

Universidade Estadual de Campinas  
Instituto de Biologia



Vera Lex Engel

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL  
SEÇÃO CIRCULANTE

ESTUDO FENOLÓGICO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
UMA FLORESTA TROPICAL EM LINHARES, ES.

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo (a) candidato a)

*Vera Lex Engel*

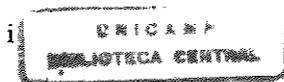
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da  
Universidade Estadual de Campinas para  
obtenção do título de Doutor em Ecologia.

*29/6/2001 Fernando R. Martins*

Orientador: Prof. Dr. FERNANDO ROBERTO MARTINS

2001



800117665

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA	T/ UNICAMP
	EN 32 P
V.	Ex. 46045
TOMBO BC	16-392/01
PROC.	16-392/01
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREC.	R\$ 11,00
DATA	16-02-01
N.º CPD	

CM00158788-7

## FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

**Engel, Vera Lex**

**En32f** Estudo fenológico de espécies arbóreas de uma floresta tropical em Linhares, ES/Vera Lex Engel. - -  
Campinas, S.P.[s.n.], 2001.  
137f. ilus.

Orientador: Fernando Roberto Martins

Tese(doutorado) – Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

1. Fenologia. 2. Mata Atlântica. 3. Espécies arbóreas. I. Martins, Fernando Roberto. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

## ERRATA

**Página vii, 14<sup>a</sup>. , linha:** onde lê-se “a maioria das espécies (49,7%) foi classificada como sempre-verde, 34% como brevidecíduas e apenas 18,3% como caducifólias”, leia-se: “observou-se uma proporção igual entre espécies sempre-verdes e brevidecíduas (43,9%), e apenas 12,2% de caducifólias”.

**Página ix, 13<sup>a</sup>. linha:** onde lê-se ‘the majority of the species (49,7%) were classified as evergreen, 34% were brevideciduous and 18,3% were deciduous’, leia-se: “an equal proportion (43.9%) of evergreen and brevideciduous species were observed, and only 12.2% of them were classified as deciduous”.

**Página 12, 1<sup>a</sup>. linha:** onde lê-se “sincronizador mais forte do outros”, leia-se “sincronizador mais forte do que outros”;

**Página 12, 19<sup>a</sup>. linha:** inclua-se ao final “(Morellato, 2001, comunicação pessoal)”;

**Página 19, 4<sup>a</sup>. linha:** onde lê-se “tem dificultado os estudos fenológicos em florestas tropicais”, leia-se “tem dificultado as comparações fenológicas em florestas tropicais”;

**Página 20, 19<sup>a</sup>. linha:** onde lê-se “O uso do termo acíclico como sinônimo de irregular irregular”, leia-se “O termo acíclico foi usado como sinônimo de irregular”;

**Página 50, 1<sup>a</sup> linha :** onde lê-se “broitação”, leia-se “brotação”;

**Página 56, Tabela 5, 40<sup>a</sup>. linha (*Virola gardneri* (A. DC.) Warb.):** onde lê-se “carnoso”, leia-se “seco”;

**Página 75, 9<sup>a</sup> linha do Resumo:** onde lê-se “apenas em 13 os ciclos foram regulares, leia-se: “apenas em 11 os ciclos foram regulares para floração e em 13 para frutificação”;

**Página 75, 10<sup>a</sup> linha do Resumo:** onde lê-se “11”, leia-se “seis”; onde lê-se “4”, leia-se “dois”.

**Página 75, 12<sup>a</sup> linha do Resumo:** onde lê-se “quatro e sete espécies”, leia-se “nove e 15 espécies”;

**Página 76, 6<sup>a</sup> linha do Abstract:** onde lê-se “13”, leia-se: “11 for flowering and 13 for fruiting”;

**Página 76, 7<sup>a</sup> linha do Abstract:** onde lê-se “11 species for flowering and 4 for fruiting”, leia-se “six species for flowering and two for fruiting”;

**Página 76, 9<sup>a</sup> linha do Abstract:** onde lê-se “ four and seven”, leia-se “nine and 15”.

**Página 81, 16<sup>a</sup>. linha:** onde lê-se “1250,5 mm”, leia-se “1249 mm”.

**Página 85, 3<sup>a</sup>. linha:** onde lê-se “x’= arcsen (□x)”, leia-se “x’= arcsen (√x)”;

**Página 87, 5<sup>a</sup>. linha:** onde lê-se “mas em apenas 12 os ciclos foram regulares”, leia-se “mas em apenas 11 os ciclos foram regulares”.

**Data da Defesa: 29/06/2001**

**BANCA EXAMINADORA:**

**Prof. Dr. Fernando Roberto Martins (orientador)**

*Fernando R. Martins*

**Prof. Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato**

*Leonor P. Morellato*

**Prof. Dr. Waldir Mantovani**

*Waldir Mantovani*

**Prof. Dr. Fábio Poggiani**

*Fábio Poggiani*

**Prof. Dr. João Vasconcellos Neto**

*João Vasconcellos Neto*

**Prof. Dr. George John Shepherd**

**Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly**

**Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues**

*Dedico este trabalho ao Uriel, que  
pequenino, foi grande o bastante para  
compreender as muitas horas em que não  
podemos estar juntos.*

## **TEU TRABALHO**

*O teu trabalho é o cântico  
De tua própria vida.  
Imprime nele onde estiveres  
A nota azul do teu amor.  
Estuda a Natureza:  
Age o vento compondo melodias.  
O rio mostra a força e convida ao serviço  
Na cachoeira a estrondear.  
Não busque a tarefa que te cabe  
Com a tristeza do escravo.  
O teu trabalho é a oficina  
Em que podes forjar a tua própria Luz.*

Emmanuel.

*(página recebida pelo médium Francisco Cândido Xavier)*

# AGRADECIMENTOS

Esta tese é fruto da dedicação e trabalho de uma grande equipe, sem a qual nunca poderia ter sido realizada. À Companhia Vale do Rio Doce, principalmente ao Dr. Renato Moraes de Jesus, pelo apoio ao trabalho, e pela cessão dos dados utilizados nesta tese; ao Eng. Florestal Marcos de Souza Menandro, que iniciou a pesquisa; à equipe de campo coordenada pelo Sr. Domingos Folli, que cuidou com extrema dedicação de toda a coleta de dados desta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Fernando Roberto Martins, pela orientação e confiança.

Aos colegas da Unesp-FCA que sempre me apoiaram e incentivaram, principalmente às professoras Maria Aparecida M. Brasil, Carmen Regina Marcati e Renata C. B. Fonseca.

À CAPES, pela concessão de bolsa auxílio deslocamento.

À toda a minha família que sempre esteve pronta a me apoiar nos momentos mais difíceis, principalmente meus pais, Haroldo e Myriam e minhas irmãs Cecília e Regina, aos quais dedico parte deste trabalho.

Ao Centro de Informática na Agricultura- CINAG-FCA, pelo apoio na tabulação dos dados de campo, e aos funcionários Manoel Lyra e Sílvia de Cássia do Império pelo auxílio na tabulação e cálculos dos dados meteorológicos.

Ao amigo John Parrotta, que leu e deu sugestões sobre versões anteriores deste manuscrito, e corrigiu os resumos em inglês.

À Eng<sup>a</sup>. Florestal Magali Ribeiro da Silva, pelo inestimável apoio junto às aulas de graduação no primeiro semestre de 2001.

