



## Fenologia reprodutiva de *Palicourea racemosa* no sub-bosque de floresta úmida no sul da Amazônia, Brasil

Andréia Aparecida Franco<sup>1,\*</sup>, Eliana Gressler<sup>1</sup>, Angélica Oliveira Müller<sup>1</sup>, Ivone Vieira da Silva<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade do Estado de Mato Grosso, Alta Floresta, MT, Brasil.

\*Autor Correspondente: andreiafranco.bio@hotmail.com

Recebido: 15/06/2017; Aceito: 11/07/2017

**Resumo:** A fenologia investiga a ocorrência das fases do ciclo de vida das plantas e sua relação com os fatores bióticos e abióticos, auxiliando na compreensão da biologia das espécies e dinâmica dos ecossistemas. O conhecimento fenológico de espécies em florestas tropicais úmidas ainda é limitado, em especial no sul da Amazônia brasileira, onde inventários florísticos são escassos. Este estudo objetivou avaliar a fenologia reprodutiva de uma espécie de sub-bosque, *Palicourea racemosa* (Aubl.) Borhidi (= *Psychotria racemosa*, Rubiaceae), comparando padrões fenológicos e produtividade entre duas áreas distintas de floresta ombrófila densa no sul da Amazônia, estado de Mato Grosso, Brasil. As fenofases reprodutivas (botão floral, antese, fruto imaturo e fruto maduro) foram avaliadas mensalmente durante um ano (junho/2016 a maio/2017) em 103 indivíduos adultos, por meio da contagem total de estruturas reprodutivas presentes na copa de cada indivíduo. O ciclo reprodutivo de *P. racemosa* ocorreu durante a estação chuvosa, com as fenofases da floração concentradas no início da estação e o desenvolvimento dos frutos se estendendo até o início da estação seca. O florescimento e a frutificação na estação chuvosa podem ser uma estratégia da espécie para garantir a reprodução na época do ano com maior disponibilidade hídrica. Não foram encontradas diferenças significativas entre as duas áreas de estudo quanto à época e duração das fenofases e à quantidade anual de estruturas reprodutivas produzidas por copa. A similaridade fenológica encontrada entre as duas populações de *P. racemosa* pode estar relacionada com as características ambientais relativamente similares entre as áreas florestais amostradas.

**Palavras-chave:** floração; frutificação; produtividade; Rubiaceae; sazonalidade.

## The reproductive phenology of *Palicourea racemosa* in the rainforest understory, Southern Amazonia, Brazil

**Abstract:** Phenology investigates the occurrence of plant life cycle phases and their relationship with biotic and abiotic factors, which helps to understand species biology and ecosystem dynamics. Phenological knowledge of species in tropical rainforests is still limited, especially in the southern portion of Amazonia, where floristic inventories are scarce. This study aimed to evaluate the reproductive phenology of an understory species, *Palicourea racemosa* (Aubl.) Borhidi (= *Psychotria racemosa*, Rubiaceae), by comparing phenological patterns and productivity between two distinct rainforest sites in Southern Amazonia, Mato Grosso State, Brazil. The reproductive phenophases (flower bud, anthesis, immature fruit and mature fruit) were evaluated monthly over the course of one year (June/2016 to May/2017) in 103 adult individuals, by counting all reproductive structures present in the crown of each individual. The reproductive cycle of *P. racemosa* occurred during the rainy season, with flowering phenophases concentrated at the beginning of the season, and fruit development, which extended until the beginning of the dry season. Flowering and fruiting in the rainy season may be a strategy of the species to guarantee reproduction in the period of the year with the greatest water availability. No significant differences were found between the two study areas regarding the time and duration of the phenophases and the annual amount of reproductive structures produced per crown. Phenological similarity between the two *P. racemosa* populations may be related to the similarity of the environmental characteristics between the study sites.

**Keywords:** flowering; fruiting; productivity; Rubiaceae; seasonality.

## 1. INTRODUÇÃO

Rubiaceae é uma das principais famílias da flora brasileira, com 124 gêneros e 1.381 espécies nativas e ocorrência em todos os domínios fitogeográficos do país (BARBOSA et al., 2015; BFG, 2015). Em estudos ecológicos nas regiões tropicais, Rubiaceae destaca-se devido à sua abundância, diversidade e presença em todos os estratos da vegetação, em especial nas comparações florísticas entre diferentes fitofisionomias, habitats e estratos (e.g., herbáceo, arbustivo, arbóreo), podendo ser considerada um indicador do status de conservação na vegetação tropical (DELPRETE & JARDIM, 2012). A família é particularmente abundante no sub-bosque de florestas úmidas neotropicais (GENTRY & EMMONS, 1987; DELPRETE & JARDIM, 2012), sendo significativa fonte alimentar para a fauna, em especial para abelhas e aves (e.g., RAMALHO et al., 1990; BREMER & ERIKSSON, 1992; BUZATO et al., 2000).

A fenologia avalia a ocorrência dos fenômenos cíclicos no ciclo de vida das plantas, como a floração, a frutificação e a mudança foliar, relacionando-os com fatores bióticos (e.g., interações com polinizadores e dispersores de sementes) e abióticos (e.g., precipitação, temperatura e fotoperíodo) (LIETH, 1974; FENNER, 1998; SAKAI et al., 1999). Além desses fatores, a floração e a frutificação de espécies de Rubiaceae também podem ser afetadas pelo sistema reprodutivo. Muitas espécies da família são distílicas, com indivíduos de morfos florais (longistilo e brevistilo) distintos na mesma população, diferindo quanto ao posicionamento das anteras em relação ao estilete (GANDERS, 1979). Os morfos florais podem apresentar variações na produção de flores, frutos e sementes (e.g., GANDERS, 1979; CASTRO & OLIVEIRA, 2002; MARTÉN-RODRÍGUEZ et al., 2013; SILVA et al., 2014), e aspectos importantes como a sincronia na floração e a disponibilidade de flores permanecem pouco explorados nos estudos com espécies distílicas (FARIA & ARAÚJO, 2016).

No domínio fitogeográfico da Amazônia, Rubiaceae é a terceira família com maior diversidade, apresentando também alto número de espécies endêmicas (BARBOSA et al., 2015; BFG, 2015), entretanto poucos estudos avaliaram especificamente os padrões fenológicos de espécies da família em fitofisionomias amazônicas (e.g., BRANDO et al., 2006; SANTOS et al., 2008; RODRIGUES & CONSOLARO, 2013). Em grande parte da Amazônia ocorre uma estação seca definida, que afeta marcadamente a fenologia e o desenvolvimento das plantas devido à flutuação sazonal na disponibilidade hídrica do solo e na demanda evaporativa atmosférica (BERGAMASCHI, 2007). Nas comunidades vegetais amazônicas, a floração é geralmente sazonal e ocorrente na estação seca ou na transição entre as estações seca e chuvosa, enquanto a frutificação pode ser não sazonal ou concentrada na transição da estação chuvosa para a seca (MORELLATO et al., 2013).

