0002
UAMP	1	0.536	- 0.075	0.466
PS	1	17.793	0.432	<0.0001
Erro	90			

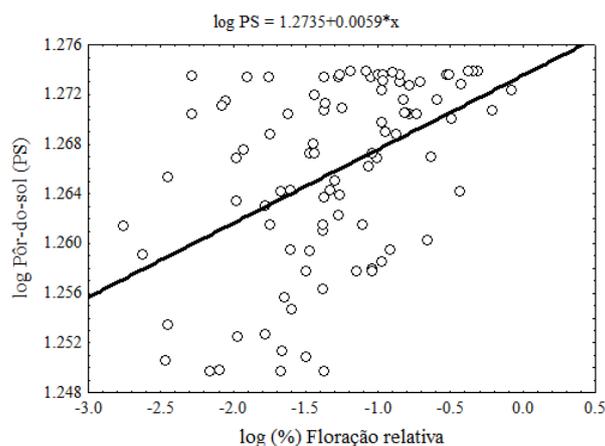


Figura 6. Resultado da regressão linear múltipla, mostrando a relação positiva entre o modelo escolhido, pôr do sol, e a floração de gramíneas em Cerrado.

Tabela 11. Seleção de modelos de regressão polinomial (quadrática) múltipla para explicar a variância na floração das espécies de gramíneas. O modelo polinomial de Nascer-do-sol (NS) foi escolhido, explicando 40,7% da variância.

Variáveis independentes		gl	F	R parcial	P	Variáveis independentes		gl	F	R parcial	P
PP	Intercepto	1	94.298		<0.0001	UAMP	Intercepto	1	0.229		
	PP	1	9.834	0.314	0.002		UAMP	1	0.248	0.052	0.62
	PP ²	1	8.541	-0.292	0.004		UAMP ²	1	0.299	-0.058	0.586
	Erro	90					Erro	90			
TMAX	Intercepto	1	5.064		0.027	BS	Intercepto	1	6.973		0.01
	TMAX	1	4.994	0.229	0.028		BS	1	1.319	0.12	0.254
	TMAX ²	1	4.939	-0.228	0.029		BS ²	1	1.722	-0.137	0.193
	Erro	90					Erro	90			
TAMP	Intercepto	1	0.583		0.447	NS	Intercepto	1	18.064		<0.0001
	TAMP	1	0.563	0.079	0.455		SR	1	18.043	-0.409	<0.0001
	TAMP ²	1	0.648	-0.085	0.423		SR ²	1	17.841	0.407	<0.0001
	Erro	90					Erro	90			
UMIN	Intercepto	1	1.759		0.188	PS	Intercepto	1			
	UMIN	1	1.61	0.133	0.208		SS	1	0.12	-0.032	0.73
	UMIN ²	1	1.533	-0.129	0.219		SS ²	1	0.13	0.034	0.72
	Erro	90					Erro	90			
UMED	Intercepto	1	2.439		0.122	SRxPP	Intercepto	1	10.295		0.002
	UMED	1	2.375	0.16	0.127		PP	1	1.4	0.125	0.24
	UMED ²	1	2.332	-0.159	0.13		PP ²	1	1.517	-0.13	0.221
	Erro	90					SR	1	10.356	-0.303	0.002
						SR ²	1	10.25	0.302	0.002	
						Erro	88				

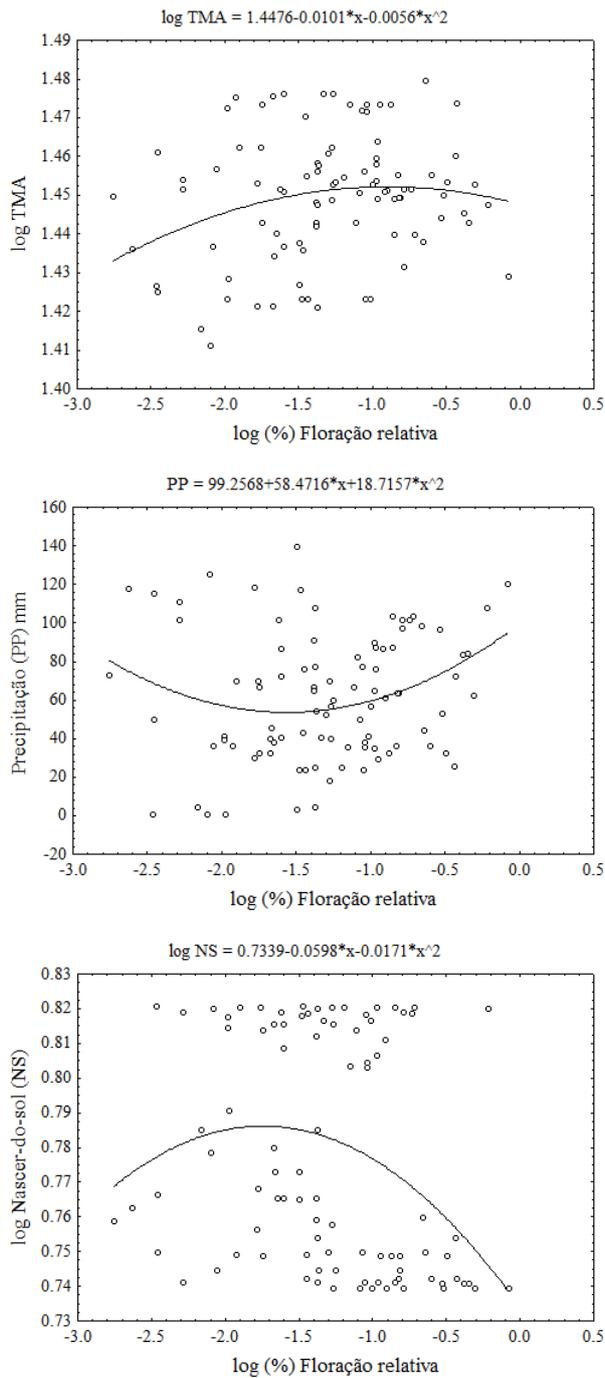


Figura 7. Resultados das regressões polinomiais, mostrando a relação quadrática entre a floração de gramíneas em Cerrado, e a temperatura máxima, precipitação e nascer-do-sol.

Efeito de co-fatores categóricos na relação ‘duração de floração x sinal ambiental’

Os modelos lineares generalizados, com base em análises de variância (*repeated measures*), mostraram pouca influência de variáveis categóricas (morfologia, filogenia, fenologia, espécies) na interação ‘duração de floração x sinais ambientais’. De três co-variáveis dependentes consideradas (nascer e por do sol, amplitude de umidade), apenas a interação com nascer do sol variou em função de fatores categóricos.

Os agrupamentos fenológicos, baseado no início, e início e duração de floração, quando integrados, mostram respostas de período de floração em distintas faixas de nascer do sol. De acordo com o início e duração da floração (IDF), gramíneas não-sazonais têm período de floração distribuído em uma maior faixa de nascer do sol em relação aos outros grupos. Já gramíneas sazonais tardias florescem nas relativas menores faixas de nascer do sol (Figura 8); enquanto sazonais precoces florescem em faixas medianas de nascer do sol. Quanto ao início da reprodução (INR), gramíneas precoces parecem ter períodos de floração mais restritos a intervalos pequenos de nascer do sol. Por outro lado, o período floração em espécies tardias, distribui-se em largo intervalo de nascer do sol.

Tabela 12. Resultados das análises com GLM (ANOVA *repeated measures*) para testar o efeito de características morfológicas, ecológicas, estruturais e específicas, na relação entre a floração das gramíneas e as variáveis climáticas explicativas. Para as análises, a floração e os parâmetros climáticos foram considerados como variáveis dependentes. PS: pôr do sol; NS: nascer do sol; UAM: amplitude de umidade.

Variáveis independentes	Flor + PS		Flor + NS		Flor + UAM		
	gl	F	P	F	P	F	P
Início de reprodução (INR)	2	1.065	0.349	0.054	0.947	0.547	0.581
Início e duração da reprodução (IDR)	4	1.009	0.174	1.348	0.254	0.72	0.579
Morfologia estrutural (MOE)	2	1.631	0.201	4.69	0.012	0.812	0.447
Morfologia do diásporo/ filogenia	2	0.126	0.882	0.458	0.634	0.335	0.716
(MOD)							
Espécies (SPP)	18	1.187	0.278	1.458	0.111	0.72	0.787
INR x IDR	2	1.526	0.223	3.86	0.025	0.269	0.765
MOE x INR	2	0.261	0.771	0.41	0.665	0.192	0.825
MOD x INR	2	0.51	0.602	3.762	0.027	1.538	0.221
IDR x MOE	4	0.864	0.487	0.421	0.794	1.266	0.285
IDR x MOD	4	1.508	0.202	1.152	0.334	1.35	0.254
MOE x MOD	2	0.744	0.478	0.358	0.965	0.098	0.907

A interação INR x MOD (morfologia do diásporo) também influenciou na resposta das gramíneas ao nascer do sol. Esse efeito é notável nas espécies tardias, em que gramíneas aristadas (*Andropogoneae*) têm período de floração concentrado em faixas relativas menores de nascer do sol, quando comparadas às gramíneas tardias não aristadas (*Paniceae*). A variação na resposta de gramíneas aristadas em função da morfologia do diásporo também é perceptível: gramíneas precoces florescem em faixas significativamente maiores de nascer do sol que gramíneas tardias. Por fim, a variável independente MOE foi responsável pela variação na resposta de floração das gramíneas ao nascer do sol. Gramíneas não rizomatosas florescem em faixas significativamente maiores de nascer do sol do que gramíneas rizomatosas.

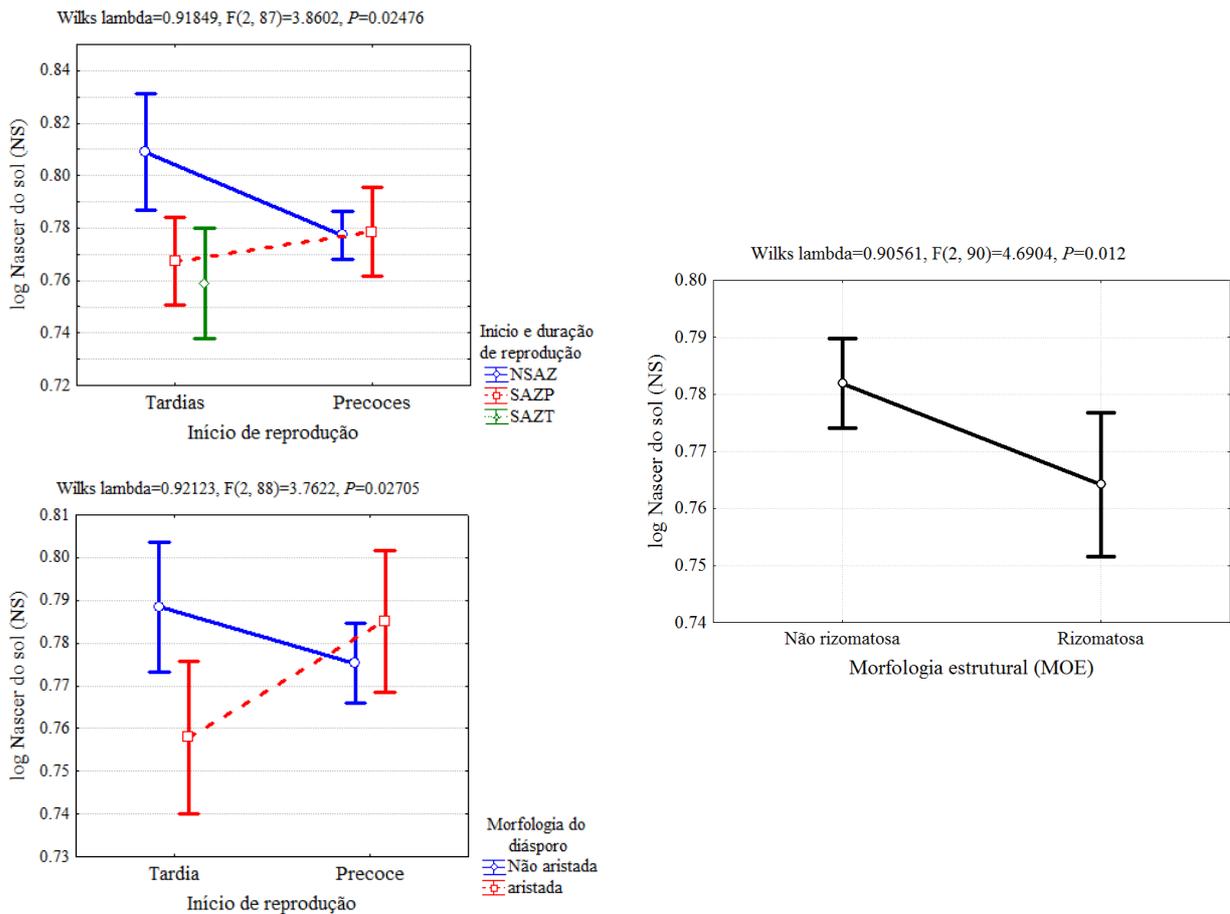


Figura 8. Efeito de co-fatores categóricos na interação entre duração de floração e nascer do sol, com base em análises de variância em modelos lineares generalizados (GLM).