À L. Patrícia C. Morellato, Waldir Mantovani e Paulo Eugênio Oliveira pelas valiosas contribuições e sugestões à versão preliminar deste trabalho durante a fase de pré-banca.

## **RESUMO**

Este trabalho teve o objetivo de descrever os eventos fenológicos reprodutivos (floração e frutificação) e vegetativos (mudança foliar) em árvores do dossel de uma floresta tropical estacional (mata de tabuleiros) no nordeste do estado do Espírito Santo e relacioná-los com o clima. Foram feitas observações quinzenais de presença de botões florais, flores, frutos, dispersão de frutos ou sementes, árvores desfolhadas, emissão de brotos com copa madura, árvores com folhagem nova e folhagem madura, em 5 indivíduos de 41 espécies arbóreas, distribuídos em uma área de cerca de 15.000 ha de floresta, no período de maio de 1982 a dezembro de 1992. No mesmo período, dados de clima foram tomados para a área de estudos. Apesar de no mínimo 5% e 10% das espécies produzirem respectivamente flores e frutos em qualquer época do ano, estes eventos predominaram em estações definidas do ano. As fenofases botões florais e floração mostraram curvas bi-modais; um grupo de plantas apresentou botões florais na estação chuvosa, com antese na transição para a seca (máximo em abril), e outro produziu botões na época seca, com floração no início das chuvas (máximo em outubro). A frutificação predominou na época seca (junho - julho), principalmente os frutos secos anemocóricos. A dispersão predominou na transição entre a estação seca e a chuvosa (setembro), mas de abril a maio apenas 1% das espécies dispersou sementes. Embora o clima na região seja estacional, com chuvas altamente concentradas de outubro a março, a maioria das espécies (49,7%) foi classificada como sempre-verde; 34% como brevidecíduas e apenas 18,3% como caducifólias. A queda de folhas predominou no fim da estação seca e início da chuvosa, em cerca de 30% das espécies, as quais produziram folhas novas em novembro e dezembro. A brotação das espécies sempre-verdes predominou na estação chuvosa, de dezembro a fevereiro. Variáveis climáticas correlacionaram-se com a fenodinâmica da comunidade. O fotoperíodo correlacionou-se positivamente com a floração, a brotação e a folhagem nova, e negativamente com a frutificação e a folhagem madura. A insolação correlacionou-se positivamente com a frutificação e a folhagem madura, e negativamente com a queda de folhas e a copa constituída por folhagem nova. A evaporação mostrou correlação positiva com a queda de folhas e negativa com a frutificação, a brotação e a folhagem madura. A evapotranspiração real correlacionou-se positivamente com a brotação e negativamente com a queda de folhas. A temperatura média do ar mostrou correlação positiva com a floração e negativa com a brotação. A deficiência hídrica, correlacionou-se negativamente com árvore desfolhada e positivamente com a brotação. A demanda evaporativa do ar mostrou correlação positiva com árvore desfolhada e negativa com a frutificação e a brotação. A umidade relativa do ar correlacionou-se positivamente com árvore desfolhada. Considerando o conjunto todo de espécies, todas as fenofases

foram bastante sazonais e mostraram ciclos semestrais (floração) e anuais (demais fenofases) bem marcados. Em cerca de 65% das espécies, a floração e a frutificação foram anuais, mas em menos da metade das mesmas os ciclos foram regulares. Observou-se floração contínua em uma espécie, supra-anual em quatro e infra-anual em nove espécies, os dois últimos grupos com freqüência na maioria irregular. A amplitude dos ciclos fenológicos também variou muito entre os anos, principalmente para frutificação. Em alguns anos puderam ser detectadas influência de anormalidades climáticas, que levaram à irregularidade na reprodução de muitas espécies, alterando os padrões da comunidade. Observou-se um aumento acentuado da atividade reprodutiva na comunidade de 1990 a 1992, semelhante a episódios de floração gregária e frutificação maciça, acompanhando principalmente o aumento da temperatura mínima absoluta do ar e diminuição na deficiência hídrica do solo. A porcentagem de espécies e indivíduos na fenofase de árvore desfolhada aumentou nos anos com menor insolação e maior evaporação. A partir de 1990 a proporção de árvores e espécies com copa constituída por folhagem madura aumentou consideravelmente, seguindo um aumento da temperatura mínima absoluta do ar e da insolação. Os resultados evidenciam a importância de estudos de longo prazo para uma melhor compreensão dos padrões fenológicos das florestas tropicais. Muitas questões estão ainda abertas à discussão, principalmente aquelas concernentes à influência dos fatores bióticos nos padrões observados.

## ***ABSTRACT***

This paper aims at describing the periodicity of reproductive and vegetative phenological events of canopy trees in a tropical lowland seasonal moist forest at Linhares, northeastern ES, and relating them to climatic seasonality. Every two weeks, five individuals of 41 species, distributed within 15.000 ha of forest, were observed for the occurrence of flower buds, flowering, fruiting, propagules dispersal, leaf shedding, flushing, and periods of canopy dominance by either new leaves and mature leaves, from May 1982 to December 1992. At the same time, climatic data were gathered for the same area. While at least 15% of the species were observed in flower and 10% in fruit at any time of the year, these events predominated in certain defined periods of the year. Bi-modal curves for flowering were observed: one group of trees produced flower buds in the rainy season (January and February) and flowered at the transition to the dry season (April); another produced flower buds in the dry season (June- July) and flowered at the beginning of rainy season (October). Fruiting predominated during the dry season (June and July), mainly as a consequence of strong fruiting seasonality of dry-fruited anemochoric species. Seed dispersal predominated in the transition between the dry and rainy seasons (September), but from April to May only 1% of the species dispersed their seeds. In spite of the strong rain seasonality, the majority of the species (49,7%) were classified as evergreen, 34% were brevideciduous and 18,3% were deciduous. Leaf shedding predominated from September to October, and the new leaf canopy followed this phenophase, from November to December. The flushing of evergreen species occurred during the rainy season, from December to February. Climatic variables were correlated to community phenodynamics. Photoperiod was positively correlated with flowering, flushing and new leaf canopy, and negatively with fruiting and mature canopy. Insolation was positively correlated with fruiting and the mature leaf canopy phases, and negatively correlated with leaf shedding and new leaf phases. Evaporation was positively correlated with leaf shedding and negatively correlated with fruiting, flushing and mature canopy. Actual evapotranspiration correlated positively with flushing and negatively with leaf shedding. Average air temperature correlated positively with flowering and negatively with flushing. Water deficit, showed positive correlatino with flushing and negative with leaf shedding. All phenophases showed a high seasonality considering the whole set of species, and two phenorythms were distinguished; semestral cycles (flowering) and annual cycles (other phenophases). Although the majority of the species (65%) have flowered and fruited annually, only less than the half had regular cycles with a well defined timing. Continuous (1 species), supra-annual (4 species) and infra-annual (9 species) flowering cycles were detected, the latter groups in the majority being very irregular. The amplitude of the cycles was much variable

between years, mainly for the fruiting and mature leaf phases. In some years the influence of climatic abnormalities resulted in irregularity of reproduction in many species, altering the patterns of the community. It was observed an increase of the reproductive activity at the community from 1990 to 1992, similar to gregarious flowering and massive fruiting episodes, following an increase in the absolute minimum air temperature and decrease in the soil water deficit. The percentage of species and individuals with leafless trees increased in the drier years, influenced mainly by an increase in evaporation and not directly by the soil water deficit. After 1990, the proportion of trees and species with mature canopy leaves increased considerably, following an increase in absolute air temperature, insolation and relative humidity. The results indicated that short term studies do not yield a clear picture of phenological rhythms in tropical forests, especially when the objective is to understand the relationship between phenodynamics and abiotic factors in tropical forests with different degrees of climatic seasonality. Many questions are still open to discussion, among them those related to the importance of the biotic factors on the observed patterns.