Na região norte do estado de Mato Grosso, o conhecimento sobre a flora ainda é muito limitado (DELPRETE & JARDIM, 2012), e pouco se sabe sobre as épocas de floração e frutificação das espécies. A vegetação nativa dessa região está sendo suprimida rapidamente, com a substituição de áreas florestadas principalmente por lavouras, pastagens e lagos de hidrelétricas, tornando-se urgente conhecer e catalogar a diversidade animal e vegetal para a sua conservação e preservação (DELPRETE & CORTÉS-B, 2006; ZAPPI et al., 2011). Assim, o conhecimento da relação das plantas com o ambiente por meio de estudos fenológicos pode contribuir para a elaboração de estratégias apropriadas de conservação das espécies e das fitofisionomias em que elas ocorrem, e também auxilia a prever os efeitos de mudanças climáticas globais (MORELLATO et al., 2016).

Nesse contexto, o objetivo do presente estudo foi comparar a fenologia reprodutiva de uma espécie de sub-bosque, *Palicourea racemosa* (Aubl.) Borhidi (= *Psychotria racemosa*), entre duas áreas distintas de floresta ombrófila densa no norte do estado de Mato Grosso, buscando responder as seguintes questões: 1) Qual o padrão fenológico da espécie e como este varia entre as áreas estudadas? 2) Como varia a produção de estruturas reprodutivas por copa dos indivíduos entre as áreas estudadas? Esperamos que o padrão fenológico de *P. racemosa* seja sazonal, com variações entre as áreas de estudo quanto à produtividade, relacionadas com as características ambientais.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

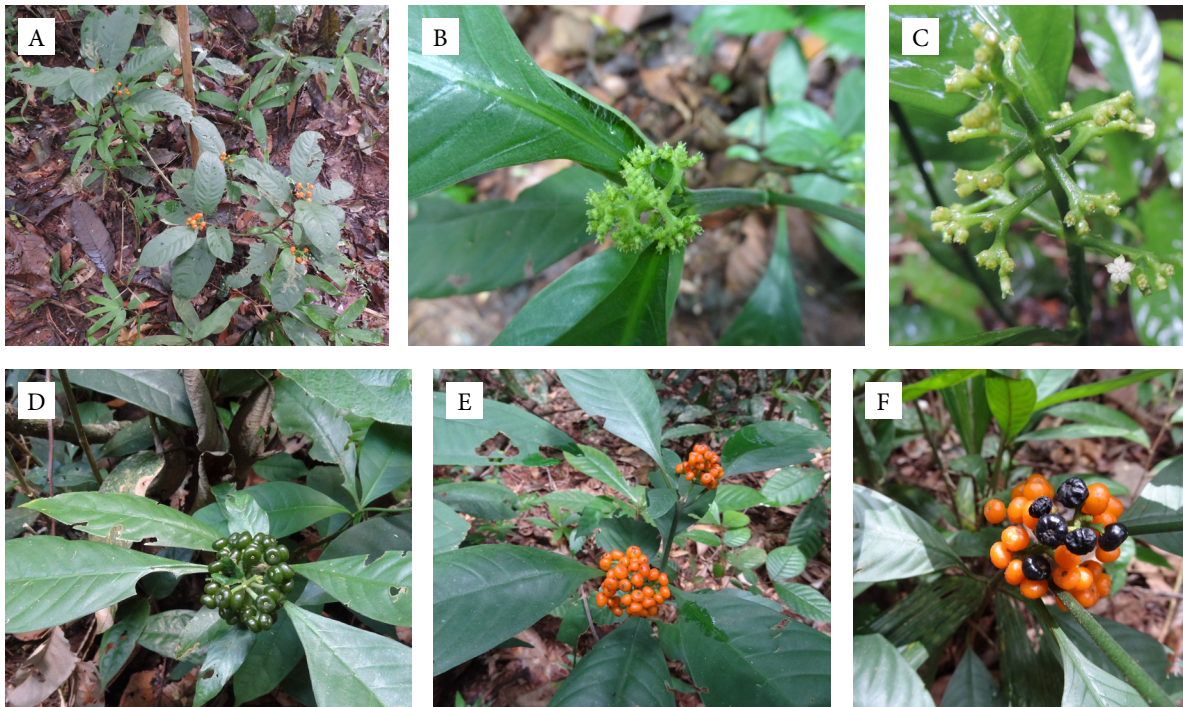
### 2.1. Espécie estudada

*Palicourea racemosa* é um subarbusto comum no sub-bosque de florestas úmidas no sul da Amazônia brasileira, composto por poucas folhas adultas na copa, em média 16 considerando os meses com mais folhas, em fevereiro e março (Figuras 1A-F; FRANCO et al., em preparação). As flores são sésseis, pequenas e brancas, arranjadas em inflorescências esverdeadas (Figuras 1B e 1C). *P. racemosa* possui ocorrência comum nas duas áreas florestais estudadas (descritas na seção 2.2) e é facilmente reconhecida na época da frutificação devido aos frutos carnosos, que quando imaturos em estágio avançado são alaranjados e quando maduros são pretos (Figura 1E e 1F). A espécie é referida como distílica no cerrado (CONSOLARO, 2008) e homostílica em florestas úmidas do Panamá (SAKAI & WRIGHT, 2008) e do Brasil (SILVA, 2008, em uma área próxima do presente estudo).