4.5 DISCUSSÃO

A transformação do ápice vegetativo em estruturas reprodutivas pode ser induzida por fatores climáticos e celestiais como, por exemplo, temperatura (Samach & Coupland 2000, Yanovsky & Kay 2003), fotoperíodo (Imaizumi & Kay 2006) e radiação solar (Yeang 2007*ab*). A interação entre dois fatores (*e.g.* temperatura e fotoperíodo, Samach & Coupland 2000, Yanovsky & Kay 2003), também pode induzir a floração (Marques *et al.* 2004). As variáveis precipitação e umidade relativa do ar têm sido propostas como indutoras da floração (Proença & Gibbs 1994, Sekhwela & Yates 2007); porém, é possível que elas estejam mais relacionadas com condição ou limitação ecológica (Seghieri *et al.* 1995), caracterizando-se como um requerimento hídrico fundamental (Prieto *et al.* 2008).

Precipitação e Umidade: sinais indutores de floração ou fatores limitantes?

Apesar do período reprodutivo das gramíneas ocorrer na estação chuvosa, nosso estudo não encontrou nenhuma relação linear entre floração e precipitação para as espécies e comunidade de gramíneas estudadas (Tabelas 8 e 9). A ausência de correlação entre a floração e a precipitação sugere que a sazonalidade hídrica seja uma condição necessária e até um fator limitante (Seghieri *et al.* 1995, Prieto *et al.* 2008), mas não indutor ou sinalizador deste evento, como é exposto por alguns autores (Opler *et al.* 1976, Bowers & Dimmitt 1994, Sekhwela & Yates 2007). Bowers & Dimmitt (1994), por exemplo, sugere que a floração em seis espécies arbóreas no deserto de Sonora no Arizona seja induzida pela precipitação. O mesmo afirma Opler e colaboradores (1976), para a antese em espécies arbóreas e arbustivas de uma floresta tropical na Costa Rica, e Sekhwela & Yates (2007), para a floração em *Acacia luederitzii*, espécie arbórea de savana africana. Entretanto, um mecanismo fisiológico de indução da floração pela precipitação, ou água, é desconhecido; ao contrário do que já foi demonstrado sobre o efeito fisiológico do fotoperíodo e temperatura na floração (Bäurle & Dean 2006, Imaizumi & Kay 2006, Sawa *et al.* 2008); ver abaixo em Temperatura e Fotoperíodo).

A ausência dessa relação entre precipitação e floração, para herbáceas savânicas, também foi verificada por Tannus e colaboradores. (2006). Batalha & Martins (2004) e Munhoz & Felfili (2005), entretanto, encontraram correlação positiva e significativa entre a precipitação e a floração de espécies herbáceas em Cerrados do Brasil Central. A limitação, em herbáceas (Monasterio & Sarmiento 1976, Batalha & Mantovani 2000), e a independência, em arbóreas (Mduma *et al.* 2007), da floração ao período chuvoso, parece relacionada à profundidade do sistema radicular (Wright & van Schaik 1994): gramíneas possuem sistema radicular superficial enquanto árvores possuem sistema radicular profundo (Soriano & Sala 1984, Scholes & Archer 1997, Ogle & Reynolds 2004). Como as espécies arbóreas em Cerrado não estão limitadas pela disponibilidade hídrica, podem produzir flores em qualquer época do ano, inclusive na estação seca (Scholes & Archer 1997, Batalha & Mantovani 2000, Batalha & Martins 2004). Estas diferenças estruturais entre espécies arbóreas e herbáceas (Soriano & Sala 1984, Scholes & Archer 1997) reforçam a idéia de que a disponibilidade hídrica seja apenas uma condição, ou fator limitante à floração (Seghieri *et al.* 1995, Prieto *et al.* 2008), e não sinalizador da floração (Sekhewela & Yates 2007) para o estrato herbáceo.

Em regiões desérticas e áridas, imprevisíveis quanto à precipitação (Giannini *et al.* 2003), estratégias fenológicas oportunistas de espécies herbáceas podem ser favorecidas (Beatley 1974, Soriano & Sala 1984, Armesto *et al.* 1993, Vidiella *et al.* 1999). Soriano & Sala (1984) demonstraram que, em uma estepe árida na Patagônia, gramíneas possuem uma rápida resposta à precipitação, desenvolvendo sua parte vegetativa e reprodutiva imediatamente após irrigação experimental. Por terem evoluído em um ambiente instável em relação à disponibilidade hídrica, é possível que espécies vegetais de desertos não tenham desenvolvido um mecanismo de supressão da floração, uma vez que florescem em qualquer época, assim que atingido um limiar hídrico, independente da periodicidade da precipitação (Beatley 1974, Armesto *et al.* 1993, Vidiella *et al.* 1999). A reprodução oportunista também é comum em animais habitantes de ambientes áridos (Wyndham 1986, Allison *et al.* 1994, Hau *et al.* 2004, Dean *et al.* 2009). Em contrapartida, em florestas tropicais sazonais, onde a precipitação é estacional e relativamente previsível (Singh & Kushwaha 2006), e principalmente, em florestas tropicais úmidas, onde a precipitação é constante (Morellato *et al.* 2000, Brearley *et al.* 2007), uma gama maior de estratégias fenológicas podem evoluir em resposta a uma diversidade de pressões seletivas (que não se limitem à água) (Wright &

van Schaik 1994, van Schaik *et al.* 1993, Wright 1996, Singh & Kushwaha 2006) e, conseqüentemente, mecanismos fisiológicos variados para diversos sinais ambientais (Borchert 1983, Borchert 1994, Wright 1996, Borchert 1998, Borchert & Rivera 2001, Borchert *et al.* 2004, Hamann 2004, Borchert *et al.* 2005*b*, Brearley *et al.* 2007, Calle *et al.* 2009). Curiosamente, mesmo em florestas tropicais úmidas, as fenofases de floração e emergência de folhas podem ser marcadamente sazonais (Morellato *et al.* 2000).

Poucos autores investigaram o caráter funcional (Augspurger 1981, Aide 1992, Sloan *et al.* 2007), ou a história evolutiva (Kochmer & Handel 1986, Wright & Calderon 1995, Smith-ramírez *et al.* 1998), das estratégias fenológicas ou dos mecanismos fisiológico-sensoriais. Estratégias adaptativas e mecanismos fisiológicos podem convergir em comunidades sintópicas vivendo nas mesmas condições climáticas e celestiais; talvez por esta razão grande parte dos estudos investigue a hipótese que explica o controle do tempo por toda uma comunidade de plantas (Heide 1994, Wright & van Schaik 1994, Morellato *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2007). Em uma abordagem comparativa, Hau *et al.* (2001) estudaram duas espécies de pássaros, cada um vivendo sob condições climáticas distintas próximas à linha do Equador: *Geospiza fuliginosa*, em uma região árida de Galápagos com chuva imprevisível, e *Hylophylax naevinoides*, em floresta úmida semi-sazonal. Os autores encontraram que *H. naevinoides* é sensível a pequenas mudanças de fotoperíodo e apresenta regularidade nas alterações hormonais (ver também Sharp 2005); já *G. fuliginosa* parece não ter “preparação fisiológica” e tem suas gônadas estimuladas por eventos pontuais de chuvas (Hau *et al.* 2001). Esses padrões podem ser pareados aos registrados para espécies vegetais. Perfito e colaboradores (2007) monitoraram a reprodução e sua regulação hormonal em populações de *Taeniopygia guttata*, que vivem em regiões distintas da Austrália (um ambiente imprevisível vs. um ambiente sazonal). Os autores demonstraram que, durante a estação reprodutiva, indivíduos do ambiente imprevisível mantêm o aparato hormonal mais ativo; esses indivíduos também não exibem hormônios supressores de reprodução durante esse período (Perfito *et al.* 2007).

Apesar do pouco suporte à hipótese de precipitação elucidada aqui, nós encontramos uma relação quadrática entre a floração e a precipitação para a comunidade de gramíneas. A seção cônica mostra o aumento na intensidade da floração, primariamente em decorrência do decréscimo na precipitação, e secundariamente e fortemente, ao aumento na precipitação acumulada (Figura 7). Inferimos, novamente,

que a floração das gramíneas está parcial, mas solidamente, limitada à seleção por água (McLaren & McDonald 2005). Sendo assim, nossos resultados suportam a hipótese de limitação hídrica (Borchert 1998) como uma condição essencial para a floração das gramíneas. No tempo ecológico presente, a precipitação poderia ser classificada como fator de “ajuste curto” (responsável pelo estopim da floração ‘dormente’) (Petit 2001) ou de “ajuste suplementar”. O mesmo é demonstrado em fenologia animal, por exemplo, para aves (Zann *et al.* 1995, Hau *et al.* 2001). O fotoperíodo tem pesado efeito no desenvolvimento de gônadas de aves e é comumente categorizado como fator de ajuste longo (Pavgi & Chandola 1983, Meijer 1989, Sharp 2005, Dawson 2007, Hau 2001, Hau *et al.* 2008, Dawson 2008). Mas em algumas espécies esse não é o único sinal neuroendócrino estimulante. Oferta e/ou duração na disponibilidade de recursos materiais (*e.g.* alimento) e sociais (parceiros reprodutivos) são utilizados por aves como fatores de ajuste curto (Hau *et al.* 2000, Perfito *et al.* 2007, Hau *et al.* 2008). Por exemplo, *Taeniopygia guttata* em ambiente silvestre parece responder à temperatura para reproduzirem (Zann *et al.* 1995). Um experimento com *T. guttata* cativos submetidos a dois tratamentos com base em variação fotoperiódica, mas mantendo-se rica disponibilidade de alimento, apresentaram respostas fenológicas similares em ambos os tratamentos; concluindo que a oferta de alimento é um fator de ajuste curto para a ave (Perfito *et al.* 2007, Hau *et al.* 2008). Já a oferta de alimento pode ser um fator suplementar para *Hylophylax naevioides* (Hau *et al.* 2008). Essas aves apresentam variação na taxa de desenvolvimento dos testículos em resposta à variação na riqueza da dieta (Hau *et al.* 2000, 2008). Em gramíneas, a precipitação seria um fator de ajuste suplementar, caso aja modelando a intensidade de floração durante o período de ação do fator de ajuste longo (*e.g.* fotoperíodo), em resposta a variabilidade anual em precipitação.

O início da floração da maioria das espécies de gramíneas ocorre na estação chuvosa, período de menor amplitude de umidade (Figura 2, pg. 07). Isto pode explicar a relação negativa entre floração e amplitude de umidade no presente estudo (Tabela 9). Esta relação se torna clara para o grupo das espécies precoces (exceção à *P. olyroides*: Tabela 8), que iniciam a reprodução em novembro ou dezembro (Tabela 3), período com baixa amplitude de umidade (Figura 2). Esta relação sugere que as espécies precoces podem necessitar de maiores níveis de umidade mínima que as demais espécies, uma vez que, com exceção de *P. olyroides*, todas se correlacionaram

positivamente com esta variável. O oposto foi observado para as espécies tardias *P. cyanescens* e *T. spicatus*, que não se correlacionaram significativamente com a amplitude de umidade (Tabela 8). A ausência de correlação significativa com a umidade pode ser explicada, uma vez que a floração se inicia no fim da estação chuvosa, período de decréscimo da umidade mínima (Figura 2).

Mudanças abruptas na umidade, durante a transição seca/chuva, foi proposta por Proença & Gibbs (1994), como principal fator sinalizador da floração em duas espécies arbóreas do Cerrado. Em savanas africanas, também houve relação da floração com a umidade (Sekhwela & Yates 2007). Estudando três espécies arbóreas do gênero *Acacia* em uma savana de Botswana (África), Sekhwela & Yates (2007) encontraram padrões distintos de floração, que foram relacionados a diferentes repostas das espécies a fatores ambientais como, por exemplo, precipitação e umidade relativa do ar. Da mesma forma que a precipitação, a umidade também pode ser uma condição necessária ou uma limitação para a floração (Sekhwela & Yates 2007), entrando na categorização de fator de ajuste curto ou suplementar. Além disso, períodos de precipitação acumulada e umidade relativa são variáveis autocorrelacionadas entre si e com variáveis luminosas (fotoperíodo, nascer e pôr do sol) na área de estudo, o que pode gerar uma relação fortuita, ou casual, com duração da floração (Sparks & Tryjanowski 2010).

Temperatura e Luz

Heggie & Halliday (2005) sugerem uma estreita relação entre temperatura e luz na sinalização da floração. Tendo como modelo *Arabidopsis*, apontam os fatores temperatura e luz como sendo os principais determinantes de indução à floração (Heggie & Halliday 2005). O alto número de correlações entre duração de floração e as variáveis temperatura mínima, radiação e fotoperíodo (incluindo nascer e pôr do sol) para as populações aqui estudadas (Tabela 8), sugerem que esses fatores possam agir em conjunto na indução de floração em grande parte dessas populações de gramíneas (Heide 1994). Apesar desta relação, a floração destas espécies em momentos diferentes (Tabela 3) sugere que elas respondem a diferentes faixas ou variações destes fatores, o que induz respostas específicas. Por outro lado, essas variáveis são temporalmente autocorrelacionadas, o que limita inferências desta ordem, e possibilitando a ação de fatores espécie-específicos. O tamanho amostral também limita as conclusões para as

populações estudadas (Morellato *et al.* 2010a). Futuros estudos espécie-focal poderão manipular essas variáveis a fim de identificar se os indivíduos respondem a diferentes sinais ambientais ou diferentes faixas ou variações de um mesmo sinal (Bertero 2001, Sloan *et al.* 2007).