# SUMÁRIO

<b>I. INTRODUÇÃO GERAL</b>	1
<b>II. CAPÍTULOS</b>	4
<b>CAPÍTULO 1. ESTUDOS FENOLÓGICOS EM FLORESTAS TROPICAIS: CONCEITOS E ABORDAGENS</b>	5
<i>RESUMO</i>	5
<i>ABSTRACT</i>	5
1. <i>INTRODUÇÃO</i>	6
2. <i>CONCEITOS BÁSICOS EM FENOLOGIA E SUA INTERPRETAÇÃO</i>	8
3. <i>ESTUDOS FENOLÓGICOS EM COMUNIDADES DE FLORESTAS TROPICAIS</i>	13
4. <i>PADRÕES E ESTRATÉGIAS FENOLÓGICAS</i>	17
5. <i>PROCESSOS FISIOLÓGICOS ENVOLVIDOS NO CONTROLE DA FENOLOGIA DE ÁRVORES TROPICAIS</i>	25
6. <i>RELAÇÃO ENTRE EVENTOS FENOLÓGICOS E FATORES DO MEIO ABIÓTICO</i>	28
7. <i>HIPÓTESES EVOLUTIVAS RELACIONADAS À FENOLOGIA</i>	30
<b>CAPÍTULO 2. FENODINÂMICA DA COMUNIDADE DE ÁRVORES DO DOSSEL DE UMA FLORESTA TROPICAL EM LINHARES, ES.</b>	35
<i>RESUMO</i>	35
<i>ABSTRACT</i>	36
1. <i>INTRODUÇÃO</i>	37
2. <i>MÉTODOS</i>	39
2.1. <i>Área de estudos</i>	39
2.2. <i>Escolha de espécies e amostragem</i>	47
2.3. <i>Coleta e análise dos dados</i>	48
3. <i>RESULTADOS</i>	53
3.1. <i>Floração e frutificação</i>	53
3.2. <i>Mudança foliar</i>	58
3.3. <i>Relação das fenofases com o clima</i>	62

4. <i>DISCUSSÃO</i>	66
4.1. <i>Floração e frutificação</i>	66
4.2. <i>Mudança foliar</i>	70
<b>CAPÍTULO 3. FENO-RITMOS EM ESPÉCIES ARBÓREAS NA RESERVA FLORESTAL DE LINHARES, ESTADO DO ESPÍRITO SANTO</b>	75
<i>RESUMO</i>	75
<i>ABSTRACT</i>	76
1. <i>INTRODUÇÃO</i>	75
2. <i>MÉTODOS</i>	77
2.1. <i>Descrição da área</i>	77
2.2. <i>Coleta e análise dos dados</i>	79
3. <i>RESULTADOS</i>	87
3.1. <i>Padrões de floração e frutificação das espécies arbóreas</i>	87
3.2. <i>Análise do clima</i>	92
3.3. <i>Análise da periodicidade fenológica da comunidade</i>	97
3.4. <i>Feno-ritmos reprodutivos e variáveis climáticas</i>	100
3.5. <i>Feno-ritmos vegetativos e variáveis climáticas</i>	104
4. <i>DISCUSSÃO</i>	109
4.1. <i>Padrões de floração e frutificação das espécies</i>	110
4.2. <i>Variabilidade interanual dos feno-ritmos e do clima de Linhares</i>	112
4.2.1. <i>Floração e frutificação</i>	112
4.2.2. <i>Mudança foliar</i>	113
<b>III. CONCLUSÃO GERAL</b>	118
<b>IV. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	121

# **I. INTRODUÇÃO GERAL**

Os estudos fenológicos são uma ferramenta importante que auxilia no conhecimento do funcionamento dos ecossistemas florestais, das interações entre os seus componentes bióticos e abióticos e das funções das espécies e populações na comunidade. Além disso, o conhecimento da sazonalidade de atividades reprodutivas e vegetativas das espécies vegetais em uma comunidade ajuda a responder questões, por exemplo, de como as plantas respondem a variáveis ambientais, principalmente o clima. Outras questões da biologia evolutiva, como a influência da competição por agentes polinizadores na época de floração, efeito da herbivoria no brotamento, a disponibilidade de recursos para animais, estão freqüentemente ligadas a estudos fenológicos.

A fenologia também é uma área do conhecimento fundamental para o manejo sustentável das florestas tropicais. O conhecimento das estratégias reprodutivas das espécies pode orientar a tomada de decisão, por exemplo, sobre número e distribuição de árvores porta - sementes em um sistema de manejo, bem como da época mais adequada para a realização de desbastes e colheita florestal, visando a favorecer a reprodução dos indivíduos, manter populações viáveis e garantir a regeneração futura. A sazonalidade das diferentes populações e sinúsias é um bom indicativo de espécies fornecedoras de recursos para a fauna em época de baixa disponibilidade. O conhecimento da periodicidade de crescimento, produção e renovação foliar das espécies e da comunidade como um todo é importante para o entendimento da dinâmica florestal e da ciclagem biogeoquímica de nutrientes, auxiliando na previsão dos ciclos de corte e dos impactos do manejo. O estudo fenológico de ecossistemas, por envolver interações complexas no sistema, pode fornecer elementos para o monitoramento de florestas alteradas e para indicar a sustentabilidade de sistemas de manejo.

Os estudos fenológicos em florestas tropicais são um campo recente da ecologia, que tem se intensificado sensivelmente nas últimas 3 décadas. Entretanto, a grande maioria deles são estudos amplos, no nível da comunidade, com curta duração, não evidenciando padrões da dinâmica fenológica de espécies nem as variações interanuais nos ritmos, o que limita a sua interpretação. Estudos de longo prazo, com mais de 10 anos de observação, são muito escassos na literatura.

A região de Linhares, no nordeste do Estado do Espírito Santo, é classificada de acordo com o IBGE (1992) como de domínio de floresta ombrófila densa baixo-montana. Entretanto, seu regime anual de chuvas não corresponde ao de clima ombrófilo, mas ao contrário, um clima tropical estacional, com estação seca bem definida. O presente trabalho tem o objetivo de descrever a sazonalidade dos eventos fenológicos de uma floresta tropical em Linhares, ES (mata atlântica de tabuleiros), durante um período de 11 anos, procurando relacionar os padrões observados com fatores abióticos e bióticos, enfocando a comunidade de árvores e grupos de espécies com estratégias fenológicas semelhantes.

Para melhor apresentação e discussão dos resultados, este trabalho será dividido em 3 capítulos. O primeiro apresenta uma discussão sobre conceitos e abordagens sobre fenologia de florestas tropicais; o segundo descreve os padrões gerais médios da comunidade (fenodinâmica) e suas relações com o clima; o terceiro capítulo discute a periodicidade dos eventos fenológicos da comunidade (feno-ritmos) no período de 11 anos (série temporal), os principais padrões fenológicos reprodutivos encontrados nas espécies, e suas relações com o clima do mesmo período.