## 2.2. Áreas estudadas

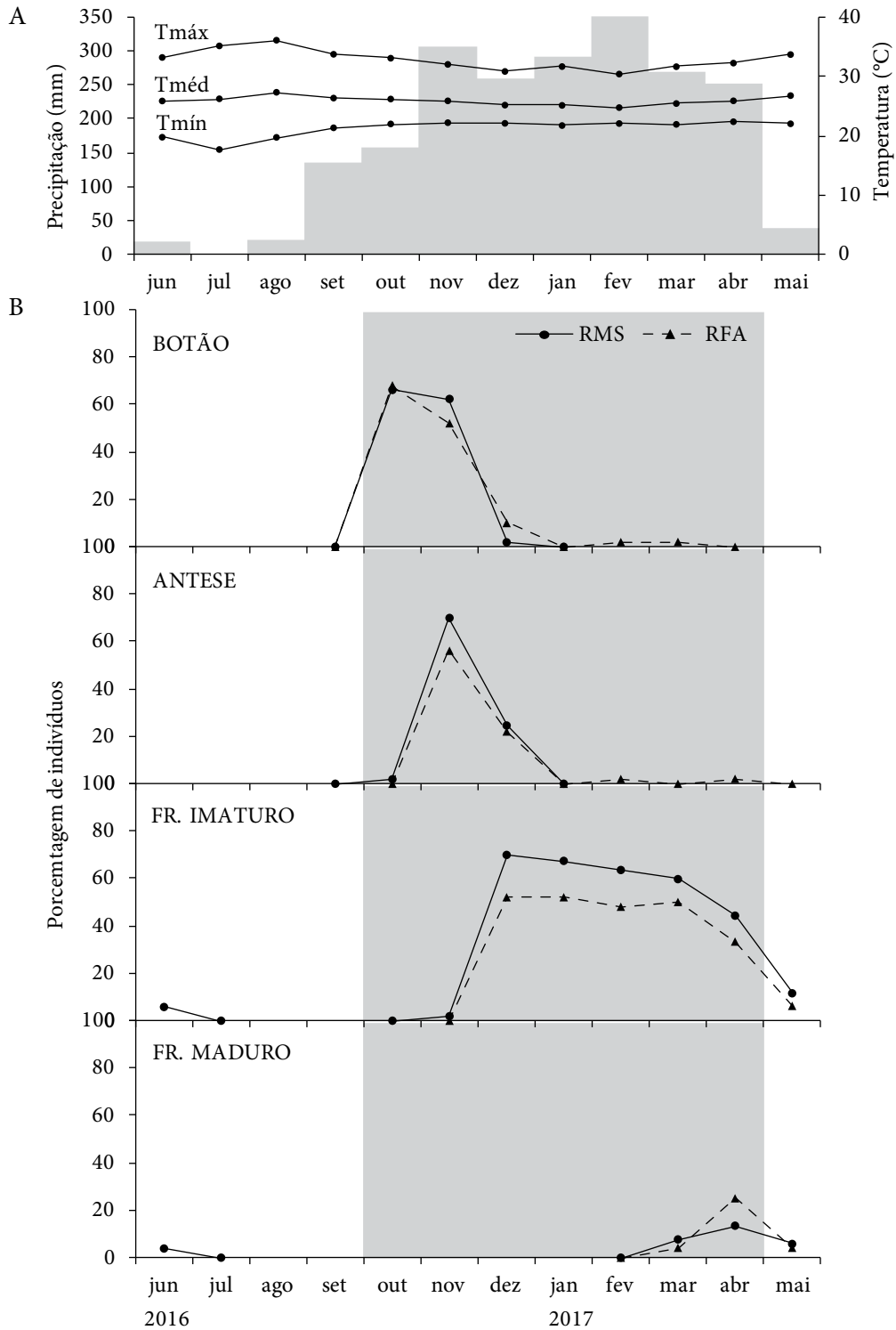
Este estudo foi realizado em duas áreas de floresta ombrófila densa, no domínio fitogeográfico da Amazônia, norte do estado de Mato Grosso, Brasil. A Reserva Particular do Patrimônio Natural Mirante da Serra (RMS) está localizada no município de Novo Mundo e, juntamente com outras três unidades de preservação, abrange cerca de 7.000 hectares de vegetação com pouca/nenhuma perturbação antrópica (RPPN's Cristalino). A área selecionada para o estudo dentro da RMS (09°35'12"S, 55°55'21"W – 09°35'11"S, 55°55'11"W, altitude 250–300 m) é caracterizada por árvores de grande porte formando um dossel contínuo de 20–30 m de altura, emergentes de até 50 m de altura e sub-bosque denso com diversas formas de vida (SASAKI et al., 2010). O ambiente da área é úmido, com pouca influência visível da seca e sem inundações na estação chuvosa (SASAKI et al., 2010). Rubiaceae é a segunda família mais diversa nessa região do estudo, após Fabaceae (ZAPPI et al., 2011). A segunda área de estudo é a Reserva do Floresta Amazônica Hotel Resort (RFA), que abrange 50 hectares de floresta com baixa perturbação antrópica, no centro urbano do município de Alta Floresta, a cerca de 38 km de distância da RMS. Na porção de floresta estudada na RFA (09°52'44"S, 56°05'57"W – 09°52'49"S, 56°06'11"W, 300 m de altitude), o dossel atinge de 20–30 m de altura, sendo caracterizado principalmente por árvores da família Fabaceae, e um rico e denso sub-bosque, dominado por espécies de Rubiaceae, Annonaceae e Acanthaceae (E. Gressler, observação pessoal).

O clima da região é classificado como Aw (PEEL et al., 2007), com temperatura média anual de 26–27°C, precipitação média anual de 2.232 mm e estação seca definida de maio a setembro (1979–2009; DUBREUIL et al., 2012). No período de estudo (junho/2016 a maio/2017), a temperatura média foi de 25,9°C na RFA e 27,3°C na RMS, e a precipitação total anual foi de 2.098 mm na RFA e sem valor disponível para a RMS devido a problemas na estação meteorológica local durante o estudo. Considerando os dados de janeiro/2015 a dezembro/2016, a precipitação anual média na RMS é de 2.250 mm, e chove até 100 mm a mais por mês nessa área em comparação com a RFA. O clima geral é similar entre as áreas: julho e agosto são os meses mais secos e com as temperaturas mínimas mais baixas e máximas mais altas no ano, e novembro a fevereiro são os meses mais chuvosos. Os dados meteorológicos da RFA foram coletados a 3,5 km de distância, na Estação Meteorológica da Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT), município de Alta Floresta, e os dados da RMS, na própria reserva (V. Dubreuil, dados não publicados, DUBREUIL et al., 2012). Devido aos problemas na estação meteorológica da RMS, utilizamos somente os dados meteorológicos da Estação Meteorológica da UNEMAT nas discussões deste estudo (Figura 2A). O fotoperíodo na latitude 9° varia



**Figura 1.** Aspectos gerais de *Palicourea racemosa* (Rubiaceae) em duas áreas de floresta ombrófila densa no norte de Mato Grosso, Brasil. (A) Indivíduo portando frutos imaturos; (B) inflorescência com botões; (C) inflorescência com botões, flores e frutos imaturos em estágio inicial; (D) frutos imaturos; (E) frutos imaturos iniciando a maturação; (F) frutos imaturos alaranjados e maduros pretos.

de 11,6 horas/dia em junho a 12,7 horas/dia em dezembro (VAREJÃO-SILVA, 2006), com os maiores valores durante a estação chuvosa da região.



**Figura 2.** Variáveis meteorológicas e fenologia reprodutiva de *Palicourea racemosa* no período de junho/2016 a maio/2017, norte do estado de Mato Grosso, Brasil. (A) Fotoperíodo para a latitude 9°, precipitação e temperaturas mínima, média e máxima na região do estudo (Fonte: Estação Meteorológica da Universidade do Estado de Mato Grosso, Alta Floresta); (B) fenofases reprodutivas de *P. racemosa* nas duas áreas estudadas. RMS: Reserva Particular do Patrimônio Natural Mirante da Serra, município de Novo Mundo. RFA: Reserva do Floresta Amazônica Hotel Resort, município de Alta Floresta. O fundo cinza representa a estação chuvosa.