A floração de plantas em regiões temperadas sofre forte influência da temperatura (Samach & Coupland 2000, Borchert *et al.* 2005a). Plantas desses ambientes florescem após um período de exposição ao frio (Heide 1994, Samach & Coupland 2000, Yanovsky & Kay 2003, Bäurle & Dean 2006). Este fenômeno é conhecido como vernalização e ocorre em maiores latitudes, onde a estação fria é mais pronunciada (Minorsky 2002, Sung & Amasino 2004). Estudos têm sido realizados na tentativa de esclarecer o mecanismo fisiológico da ação da temperatura na floração (Bäurle & Dean 2006). Tendo como modelo *Arabidopsis*, Bäurle & Dean (2006) encontraram que um período de frio, semanas ou meses, seria o suficiente para reprimir a ação do gene FLC (Flowering locus C), principal supressor da floração. Após o frio, com o início da estação de crescimento e sob temperaturas mais elevadas, o gene FLC continua suprimido durante um período, permitindo com que ocorra a floração (Bäurle & Dean 2006). Heide (1994) estudando a floração de gramíneas da subfamília *Festucioideae*, em regiões temperadas, encontraram dois grupos distintos de espécies com base na resposta aos estímulos fotoperíodo e temperatura. No primeiro grupo, a floração ocorreu após os dias longos no ano, enquanto o segundo grupo apenas apresentou o evento após passar por vernalização, nos dias curtos, seguida de períodos de não vernalização nos dias longos (Heide 1994).

Em um ambiente de Cerrado, onde as baixas temperaturas no inverno são bem menos pronunciadas, a evolução de um sistema fisiológico para o reconhecimento desse fator pelas plantas parece ser menos provável. No presente estudo, a temperatura teve pouca relação com a floração, tanto no nível de população como comunidade. Todavia, uma relação quadrática foi registrada, indicando uma evidência sutil de concentração de floração nos períodos mais quentes do ano (mas não configurando uma resposta fisiológica direta). Estudos de longo prazo (Brearley *et al.* 2007) podem ser mais efetivos para identificar respostas à temperatura por gramíneas de Cerrado. O aumento gradual da temperatura, originado do aquecimento global, já foi demonstrado como capaz de deslocar eventos fenológicos, como a data de postura do pássaro *Tachycineta bicolor* (Dunn & Winkler 1999) e a migração e reprodução no pássaro *Ficedula*

hypoleuca (Both *et al.* 2005). Em uma pradaria da América do Norte, simulações experimentais demonstram que o aumento da temperatura pode antecipar ou atrasar a floração para espécies de plantas arbustivas e herbáceas (Sherry *et al.* 2007). Não descartamos a hipótese de que a temperatura possa agir como um fator de ajuste curto influente na fenologia de gramíneas em Cerrado.

Sinais celestiais: fotoperíodo ou radiação?

Nosso principal resultado direto foi o efeito do pôr do sol e, secundariamente, do nascer do sol na floração da comunidade de gramíneas (Tabela 9). Consideramos que esse resultado corrobora a hipótese de fotoperíodo como principal sinal indutor de floração nessas gramíneas (Tabela 9). O fotoperíodo é um dos mais fortes fatores na mediação da transição temporal entre investimento vegetativo e reprodutivo (Boss *et al.* 2004, Imaizumi & Kay 2006, Lüttge & Hertel 2009). Essa regulação do período de transição pode ter um impacto direto no sucesso reprodutivo da planta (Imaizumi & Kay 2006), pois tem influência na polinização cruzada, desenvolvimento dos frutos, produção e dispersão de sementes em condições sazonais ótimas (Franklin & Whitelam 2003, Mduma *et al.* 2007). Em estudo pioneiro, Monasterio & Sarmiento (1976), ao verificarem que o pico de floração das gramíneas em savanas da Venezuela ocorre após os dias mais longos, inferiram, anedoticamente, que o fotoperíodo seria um provável sinal ambiental indutor deste comportamento. Mais tarde, e em Cerrado, Mantovani & Martins (1988) encontraram correlação positiva fotoperíodo x floração para o estrato herbáceo-arbustivo. A relação do fotoperíodo com a floração também foi demonstrada para espécies arbóreas em savanas africanas (Sekhwela & Yates 2007) e árvores de florestas tropicais no neotrópico (Talora & Morellato 2000, Rivera & Borchert 2001).

A relação negativa, entre floração e nascer do sol, e positiva, entre floração e pôr do sol (Tabela 9), indicam uma tendência de florescimento das gramíneas durante o período de maior fotoperíodo do ano (Figura 2). Assim como em outros estudos fenológicos com gramíneas em Cerrado (Munhoz & Felfili 2005, Tannus *et al.* 2006). Em contrapartida, Borchert e colaboradores (2005) defendem a ação direta do nascer e pôr do sol na floração, através de um mecanismo de controle do tempo pela planta, baseado no deslocamento da hora de nascer e pôr do sol. A hipótese do nascer e pôr do sol foi proposta para florestas úmidas da região equatorial, geralmente na ausência de

variação fotoperiódica significativa (Borchert *et al.* 2005b). O deslocamento cumulativo de cinco a sete minutos por 20 dias na hora do nascer e pôr do sol seria o suficiente para explicar o padrão sincrônico bimodal de floração nessa região (Borchert *et al.* 2005b). No entanto, um mecanismo fisiológico sensível apenas ao deslocamento do nascer e pôr do sol implicaria na existência de uma memória interna na planta, capaz de fazer a conexão do passado com o presente e, sendo assim, este deslocamento faria sentido se comparado a um cronômetro externo de referência. Tal mecanismo ainda não é conhecido para plantas e improvável de existir (Yeang 2007ab).

Alternativamente, a floração bimodal sincrônica em espécies equatoriais, como *Hevea brasiliensis* (seringueira), seria induzida pela variação bimodal da intensidade de radiação solar (Yeang 2007ab). Recentemente, Calle e colaboradores (2009) reforçaram a hipótese da radiação solar, demonstrando que o sincronismo de floração, em espécies dos gêneros *Montanoa* e *Simsia* (Asteraceae), decorre de variações na radiação solar ao longo de um gradiente latitudinal entre o Equador e o México (3 a 28° N). Entretanto, variações ínfimas de fotoperíodo podem influenciar a fenologia reprodutiva em ambientes tropicais próximos à linha equatorial (Dawson 2007 para aves). O pássaro *Sturnus vulgaris* (52°N), habitante de zonas temperadas, revela ação endógena do relógio circanual para explicar o padrão cíclico regular da reprodução e muda de penas, em ambiente simulado sem variação fotoperiódica (Dawson 2007). Dawson (2007) também simulou as condições (horas dia:noite): (a) 11,5:12,5 e (b) 12,5:11,5 e uma (c) mista (9°N), simulando inverno (11,5:12,5) e verão (12,5:11,5). Os pássaros se comportaram distintamente entre os tratamentos, mostrando que pequenas mudanças no fotoperíodo são suficientes para arrastar o relógio biológico. Eles também sincronizaram a reprodução no tratamento misto de acordo com o predito para uma latitude de 9° (Dawson 2007). A dependência entre a floração das gramíneas e as variáveis nascer do sol (Tabela 11, Figura 5) e pôr do sol (Tabela 10, Figura 6), encontradas com as análises de regressão, novamente suportam, indiretamente, a ação do fotoperíodo na indução desta fenofase (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Rivera & Borchert 2001, Rivera *et al.* 2002, Marques *et al.* 2004, Sloan *et al.* 2007). Na região do presente estudo, em uma latitude de 15° S, há uma ampla variação fotoperiódica (Figura 2, pg. 7) com relação ao ambiente equatorial, chegando a uma diferença de quase duas horas entre os dias mais curtos e os mais longos do ano (Figura 2). Mesmo em florestas tropicais úmidas, Morellato e colaboradores (2000)

demonstraram que a floração é fortemente sazonal e se correlaciona positivamente com o fotoperíodo ($R_s = 0,92$). Em um ambiente sazonal, sujeito a oscilações climáticas entre os anos, uma variável constante entre os anos, como o fotoperíodo, se torna um sinal seguro para guiar a floração das plantas (Rivera *et al.* 2002, Sloan *et al.* 2007).

A radiação foi correlacionada com a floração de grande parte das gramíneas estudadas (Tabela 8). No entanto não foi possível testar com precisão a natureza desta relação. Além disso, a radiação absoluta é autocorrelacionável aos outros sinais ambientais. O suporte fisiológico à hipótese de radiação não foi esclarecido (Renner 2007, Lüttge & Hertel 2009). Os autores especulam como ocorre esta sinalização e se ela está ligada ao relógio circadiano, em uma via desconhecida, ou se é totalmente independente do relógio circadiano (Renner 2007, Lüttge & Hertel 2009).

Efeito de características fenotípicas na relação entre a floração das gramíneas e os sinais ambientais

Testamos a influência de padrões fenológicos (início, início + duração da floração), características estruturais (presença, ausência de rizomas), filogenéticas (*Andropogoneae*, *Paniceae*), além variedade interespecífica, na resposta das gramíneas aos principais sinais ambientais lineares (nascer do sol, pôr do sol e amplitude de umidade). Não encontramos variação na resposta das gramíneas, a nenhum sinal ambiental, em função da variedade interespecífica. Isso sugere que, apesar da diversidade de estratégias fenológicas (Tabela 3, cap. I, pg. 16), os mecanismos sensoriais de grande parte das espécies podem basear-se no fotoperíodo (Monasterio & Sarmiento 1976, Heide 1994). Também não foi encontrado efeito de nenhuma dessas variáveis isoladas na resposta (duração de floração) aos sinais ambientais acima mencionados (com exceção de morfologia estrutural). Gramíneas não-rizomatosas floresceram em uma faixa de nascer do sol maior que gramíneas rizomatosas. Isso corresponde a um período de menor comprimento do dia durante a floração de gramíneas não-rizomatosas. Essa diferença não pode ser explicada em relação às possíveis vantagens diretas do comprimento do dia na história de vida dessas plantas (Wright & van Schaik 1994, Zimmerman *et al.* 2007), mas pode derivar de distintas estratégias de história de vida relacionadas à ocorrência de rizomas (ver Dong & Pierdominici 1995). No entanto, há evidência de que a biomassa alocada em rizomas

pode ser baixa sobre níveis reduzidos de oferta de luz (Dong & de Kroon 1994, Dong & Pierdominici 1995). Gramíneas comumente utilizam rizomas para armazenamento de carboidratos e meristema (Allessio & Tieszen 1975, Dong & de Kroon 1994, Dong & Pierdominici 1995). Essa estrutura interfere diretamente no *trade-off* entre reprodução clonal e sexual em gramíneas (Cheplick 1995). Cheplick (1995) demonstrou, para *Amphibromus scabrivalvis*, a existência de um *trade-off* dependente-de-idade entre o investimento em reserva energética (e.g. rizomas) e a reprodução clonal; porém a reprodução sexual e o investimento em reserva podem não ser componentes mutuamente exclusivos da história de vida. Em adição, o status reprodutivo (fecundidade) de *Trillium grandiflorum* (Liliaceae) é positivamente relacionado à área foliar e o volume dos rizomas (Hanzama & Kalisz 1993).

A resposta (duração da floração) ao nascer do sol nas espécies tardias também variou em função da interação início de floração x filogenia (tribos *Andropogoneae* vs. *Panicaceae*; Tabela 12, Figura 7). Para as espécies tardias, esta variação entre as duas tribos, pode sugerir uma limitação filogenética na resposta fisiológica ao gradiente de nascer do sol. Espécies de *Andropogoneae* tardias parecem responder a menores faixas de nascer do sol que *Panicaceae*. Conseqüentemente, gramíneas *Andropogoneae* podem florescer durante maior comprimento do dia do que *Panicaceae*. Já no grupo das espécies precoces, não houve variação em função das tribos. Nesse sentido, é possível que as estratégias, “precoce” e “tardia”, tenham evoluído por convergência adaptativa, uma vez que em ambas as estratégias existem espécies das duas tribos (Tabela 7). A hipótese de limitação filogenética do comportamento fenológico foi corroborada para ambientes temperados (Kochmer & Handel 1986, Smith-ramírez *et al.* 1998) e para florestas tropicais no Panamá (Wright & Calderon 1995). A influência da filogenia no comportamento reprodutivo foi encontrada a nível família (Kochmer & Handel 1986, Vidiella *et al.* 1999) e família e gêneros (Wright & Calderon 1995). Johnson (1992), estudando um ecossistema mediterrâneo no sul da África, encontrou restrição filogenética no tempo e duração da floração para monocotiledôneas e dicotiledôneas. Contradizendo o pressuposto da hipótese de limitação filogenética, que afirma que espécies relacionadas tem o período de floração próximos (Frankie *et al.* 1974, Opler 1980, Bullock & Solís-Magallanes 1990), 302 espécies de uma floresta tropical úmida tiveram a característica frequência de floração, mas não o tempo do evento, influenciada pela filogenia em nível de família (Bawa *et al.* 2003). Nosso resultado sugere que, assim

como o encontrado por Bawa *et al.* (2003), outras características como, diferentes respostas das tribos ao nascer do sol (Tabela 12; figura 7), podem estar limitadas filogeneticamente e não apenas o tempo de floração.