## **II. CAPÍTULOS**

# **CAPÍTULO 1. ESTUDOS FENOLÓGICOS EM FLORESTAS TROPICAIS: CONCEITOS E ABORDAGENS**

## **RESUMO**

Este trabalho teve o objetivo de avaliar o estado atual de conhecimentos a respeito da fenologia de florestas tropicais em geral e identificar possíveis lacunas que precisam ser melhor estudadas. Conceitos de fenologia foram discutidos no contexto da cronobiologia, e as principais abordagens utilizadas foram apresentadas. Os estudos fenológicos em comunidades de florestas tropicais úmidas e estacionais semidecíduais foram discutidos, e os diferentes tipos de ecossistema comparados. Foram abordadas as estratégias e os principais padrões fenológicos das espécies tropicais em relação à reprodução e mudança foliar. O trabalho reviu ainda as abordagens fisiológicas e evolutivas na interpretação dos padrões fenológicos, e as causas próximas, ligadas a fatores do meio físico, e as remotas ou evolutivas. Evidencia-se que, embora o número de estudos fenológicos em florestas tropicais tenha crescido muito nas últimas 3 décadas, muitas questões ainda estão sem resposta, principalmente aquelas que demandam estudos de longo prazo, e que envolvam estudos populacionais em espécies arbóreas.

## **ABSTRACT**

The aim of this paper was to evaluate the current state of knowledge on tropical forest phenology and to identify possible gaps that need to be better understood. Phenology was examined in the context of cronobiology, and the main concepts and approaches used were discussed. Phenologic studies in tropical moist and seasonal semideciduous forest communities were discussed, and the different types of ecosystems were compared. The phenological strategies of tropical species in relation to reproduction and leaf turnover were discussed and the main patterns identified. The paper also reviewed the physiological and evolutionary approaches to interpret phenological patterns- the proximate factors, related to the physical environment, as well as remote or evolutionary causes. This paper has showed that, in spite of the increase in the number of phenological studies in tropical forests in the last 3 decades, many questions remain to be answered, specially ones requiring long term studies, and those involving tree populations.

## 1. INTRODUÇÃO

A fenologia é uma ciência que auxilia no conhecimento do funcionamento dos ecossistemas (Lieth, 1974). A compreensão dos mecanismos fenológicos é fundamental para o conhecimento da base de recursos para outras populações, comunidades e ecossistemas (Bullock & Sollis-Magallanes, 1990), e para o monitoramento, manejo e conservação das florestas tropicais (Newstrom et al., 1993). O conhecimento fenológico é de fundamental importância para o entendimento da dinâmica dos ecossistemas de florestas tropicais, a biologia reprodutiva de suas espécies e interações ecológicas na comunidade (Morellato, 1992; Morellato & Leitão-Filho, 1992). Estudos descritivos de fenologia de populações auxiliam outros estudos, suporte a trabalhos silviculturais e de melhoramento genético (Alencar, 1988), como no campo da tecnologia e fisiologia de sementes e determinação da época ideal para coleta de sementes em árvores matrizes. Além disso, o conhecimento da sazonalidade de atividades reprodutivas e vegetativas das espécies em uma comunidade ajuda a responder outras questões, por exemplo, como as plantas respondem a variáveis ambientais, principalmente o clima (Alvim & Alvim, 1978; Alencar, 1994).

Outras questões, como a influência da competição por agentes polinizadores na época de floração, efeito da herbivoria no brotamento, a disponibilidade de recursos para animais particulares estão freqüentemente ligadas a estudos fenológicos (Opler et al., 1991). O estudo dos padrões fenológicos permite conhecer a variação temporal da disponibilidade de recursos para polinizadores (Levin & Anderson, 1970; Gentry, 1974; Opler et al., 1976), dispersores e frugívoros (Smythe, 1970; Leigh & Windsor, 1982; Leighton & Leighton, 1983) e herbívoros (Basset, 1991; Aide, 1992) na comunidade. Por sua influência no sucesso reprodutivo, a época de floração pode ser um fator de isolamento na especiação de plantas, enquanto a sazonalidade de atividade de polinizadores e dispersores pode limitar a amplitude de distribuição das mesmas (Newstrom et al., 1994).

Além das aplicações diretas na silvicultura, fornecendo informações sobre ritmos de crescimento e reprodução, produtividade de espécies de interesse, interações com o clima e adaptabilidade, produção de frutos e sementes dentre outras, é considerado importante para o manejo sustentável de florestas tropicais. Bawa & Krugman (1991) consideraram que o manejo florestal racional e responsável exige um bom nível de

conhecimento sobre a biologia reprodutiva e estrutura genética das populações, o que exige informações sobre a floração e frutificação, interações planta - polinizador, sistemas sexuais e de cruzamento nos níveis de indivíduos e da comunidade. A deficiência de regeneração em florestas manejadas ou alteradas é devida, em grande parte, a falhas no processo de dispersão de sementes e estabelecimento das plântulas. Essas falhas muitas vezes são decorrentes de aplicação de técnicas silviculturais pelos manejadores, sem o conhecimento da biologia reprodutiva e da dinâmica de frutificação e floração das espécies manejadas (Ibarra-Manríquez et al., 1991; Janzen & Vásquez-Yanes, 1991).

Apesar de sua importância, durante muito tempo, os estudos fenológicos em regiões tropicais não despertaram interesse dos pesquisadores, pela crença errônea de que a ausência de uma sazonalidade climática marcante nas regiões de baixas latitudes implicaria em uma sazonalidade fenológica também baixa ou ausente. São conhecidos exemplos de padrões fenológicos pouco ou não sazonais em algumas florestas tropicais ombrófilas, com a floração de árvores do dossel na Colômbia (Hilty, 1980), e na Malásia (Putz, 1979). Entretanto, trabalhos mais recentes indicam que existe uma sazonalidade em maior ou menor grau na brotação, queda de folhas, floração e frutificação, não apenas em climas com uma estação seca pronunciada, mas também em florestas tropicais úmidas, onde as condições variam apenas levemente ou de maneira irregular (Longman & Jeník, 1987). Mesmo nas regiões com menor sazonalidade climática no mundo, há uma certa diferenciação estacional na comunidade, de eventos como floração, frutificação e mudança foliar. Em um estudo realizado em uma das regiões mais chuvosas do mundo, próxima ao equador, na região da costa do Pacífico na Colômbia, foi observada maior frutificação no período mais chuvoso, e padrões fenológicos diferenciados ao longo do ano entre a comunidade de árvores do dossel e sub-dossel (Hilty, 1980).

Os estudos fenológicos iniciaram-se no século XVI com Carl von Linné (Pires-O'Brien & O'Brien, 1995), mas somente a partir da segunda metade do século XX o comportamento fenológico de plantas em regiões tropicais começou a ser abordado, na forma de notas breves em trabalhos mais extensos, ou em levantamentos florísticos, ou ainda em textos sobre espécies de importância econômica (Frankie et al., 1974b e citações). Entretanto, apenas a partir da segunda metade da década de 60 é que estudos fenológicos ganharam importância em regiões tropicais.