### 2.3. Coleta e análise de dados

As fenofases reprodutivas (botão floral, antese, fruto imaturo e fruto maduro) foram avaliadas mensalmente durante um ano (junho/2016 a maio/2017) em 103 indivíduos adultos de *Palicourea racemosa* (53 na RMS e 50 na RFA). O método de avaliação fenológica foi a contagem total de estruturas reprodutivas presentes na copa de cada indivíduo amostrado. No momento de sua marcação (abril-maio/2016), todos os indivíduos estavam reprodutivos, portando frutos imaturos e/ou maduros. A distribuição dos indivíduos da espécie nas áreas estudadas não segue um padrão agrupado, e relativamente poucos indivíduos foram encontrados próximo a trilhas ou bordas da floresta. Em cada indivíduo medimos o perímetro basal do caule (cm) cinco centímetros acima do solo e a altura da copa (m). Considerando o possível efeito do morfo floral na produtividade (e.g., SOBREVILA et al., 1983) e a variação na descrição do sistema reprodutivo de *P. racemosa* na literatura, buscamos averiguar o morfo floral de cada indivíduo.

Gráficos interpretativos com a porcentagem de indivíduos em cada fenofase foram utilizados para avaliar o comportamento fenológico de *P. racemosa* no ano de estudo. Em cada indivíduo também foi calculado o mês de início e pico das fenofases, sendo o pico o mês com maior quantidade de estruturas reprodutivas em cada fenofase. A comparação do início e do pico das fenofases entre as áreas estudadas foi realizada utilizando a análise estatística circular (ZAR, 1996; MORELLATO et al., 2000, 2010), com o programa Oriana 2.02 (KOVACH, 2004). Para calcular a data média ou ângulo médio das fenofases, os meses de início e pico das fenofases foram convertidos em ângulos, de 1° (dia 1° de janeiro) a 360° (dia 31 de dezembro). A significância do ângulo médio foi verificada com o teste de Rayleigh, em que valores de  $p < 0,05$  indicam padrão sazonal na fenofase avaliada. A intensidade de concentração ( $r$ ) ao redor do ângulo médio varia de 0 a 1, com os maiores valores indicando alta sincronia intraespecífica. O teste de Watson-Williams ( $F$ ) foi utilizado para comparar a data média das fenofases entre as duas áreas estudadas, considerando apenas os ângulos médios significativos no teste de Rayleigh.

A maioria dos dados de *P. racemosa* não apresentou distribuição normal (teste de Shapiro-Wilk), e por isso aplicamos testes estatísticos não paramétricos. O teste de Mann-Whitney foi utilizado para comparar o tamanho dos indivíduos entre a RMS e a RFA, pois o tamanho pode influenciar a produtividade. O mesmo teste foi utilizado para comparar a duração das fenofases (número de meses de ocorrência de cada fenofase) e a produtividade (quantidade de estruturas reprodutivas por copa) entre as áreas estudadas. Para essa análise de produtividade foram incluídos somente os indivíduos que floresceram e/ou frutificaram durante o estudo, considerando a quantidade total de estruturas produzidas em cada indivíduo, para cada fenofase, durante o ano estudado.

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A altura média dos indivíduos de *Palicourea racemosa* amostrados na RMS foi de  $0,56 \pm 0,19$  m (variando de 0,30 a 1,05), e o perímetro basal médio, de  $2,66 \pm 0,71$  cm (variando de 1,50 a 5,00). Na RFA, a altura média dos indivíduos foi de  $0,54 \pm 0,29$  m (variando de 0,09 a 1,60), e o perímetro basal médio, de  $3,20 \pm 1,12$  cm (variando de 1,50 a 6,50). O teste de Mann-Whitney apontou que não há diferença significativa entre as áreas quanto à altura ( $Z = 1,01$ ;  $p = 0,31$ ), mas que há diferença quanto ao perímetro basal ( $Z = -3,20$ ;  $p < 0,002$ ), com os indivíduos da RFA apresentando os maiores valores.

O comportamento fenológico reprodutivo de *P. racemosa* foi similar entre as duas áreas estudadas, ocorrendo durante a estação chuvosa, época de maior precipitação, fotoperíodo e temperaturas médias mais amenas na região do estudo (Figuras 2A-B). As fenofases da floração ocorreram concentradas no início da estação chuvosa, com maiores porcentagens de indivíduos em outubro e novembro, e o desenvolvimento dos frutos se iniciou em dezembro/2016 em 70% dos indivíduos da RMS e 52% da RFA, estendendo-se até o início da estação seca (Figura 2B). O desenvolvimento inicial dos frutos foi lento, com aquisição mais notável de volume a partir de janeiro/2017, e no mês seguinte os primeiros começaram a se tornar alaranjados e muito conspícuos nas florestas (Figuras 1D e 1E). A maturação completa dos frutos ocorreu de três a cinco meses após o início da frutificação, com as maiores porcentagens de indivíduos portando frutos maduros em abril, no final da estação chuvosa, mas alguns indivíduos também em maio e junho, no início da estação seca (Figura 2B). Todas as datas médias de início e pico das fenofases foram significativas em ambas as áreas estudadas, com alta sincronia intraespecífica, demonstrando o comportamento reprodutivo sazonal da espécie (Tabela 1). O teste de Watson-Williams não apontou diferença significativa entre as áreas estudadas em nenhuma das datas de início ou pico das fenofases de *P. racemosa* (todos os valores do teste com  $p \geq 0,05$ ). Em ambas as áreas de estudo a duração de botão, antese e fruto maduro foi relativamente curta (em média menos de dois meses) e a duração de fruto imaturo, mais longa (em média quatro meses), sem diferença significativa entre as áreas (teste de Mann-Whitney,  $p \geq 0,05$ ; Tabela 1).

Apesar de *P. racemosa* ser amplamente distribuída em florestas do sul do México ao sul do Brasil, só não ocorrendo nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (BARBOSA et al., 2015; TAYLOR & HOLLOWELL, 2016), encontramos na literatura poucos estudos tratando da fenologia reprodutiva da espécie. No Brasil, somente dois estudos fenológicos foram desenvolvidos com *P. racemosa*, descrevendo resultados similares aos do presente estudo. Consolaro (2008) compilou dados de herbário no cerrado brasileiro, verificando que *P. racemosa* floresce geralmente entre novembro e janeiro e frutifica entre janeiro e março, épocas similares às do presente estudo. Silva (2008) avaliou a biologia reprodutiva da espécie em um fragmento urbano de Alta Floresta, próximo da RFA, observando florescimento entre outubro e dezembro e frutificação entre novembro e março. A autora considerou que a floração de *P. racemosa* tem início na estação seca como uma estratégia para favorecer a polinização por insetos, entretanto outubro é considerado o mês de início da estação chuvosa na região com base em dados históricos de 30 anos (DUBREUIL et al., 2012), com precipitação geralmente superior a 100 mm. Na população avaliada por Silva (2008), os indivíduos de *P. racemosa* ocorreram de forma agregada, enquanto na RMS e na RFA esse padrão de distribuição não foi observado, possivelmente devido ao melhor estado de conservação dessas florestas.