4.6 CONCLUSÕES

Apesar do período reprodutivo das gramíneas ocorrer na estação chuvosa, nosso estudo não encontrou nenhuma relação linear entre floração e precipitação para as espécies e comunidade de gramíneas estudadas. Inferimos, portanto, que a floração das gramíneas não é induzida, mas está parcial e solidamente limitada à seleção por água;

O alto número de correlações entre duração de floração e as variáveis temperatura mínima, radiação e fotoperíodo (incluindo nascer e pôr do sol) para as populações aqui estudadas, sugerem que esses fatores possam agir em conjunto na indução de floração em grande parte dessas populações de gramíneas;

Nosso principal resultado direto foi o efeito do pôr do sol e, secundariamente, do nascer do sol na floração da comunidade de gramíneas. Consideramos que esse resultado corrobora a hipótese de fotoperíodo como principal sinal indutor de floração nessas gramíneas;

A precipitação pode ser classificada como fator de “ajuste curto”, caso aja modelando a intensidade de floração durante o período de ação do fator de ajuste longo (*e.g.* fotoperíodo), em resposta a variabilidade anual em precipitação;

Gramíneas não-rizomatosas floresceram em uma faixa de nascer do sol maior que gramíneas rizomatosas. Isso corresponde a um período de menor comprimento do dia durante a floração de gramíneas não-rizomatosas;

A resposta (duração da floração) ao nascer do sol nas espécies tardias varia em função da interação início de floração x filogenia (tribos *Andropogoneae* vs. *Paniceae*). Conseqüentemente, gramíneas *Andropogoneae* podem florescer durante maior comprimento do dia do que *Paniceae*. É possível inferir, a partir destes resultados, que outras características como diferentes respostas das tribos ao nascer do sol (e não apenas o tempo de floração) podem estar limitadas filogeneticamente.

5. Capítulo III

Fenologia da germinação e emergência de plântulas de gramíneas de um campo sujo

5.1 RESUMO

A reprodução em espécies herbáceas de savanas comumente restringe-se ao período chuvoso. Entretanto, a produção e dispersão de propágulos podem ocorrer na transição entre o período chuvoso e o seco. A dormência, em ambientes sazonais, tem sido vista como uma estratégia da planta de evitar a germinação em épocas desfavoráveis ao desenvolvimento das plântulas. Neste sentido, o objetivo deste capítulo foi verificar a germinabilidade e a ocorrência de dormência em oito espécies de gramíneas e descrever a fenologia, incluindo concentração, da emergência de plântulas de gramíneas em um campo sujo. Diásporos de oito espécies (*Andropogon selloanus*, *Axonopus barbigerus*, *A. pressus*, *Echinolaena inflexa*, *Panicum cyanescens*, *P. olyroides*, *Paspalum carinatum* e *P. gardnerianum*) foram coletados em um campo sujo localizado em Brasília/DF, e armazenados *ex situ*, em laboratório, em sacos de papel. Os testes de germinação foram realizados com diferentes períodos de armazenamento: sem armazenamento; armazenamento de cinco; oito e onze meses. Para a verificação da sazonalidade na emergência de plântulas da comunidade de gramíneas, foram demarcadas 40 parcelas de 20x20 cm. As plântulas foram coletadas, durante as estações chuvosa e seca, identificadas e quantificadas. As espécies *Panicum olyroides* e *Paspalum carinatum*, mesmo após onze meses de armazenamento, não germinaram. As espécies *Axonopus pellitus*, *A. pressus* e *P. cyanescens* apresentaram baixa germinabilidade em todos os tratamentos e não sofreram influência do armazenamento. A germinabilidade variou em função do armazenamento para as espécies *A. selloanus*, *P. gardnerianum* e *E. inflexa*. *Andropogon selloanus* respondeu negativamente, e *P. gardnerianum* e *Echinolaena inflexa*, positivamente, ao tempo de armazenamento. A emergência de plântulas concentrou-se nos meses de outubro e novembro, início do período chuvoso. A partir destes resultados, pode-se inferir que as sementes de *P. gardnerianum* e *E. inflexa* possuem dormência e que esta pode ser superada com o armazenamento. O oposto se observa para *A. selloanus*, que não possui dormência. Consideramos que a emergência de plântulas de gramíneas no início da estação chuvosa somada aos padrões de dormência encontrados em *E. inflexa* e *P. gardnerianum* corroboram a hipótese de sazonalidade hídrica para emergência de plântulas nessas espécies.

5.2 INTRODUÇÃO

Herbáceas: dispersão e estabelecimento em ambientes sazonais

O início da reprodução das gramíneas em regiões savânicas tropicais concentra-se no período chuvoso, mas a frutificação e dispersão de propágulos podem ocorrer durante o período seco (Monasterio & Sarmiento 1976, Almeida 1995, Sarmiento 1996, Munhoz & Felfili 2005, Munhoz & Felfili 2007). Durante este espaço de tempo, as espécies produzem e dispersam seus propágulos que, de acordo com a estratégia individual, podem ou não germinar na mesma estação (Silva & Ataroff 1985). A incapacidade temporária de germinação, mesmo sob condições ambientais favoráveis, pode ser um indicativo da presença de dormência nessas sementes (Cardoso 2004).

A dormência em sementes frequentemente é interpretada como uma estratégia que visa a germinação em épocas favoráveis à sobrevivência e estabelecimento das plântulas (Garwood 1983, Angevine & Chabot *apud* Veenendaal *et al.* 1996b, Veenendaal & Ernst 1991, Scott *et al.* 2010). Nas regiões tropicais e subtropicais, com declínio da precipitação e ascensão da temperatura, há um aumento na ocorrência de espécies com sementes dormentes (Baskin & Baskin 1998). Em savanas, por exemplo, a maior parte das sementes de espécies herbáceas é dormente, sendo que um grande número dessas (71 espécies) pertence à família Poaceae (Baskin & Baskin 1998). Segundo Mott (1978), a maioria das espécies do estrato gramíneo de savanas, que dispersam os propágulos no fim da estação chuvosa, possuem dormência.

Silva & Ataroff (1985), ao estudarem a fenologia reprodutiva (produção de frutos à germinação de sementes) em seis espécies de gramíneas em savanas da Venezuela, encontraram duas estratégias distintas de reprodução: as sementes de três espécies (*Sporobolus cubensis*, *Leptocoryphium lanatum* e *Elyonurus adustus*) não apresentaram dormência, germinando na mesma estação, logo após serem dispersas; em contrapartida, as sementes das outras espécies (*Andropogon semiberbis*, *Trachypogon plumosus* e *Axonopus canescens*) tinham dormência, germinando apenas na próxima estação úmida. Estudos apontam diferenças nos níveis de dormência de sementes em gramíneas e outras plantas herbáceas de savanas (McIvor & Howden 2000, Villiers *et al.* 2002, Scott *et al.* 2010). A dormência em sementes exerce uma função determinante

na dinâmica de reprodução em comunidades, principalmente na composição do banco de sementes (Villiers *et al.* 2002, Gasque & García-Fayos 2003). A composição variada do banco de sementes, provenientes de plantas com diferentes histórias de vida, resulta em diversificadas estratégias presentes nestes ambientes, conferindo maior resiliência à seca e a outros distúrbios, como o fogo (Scott *et al.* 2010).

Armazenamento e pós-maturação de sementes

O sucesso reprodutivo pode depender diretamente da qualidade e viabilidade das sementes. Parâmetros como a germinabilidade e a presença/ ausência de dormência são úteis para aferir qualidade das sementes (Piña-Rodrigues *et al.* 2004). Estudos têm demonstrado que as sementes de várias espécies de gramíneas possuem dormência, e que a mesma pode ser reduzida com o avanço no tempo de armazenamento, em um processo conhecido como pós-maturação (Veenendaal & Ernst 1991, Carmona *et al.* 1998, Marone *et al.* 2000). Essas gramíneas podem compor um banco de sementes de curta duração, durante um período de pós-maturação. Com o início das chuvas iniciam o processo germinativo (Villiers *et al.* 2002).

Teoricamente, a dormência contribui para a aptidão direta da planta quando interpretada como uma estratégia para o estabelecimento das plântulas. Nesse sentido, a dormência é uma espera de condições favoráveis para a germinação e estabelecimento das plântulas (Garwood 1983). O intervalo de tempo entre a dispersão de propágulos e o final da estação chuvosa pode ser limitado para o estabelecimento de plântulas de gramíneas em savanas (Keya 1997); isto poderia explicar em parte a evolução da dormência nessas circunstâncias. Levando em consideração que a dispersão de sementes em gramíneas ocorre principalmente no fim do período chuvoso e início do período seco (Almeida 1995, Martins 1996, Carmona *et al.* 1998), a dormência propicia que as sementes consigam passar pelo período desfavorável e germinem apenas na época das chuvas (Garwood 1983, Rathcke & Lacey 1985). Diante disto, esperamos que o armazenamento em laboratório influencie positivamente na germinação. Sugere-se a hipótese de que a dormência em cariopses de gramíneas responde à sazonalidade climática e é uma estratégia para o estabelecimento de plântulas em épocas favoráveis quanto à precipitação.

OBJETIVOS

- Verificar a germinabilidade e a ocorrência de dormência em oito espécies de gramíneas;
- Testar o efeito do armazenamento nos parâmetros germinativos: germinabilidade, tempo médio de germinação e velocidade média da germinação;
- Descrever a fenologia, incluindo concentração, da emergência de plântulas de gramíneas em um campo sujo.

5.3 METODOLOGIA

Coleta e armazenamento

Diásporos de oito espécies de gramíneas (*Andropogon selloanus*, *Axonopus barbigerus*, *Axonopus pressus*, *Echinolaena inflexa*, *Panicum cyanescens*, *Panicum olyroides*, *Paspalum carinatum* e *Paspalum gardnerianum*) foram coletados, entre os meses de fevereiro e abril de 2009 (ver período de dispersão em capítulo I). A coleta foi feita de diferentes indivíduos em um campo sujo localizado em Brasília - Distrito Federal (ver Área de Estudo, em Metodologia Geral, pg. 3). No período entre a coleta e os experimentos de germinação, os diásporos foram armazenados ex situ, em laboratório e em sacos de papel a temperatura e umidade ambientes (ver climatograma, Figura 2 na pg. 7).

Triagem e desinfecção

Com o término do armazenamento (ver tratamentos, em testes de germinação, pg. 63), os propágulos foram pressionados com pinça, a fim de verificar quais continham cariopses. Para as espécies *A. selloanus* e *P. carinatum*, os testes foram realizados com a cariopse, sem demais estruturas, pois não era possível perceber a cariopse sem retirá-las e, para o restante, foi utilizado o antécio (palea e lema, contendo

a cariopse). Para desinfecção, antes do início de cada experimento, as cariopses foram submersas em hipoclorito (10%) por 5 minutos e, em seguida, lavadas três vezes em água destilada.

Testes de germinação

Os testes de germinação foram realizados no Laboratório de Citogenética da Embrapa Recursos Genéticos (Cenargen). O delineamento dos experimentos foi inteiramente casualizado (DIC), em câmara de germinação B.O.D à temperatura constante de 24°C e fotoperíodo de 12 horas. Para cada espécie estudada, foram feitas quatro réplicas de 25 cariopses cada ($n = 100$), em placas de petri, utilizando uma folha de papel filtro como substrato. O critério de germinação adotado foi a protrusão de uma das partes do embrião de dentro dos envoltórios, seguida por um sinal de crescimento, como a curvatura gravitrópica da raiz (Borghetti & Ferreira 2004). Os tratamentos foram feitos na seqüência: sem armazenamento (T_1); armazenamento de cinco (T_2); oito (T_3) e onze meses (T_4).

Coleta de plântulas

Para a verificação da sazonalidade na emergência de plântulas da comunidade de gramíneas, foram demarcadas 40 parcelas de 20x20 cm. Vinte parcelas foram posicionadas aleatoriamente no campo sujo estudado, e as outras vinte, próximas aos indivíduos marcados para o acompanhamento fenológico. Foram coletadas, identificadas (a identificação das espécies é possível por meio da cariopse que permanece aderida à plântula) e quantificadas, quinzenal (durante a estação chuvosa) e mensalmente (durante a estação seca), as plântulas de espécies de gramíneas presentes na área de estudo. Durante o período de estudo foram coletados diásporos de espécies de gramíneas presentes na área de estudo, que serviram como coleção de referência para a identificação das plântulas por comparação. Foram feitas também consultas a trabalhos taxonômicos que continham as espécies listadas na tabela 2 (Metodologia Geral, pg. 6).

Análises

Testou-se o efeito do armazenamento na germinação das gramíneas. As características de germinação consideradas foram 'germinabilidade', 'velocidade de

germinação’ e ‘tempo médio de germinação’. A germinabilidade foi nula em pelo menos uma réplica em cada tratamento. Por isso, optou-se pelo teste não paramétrico Kruskal-Wallis para comparar os tratamentos de armazenamento. Nas relações significativas, adotou-se o método de Dunn para localização das diferenças de variâncias entre os postos (Zar 1999, Santana & Ranal 2004).

5.4 RESULTADOS

Germinação

Das oito espécies estudadas, seis germinaram. *Panicum olyroides* e *Paspalum carinatum*, mesmo após onze meses de armazenamento, não germinaram. Os percentuais de germinabilidade foram baixos para todas as espécies, variando de 0 a 43%. As espécies *Axonopus pellitus*, *A. pressus* e *P. cyanescens* apresentaram baixa germinabilidade em todos os tratamentos e não sofreram influência do armazenamento (Tabela 13). Por outro lado, a germinabilidade variou em função do armazenamento para as espécies *A. selloanus*, *P. gardnerianum* e *E. inflexa*. A germinabilidade em *Andropogon selloanus* variou negativamente com o tempo de armazenamento, sendo que no último tratamento (11 meses) muitas cariopses se desmancharam. *Paspalum gardnerianum*, gradativamente, e *E. inflexa*, abruptamente, exibiram germinabilidade positiva ao aumento no período de armazenamento (Tabela 13).

O tempo médio de germinação foi influenciado pelo armazenamento apenas em *P. gardnerianum* (Tabela 14). A variação se deu entre os dois primeiros tratamentos (0 e 3 meses), com um aumento no tempo médio de germinação (0 para 11,5 dias). Apesar da relação não significativa, tendências de variação, negativa (*A. pressus*) e positiva (*P. cyanescens*), do tempo médio de germinação em relação ao tempo de armazenamento, são perceptíveis (Tabela 14).