Embora os estudos fenológicos se baseiem na observação em plantas individuais, a sua interpretação pode variar desde espécies, ou variedade ou clone, até ecossistemas inteiros (Lieth, 1974). Destacam-se estudos fenológicos de diferentes espécies do mesmo gênero (Hopkins & Hopkins, 1983; Yap & Chan, 1990); mesma família (Wheelwright, 1986; Mori & Prance, 1987; Ashton et al., 1988; Adayanandan et al., 1990; Alencar, 1994; Whright & Calderon, 1995) ou de famílias diferentes (Barros & Caldas, 1980; Carvalho, 1980; Marangon, 1988; Knowles & Parrotta, 1998). Os estudos podem ser interpretados ainda sob diferentes níveis de organização biológica, desde órgãos ou ramos individuais (Borchert, 1983), indivíduos (Newstron & Frankie, 1994), até populações (Mori & Kallunki, 1976; Perry & Starret, 1980; Montagner & Yared, 1983; Alencar, 1988; Ramalho & Marangon, 1989) e comunidades (Frankie et al., 1974; Matthes, 1980; Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985; Heideman, 1989; Ibarra-Manríquez et al., 1991; Morellato, 1991; Pires-O'Brien, 1993; Spina, 1997; Fonseca, 1998). Estudos que aplicam conceitos fenológicos na modelagem de ecossistemas (Lieth, 1974) e na compreensão da sua dinâmica (Morellato, 1992) também são conhecidos.

Apesar do grande avanço da fenologia na últimas décadas, muitas questões permanecem ainda abertas à discussão, principalmente aquelas concernentes à importância relativa de fatores bióticos e abióticos na evolução dos padrões fenológicos nas florestas tropicais. Além disso, falta uma uniformidade de terminologia e de métodos que permitam a comparação de padrões mostrados entre populações de diferentes locais, entre espécies, ou entre comunidades e ecossistemas. O presente trabalho tem o objetivo de fazer uma síntese dos principais conceitos usados em fenologia, discutir padrões e examinar, de acordo com o conhecimento gerado, os principais fatores condicionantes dos mesmos.

## **2. CONCEITOS BÁSICOS EM FENOLOGIA E SUA INTERPRETAÇÃO**

Para a discussão dos eventos fenológicos e interpretação correta de padrões, torna-se importante a uniformização dos termos e conceitos, mas isso nem sempre ocorre entre os diferentes autores. Muitos dos conceitos utilizados e termos básicos na fenologia vêm da cronobiologia (Marques & Menna-Barreto, 1997), mas freqüentemente são utilizados de maneira imprópria.

A cronobiologia é definida como o estudo sistemático das características temporais da matéria viva, em todos os seus níveis de organização (Rotenberg et al., 1997), incluindo os ritmos biológicos e as mudanças associadas ao desenvolvimento. A cronobiologia é um campo recente de estudos, tendo se desenvolvido na década de 1960 (Bergé et al.; 1996). Dentro da cronobiologia, os ritmos biológicos constituem os aspectos mais bem compreendidos e estudados (Rotenberg et al., 1977). A primeira descrição detalhada de ritmos biológicos, segundo os mesmos autores, data de 325 a.C., e foi feita por Andróstenes de Thasos, referindo-se ao movimento periódico diário de folhas de tamarindo.

A fenologia é definida como “estudo da época de ocorrência de eventos biológicos repetitivos, de suas causas em relação a forças bióticas e abióticas, e inter-relação entre fases da mesma espécie ou de espécies diferentes, “ (Lieth, 1974). A palavra fenologia deriva-se do grego "phaino", que significa "mostrar" ou "aparecer" (Rathcke & Lacey, 1985). Neste contexto, a fenologia pode ser entendida como um ramo da cronobiologia que estuda a variação temporal dos processos biológicos, especialmente aqueles que modificam a aparência externa dos organismos. A fenologia, num sentido mais restrito, pode ser definida também como o “estudo das relações dos processos biológicos periódicos com o clima” (Aciesp, 1987).

Na cronobiologia, o estado ou tendência (aumentando ou diminuindo) de um processo biótico é chamado de fase (Marques et al., 1997). Os estudos fenológicos normalmente baseiam-se na observação de plantas individuais. Considerando-se que a aparência externa (fenótipo) de um indivíduo varia continuamente ao longo do tempo, para poder estudar esta variação é conveniente classificá-la de modo discreto. Na fenologia, fase é uma aparência discreta observável num indivíduo e que pode ser distinguida objetivamente de outras aparências apresentadas pelo mesmo indivíduo em tempos diferentes. O conceito de fenofase foi definido por Monasterio & Sarmiento (1976) como “um estágio observável do desenvolvimento da planta, claramente circunscrito no tempo em um indivíduo, em um dado sítio e tipo de ecossistema, e durante um período preciso de observação”. Logo, fenofase é uma síndrome de caracteres observáveis externamente num indivíduo, num certo tempo e que difere de outras síndromes observáveis no mesmo indivíduo em outros intervalos de tempo.

Repetir-se de tempo em tempo é, por definição, uma característica de qualquer fenofase. A ocorrência, isto é, a observação de uma fenofase, pode ser chamada de evento ou episódio, conforme

Newstron et al. (1994), e o momento em que esta mesma fenofase não ocorre é seu intervalo, segundo os mesmos autores. Na cronobiologia, período é o intervalo de tempo característico em que um processo biológico varia (Bergé et al.; 1996; Marques et al., 1997). Na fenologia, o tempo decorrido entre dois episódios (episódios mais o intervalo, de Newstron et al., 1994) de uma fenofase é o seu período. O período de uma fenofase, portanto, pode ser medido considerando-se uma série temporal suficientemente longa, e seu estimador estatístico é a periodicidade. O termo duração foi definido por Newstron et al. (1993; 1994) como o intervalo de tempo de um episódio fenológico, ou de seu intervalo.

Considerando-se que a variabilidade é uma característica de qualquer fenômeno ou material biótico que lhe permite ajustar-se às variações de curto prazo (em relação à escala de tempo evolutivo) das condições ambientais, não só sua duração mas também a sua expressão varia entre categorias diferentes de organismos. A medida da expressão de um fenômeno biótico é a sua intensidade. Na fenologia, a intensidade de expressão de uma fenofase ou quantidade de atividade (como número de flores em um árvore, número de indivíduos em flor de uma população ou número de espécies em uma comunidade) foi chamada de amplitude por Newstron et al. (1993; 1994).

A intensidade de uma fenofase pode também variar de modo periódico, de onde se deriva o conceito de ciclo. Segundo ACIESP (1987), um ciclo é um sistema recorrente de eventos que se repetem periodicamente. A cronobiologia usa o conceito da Física, que define ciclo como uma série de fenômenos ou estados de um sistema que se sucedem com ritmo, numa ordem determinada (Marques et al., 1997). A cronobiologia descreve que, em um ciclo, os valores de uma variável rítmica aumentam e diminuem em uma escala definida, dentro de uma determinada amplitude de variação; ou seja, a variável indicativa do processo biótico passa pelo mesmo nível duas vezes no mesmo ciclo, uma vez aumentando e outra diminuindo. Na fenologia, um ciclo seria representado pela seqüência temporal de valores de uma fenofase, na qual a sua intensidade parte de um valor mínimo, atinge um máximo e volta, após um período, ao valor mínimo. A diferença entre os valores máximo e mínimo da variável é chamada de amplitude na cronobiologia, embora este termo tenha sido usado por Newstron et al. (1993;1994) como sinônimo de intensidade. O conceito de ciclo está ligado a fenofases contínuas, e neste caso é a sua intensidade que é periódica; nas fenofases discretas este também se aplica, com a diferença de que, nos intervalos, a intensidade é igual a zero. Para uma

determinada fenofase, define-se ainda a sua frequência como o número de ciclos por unidade de tempo; regularidade, como o grau de variação na duração ou periodicidade da mesma; data ou época, período do calendário em que o evento ocorre, em dias, meses ou estações; e sincronismo, que é a ocorrência simultânea da mesma fenofase na maioria ou em todas as unidades de estudo consideradas (Ratcke & Lacey, 1985; Newstrom et al., 1994).