Na floresta úmida de Finca La Selva, na Costa Rica, a floração de *P. racemosa* é descrita como assincrônica, ocorrendo vários eventos curtos durante o ano, e os frutos maduros são ofertados por um período estendido de até 10 meses, mas com maturação rápida  $\leq 4$  meses (OPLER et al., 1980). Esse padrão difere do observado no presente estudo e em outras florestas, possivelmente devido ao clima não sazonal de La Selva. Em outras florestas úmidas na Costa Rica e no Panamá, a frutificação de *P. racemosa* ocorre na mesma época observada no presente estudo, mais concentrada no final da estação chuvosa e na transição da chuvosa para a seca (e.g., LEVEY, 1988; POULIN et al., 1999). Além disso, a época de floração e frutificação de *P. racemosa* segue o padrão geral descrito para espécies arbustivas de Rubiaceae em florestas sob clima sazonal e não sazonal (e.g., POULIN et al., 1999; SAN MARTIN-GAJARDO & MORELLATO, 2003; GRESSLER, 2010; FERREIRA & CONSOLARO, 2013; LIUTH et al., 2013), em especial dos gêneros *Palicourea* e *Psychotria* (muitas dessas *Psychotria* hoje transferidas para o gênero *Palicourea* — veja BORHIDI, 2017).

**Tabela 1.** Resultados da análise estatística circular para a ocorrência de sazonalidade no início e no pico das fenofases reprodutivas de *Palicourea racemosa* em duas áreas de floresta ombrófila densa no norte de Mato Grosso, Brasil. A duração das fenofases é expressa em meses.

	Reserva Particular do Patrimônio Natural Mirante da Serra				Reserva do Floresta Amazônica Hotel Resort			
	Botão	Antese	Fruto imaturo	Fruto maduro	Botão	Antese	Fruto imaturo	Fruto maduro
<b>Início das fenofases</b>								
Observações (N)	37	37	36	12	38	30	26	14
Ângulo médio ( $\mu$ )	294,35°	322,51°	351,33°	106,12°	295,84°	324,59°	352,12°	107,23°
Data média	25/out.	22/nov.	22/dez.	17/abr.	26/out.	25/nov.	23/nov.	18/abr.
Compr. vetor médio (r)	0,99	0,99	1,00	0,94	0,93	0,93	1,00	0,98
Desvio padrão circular	8,29°	6,93°	4,82°	20,84°	21,38°	21,11°	0,00°	10,67°
Teste Rayleigh (p)	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
<b>Pico das fenofases</b>								
Observações (N)	37	37	35	13	38	30	26	14
Ângulo médio ( $\mu$ )	296,40°	324,07°	0,25°	110,59°	299,58°	324,59°	356,83°	109,26°
Data média	27/out.	24/nov.	31/dez.	22/abr.	30/out.	25/nov.	27/dez.	20/abr.
Compr. vetor médio (r)	0,98	0,99	0,97	0,90	0,92	0,93	0,99	0,97
Desvio padrão circular	10,56°	6,64	14,86°	26,49°	23,41°	21,11°	9,33°	13,77°
Teste Rayleigh (p)	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
<b>Duração das fenofases</b>								
Média $\pm$ desvio padrão	1,82 $\pm$ 0,39	1,34 $\pm$ 0,48	4,54 $\pm$ 1,37	1,14 $\pm$ 0,36	1,81 $\pm$ 0,74	1,41 $\pm$ 0,57	4,58 $\pm$ 0,99	1,14 $\pm$ 0,36
Mínimo – máximo	1–2	1–2	1–7	1–2	1–4	1–3	2–6	1–2

Compr. vetor médio: comprimento do vetor médio.

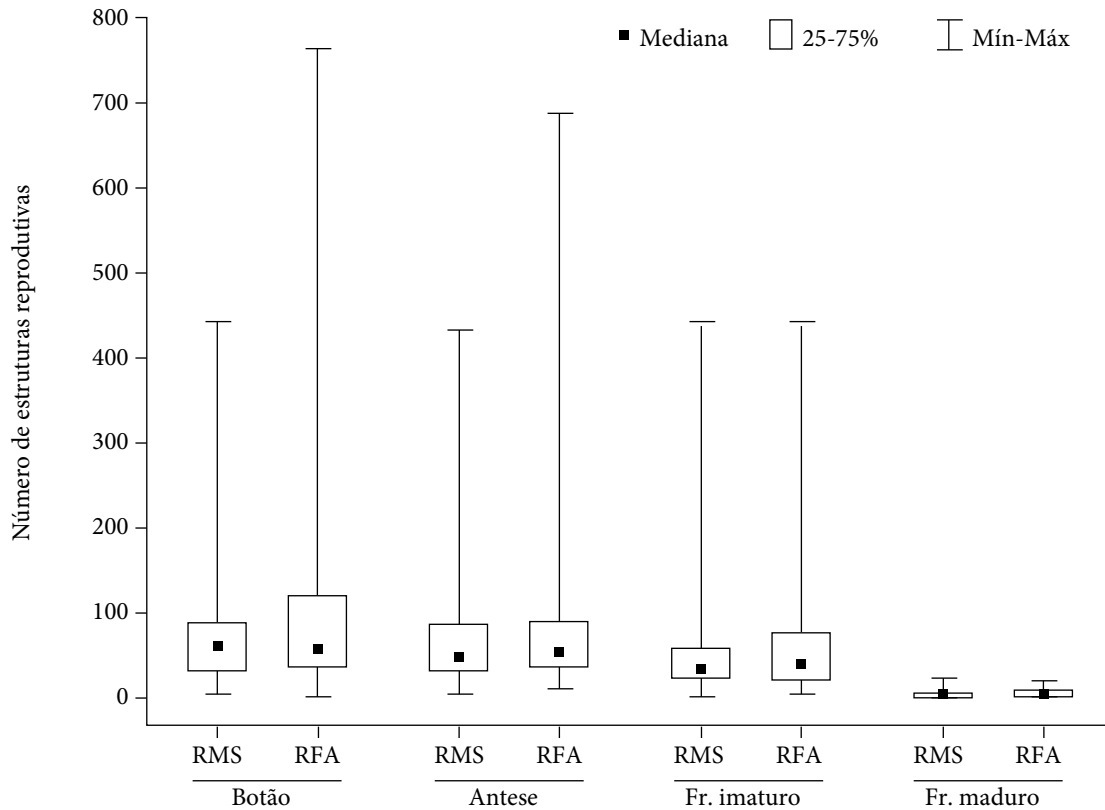
O florescimento e o desenvolvimento dos frutos na estação chuvosa podem ser uma estratégia da espécie para garantir a reprodução na época de maior disponibilidade hídrica, pois durante a seca a maioria dos indivíduos de *P. racemosa* perde parte das folhas da copa tanto na RMS como na RFA (FRANCO et al., em preparação). Apesar de as duas florestas estudadas serem úmidas e com dossel predominantemente perenifólio, a estação seca da região parece exercer certa influência nas espécies do sub-bosque, como o caso de *P. racemosa*. Brando et al. (2006) verificaram que o estresse hídrico durante períodos de seca na floresta amazônica úmida do Pará pode afetar o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo de *Coussarea racemosa* A. Rich. (Rubiaceae), atrasando a produção de folhas novas e flores e a maturação dos frutos. Entretanto, são necessárias análises mais detalhadas para verificar a relação entre o comportamento fenológico reprodutivo de *P. racemosa* e as variáveis meteorológicas e microambientais (em especial o nível de umidade do solo ao longo do ano).