A velocidade de germinação também foi pouco afetada pelos tratamentos de armazenamento (Tabela 14), mostrando variação apenas em *E. inflexa* (0 e 11; 3 e 11 meses) e, novamente, *P. gardnerianum* (0 e 8 meses). Ambas as espécies, em geral, exibiram variação positiva ao aumento no período de armazenamento (Tabela 14).

Tabela 13. Parâmetros de germinação de seis espécies de gramíneas campestres de Cerrado em diferentes períodos de armazenamento: 0 (T1); 5 (T2); 8 (T3) e 11 meses (T4). São mostradas médias \pm DP ($n = 4$).

	T1 0 meses	T2 3 meses	T3 5 meses	T4 11 meses
Germinabilidade %				
<i>Andropogon selloanus</i>	32.0 \pm 14.97	36.0 \pm 32.33	12.0 \pm 8.64	2.0 \pm 0.57
<i>Axonopus pellitus</i>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	6.0 \pm 4.0
<i>Axonopus pressus</i>	-----	2.0 \pm 2.3	1.0 \pm 2.0	0.0 \pm 0.0
<i>Echinolaena inflexa</i>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	2.0 \pm 2.3	43.0 \pm 11.48
<i>Panicum cyanescens</i>	-----	1.0 \pm 2.0	1.0 \pm 2.0	5.0 \pm 5.03
<i>Paspalum gardnerianum</i>	0.0 \pm 0.0	19.0 \pm 10.0	33.0 \pm 11.94	35.0 \pm 13.21
Velocidade de germinação (horas⁻¹)				
<i>Andropogon selloanus</i>	3.95 \pm 1.12	4.30 \pm 1.19	5.41 \pm 1.10	1.99 \pm 2.50
<i>Axonopus pellitus</i>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.57 \pm 1.10
<i>Axonopus pressus</i>	-----	2.23 \pm 2.84	0.74 \pm 1.48	0.0 \pm 0.0
<i>Echinolaena inflexa</i>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.43 \pm 1.66	5.71 \pm 0.83
<i>Panicum cyanescens</i>	-----	0.35 \pm 0.71	0.34 \pm 0.69	1.91 \pm 1.31
<i>Paspalum gardnerianum</i>	0.0 \pm 0.0	3.80 \pm 0.98	5.28 \pm 1.37	4.56 \pm 0.42
Tempo médio de germinação (dias)				
<i>Andropogon selloanus</i>	11.5 \pm 4.55	10.18 \pm 2.60	7.91 \pm 1.48	5.75 \pm 7.22
<i>Axonopus pellitus</i>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	15.25 \pm 10.71
<i>Axonopus pressus</i>	-----	5.25 \pm 6.70	3.5 \pm 7	0.0 \pm 0.0
<i>Echinolaena inflexa</i>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	7.25 \pm 8.38	7.38 \pm 0.95
<i>Panicum cyanescens</i>	-----	7.25 \pm 14.5	7.5 \pm 15	12.41 \pm 8.5
<i>Paspalum gardnerianum</i>	0.0 \pm 0.0	11.60 \pm 3.47	8.42 \pm 2.85	9.17 \pm 0.88

Tabela 14. Efeito do armazenamento (T1 a T4) na germinabilidade de seis espécies de gramíneas campestres de Cerrado.

	Kruskal-Wallis							
	<i>H</i>		<i>Z</i> (Dunn)					
	T1xT2xT3xT4	T2xT3xT4	T1xT2	T1xT3	T1xT4	T2xT3	T2xT4	T3xT4
Germinabilidade (%)								
<i>Andropogon selloanus</i>	10,14*	-	0,15	1,37	2,78*	1,23	2,64*	1,41
<i>Axonopus pellitus</i>	4,79	-	-	-	-	-	-	-
<i>Axonopus pressus</i>	-	2,00	-	-	-	-	-	-
<i>Echinolaena inflexa</i>	9,56*	-	0	0,89	2,67*	0,89	2,67*	1,78
<i>Panicum cyanescens</i>	-	2,42	-	-	-	-	-	-
<i>Paspalum gardnerianum</i>	10,57*	-	1,56	2,75*	2,82*	1,19	1,26	0,07
Tempo médio								
<i>Andropogon selloanus</i>	3,80	-	-	-	-	-	-	-
<i>Axonopus pellitus</i>	4,76	-	-	-	-	-	-	-
<i>Axonopus pressus</i>	-	1,28	-	-	-	-	-	-
<i>Echinolaena inflexa</i>	6,71	-	-	-	-	-	-	-
<i>Panicum cyanescens</i>	-	0,73	-	-	-	-	-	-
<i>Paspalum gardnerianum</i>	10,48*	-	3,12*	1,71	2,3	1,41	0,82	0,59
Velocidade								
<i>Andropogon selloanus</i>	5,20	-	-	-	-	-	-	-
<i>Axonopus pellitus</i>	4,76	-	-	-	-	-	-	-
<i>Axonopus pressus</i>	-	1,51	-	-	-	-	-	-
<i>Echinolaena inflexa</i>	9,53*	-	0,00	0,89	2,67*	0,89	2,67*	1,78
<i>Panicum cyanescens</i>	-	3,5	-	-	-	-	-	-
<i>Paspalum gardnerianum</i>	10,48*	-	1,63	3,04*	2,45	1,41	0,82	0,59

*P<0.05.**P<0.01***P<0.001****P<0.0001. T1 = 0 meses; T2 = 5 meses; T3 = 8; T4 = 11.

Emergência de plântulas

Foram coletadas 206 plântulas pertencentes a onze espécies de gramíneas entre outubro de 2009 e julho de 2010, sendo dez espécies nativas (*Aristida riparia*, *A. setifolia*, *Axonopus pressus*, *Echinolaena inflexa*, *Eragrostis sp.*, *Gimnopogon foliosus*, *Panicum cyanescens*, *Paspalum gardnerianum*, *P. multicaule* e *Trachypogon spicatus*) e uma invasora (*Andropogon gayanus*). A maior emergência de plântulas ocorreu de maneira sincrônica nos meses de outubro e novembro (Figura 10), início do período chuvoso (Figura 2, em Metodologia Geral, pg. 7). A partir de dezembro as plântulas continuaram emergindo, mas em baixas taxas constantes (Figura 10). Todas as plântulas que foram identificadas, a exceção de *Eragrostis sp.*, possuíam cariopse e as brácteas lema e palea. Algumas plântulas, que não tinham cariopse aderida, não foram identificadas, nem quantificadas por este estudo.

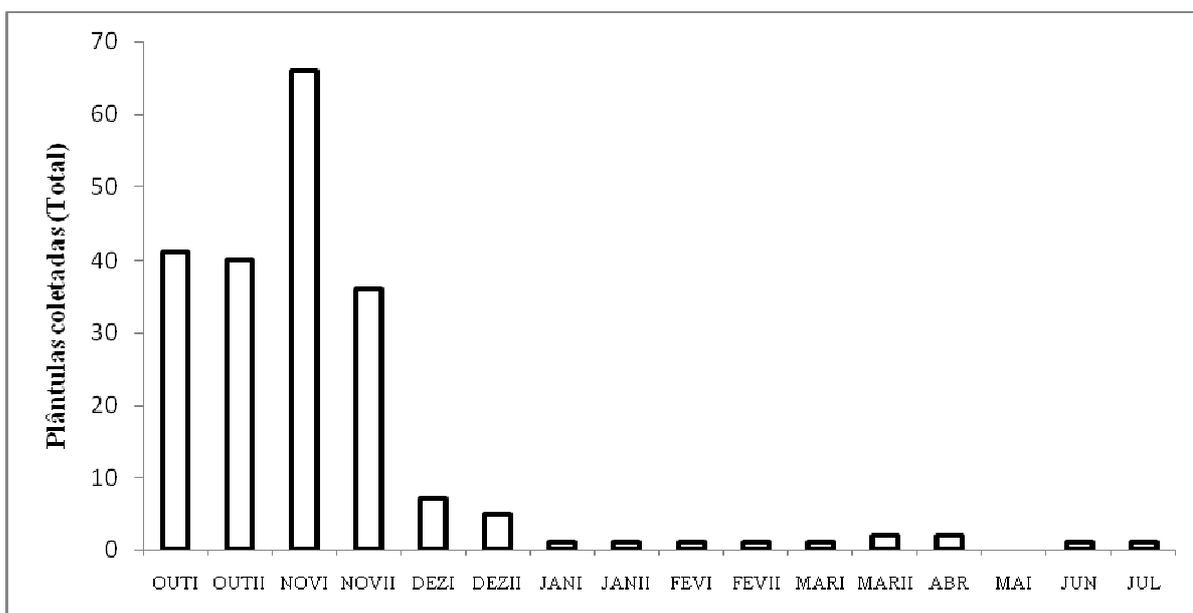


Figura 10. Emergência de plântulas da comunidade de gramíneas do campo sujo. Algarismos I e II referem-se à primeira e segunda quinzenas do mês. Período de coleta: outubro a dezembro de 2009 e janeiro a julho de 2010.

5.5 DISCUSSÃO

Dormência e morfologia do diásporo

Plantas habitantes de ambientes com estações sazonais frias e/ou secas são mais propensas a possuir algum tipo de dormência do que plantas de ambientes constantes quanto a precipitação e temperatura (Baskin & Baskin 1998, Jurado & Flores 2005). Entre as espécies que possuem dormência, nos ambientes sazonais, a maior parte é herbácea (Jurado & Flores 2005). O diásporo de diversas espécies de gramíneas consiste em um fruto seco, chamado de cariopse, envolvido por brácteas, conhecidas como lema e palea (Filgueiras 1986). O lema e palea em espécies da tribo *Paniceae* podem adquirir uma consistência extremamente rígida (Rost & Simper 1975), consistindo na principal causa de dormência em *E. inflexa* (Giotto 2010) e *Paspalum plicatulum* Michx. (Fulbright & Fleniken 1988). Neste estudo, sementes recém coletadas de *E. inflexa* e *P. gardnerianum*, espécies da tribo *Paniceae* e que possuem lema e palea rígidos, não germinaram (ver Tratamento 1 na Tabela 13) antes de 11 e cinco meses de armazenamento, respectivamente. A partir destes resultados pode-se inferir que essas sementes possuem dormência e que esta pode ser superada com o armazenamento.

Como observado por Giotto (2010) e Fulbright & Fleniken (1988), *E. inflexa* e *Paspalum plicatulum* possuem dormência física: a retirada do lema e palea aumenta a germinabilidade. No entanto, no presente estudo, foram encontradas plântulas emergindo em campo e apresentando essas brácteas (ver resultados, plântulas). Em adição, a germinabilidade em laboratório de 43% após 11 meses de armazenamento (Tabela 13) e sem a retirada das brácteas, indica que a germinação em campo possa ocorrer mesmo com estas estruturas. Rost & Simper (1975), ao estudarem a morfologia do lema em gramíneas, encontraram uma característica, uma fina e leve depressão que contorna a superfície do lema, a qual chamaram de “tampa de germinação” (do inglês “*germination lid*”). Esta estrutura foi encontrada em 64 espécies da tribo *Paniceae* e é por onde emerge a radícula do embrião na rígida superfície do lema (Rost & Simper 1975).

A concentração da emergência de plântulas de gramíneas ocorreu no início da estação chuvosa e de maneira sincrônica (Figura 10), assim como encontrado por Garwood (1983) em uma floresta tropical sazonal no Panamá. A emergência sincrônica

de plântulas de gramíneas no início da estação chuvosa e os padrões de dormência encontrados em *E. inflexa* e *P. gardnerianum* (Tabela 13) sugere que a dormência, nessas espécies, possa ser uma estratégia para o estabelecimento das plântulas (Jurado & Flores 2005). Se germinassem assim que dispersas, estas plântulas poderiam não ter tempo para se estabelecer, uma vez que a produção e dispersão dos frutos ocorrem do meio para o final da estação chuvosa (Figura 4, cap. I, pg. 21). Dois meses de seca são suficientes para causar mortalidade de cerca de 80 a 100% de plântulas em *Leptothrium senegalense* (Kunth) Clayton, gramínea de savana africana (Keya 1997). Em climas fortemente sazonais, o tempo ótimo de germinação para o estabelecimento das plântulas se dá no início da estação de crescimento, ou estação chuvosa (Garwood 1983, Rathcke & Lacey 1985), sendo que há uma forte influência da dormência nos padrões de emergência de plântulas (Keya 1997). A “tampa de germinação”, descrita por Rost & Simper (1975), reforça a hipótese de que a dormência, no caso dessas espécies de gramíneas imposta pelas brácteas, determina o período de germinação em campo, podendo coincidir com as próximas chuvas, e consistindo em uma estratégia para estabelecimento das futuras plântulas.