Na cronobiologia, ritmo é definido como a variação periódica regular no curso de qualquer processo biótico, e os adjetivos rítmico e periódico são considerados sinônimos para designar processos que se repetem a intervalos regulares (Marques et al., 1997). O Dicionário Aurélio Básico da Língua Portuguesa (1988) traz a definição de ritmo como “uma sucessão de movimentos ou situações que, embora não se processem com regularidade absoluta, constituem um conjunto fluente e homogêneo no tempo”. Na fenologia, a unidade tempo básica é o ano solar, e o ritmo anual das fenofases, para um dado período de observação de “n” anos é definido como feno-ritmo (Monasterio & Sarmiento, 1976). Os mesmos autores definiram fenodinâmica como o ciclo anual dos eventos fenológicos, dados pela sucessão ou sobreposição das diferentes fenofases; a fenodinâmica pode ser entendida simplesmente como uma seqüência de fenofases ao longo do tempo tendo como base o ano solar.

O termo sazonalidade, foi definido como a “ocorrência de certos eventos bióticos e abióticos, ou grupos de eventos, dentro de um período ou períodos de tempo definido no ano solar” (Lieth, 1974), ou seja, é a associação temporal de eventos fenológicos com uma estação climática reconhecível (Morellato, 1992; Newstrom et al., 1994). Logo, os ritmos fenológicos são sazonais quando podem ser relacionados a uma determinada estação do ano.

Outro conceito da cronobiologia que tem relação com conceitos fenológicos é o de arrastamento. Conforme definido na cronobiologia (Rotenberg et al., 1997; Marques et al., 1997), arrastamento é a harmonização dos ritmos biológicos (internos) com os ritmos ambientais (externos); isto ocorre quando um ritmo biológico ajusta sua fase ou frequência à de um ou mais fatores ambientais. Define-se como fatores de sincronização o conjunto de fatores físicos cujas variações periódicas são capazes de arrastar os ritmos biológicos de período próximo ao seu (Bergé et al., 1996). Em ambientes naturais os organismos estão submetidos a vários tipos de sincronizadores, e para uma determinada espécie um fator ambiental pode ser um

sincronizador mais forte do outros. Em florestas tropicais, principalmente em ambientes pouco sazonais, dificilmente ocorre uma sincronização perfeita entre os ritmos fenológicos e ambientais, e na maioria das vezes os fatores ambientais agem apenas como desencadeadores de um evento fenológico. Na fenologia, os fatores ambientais que podem influenciar os ritmos ou padrões fenológicos são chamados de causas próximas (Ratcke & Lacey, 1985; Pires-O'Brien & O'Brien, 1995; Talora & Morellato, 2000), enquanto os fatores que desencadeiam um evento fenológico têm sido descritos como sinais ou estímulos ambientais ("environmental cues", conforme Ng, 1976; Augspurger, 1982; Ratcke & Lacey, 1985; Ashton et al., 1988; Wright, 1991;1996).

O termo padrão fenológico é extensamente utilizado na literatura fenológica (Gentry, 1974; Ratcke & Lacey, 1985; Morellato, 1992; Reich, 1994; Wright & Calderon, 1995; Talora & Morellato, 2000). A única definição explícita na literatura é a de Monasterio e Sarmiento (1976), que descreve padrão fenológico como "um conjunto de feno-ritmos semelhantes mostrado por várias espécies em uma comunidade". Este conceito pressupõe o agrupamento de espécies com comportamento fenológico semelhante, que foi a abordagem adotada na maioria dos trabalhos acima. Em outros trabalhos, o termo padrão fenológico é utilizado como sinônimo de época de ocorrência de um evento fenológicos ou sazonalidade (Estabrook et al., 1982; Fleming & Partridge, 1984). Entretanto, o termo padrão fenológico pode ser entendido dentro de um significado mais geral, com o sentido de comportamento fenológico de uma população, espécie, grupo de espécies ou comunidade, que é normalmente descrito através de diagramas e gráficos construídos para um determinado intervalo de tempo de observações de no mínimo um ano.

Monasterio & Sarmiento (1976) definiram o termo espectro fenológico, como sendo o conjunto total de padrões fenológicos que caracterizam uma comunidade, e cuja representação gráfica é o fenograma, podendo conter informações quantitativas ou qualitativas.

Muitos trabalhos utilizam o termo estratégia fenológica para agrupar espécies quanto ao seu comportamento fenológico (Perry & Starret, 1980; Longman & Jeník, 1987; Morellato et al., 1990a; 1990b; Morellato, 1992). Estratégias são definidas como conjunto de adaptações à variação ambiental no espaço e tempo (Levins, 1968). As estratégias adaptativas são programas geneticamente fixados pela evolução a variações sistemáticas e repetitivas no ambiente; quando a variação ambiental não é previsível, a plasticidade

fenotípica do organismo é que determina a sua resposta individual (Begon et al., 1990). Considerando que as características fenológicas de um organismo podem afetar sua adaptabilidade, é possível, portanto, que a sazonalidade ambiental promova a evolução de estratégias adaptativas em grupos de organismos que apresentarão, como consequência, feno-ritmos semelhantes. Segundo Monasterio & Sarmiento (1976), estratégia fenológica é a relação entre a fenodinâmica e as condições ambientais e competitivas sob as quais as espécies ajustam seu ciclo anual. Este conceito de estratégia fenológica considera os processos fenológicos como formas alternativas de otimizar a reprodução e a sobrevivência das espécies (Oliveira, 1998). Segundo o mesmo autor, o comportamento fenológico deve ser considerada como fruto de um processo de seleção natural, em que estratégias de alocação de recursos para as diversas fases do ciclo de vida propiciam taxas diferenciadas de sucesso reprodutivo e não apenas um ajuste fortuito das plantas às mudanças ambientais. O termo estratégia também tem sido utilizado para designar tipos de comportamento das espécies quanto à abscisão e mudança foliar, considerando-se que estes tragam alguma vantagem adaptativa para as mesmas (Addicot, 1978; Jackson, 1978).

A distinção entre padrão e estratégia fenológica geralmente não é feita de forma explícita na maioria dos trabalhos da literatura. Na prática, esta distinção é difícil. Geralmente, o termo padrão fenológico é usado para designar uma representação gráfica do comportamento de uma espécie, comunidade, ou grupos de espécies semelhantes. Usa-se o termo estratégia quando é dada uma interpretação evolutiva aos padrões fenológicos observados. Entretanto, seriam necessários estudos que demonstrassem experimentalmente que houve evolução de adaptações fenológicas como resposta a fatores ambientais rítmicos, bióticos ou abióticos (Ratcke & Lacey, 1985), o que é difícil. As variações nos padrões fenológicos em populações naturais podem ser reflexo de fatores ambientais heterogêneos, diferenças genotípicas ou plasticidade fenotípica. Além disso, nem sempre o fator que ocasionou a adaptação é também o mesmo sinal que provoca a resposta fenológica (Ratcke & Lacey, 1985).