A determinação do morfo floral nos indivíduos de *P. racemosa* na RMS e na RFA não foi possível devido ao estágio de maturação das flores ou à ausência das mesmas nas datas das observações mensais, sendo necessárias averiguações adicionais. Apesar de não termos conseguido verificar se *P. racemosa* é homostílica ou distílica nas populações amostradas neste estudo, podemos inferir que, se a espécie for distílica típica, a alta sincronia intraespecífica nas fenofases da floração verificada na RMS e na RFA é importante para a manutenção da isopletia e a perpetuação da espécie. Em espécies distílicas, a sincronia intraespecífica na floração é esperada para aumentar as chances de polinização cruzada entre os morfos florais (GANDERS, 1979) e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo. Taylor & Hollowell (2016) salientaram que a distinção dos morfos florais em *P. racemosa* é muito difícil, sendo necessária uma avaliação mais criteriosa dos indivíduos no campo.

Na RMS, 15 (28,3%) indivíduos de *P. racemosa* não floresceram, 16 (30,2%) não frutificaram e um indivíduo morreu ao longo do ano de estudo, enquanto na RFA 13 (26%) não floresceram, 24 (48%) não frutificaram e dois indivíduos morreram. Em alguns indivíduos observamos ramos quebrados, os quais rebrotaram após o dano, mas não produziram estruturas reprodutivas. Também, ao longo do estudo, observamos vários eventos de herbivoria nas inflorescências e infrutescências de *P. racemosa*, principalmente na RFA, que resultaram na interrupção do ciclo reprodutivo e início da emissão de folhas novas (brotamento) em alguns indivíduos. As porcentagens de indivíduos da RMS na fenofase fruto imaturo foram maiores do que na RFA ao longo do estudo, possivelmente refletindo o efeito da herbivoria mais intenso na RFA (FRANCO et al., em preparação; Figura 2B). Entretanto, para a maioria dos indivíduos, não observamos nenhum fator diferente que possa ser associado à ausência de reprodução durante o estudo. Com base nas altas proporções de indivíduos que não se reproduziram durante o estudo, mas que portavam muitos frutos quando marcados (abril-maio/2016), podemos concluir que *P. racemosa* apresenta variação anual na produção de estruturas reprodutivas. Variações interanuais na produção de flores e frutos são comuns nas florestas tropicais, estando relacionadas principalmente com alterações nas condições climáticas e microambientais, nas características endógenas e na abundância e comportamento dos polinizadores (e.g., WHEELWRIGHT, 1986; BRANDO et al., 2006) e taxas de herbivoria (e.g., ORNELAS et al., 2004).

Em relação à produtividade durante o ano estudado, os indivíduos de *P. racemosa* que floresceram na RMS produziram em média  $3,08 \pm 2,42$  inflorescências por copa (variando de 1 a 14), e na RFA, média de  $4,60 \pm 6,23$  (variando de 1 a 34). Esse resultado não diferiu significativamente entre as áreas estudadas (teste de Mann-Whitney,  $Z = 0,38$ ,  $p = 0,70$ ). A quantidade máxima de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo durante o ano de estudo também não diferiu significativamente entre as áreas (teste de Mann-Whitney,  $p \geq 0,05$ ; Figura 3). Os valores um pouco maiores de produtividade na RFA, embora não significativos, podem ter relação com o perímetro basal maior dos indivíduos nessa área e condições microambientais não avaliadas, como a disponibilidade de água no solo e luminosidade. Sugerimos que a reduzida quantidade de frutos maduros nos indivíduos das duas áreas estudadas (Figura 3) e as baixas porcentagens de indivíduos nessa fenofase (Figura 2B) podem ser resultado da rápida remoção de frutos maduros da copa dos indivíduos, provavelmente por animais frugívoros, como postulado por Taylor & Hollowell (2016). Espécies do gênero *Psychotria* e *Palicourea* produzem frutos carnosos pequenos comumente dispersos por aves (POULIN et al., 1999; FERREIRA & CONSOLARO, 2013). Além disso, considerando que a produção de frutos nas espécies distílicas geralmente depende de polinização intermorfo (GANDERS, 1979), e que o sucesso reprodutivo é afetado pelo dimorfismo floral e proporção equilibrada entre os morfos da população (e.g. SOBREVILA et al., 1983; PEREIRA et al., 2006; KOCH et al., 2010; SILVA et al., 2010), há necessidade de estudos mais detalhados sobre a biologia floral de *P. racemosa* e de espécies do gênero *Palicourea* em geral, para o qual têm sido relatados mais casos de homostilia em Rubiaceae (SÁ, 2013).

As similaridades verificadas entre as áreas estudadas quanto à época e duração das fenofases e à quantidade de estruturas reprodutivas produzidas por copa em *P. racemosa* podem estar relacionadas com as características ambientais relativamente similares entre as áreas demarcadas para o estudo dentro da RMS e da RFA. As duas áreas apresentam a mesma altitude e características similares da vegetação do dossel e sub-bosque nos locais onde os indivíduos de *P. racemosa* foram encontrados e marcados. Entretanto, é necessária a avaliação de dados microambientais como luminosidade e disponibilidade de água/nutrientes no solo para confirmar essa hipótese.



**Figura 3.** Comparação da produção máxima anual de estruturas reprodutivas por indivíduo de *Palicourea racemosa* no período de estudo (junho/2016 a maio/2017) entre a Reserva Particular do Patrimônio Natural Mirante da Serra (RMS) e a Reserva do Floresta Amazônica Hotel Resort (RFA), norte do Mato Grosso, Brasil. Foram considerados na análise somente os indivíduos que floresceram e/ou frutificaram durante o estudo. Valores do teste de Mann-Whitney comparativo entre as duas áreas: botão ( $Z = -0,29$ ;  $p = 0,77$ ), antese ( $Z = -0,44$ ;  $p = 0,66$ ), fruto imaturo ( $Z = -0,10$ ;  $p = 0,92$ ) e fruto maduro ( $Z = -0,46$ ;  $p = 0,65$ ).