Dormência e síndromes de dispersão

Os diásporos de *A. selloanus*, que não possuem lema e palea rígidos, e cuja dispersão é anemocórica, germinam assim que dispersos (Tabela 13) e sofrem influência negativa do tempo de armazenamento (Tabela 14) indicando que esta espécie não possui dormência, havendo perda de viabilidade dos diásporos com o armazenamento. A estratégia de *A. selloanus* difere das outras duas, *E. inflexa* e *P. gardnerianum*. As sementes de *A. selloanus* germinam na estação chuvosa em que são dispersas, enquanto as sementes das outras duas, cujos diásporos são autocóricos e possuem dormência, germinam apenas na estação chuvosa seguinte. A estratégia de dispersão pode ser um fator determinante na evolução de dormência (Venable & Levin 1983, Rees 1993, Baskin & Baskin 1998), pois gera um fluxo de sementes para áreas com menor densidade de competidores (incluindo parentes) (Venable & Brown 1988). Em seu estudo, Venable & Levin (1983), por exemplo, apontam uma correlação inversa entre dormência e distância de dispersão. Bakker *et al.* (1996) sugerem uma relação inversa entre a dispersão e a permanência no banco de sementes. Esse compromisso (*trade-off*) resulta em espécies especializadas na formação de um persistente banco de sementes; ou espécies com sistema de dispersão otimizado (Bakker *et al.* 1996). Herbáceas perenes e

arbustos anemocóricos, em savanas, são capazes de germinar assim que dispersas (Villiers *et al.* 2002). Da mesma forma, os diásporos de *A. selloanus*, anemocóricos, não possuem dormência e não formam um banco de sementes duradouro enquanto que os diásporos de *E. inflexa* e *P. gardnerianum*, autocóricos, possuem dormência e permanecem no banco de sementes por mais tempo.

A ausência de plântulas de *A. selloanus* nas coletas pode ocorrer, pois a cariopse desta espécie, por ser mais delgada e frágil que as das outras espécies, pode ser consumida rapidamente durante a germinação, dificultando a identificação da plântula. Portanto, é possível que plântulas de *A. selloanus* estivessem entre as não identificadas. As sementes das outras espécies podem não estar viáveis ou, se dormentes, podem necessitar de outras condições ambientais naturais, que não foram testadas (*e.g.* variação na temperatura), para germinarem.

As diferentes estratégias, em relação à dormência, presentes nas gramíneas deste estudo, podem refletir as diversas estratégias presentes em uma maior gama de espécies existentes em comunidades de gramíneas em savanas. Além de conferir maior resiliência do ambiente à seca e a distúrbios, como o fogo (Scott *et al.* 2010). Esta diversidade de estratégias pode favorecer a coexistência das espécies, por explorarem nichos reprodutivos distintos (Bazzaz 1991, Golluscio *et al.* 1998, Martínková *et al.* 2002, Ogle & Reynolds 2004), evitando assim a competição (*e.g.* competição radicular, Harris 1977), e conferindo equilíbrio à comunidade (Iwasa *et al.* 1995).

CONCLUSÕES

Sementes recém coletadas de *E. inflexa* e *P. gardnerianum* possuem dormência e não germinam antes de 11 e cinco meses de armazenamento, respectivamente;

Os diásporos de *A. selloanus* não possuem dormência, germinando assim que dispersos e sofrem influência negativa do tempo de armazenamento, pois diminuem a germinabilidade progressivamente com o armazenamento;

A emergência sincrônica de plântulas de gramíneas no início da estação chuvosa, em adição aos padrões de dormência encontrados em *E. inflexa* e *P. gardnerianum*, sugerem que a dormência, nessas espécies, possa ter evoluído como uma estratégia para o estabelecimento das plântulas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDE, T.M. Dry Season Leaf Production: An Escape from Herbivory. **BIOTROPICA**, v. 24, n.4, p.532-537, 1992.
- ALLESSIO, M.L.; TIESZEN, L.L. Patterns of carbon allocation in an arctic tundra grass, *Dupontia Fischeri* (Gramineae), at Barrow, Alaska. **American Journal of Botany**, v.62(8), p.797-807, 1975.
- ALLISON, L.J.; BRUNKOW, P.E.; COLLINS, J.P. Opportunistic breeding after summer rains by arizona tiger salamanders. **Great Basin Naturalist**, v.54(4), p.376-379, 1994.
- ALMEIDA, S.P. Grupos fenológicos da comunidade de gramíneas perenes de um campo Cerrado no Distrito Federal. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.30, p.1067-1073, 1995.
- ANGEVINE, M.W.; CHABOT, B.F. Seed germination syndromes in higher plants. In: SOLBRIG, O.T.; JAIN, S.; JOHNSON, G.B.; RAVEN, P.H. (Eds). **Topics in plant population biology**. New York: Columbia University Press, 1979. [p.188–206, pp.589].
- ARMESTO, J.J.; VIDIELLA, P.E.; GUTIÉRREZ, J. plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: Plant strategies in a fluctuating environment. **Revista Chilena de Historia Natural**, v.66, p.271-282, 1993.
- ATLAN, A.; BARAT, M.; LEGIONNET, A.S.; PARIZE, E.L.; TARAYRE, M. Genetic variation in flowering phenology and avoidance of seed predation in native populations of *Ulex europaeus*. **Journal of evolutionary biology**, v.23(2), p.362-371, 2010.
- AUGSPURGER, C.K. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). **Ecology**, v.62, p.775-788, 1981.
- BAGNO, M.A; MARINHO-FILHO, J. A avifauna do Distrito Federal: uso de ambientes abertos e florestais e ameaças. In: RIBEIRO, J.F.; FONSECA, C.E.L.;

- SOUSA-SILVA, J.C. (eds.) **Cerrado – Caracterização e Recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina: EMBRAPA, 2001.
- BARBOSA, A.A.A.; SAZIMA, M. Biologia Reprodutiva de Plantas Herbáceo-Arbustivas de uma Área de Campo Sujo de Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (org.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Brasília: Embrapa, 2008. [v.1, p.291-318].
- BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. **Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination**. Academic Press, 1998.
- BATALHA, M.A.; ARAGAKI, S.; MANTOVANI, W. Variações fenológicas das espécies do Cerrado em Emas (Pirassununga, SP). **Acta Botanica Brasilica**, v.11, p.61-70, 1997.
- BATALHA, M.A.; MANTOVANI, W. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quarto, SP, Brazil): A comparison between the herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia**, v.60, p.129-145, 2000.
- BATALHA, M.A.; MARTINS, F.R. Reproductive phenology of the Cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany**, v52, p.149-161, 2004.
- BÄURLE, I.; DEAN, C. The Timing of Developmental Transitions in Plants. **Cell**, v.125, p. 655-664, 2006.
- BAWA, K.S.; KANG, H.; GRAYUM, M.H. RELATIONSHIPS AMONG TIME, FREQUENCY, AND DURATION OF FLOWERING IN TROPICAL RAIN FOREST TREES. **American Journal of Botany**, v.90(6), p.877-887, 2003.
- BAZZAZ, F.A. Habitat Selection in Plants. **The American Naturalist**, v.137, p.S116-S130, 1991.
- BEATLEY, J.C. Phenological Events and Their Environmental Triggers in Mojave Desert Ecosystems. **Ecology**, v.55(4), p.856-863, 1974.
- BEAUBIEN, E.G.; FREELAND, H.J. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. **Int. J. Biometeorol**, v.44, p.53-59, 2000.

- BENDIX, J.; HOMEIER, J.; ORTIZ, E.C.; EMCK, P.; BRECKLE, S.W.; RICHTER, M.; BECK, E. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain Forest. **Int. J. Biometeorol**, v.50, p.370–384, 2006.
- BERTERO, H. Effects of Photoperiod, Temperature and Radiation on the Rate of Leaf Appearance in Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under Field Conditions. **Annals of Botany**, v.87(4), p.495-502, 2001.
- BLACK, G. A. GRASSES OF THE GENUS AXONOPUS (a taxonomic treatment). In: CHANDRA, L. (ed.). **ADVANCING FRONTIERS OF PLANT SCIENCES**. New Delhi: INSTITUTE FOR THE ADVANCEMENT OF SCIENCE AND CULTURE, 1963.[v.5, p.94-96].
- BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **BIOTROPICA**, v.15, p.81-89, 1983.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v.75, p.1437-1449, 1994.
- BORCHERT, R. Phenology and Flowering Periodicity of Neotropical Dry Forest Species: Evidence from Herbarium Collections. **Journal of Tropical Ecology**, v.12(1), p. 65-80, 1996.
- BORCHERT, R. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. **Climatic Change**, v.39, p.381-393, 1998.
- BORCHERT, R.; MEYER, S.A.; FELGER, R.S.; PORTER-BOLLAND, L. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. **Global Ecology and Biogeography**, v.13(5), p.409-425, 2004.
- BORCHERT, R.; ROBERTSON, K.; SCHWARTZ, M.D.; WILLIAMS-LINERA, G. Phenology of temperate trees in tropical climates. **Int J Biometeorol**, v.50, p.57–65, 2005a.
- BORCHERT, R.; RENNER, R.S.; CALLE, Z.; NAVARRETE, D.; TYE, A.; GAUTIER, L.; SPICHTER, R.; VON HILDEBRAND, P. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, v.433, p.627-629, 2005b.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. **Tree Physiology**, v.21, p.213-221, 2001.

- BORGHETTI, F.; FERREIRA, A.F. Interpretação de resultados de germinação. In: FERREIRA, A.G; BORGHETTI, F. (org.). **Germinação: Do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed, 2004. [p.109-123].
- BOSS, P.K.; BASTOW, R.M.; MYLNE, J.S.; DEAN, C. Multiple Pathways in the Decision to Flower: Enabling, Promoting, and Resetting. **The Plant Cell**, v.16, p.S18–S31, 2004.
- BOTH, C.; BIJLSMA, R.G.; VISSER, M.E. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. **Journal of Avian Biology**, v.36(5), p.368-373, 2005.
- BOWERS, J.E.; DIMMITT, M.A. Flowering Phenology of Six Woody Plants in the Northern Sonoran Desert. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v.121(3), p. 215-229, 1994.
- BRAZ, V. **Ecologia e conservação das aves campestres do bioma Cerrado**. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília. 2008.
- BREARLEY, F.Q.; PROCTOR, J.; ATA, S.; NAGY, L.; DALRYMPLE, G.; VOYSEY, B.C. Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. **Journal of Ecology**, v.95, p.828-839, 2007.
- BULLOCK, S.H.; SOLIS-MAGALLANES, J.A. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. **BIOTROPICA**, v.22(1), p.22-35, 1990.
- CALLE, Z.; STRAHLER, A. H.; BORCHERT, R. Declining insolation induces synchronous flowering of *Montanoa* and *Simsia* (Asteraceae) between Mexico and the Equator. **Trees**, v.23, n.6, p.1247-1254, 2009.
- CARDOSO, V.J.M. Dormência: Estabelecimento do Processo. In: FERREIRA, A.G; BORGHETTI, F. (org.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed, 2004. [p.96].
- CARMONA, R.; MARTINS, C.R.; FÁVERO, A.P. Fatores de afetam a germinação de sementes de gramíneas nativas do Cerrado. **Revista Brasileira de Sementes**, v.20, p.16-22, 1998.

- CHEPLICK, G.P. Life history trade-offs in *Amphibromus scabrivalvis* (Poaceae): Allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction. **American Journal of Botany**, v.85(5), p.621-629, 1995.
- CIALDELLA, A. M.; MORRONE, O.; ZULOAGA, F. O. REVISIÓN DE LAS ESPÉCIES DE *AXONOPUS* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE), SERIE SUFFULTI. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.93, n.4, p.592-633, 2006.
- CLELAND, E.E.; CHUINE, I.; MENZEL, A.; MOONEY, H.; SCHWARTZ, M.D. Shifting plant phenology in response to global change. **TRENDS in Ecology and Evolution**, v.22, n.7, p.357-365, 2007.
- COLLIN, C.L.; SHYKOFF, J.A. Flowering phenology and female fitness: impact of a pre-dispersal seed predator on a sexually polymorphic species. **Plant Ecology**, v.206(1), p.1-13, 2009.
- COPPACK, T.; PULIDO, F.; BERTHOLD, P. Photoperiodic response to early hatching in a migratory bird species. **Oecologia**, v.128, p.181-186, 2001.
- CORADIN, V.T.R. **Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Paspalum guenoarum* Arech.** Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul – Instituto de Biociências, 1982.
- DANCHIN, E.; GIRALDEAU, L.; CÉZILLY, F. **Behavioural Ecology**. Oxford University Press, 2008. [pp.912].
- DAUBENMIRE, B. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North-Western Costa Rica. **Journal of Ecology**, v.60, p.147-170, 1972.
- DAWSON, A. Seasonality in a temperate zone bird can be entrained by near equatorial photoperiods. **Proceedings of the Royal Society B**, v.274, p.721–725, 2007.
- DAVIDSE, G.; MORTON, E. Bird-Mediated Fruit Dispersal in the Tropical Grass Genus *Lasiacis* (Gramineae: Paniceae). **BIOTROPICA**, v.5(3), p.162-167, 1973.
- DEAN, W. R., BARNARD, P., & ANDERSON, M. D. When to stay, when to go: trade-offs for southern African arid-zone birds in times of drought. **South African Journal Of Science**, v.105, p.24-28, 2009.