### 3. ESTUDOS FENOLÓGICOS EM COMUNIDADES DE FLORESTAS TROPICAIS

A grande maioria dos estudos fenológicos nas últimas três décadas foi desenvolvida com uma abordagem ampla, em nível da comunidade florestal. Muitos deles comparam diferentes comunidades quanto à sua fenodinâmica e feno-ritmos. Com esta abordagem, a fenologia comparativa é uma ferramenta eficiente para a caracterização e classificação dos ecossistemas (Lieth, 1974).

No leste da Etiópia, Burger (1974) comparou a periodicidade de floração em 4 níveis altitudinais de floresta sempre-verde montana, mostrando que acima de 2200 m de altitude, a floração se concentra na estação seca, e abaixo concentra-se na estação chuvosa. Na Costa Rica, Frankie et al. (1974) compararam a floresta ombrófila densa da região atlântica (La Selva) com florestas secas da região pacífica, na província de Guanacaste. Não só foram encontradas diferenças marcantes quanto à proporção de espécies caducifólias, quanto também à época e duração dos eventos fenológicos de queda de folhas, brotação, floração e frutificação. Espécies comuns aos dois ambientes tenderam a seguir os padrões gerais do ecossistema em que se localizavam. Nos mesmos locais, Opler et al. (1980) encontraram que a floração de arbustos e arvoretas ocorreu na época seca do ano e no início das chuvas, respectivamente, na floresta ombrófila e na floresta seca. Nesta última, houve boa correlação entre os fatores físicos do meio, principalmente chuvas, e a floração, queda de folhas e a brotação, enquanto na floresta ombrófila os padrões foram menos sazonais. Também o periodismo das fenofases reprodutiva e vegetativa de uma floresta tropical úmida no México foi investigada em três sítios, sendo um deles capoeira, encontrando-se diferenças marcantes quanto à proporção de espécies caducifólias, época de ocorrência das fenofases e sua correlação com eventos climáticos (Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985). Na região dos Lhanos, na Venezuela, Monasterio & Sarmiento (1976) encontraram padrões fenológicos distintos entre espécies vegetais de savanas e floresta semidecídua e enfatizaram o amplo espectro de estratégias fenológicas encontradas na flora das duas formações, explicado como resposta ao maior fator limitante, que é a sazonalidade das chuvas.

No Brasil, destacam-se os estudos realizados na serra do Japi e na Amazônia. Na serra do Japi, em Jundiá, SP, existem diferenças marcantes nos ritmos de brotamento, queda de folhas, floração e frutificação

entre a floresta de altitude e a floresta mesófila semidecídua (Morellato et al., 1989), bem como nas estratégias fenológicas predominantes em cada comunidade (Morellato et al., 1990a; 1990b). Na Amazônia, Alencar (1990) comparou os padrões fenológicos de espécies lenhosas de ecossistema de campina sombreada, campina aberta e transição entre campina aberta e sombreada, encontrando que o ambiente mais aberto e o transicional mostraram-se muito diferentes dos padrões conhecidos para floresta tropical úmida. Na campina sombreada a floração ocorreu na estação seca e na aberta ocorreu na estação chuvosa e transição para seca, sendo que na transição entre campina aberta e sombreada esta foi bimodal. Por outro lado, um estudo comparando árvores de 8 comunidades florestais na região do Rio Jari, na Amazônia, não revelou diferenças significativas no periodismo reprodutivo ou vegetativo, a não ser pela maior frequência de espécies decíduas nos solos mais arenosos (Pires-O'Brien, 1993).

Outros estudos em comunidades de florestas tropicais ocuparam-se com as diferenças fenológicas entre sinúcias ou formas de vida, ou entre estratos do dossel, em uma mesma comunidade. Este tipo de abordagem é importante para dar uma idéia das interações existentes entre os componentes da floresta, e da disponibilidade diferencial de recursos para herbívoros (Foster, 1982). Em uma floresta ombrófila nas Filipinas, cuja estacionalidade não foi muito pronunciada considerando-se a comunidade como um todo, as árvores apresentaram-se mais sazonais que outras formas de vida, concentrando a floração na estação seca e início da chuvosa e a frutificação, na primeira metade da estação chuvosa (Heideman, 1989). No México, em uma floresta ombrófila, tanto as árvores quanto as lianas floresceram na época de menor precipitação, mas a frutificação das árvores predominou na época mais seca e quente, enquanto as lianas frutificaram na época mais chuvosa e com temperaturas mais baixas (Ibarra-Manríquez et al., 1991). No Brasil, dois estudos destacam-se com esta abordagem. Em Campinas, SP, Morellato (1991) mostrou que os padrões de florescimento e frutificação de árvores, arbustos e lianas eram totalmente diferentes, e que existia um grande assincronismo na época de frutificação e floração entre lianas e árvores (Morellato & Leitão Filho, 1996). Em Botucatu, SP, numa floresta estacional semidecídua, Fonseca (1998) encontrou diferenças não só entre árvores, arbustos e lianas, mas também entre os estratos da floresta e entre árvores em diferentes ambientes (clareira – centro e borda, e fase madura).

Os estudos realizados em áreas tropicais e subtropicais no mundo têm revelado padrões relativamente consistentes, quando se considera o espectro fenológico da comunidade como um todo. É geral a observação de eventos de floração, frutificação e mudança foliar/brotação durante todo o ano. Em florestas onde a sazonalidade climática não é muito pronunciada, não ocorrem máximos muito evidentes nos episódios fenológicos das árvores ao longo do ano (Croat, 1969; Hilty, 1980; Opler et al., 1980); ou estes ocorrem de maneira gregária e maciça em intervalos irregulares de vários anos, fenômeno intensivamente reportado no sudeste asiático (Ng, 1977; Putz, 1979; Appanah, 1985; Ashton et al., 1988; Corlett, 1990).

Entretanto, na maioria das florestas estudadas, há uma época do ano em que se observa maior atividade reprodutiva e/ou vegetativa. Em florestas onde a época seca não é muito intensa, existe uma tendência de floração na estação seca ou início da chuvosa, frutificação no fim da estação seca ou na estação chuvosa, brotação e queda de folhas na estação seca (Daubenmire, 1972, Frankie et al., 1974a, e Poole & Rathcke, 1979, na Costa Rica; Wright & Calderon, 1995, no Panamá; Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985, Bullock & Sollis-Magallanes, 1990, e Ibarra-Manríquez et al., 1991, no México; Monasterio & Sarmiento, 1979, na Venezuela; Heideman, 1989, nas Filipinas; Boojh & Ramakrishnan, 1981, Newton, 1988, e Ansari, 1989, na Índia).