#### 4. CONCLUSÕES

No sul da Amazônia, *Palicourea racemosa* apresentou comportamento fenológico reprodutivo anual e sazonal, com alta sincronia intraespecífica e concentrado na estação chuvosa. A época de floração e frutificação de *P. racemosa* na RMS e na RFA é similar à verificada para a espécie em outras áreas florestais da América do Sul e Central. As duas áreas de floresta ombrófila densa estudadas não diferiram quanto à época e duração das fenofases e à quantidade de estruturas reprodutivas produzidas nos indivíduos. A similaridade fenológica encontrada entre as duas populações de *P. racemosa* pode estar relacionada com as características ambientais relativamente similares entre as áreas florestais amostradas.

#### 5. AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT) pelo apoio financeiro; a Carla P. Bruniera e Daniela C. Zappi pela determinação da espécie; e à Fundação Ecológica Cristalino (FEC) pela permissão de pesquisa e suporte logístico nas duas áreas de estudo. O estudo é parte da Dissertação de Mestrado da primeira autora.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARBOSA, M. R.; ZAPPI, D.; TAYLOR, C.; CABRAL, E.; JARDIM, J. G.; PEREIRA, M. S.; CALIÓ, M. F.; PESSOA, M. C. R.; SALAS, R.; SOUZA, E. B.; DI MAIO, F. R.; MACIAS, L.; ANUNCIACÃO, E. A.; GERMANO FILHO, P.; OLIVEIRA, J. A.; BRUNIERA, C. P.; GOMES, M.; DE TONI, K.; FIRENS, M. **Rubiaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB210>>. Acesso em: 01 nov. 2017.
- BERGAMASCHI, H. O clima como fator determinante da fenologia das plantas. In: REGO, G. M.; NEGRELLE, R. R. B.; MORELLATO, L. P. C. (Orgs.). **Fenologia: ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. p. 291-310.



- BORHIDI, A. L. La circunscripción de *Palicourea* subgen. *Heteropsychotria* (Rubiaceae, Palicoureae). **Acta Botanica Hungarica**, v. 59, n. 1-2, p. 25-61, 2017. DOI: 10.1556/034.59.2017.1-2.4
- BRANDO, P.; RAY, D.; NEPSTAD, D.; CARDINOT, G.; CURRAN, L. M.; OLIVEIRA, R. Effects of partial throughfall exclusion on the phenology of *Coussarea racemosa* (Rubiaceae) in an east-central Amazon rainforest. **Oecologia**, v. 150, p. 181-189, 2006. DOI: 10.1007/s00442-006-0507-z
- BFG (BRAZIL FLORA GROUP). Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1085-1113, 2015. DOI: 10.1590/2175-7860201566411
- BREMER, B.; ERIKSSON, O. Evolution of fruit characters and dispersal modes in the tropical family Rubiaceae. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 47, p. 79-95, 1992. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00657.x>
- BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**, v. 32, p. 824-841, 2000. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00621.x
- CASTRO, C. C.; OLIVEIRA, P. E. Pollination biology of distylous Rubiaceae from Atlantic rainforest, SE Brazil. **Plant Biology**, v. 4, p. 640-646, 2002. DOI: 10.1055/s-2002-35433
- CONSOLARO, H. N. **A distília em espécies de Rubiaceae do Bioma Cerrado**. 96p. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade de Brasília, Brasília, 2008.
- DELPRETE, P. G.; CORTÉS-B, R. A synopsis of the Rubiaceae of the States of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, Brazil, with a key to genera, and a preliminary species list. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 3, n. 1, p. 13-96, 2006. DOI: 10.5216/rbn.v3i1.2813
- DELPRETE, P. G.; JARDIM, J. G. Systematics, taxonomy and floristics of Brazilian Rubiaceae: an overview about the current status and future challenges. **Rodriguésia**, v. 63, n. 1, p. 101-128, 2012. DOI: 10.1590/S2175-78602012000100009
- DUBREUIL, V.; DEBORTOLI, N.; FUNATSU, B.; NÉDÉLEC V, DURIEUX, L. Impact of land-cover change in the Southern Amazonia climate: a case study for the region of Alta Floresta, Mato Grosso, Brazil. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 184, n. 2, p. 877-891, 2012. DOI: 10.1007/s10661-011-2006-x
- FARIA, R. R.; ARAÚJO, A. A. Flowering phenology and floral visitors in distylous populations of *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 101, n. 4, p. 636-647, 2016. DOI: 10.3417/2013019
- FENNER, M. The phenology of growth and reproduction in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, p. 78-91, 1998. DOI: 10.1078/1433-8319-00053
- FERREIRA, M. C.; CONSOLARO, H. N. Fenologia e síndromes de polinização e dispersão de espécies de sub-bosque em um remanescente florestal urbano no Brasil Central. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 5, p. 1708-1720, 2013.
- GANDERS, F. R. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany**, v. 17, n. 4, p. 607-635, 1979. DOI: 10.1080/0028825X.1979.10432574
- GENTRY, A. H.; EMMONS, L. H. Geographical variation in fertility, phenology and composition of the understory of neotropical forests. **Biotropica**, v. 19, n. 3, p. 216-227, 1987. DOI: 10.2307/2388339
- GRESSLER, E. **Fenologia de espécies de floresta atlântica, Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo: comparação entre estratos e influência de borda natural**. 262 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, 2010.
- KOCH, A. K.; SILVA, P. C.; SILVA, C. A. Biologia reprodutiva de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae), espécie distílica de fragmento florestal de mata ciliar, centro-oeste do Brasil. **Rodriguésia**, v. 61, n. 3, p. 551-558, 2010. DOI: 10.1590/2175-7860201061314
- KOVACH, W. L. **Oriana for Windows** – version 2.02. Gales, U.K.: Kovach Computer Services, 2004.
- LEVEY, D. J. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. **Ecological Monographs**, v. 58, n. 4, p. 251-269, 1988. DOI: 10.2307/1942539
- LIETH, H. Purposes of a phenology book. In: LIETH, H. (Org.). **Phenology and seasonality modeling**. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). Berlin: Springer-Verlag, 1974. v. 8. p. 3-19. DOI: 10.1007/978-3-642-51863-8\_1
- LIUTH, H. S.; TALORA, D. C.; AMORIM, A. M. Phenological synchrony and seasonality of understory Rubiaceae in the Atlantic Forest, Bahia, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 1, p. 195-204, 2013. DOI: 10.1590/S0102-33062013000100019