- D'ÊÇA-NEVES, F.F.; MORELLATO, L.P.C. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. **Acta Botanica Brasilica**, v.18, p.99-108, 2004.
- DODD, A.N.; SALATHIA, N.; HALL, A.; KÉVEI, E.; TÓTH, R.; NAGY, F.; HIBBERD, J.M.; MILLAR, A.J.; WEBB, A.A.R. Plant Circadian Clocks Increase Photosynthesis, Growth, Survival, and Competitive Advantage. **Science**, v.309, p.630-633, 2005.
- DONG, M.; DE KROON, H. Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. **Oikos**, v.70, p.99-106, 1994.
- DONG, M.; PIERDOMINICI M.G. Morphology and growth of stolons and rhizomes in three clonal grasses, as affected by different light supply. **Vegetatio**, v.116, p.25-32, 1995.
- DUNN, P.O., AND D.W. WINKLER. Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. **Proceedings of the Royal Society B**, v.266, p. 2487–2490, 1999.
- EITEN, G. The Cerrado vegetation of Brazil. **Botanical Review**, v.38, p.201-341, 1972.
- ERNST, W. H. O.; VEENENDAAL, E. M.; KEBAKILE, M. M. Possibilities for Dispersal in Annual and Perennial Grasses in a Savanna in Botswana. **Vegetatio**, v.102(1), p.1-11, 1992.
- ESPELTA, J.M.; CORTÉS, P.; MOLOWNY-HORAS, R.; SÁNCHEZ-HUMANES, B.; RETANA, J. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. **Ecology**, v.89(3), p. 805–817, 2008.
- FENNER, M. The phenology of growth and reproduction in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.1, p.78-91, 1998.
- FILGUEIRAS, T.S. O conceito de fruto em gramíneas e seu uso na taxonomia da família. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.21(2), p.93-100, 1986.

- FILGUEIRAS, T. S. Africanas No Brasil: Gramíneas Introduzidas Na África. **CADERNOS DE GEOCIENCIAS**, Rio de Janeiro, n. 5, p. 57-63, 1990.
- FISHER, N.I.; LEE, A.J. A correlation coefficient for circular data. **Biometrika**, v.70, p.327-332, 1983.
- FRANCO, A. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R.J. (ed.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Washington: Columbia University Press, 2002. [p.178-197].
- FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G.; OPLER, P.A. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v.62(3), p. 881-919, 1974.
- FRANKLIN, K.A.; WHITELAM, G.C. Light signals, phytochromes and cross-talk with other environmental cues. **Journal of Experimental Botany**, v.55(395), p.271-276, 2003.
- FULBRIGHT, T.E.; FLENNIKEN, K.S. Causes of Dormancy in *Paspalum plicatum* (Poaceae) Seeds. **The Southwestern Naturalist**, v.33(1), p.35-39, 1988.
- FUNCH, L.S.; FUNCH, R.; BARROSO, G.M. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **BIOTROPICA**, v.34(1), p.40-50, 2002.
- GARWOOD, N.C. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. **Ecological Monographs**, v.53, p.159-181, 1983.
- GASQUE, M.; GARCÍA-FAYOS, P. Seed Dormancy and Longevity in *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). **Plant Ecology**, v.168(2), p.279-290, 2003.
- GIANNINI, A.; SARAVANAN, R.; CHANG, P. Oceanic Forcing of Sahel Rainfall on Interannual to Interdecadal Time Scales. **Science**, v.302, p.1027-1030, 2003.
- GIBSON, D.J. **Grasses and Grassland Ecology**. Oxford University Press, 2009. [pp.305].

- GIOTTO, A. C. **Avaliação do desenvolvimento dos componentes arbóreos e herbáceos na recuperação de áreas degradadas na Bacia do Ribeirão do Gama, Distrito Federal.** Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Faculdade de Tecnologia, Universidade de Brasília. 2010.
- GODOY, O.; RICHARDSON, D.M.; VALLADARES F.; CASTRO-DÍEZ, P. Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. **Annals of Botany**, v.103, p.485-494, 2009.
- GOLLUSCIO, R.A.; SALA, O.E.; LAUENROTH, W.K. Differential Use of Large Summer Rainfall Events by Shrubs and Grasses: A Manipulative Experiment in the Patagonian Steppe. **Oecologia**, v.115(1/2), p. 17-25, 1998.
- GRAHAM, E.A.; MULKEY, S.S.; KITAJIMA, K.; PHILLIPS, N.G.; WRIGHT, S.J. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.100(2), p.572-576, 2003.
- GUERRERO, A.M.; TYE, A. DARWIN'S FINCHES AS SEED PREDATORS AND DISPERSERS. **The Wilson Journal of Ornithology**, v.121(4), p.752-764, 2009.
- GUITIÁN, J.; GARRIDO, J.L. Is early flowering in myrmecochorous plants an adaptation for ant dispersal? **Plant Species Biology**, v.21(3), p.165-171, 2006.
- HAMANN, A. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. **Journal of Ecology**, v.92, p.24- 31, 2004.
- HAMILTON, W.D. Geometry for the selfish herd. **J. Theor. Biol.**, v.31(2), p.295-311, 1971.
- HANZAWA, F.M.; KALISZ, S. The Relationship between Age, Size, and Reproduction in *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). **American Journal of Botany**, v.80(4), p.405-410, 1993.
- HARRIS, G.A. Root Phenology as a Factor of Competition among Grass Seedlings. **Journal of Range Management**, v.30(3), p.172-177, 1977.

- HASTINGS, M.H.; FOLLETT, B.K. Toward a Molecular Biological Calendar? **JOURNAL OF BIOLOGICAL RHYTHMS**, v.16(4), p.424-430, 2001.
- HAU, M.; PERFITO, N.; MOORE, I.T. Timing of breeding in Tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. **Ornitologia Neotropical**, v.19, p.39-59, 2008.
- HAU, M.; WIKELSKI, M.; GWINNER, H.; GWINNER, E. Timing of reproduction in a Darwin's finch: temporal opportunism under spatial constraints. **Oikos**, v.106(3), p.489-500, 2004.
- HAU, M.; WIKELSKI, M.; WINGFIELD, J.C. Visual and Nutritional Food Cues Fine-Tune Timing of Reproduction in a Neotropical Rainforest Bird. **JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY**, v.286, p.494-504, 2000.
- HAZLERIGG, D.G.; WAGNER, G.C. Seasonal photoperiodism in vertebrates: from coincidence to amplitude. **TRENDS in Endocrinology and Metabolism**, v.17(3), p.83-91, 2006.
- HEGGIE, L.; HALLIDAY, K.J. The highs and lows of plant life: temperature and light interactions in development. **Int. J. Dev. Biol.** v.49, p.675-687, 2005.
- HEIDE, O.M. Control of Flowering and Reproduction in Temperate Grasses. **New Phytologist**, v.128(2), p. 347-362, 1994.
- IMAIZUMI, T.; KAY, S.A. Photoperiodic control of flowering: not only by coincidence. **Trends in plant science**, v.11(11), p.550-558, 2006.
- IWASA, Y.; KUBO, T.; SATO, K. Maintenance of Forest Species Diversity and Latitudinal Gradient. **Vegetatio**, v.121, p.127-134, 1995.
- JANZEN, D.H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**, v.21(3), p.620-637, 1967.
- JONG, T.J.; KLINKHAMER, P.G. Early Flowering in *Cynoglossum officinale* L. Constraint or Adaptation? **Functional Ecology**, v.5(6), p.750-756, 1991.
- JURADO, E.; FLORES, J. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? **Journal of Vegetation Science**, v.16, p.559-564, 2005.

- KARBAN, R. Plant behaviour and communication. **Ecology Letters**, v.11, p. 727-739, 2008.
- KELLY, D.; SORK, V.L. Mast Seeding in Perennial Plants: Why, How, Where? **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, p.427-47, 2002.
- KELLY, R.D.; WALKER, B.H. The Effects of Different Forms of Land Use on the Ecology of a Semi-Arid Region in South- Eastern Rhodesia. **Journal of Ecology**, v.64(2), p. 553-576, 1976.
- KEYA, G.A. Environmental triggers of germination and phenological events in an arid savannah region of northern Kenya. **Journal of Arid Environments**, v.37, p.91-106, 1997.
- KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. **An Introduction To Behavioural Ecology**. 3ed. England: Blackwell Publishing Limited, 1993. [pp.432]
- KOCHMER, J.P.; HANDEL, S.N. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. **Ecological Monographs**, v.56, p.303-325, 1986.
- KÖPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la Tierra**. México: Fondo de Cultura Económica, 1948. [pp.479].
- LESICA, P.; KITTELSON, P.M. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland. **Journal of Arid Environments**, v.74(9), p.1013-1017, 2010.
- LIEBERMAN, D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. **Journal of Ecology**, v.70(3), p.791-806, 1982.
- LIETH, H. Purpose of a phenology book. In: LIETH, H. (Ed.). **Phenology and seasonality modeling**. Berlin: Springer, 1974. [p.3-19].
- LOPEZ DE CASENAVE, J.; CUETO, V.R.; MARONE, L. Granivory in the Monte Desert, Argentina: Is it Less Intense than in Other Arid Zones of the World? **Global Ecology and Biogeography Letters**, v.7(3), p. 197-204, 1998.

- LÜTTGE, U.; HERTEL, B. Diurnal and annual rhythms in trees. **Trees**, v.23, p.683-700, 2009.
- MACDOUGAL-SHACKLETON, S. A.; HAHN, T.P. Adaptation and evolution of photoperiod response systems in birds. **Journal of Ornithology**, v.148, p.219-224, 2007.
- MADEIRA, J.A.; FERNANDES, G.W. Reproductive Phenology of Sympatric Taxa of Chamaecrista (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v.15(4), p. 463-479, 1999.
- MANTOVANI, W.; MARTINS, F.R. Variações fenológicas das espécies do Cerrado de da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, v.3(1/2), p.227-237, 1988.
- MARDIA, K.V.; JUPP, P.E. **Statistics of directional data**. 2Ed. John Wiley & Sons, 2000. [pp.429].
- MARONE, L.; HORNO, M.E. Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. **Journal of Arid Environments**, v.36, p.661-670, 1997.
- MARONE, L.; ROSSI, B.E.; LOPEZ DE CASENAVE, J. Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. **Functional Ecology**, v.12, p.640-645, 1998.
- MARONE, L.; HORNO, M.E.; DEL SOLAR, R.G. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. **Journal of Ecology**, v.88, p.940-949, 2000.
- MARQUES, M.C.M.; ROPER, J.J.; SALVALAGGIO, A.P.B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant Ecology**, v.173, p.203-213, 2004.
- MARTÍNKOVÁ, J.; SMILAUER, P.; MIHULKA, S. Phenological pattern of grassland species: relation to the ecological and morphological traits. **Flora**, v.197, p.290-302, 2002.

- MARTINS, C.R. **Revegetação com gramíneas de uma área degradada no Parque Nacional de Brasília – DF, Brasil.** Dissertação de Mestrado, Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. 1996.
- MCIVOR, J.G.; HOWDEN, S.M. Dormancy and germination characteristics of herbaceous species in the seasonally dry tropics of northern Australia. **Austral Ecology**, v.25, p.213–222, 2000.
- MCLAREN, K.P.; MCDONALD, M.A. Seasonal Patterns of Flowering and Fruiting in a Dry Tropical Forest in Jamaica. **BIOTROPICA**, v.37(4), p.584-590, 2005.
- MCNICKLE, G.G.; ST. CLAIR, C.C.; CAHILL J.F. Focusing the metaphor: plant root foraging behaviour. **Trends in Ecology and Evolution**, v.24(8), p.419-426, 2009.
- MDUMA, S.A.R.; SINCLAIR, A.R.E.; TURKINGTON, R. The role of rainfall and predators in determining synchrony in reproduction of savanna trees in Serengeti National Park, Tanzania. **Journal of Ecology**, v.95, p.184-196, 2007.
- MENZEL, A.; SPARKS, T.H.; ESTRELLA, N.; KOCH, E.; AASA, A.; AHAS, R.; BLER, K.A.; BISSOLLI, P.; BRASLAVSKA, O.; BRIEDE, A.; CHMIELEWSKI, F.M.; CREPINSEK, Z.; CURNEL, Y.; DAHL, A.; DEFILA, C.; DONNELLY, A.; FILELLA, Y.; JATCZAK, K.; MAGE, F.; MESTRE, A.; NORDLI, Y.; PEÑUELAS, J.; PIRINEN, P.; OVA, V.R.; SCHEIFINGER, H.; STRIZ, M.; SUSNIK, A.; VLIET, A.J.H.V.; WIELGOLASKI, F.; ZACH, S.; ZUST, A. European phenological response to climate change matches the warming pattern. **Global Change Biology**, v.12, p.1969-1976, 2006.
- MINORSKY, P.V. Vernalization: the flower school. **Journal of Biosciences**, v.27(2), 2002.
- MONASTERIO, M.; SARMIENTO, G. Phenological strategies of plant species in tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. **Journal of Biogeography**, v.3, p.325-356, 1976.
- MORELLATO, L. P. C.; CAMARGO, M. G. G.; D'EÇA NEVES, F. F.; LUIZE, B. G.; MANTOVANI, A.; HUDSON, I. L. The influence of sampling method, sample size, and frequency of observations on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees. In: HUDSON, I. L.; KEATLEY, M. (Org.). **Phenological**

- Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis.** Springer, 2010a. [1 ed., p. 99-121].
- MORELLATO, L. P. C.; ALBERTI, L. F.; HUDSON, I. L. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: HUDSON, I. L.; KEATLEY, M. (Org.). **Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis.** Springer, 2010b. [1 ed., p. 339-359].
- MORELLATO, L.P.C.; LEITÃO FILHO, H.F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia** v.50, p.163-173, 1990.
- MORELLATO, L.P.C.; TALORA, D.C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C.C.; ROMERA, E.C.; ZIPPARRO, V.B. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **BIOTROPICA**, v.32, p.811-823, 2000.
- MOTT, J.J. Dormancy and germination in 5 native grass species from savannah woodland communities of the northern territory Australia. **Australian Journal of Botany**, v.26, p.621–632, 1978.
- MUNHOZ, C.B.R.; FELFILI, J.M. Fenologia do estrato herbáceo-subarbusivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.19, p.981-990, 2005.
- MUNHOZ, C.B.R.; FELFILI, J.M. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a Savannah (Campo Sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v.67(2), p.299-307, 2007.
- NASA. Atmosphere-Ocean Model. Disponível em: <http://aom.giss.nasa.gov/srlocat.html>. Acesso em Março de 2010.
- OBERRATH, R.; BÖHNING-GAESE, K. Phenological adaptation of ant-dispersed plants to seasonal variation in ant activity. **Ecology**, v.83(5), p.1412-1420, 2002.
- OGLE, K.; REYNOLDS, J.F. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. **Oecologia**, v.141, p.282-294, 2004.