- MARTÉN-RODRÍGUEZ, S.; MUÑOZ-GAMBOA, P.; DELGADO-DÁVILA, R.; QUESADA, M. Asymmetric pollen transfer and reproductive success of the hawkmoth pollinated distylous tree *Palicourea tetragona* (Rubiaceae) at La Selva, Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v. 29, n. 6, p. 501-510, 2013. DOI: 10.1017/S0266467413000588
- 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. R. (Orgs.). **Phenological Research: Methods for environmental and climate change analysis**. Netherlands: Springer, 2010. p. 333-353. DOI: 10.1007/978-90-481-3335-2\_16
- MORELLATO, L. P. C.; ALBERTON, B.; ALVARADO, S. T.; BORGES, B.; BUISSON, E.; CAMARGO, M. G. G.; CANCIAN, L. F.; CARSTENSEN, D. W.; ESCOBAR, D. F. E.; LEITE, P. T. P.; MENDOZA, I.; ROCHA, N. M. W. B.; SOARES, N. C.; SILVA, T. S. F.; STAGGEMEIER, V. G.; STREHER, A. S.; VARGAS, B. C.; PERES, C. A. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, v. 195, p. 60-72, 2016. DOI: 10.1016/j.biocon.2015.12.033
- MORELLATO, L. P. C.; CAMARGO, M. G. G.; GRESSLER, E. A review of plant phenology in South and Central America. In: SCHWARTZ, M. D. (Org.). **Phenology: an integrative environmental science**. Dordrecht: Springer, 2013. p. 91-113. DOI: 10.1007/978-94-007-6925-0\_6
- 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, n. 4B, p. 811-823, 2000. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x
- OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 167-188, 1980. DOI: 10.2307/2259250
- ORNELAS, J. F.; GONZÁLEZ, C.; JIMÉNEZ, L.; LARA, C.; MARTÍNEZ, A. J. Reproductive ecology of distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane cloud forest. II. Attracting and rewarding mutualistic and antagonistic visitors. **American Journal of Botany**, v. 91, n. 7, p. 1061-1069, 2004. DOI: 10.3732/ajb.91.7.1061
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, p. 1633-1644, 2007. DOI: 10.5194/hess-11-1633-2007
- PEREIRA, Z. V.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-OKANO, R. M. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 3, p. 471-480, 2006. DOI: 10.1590/S0100-84042006000300014
- POULIN, B.; WRIGHT, S. J.; LEFEBVRE, G.; CALDERÓN, O. Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 213-227, 1999. DOI: 10.1017/S0266467499000760
- RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. **Apidologie**, v. 21, p. 469-488, 1990. DOI: 10.1051/apido:19900508
- RODRIGUES, E. B.; CONSOLARO, H. Atypical distyly in *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), an intramorph self-compatible species. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 1, p. 155-161, 2013. DOI: 10.1590/S0102-33062013000100016
- SÁ, T. F. F. **Sistema distílico e biologia reprodutiva de cinco espécies de Psychotria L. (Rubiaceae) em dois fragmentos do sudeste goiano**. 51p. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal) – Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2013.
- SAKAI, S.; MOMOSE, K.; YUMOTO, T.; NAGAMITSU, T.; NAGAMASU, H.; HAMID, A. A.; NAKASHIZUKA, T. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland Dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany**, v. 86, p. 1414-1436, 1999.
- SAKAI, S.; WRIGHT, J. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 93, p. 125-134, 2008. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2007.00890.x
- SAN MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 3, p. 299-309, 2003. DOI: 10.1590/S0100-84042003000300003
- SANTOS, O. A.; WEBBER, A. C.; COSTA, F. R. C. Biologia reprodutiva de *Psychotria spectabilis* Steyrm. e *Palicoeura* cf. *virens* (Poepp & Endl.) Standl. (Rubiaceae) em uma floresta tropical úmida na região de Manaus, AM, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 275-285, 2008. DOI: 10.1590/S0102-33062008000100025

- SASAKI, D.; ZAPPI, D.; MILLIKEN, W.; HENICKA, G. S.; PIVA, J. H. **Vegetação e plantas do Cristalino: um manual**. Alta Floresta, Mato Grosso: Royal Botanic Gardens, Kew, Fundação Ecológica Cristalino, 2010. 128 p.
- SILVA, C. A.; VIEIRA, M. F.; AMARAL, C. H. Floral attributes, ornithophily and reproductive success of *Palicourea longepedunculata* (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n. 2, p. 207-213, 2010. DOI: 10.1590/S0100-84042010000200002
- SILVA, C. A.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-OKANO, R. M.; OLIVEIRA, L. O. Reproductive success and genetic diversity of *Psychotria hastisepala* (Rubiaceae), in fragmented Atlantic forest, Southeastern Brazil. **Revista de Biologia Tropical**, v. 62, n. 1, p. 309-319, 2014. DOI: 10.15517/rbt.v62i1.5854
- SILVA, E. M. S. **Fenologia reprodutiva, biologia floral e morfologia de frutos e sementes de Psychotria racemosa Rich (Rubiaceae) em fragmento florestal na área urbana do município de Alta Floresta**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas), Universidade do Estado de Mato Grosso, Alta Floresta, 2008.
- SOBREVILA, C.; RAMIREZ, N.; ENRECH, N. X. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *Palicourea petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. **Biotropica**, v. 15, n. 3, p. 161-169, 1983. DOI: 10.2307/2387824
- TAYLOR, C. M.; HOLLOWELL, V. C. Rubiacearum Americanarum Magna Hama Pars XXXV: The new group *Palicourea* sect. *Nonatelia*, with five new species (Palicoureeae). **Novon**, v. 25, p. 69-110, 2016. DOI: 10.3417/2015012
- VAREJÃO-SILVA, M. A. **Meteorologia e Climatologia** – Versão Digital 2. Recife, 2006. 449 p. Disponível em: <[http://www.icat.ufal.br/laboratorio/clima/data/uploads/pdf/METEOROLOGIA\\_E\\_CLIMATOLOGIA\\_VD2\\_Mar\\_2006.pdf](http://www.icat.ufal.br/laboratorio/clima/data/uploads/pdf/METEOROLOGIA_E_CLIMATOLOGIA_VD2_Mar_2006.pdf)>. Acesso em: 05 jul. 2017.
- WHEELWRIGHT, N. T. A seven-year study of individual variation in fruit production in tropical bird-dispersed tree species in the family Lauraceae. In: ESTRADA, A.; FLEMING, T. H. (Orgs.). **Frugivores and seed dispersal**. Dordrecht: Springer, 1986. p. 19-35. DOI: 10.1007/978-94-009-4812-9\_3
- ZAPPI, D. C.; SASAKI, D.; MILLIKEN, W.; IVA, J.; HENICKA, G. S.; BIGGS, N.; FRISBY, S. Plantas vasculares da região do Parque Estadual Cristalino, norte de Mato Grosso, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 41, n. 1, p. 29-38, 2011. DOI: 10.1590/S0044-59672011000100004
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice-Hall., 1996. 662 p.