- OLIVEIRA, P.E.A.M. Fenologia e Biologia Reprodutiva das Espécies do Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (org.). **CERRADO: Ecologia e Flora**. Brasília: Embrapa, 2008. [v.1, p.273-290].
- OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. Rainfall as a Factor in the Release, Timing, and Synchronization of Anthesis by Tropical Trees and Shrubs. **Journal of Biogeography**, v.3(3), p. 231-236, 1976.
- PARRON, L.M.; SOUSA-SILVA, J.C.; CAMARGO, A.J.A. **Reservas ecológicas da Embrapa Cerrados: caracterização e zoneamento**. 1 ed. Brasília: Embrapa Cerrados, 1998. [v.1, 76p].
- PERFITO, N.; ZANN, R.A.; BENTLEY, G.; HAU, M. Opportunism at work: habitat predictability affects reproductive readiness in free-living zebra finches. **Functional Ecology**, v.21(2), p.291-301, 2007.
- PETIT, S. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. **Journal of Arid Environments**, v.49, p.521-531, 2001.
- PIÑA-RODRIGUES, F.C.M.; FIGLIOLIA, M.B.; PEIXOTO, M.C. Testes de qualidade. In: FERREIRA, A.G; BORGHETTI, F. (org.). **Germinação: Do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed, 2004. [p.283-297].
- PIRANI, F.R.; SANCHEZ, M.; PEDRONI, F. Fenologia de uma comunidade arbórea em Cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta botânica brasílica**. V.23(4), p.1096-1109, 2009.
- PRIETO, P.; PEÑUELAS, J.; OGAYA, R.; ESTIARTE, M. Precipitation-dependent flowering of *Globularia alypum* and *Erica multiflora* in Mediterranean shrubland under experimental drought and warming, and its inter-annual variability. **Annals of botany**, v.102(2), p.275-85, 2008.
- PRIMACK, R.B. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals and single flowers. In: WHITE, J. (Ed.). **The Population Structure of Vegetation**. Dordrecht, 1985. [p. 571-593].
- PRIMACK, R.B. Relationships among flowers, fruits, and seeds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.18, p.409-430, 1987.

- PROENÇA, C.E.B.; GIBBS, P.E. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from central Brazil. **New Phytologist**, v.126, p.343-354, 1994.
- RAMÍREZ, N. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. **American Journal of Botany**, v.89(5), p.836-842, 2002.
- RATHCKE, B. J.; LACEY, E.P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.16, p.179-214, 1985.
- REES, M. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. **Nature**, v.366, p.150-152, 1993.
- RENNER, S.S.; Synchronous flowering linked to changes in solar radiation intensity. **New Phytologist**, v.175, p.195-197, 2007.
- RENVOIZE, S. A. **THE GRASSES OF BAHIA**. England: ROYAL BOTANICAL GARDEN, KEW, 1984.
- RIVERA, G.; BORCHERT, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. **Tree Physiology**, v.21, p.201-212, 2001.
- RIVERA, J.; COZZA, J. Reduced Photoperiod Induces Partially Synchronous Flowering in an Understory Rain Forest Herb, *Begonia urophylla* in Costa Rica. **BIOTROPICA**, v.40(3), p.363-365, 2008.
- RIVERA, G.; ELLIOTT, S.; CALDAS, L.S.; NICOLOSSI, G.; CORADIN, V.T.R.; BORCHERT, R. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees**, v.16, p.445-456, 2002.
- ROST, T.L.; SIMPER, A.D. The germination lid: a characteristic of the lemma in the Paniceae. **Madroño**, v.23, p.68-72, 1975.
- RUIZ, R.R.; ALENCAR, J.D. Comportamento fenológico da palmeira patauá (*Oenocarpus bataua*) na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, v.34(4), p.553-558, 2004.
- SAMACH, A.; COUPLAND, G. Time measurement and the control of flowering in plants. **BioEssays**, v.22, p.38-47, 2000.

- SANTANA, D.G.; RANAL, M.A. **Análise da germinação – um enfoque estatístico**. Universidade de Brasília, 2004. 248p.
- SARMIENTO, G. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan Tropical Savannas. **Journal of Biogeography**, v.10, p.373-391, 1983.
- SARMIENTO, G. Adaptive Strategies of Perennial Grasses in South American Savannas. **Journal of Vegetation Science**, v.3(3), p. 325-336, 1992.
- SARMIENTO, G. Aspectos de la biodiversidad en las sabanas tropicales de Venezuela. In: SARMIENTO, G.; CABIDO, M. (Eds.). **Biodiversidad y funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina: Estado Del Conocimiento y Perspectivas De Investigación**. Venezuela: CYTED/CIELAT, 1996. [p.299-318].
- SAWA, M.; KAY, S.A.; IMAIZUMI, T. Photoperiodic flowering occurs under internal and external coincidence. **Plant Signaling & Behavior**, v.3(4), p.269-271, 2008.
- SCHOLES, R.J.; ARCHER, S.R. Tree-grass interactions in savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.28, p.517-44, 1997.
- SCOTT, K.; SAMANTHA SETTERFIELD, S.; DOUGLAS, M.; ANDERSEN, A. Soil seed banks confer resilience to savanna grass-layer plants during seasonal disturbance. **Acta Oecologica**, v.36, p.202-210, 2010.
- SEGHIERI, J.; FLORET, C.H.; PONTANIER, R. Plant Phenology in Relation to Water Availability: Herbaceous and Woody Species in the Savannas of Northern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, v.11(2), p. 237-254, 1995.
- SENDULSKI, T.; BURMAN, A. G. *Paspalum* species of the Serra do Cipó (II): a contribution to the study of the Brazilian Poaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, v.3, p.23-35, 1980.
- SHARP, P. Photoperiodic Regulation of Seasonal Breeding in Birds. **ANNALS NEW YORK ACADEMY OF SCIENCES**, v.1040, p.189-199, 2005.
- SHERRY, R.A.; ZHOU, X.; GU, S.; ARNONE, J.A.; SCHIMEL, D.S.; VERBURG, P.S.; WALLACE, L.L.; LUO, Y. Divergence of reproductive phenology under

- climate warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.104(1), p.198-202, 2007.
- SICK, H. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997. [pp.912].
- SIGRIST, T. **Aves do Brasil: uma visão artística**. Editora AvisBrasilis, 2006. [2 ed., pp.672].
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Fruit dispersal and trypanocarpy in brazilian Cerrado grasses. **Plant Systematics and Evolution**, v.147 (1-2), p.1-27, 1984.
- SILVA, J. F.; ATAROFF, M. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in Western Venezuela. **Acta Ecologica**, v.6(20), p.41-51, 1985.
- SINGH, K.P.; KUSHWAHA, C.P. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. **Annals of botany**, v.97(2), p.265-76, 2006.
- SLOAN, S.A.; ZIMMERMAN, J.K.; SABAT, A. M. Phenology of *Plumeria alba* and its Herbivores in a Tropical Dry Forest. **BIOTROPICA**, v.39 (2), p.195-201, 2007.
- SMITH, L.B.; WASSHAUSEN, D.C.; KLEIN, R.M. GRAMÍNEAS. Gêneros 45. *Deschampsia* até 84. *Pseudoechinolaena*. In: REITZ, R. **FLORA ILUSTRADA CATARINENSE**. Itajaí, 1982.
- SMITH-RAMÍREZ, C.; ARMESTO, J.J. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé-Chile – ecologies and climatic constraints. **Journal of Ecology**, v.82, p.353-365, 1994.
- SMITH-RAMÍREZ, C.; ARMESTO, J.J.; FIGUEROA, J. Flowering, Fruiting and Seed Germination in Chilean Rain Forest Myrtaceae: Ecological and Phylogenetic Constraints. **Plant Ecology**, v.136(2), p.119-131, 1998.
- SORIANO, A.; SALA, O. Ecological Strategies in a Patagonian Arid Steppe. **Vegetatio**, v.56(1), p. 9-15, 1984.

- SPARKS, T.H.; JEFFREE, E.P.; JEFFREE, C.E. An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. **Int J Biometeorol**, v.44, p.82–87, 2000.
- SPARKS, T.H.; TRYJANOWSKY, P. Regression and Causality. In: HUDSON. I. L.; KEATLEY, M. (Org.). **Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis**. Springer, 2010a. [1 ed., p. 123-145].
- STAGGEMEIER, V. G.; MORELLATO, L.P.C.; GALETTI, M. Fenologia reprodutiva de Myrtaceae em uma ilha continental de Floresta Atlântica. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, supl. 1, p. 423-425, 2007.
- STEVENSON, P.R.; CASTELLANOS, M.C.; CORTÉS, A.I.; LINK, A. Flowering Patterns in a Seasonal Tropical Lowland Forest in Western Amazonia. **BIOTROPICA**, v.40(5), p.559-567, 2008.
- SUNG, S.; AMASINO, R.M. Vernalization and epigenetics: how plants remember winter. **Current Opinion in Plant Biology**, v.7, p.4-10, 2004.
- TALORA, D.C.; MORELLATO, P.C. Fenologia de espécies de arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.23, n.1, p.13-26, 2000.
- TANNUS, J.L.S.; ASSIS, M.A.; MORELLATO, L.P.C. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de Cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina - SP. **Biota Neotropica**, v.6, p.10-27, 2006.
- TINBERGEN, N. On aims and methods of Ethology. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v.20, p.410-433, 1963.
- VAN SCHAIK, C.P.; TERBORGH, J.W.; WRIGHT, S. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.24, p.353-377, 1993.
- VEENENDAAL, E.M.; ERNST, W.H.O. Dormancy patterns in accessions of caryopses from savanna grass species in South Eastern Botswana, **Acta Botanica Neerlandica**, v.40, p.297-309, 1991.

- VEENENDAAL, E.M.; ERNST, W.H.O.; MODISE, G.S. Reproductive effort and phenology of seed production of savanna grasses with different growth form and life history. **Vegetatio**, v.123, p.91-100, 1996a.
- VEENENDAAL, E.M.; ERNST, W.H.O.; MODISE, G.S. Effect of seasonal rainfall pattern on seedling emergence and establishment of grasses in a savanna in south-eastern Botswana. **Journal of Arid Environments**, v.32, p.305-317, 1996b.
- VENABLE, D.L.; BROWN, J.S. The Selective Interactions of Dispersal, Dormancy, and Seed Size as Adaptations for Reducing Risk in Variable Environments. **The American Naturalist**, v.131(3), p.360-384, 1988.
- VENABLE, D.L.; LEVIN, D.A. Morphological Dispersal Structures in Relation to Growth Habit in the *Compositae*. **Plant Systematics and Evolution**, v.143, p.1-16, 1983.
- VIANA, P.L.; FILGUEIRAS, T.S. Invertário e distribuição geográfica das gramíneas (Poaceae) na Cadeia do Espinhaço, Brasil. **Megadiversidade**, v.4, p.71-88, 2008.
- VIDIELLA, P.E.; ARMESTO, J.J.; GUTIÉRREZ, J.R. Vegetation changes and sequential flowering after rain in the southern Atacama Desert. **Journal of Arid Environments**, v.43, p.449-458, 1999.
- VILLIERS, A.J.; VAN ROOYEN, M.W.; THERON, G.K. Seed bank classification of the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. **Seed Science Research**, v.12, p.57-67, 2002.
- WAY, D.A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree Physiology**, v.30, p.669-688, 2010.
- WRIGHT, S.J. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: MULKEY, S. D.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. (Eds.). **Tropical forest ecophysiology**. New York: Chapman & Hall, 1996. [p.440-460].
- WRIGHT, S.J.; CALDERÓN, O. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. **Journal of Ecology**, v.83, p.937-948, 1995.

- WRIGHT, S.J.; VAN SCHAIK, C.P. Light and the phenology of tropical trees. **American Naturalist**, v.143, p.192-199, 1994.
- WYNDHAM, E. Length of birds' breeding seasons. **The American Naturalist**, v.128(2), p.155-164, 1986.
- YANOVSKY, M.J.; KAY, S.A. Living by the calendar: how plants know when to flower. **Nature**, v.4, p.265-275, 2003.
- YEANG, H. Y. Synchronous flowering of the rubber tree (*Hevea brasiliensis*) induced by solar radiation intensity. **New Phytol**, v.175, p.283–289, 2007a.
- YEANG, H. Y. The sunshine-mediated trigger of synchronous flowering in the tropics: the rubber tree as a study model. **New Phytol**, v.176, p.730–735, 2007b.
- ZADOKS, J.C.; CHANG, T.T. & KONZAK, C.F. A decimal code for the growth stages of cereals. **Weed Research**, v.14, p.415-421, 1974.
- ZANN, R.A.; Morton, S.R.; Jones, K.R.; Burley, N.T. The Timing of Breeding by Zebra Finches in Relation to Rainfall in Central Australia. **Emu - Austral Ornithology**, v.95, p.208–222, 1995.
- ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis**. 4 ed. Upper Saddle River: Prentice Hal, 1999.
- ZIMMERMAN, J.K.; WRIGHT, S.J.; CALDERÓN, O.; PAGAN, M.A.; PATON, S. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. **Journal of Tropical Ecology**, v.23, p.231-251, 2007.