No Brasil, padrões semelhantes também foram observados na Amazônia por Alencar et al. (1979), Pires-O'Brien (1993) e Knowles & Parrotta (1997); no sul da Bahia por Mori et al. (1982); no sudeste por Jackson (1978), Morellato (1991, 1992), Spina (1997) e Talora & Morellato (2000). Entretanto, estudos na América do Sul indicam que, em climas mais estacionais, a floração tende a apresentar uma curva bimodal, coincidente com as duas épocas mais secas (Croat, 1969), com as épocas seca e chuvosa (Monasterio & Sarmiento, 1976), ou com os dois períodos equinociais (Matthes, 1980; Fonseca, 1988).

A queda de folhas e brotação também apresentam uma sazonalidade marcante em regiões onde as chuvas têm uma distribuição mais concentrada em determinada época do ano. Em Santa Rita do Passa Quatro, SP, a Mata da Capetinga foi caracterizada como semidecídua em função de 33,27% do índice de Valor de Importância (IVI) total das espécies arbóreas ser representado por espécies decíduas, o que pode ser explicado pelo ritmo anual de deficiência hídrica no solo (Martins, 1982). Na serra do Japi, região de Jundiá, SP (Morellato, 1992), cerca de 40% das espécies foram classificadas como decíduas ou semidecíduas na floresta

mesófila e de altitude e o máximo de queda de folhas ocorreu no fim da estação seca (agosto a setembro) em ambas as formações; mas o brotamento foi mais sazonal na floresta mesófila, concentrando-se no início das chuvas. Na floresta estacional semidecídua de Campinas, SP (Morellato, 1991) e Botucatu, SP (Fonseca, 1998), respectivamente 70 e 60% das espécies perderam total ou parcialmente as folhas no fim da estação seca (agosto-setembro) e brotaram no início das chuvas, de setembro a outubro.

Em florestas mais secas, ocorrem geralmente padrões diversos dos descritos acima. Nessas florestas, a floração e a brotação ocorrem na época mais chuvosa, ou no início das chuvas, possivelmente devido às restrições ao crescimento na época seca (Frankie et al., 1974; Burger, 1974, Monasterio & Sarmiento, 1976; Alencar, 1990; Murali & Sukumar, 1994).

#### **4. PADRÕES E ESTRATÉGIAS FENOLÓGICAS**

Existe maior diversidade de padrões fenológicos nos ambientes de florestas tropicais úmidas que em outros tipos de florestas (Morellato et al., 1990a; Bullock & Sollis-Magallanes, 1990; Reich, 1985; Wright, 1996). Em florestas estacionais, a diversidade de estratégias fenológicas é menor (Monasterio & Sarmiento, 1976; Morellato et al., 1990b). A diversidade de estratégias fenológicas nas florestas tropicais úmidas explicaria, em parte, a manutenção da diversidade de espécies (Wright, 1996). Duas grandes linhas de estudos têm procurado explicar a diversidade fenológica das florestas tropicais (Pires-O'Brien & O'Brien, 1995; Wright, 1996): a escola evolucionária, que enfoca as relações bióticas como fatores seletivos; e a escola fisiológica, que procura os fatores abióticos que limitam ou estimulam respostas nas plantas. Embora os trabalhos mais recentes indiquem um papel maior do clima na determinação dos padrões fenológicos (van Schaik et al., 1993), faltam ainda abordagens integradas neste campo de estudo (Wright, 1996).

Na interpretação do periodismo dos ciclos fenológicos, freqüentemente as espécies são agrupadas de acordo com a similaridade de seus feno-ritmos, possibilitando a interpretação de padrões fenológicos da comunidade. A abordagem de estudo de estratégias fenológicas enfoca a relação entre os padrões fenológicos dessas espécies e as condições ambientais e competitivas sob as quais as mesmas ajustam, através da

evolução, o seu ciclo anual, em determinado ecossistema, podemos definir estratégias fenológicas. A abordagem de estudo de estratégias fenológicas inclui as possíveis causas evolucionárias e conseqüências de diferentes padrões fenológicos. Em muitos trabalhos, os conceitos de padrão e estratégia fenológica são usados de maneira indistinta. Logo, os principais padrões e estratégias fenológicas descritos na literatura serão discutidos em conjunto, em cada fenofase.

### *Floração*

Como os ciclos de floração são os que apresentam maior diversidade, irregularidade e complexidade na comunidade e devido à sua ligação mais direta a forças seletivas (Bawa & Krugman, 1991), esta fenofase tem merecido atenção de muitos autores, que buscam um sistema adequado de classificação dos padrões de floração observados. Segundo Newstrom et al. (1993; 1994), muitos trabalhos têm descrito padrões fenológicos de espécies em diferentes comunidades de florestas tropicais; mas, a interpretação dos padrões é dificultada pela ausência de uniformidade no uso de termos e critérios para a classificação das espécies.

Frankie et al. (1974a) classificaram as espécies da floresta tropical úmida na Costa Rica nos padrões de floração “sazonal” e “estendido”. As espécies com padrão sazonal florescem em uma única ou em duas estações não consecutivas; nas de padrão estendido, a duração da floração abrange duas ou mais estações consecutivas. Esta classificação mistura conceitos de sazonalidade, ou seja, associação da ocorrência de uma fenofase a uma estação do ano, com duração (padrão estendido) e frequência dos ciclos de floração, pois na mesma categoria das espécies classificadas como sazonais há floração com frequência anual e sub-anual. Outros sistemas de classificação de padrões fenológicos são baseados na duração e intensidade do evento. Augspurger (1983) classificou a floração de arbustos na Costa Rica como “massiva”, caracterizada por um grande número de flores produzidas em um curto intervalo de tempo, em um indivíduo, e “contínua”, com produção de um pequeno número de flores num intervalo de tempo longo. Entretanto, o termo floração massiva, usado também para frutificação, foi usado por outros autores para designar o fenômeno de muitas espécies florescerem e frutificarem sincronicamente e com grande carga de flores, em intervalos irregulares de um a muitos anos, durante semanas até muitos meses (Medway, 1972; Janzen, 1974; Ashton et al., 1988). Este padrão de floração, característico das florestas pouco sazonais do sudeste asiático, também é chamado de floração gregária (Ng, 1977; Ashton et al., 1988; Bawa & Ng, 1990; Yap & Chan, 1990) ou floração geral

(Appanah, 1985; 1990) e pode abranger uma única população, espécie, várias espécies do mesmo gênero, família ou grupos com representantes de diferentes famílias. A falta de uniformidade de nomenclatura para designar o mesmo padrão ou de um mesmo nome referindo-se a padrões distintos, envolvendo diferentes níveis de organização biológica e classes de duração, tem dificultado os estudos fenológicos em florestas tropicais.

É comum também as classificações misturarem diferentes níveis de organização biológica. Muitas vezes, a similaridade de comportamento fenológico entre duas espécies pode representar fenômenos ocorrendo em diferentes níveis (Monasterio & Sarmiento, 1976; Newstrom et al., 1994). Por exemplo, Alvim (1964) dividiu as plantas tropicais em quatro grupos, de acordo com a periodicidade de floração: plantas de floração contínua produzem flores durante o ano todo; plantas de floração não sazonal apresentam grande variação entre indivíduos ou ramos do mesmo indivíduo, podendo-se encontrar flores em qualquer época do ano, mas não continuamente na mesma planta; plantas de floração gregária florescem em qualquer época do ano, mas a floração é simultânea em todos os indivíduos da espécie; e plantas de floração sazonal florescem em uma estação do ano. As classes de floração contínua e não-sazonal representam, na verdade, o mesmo fenômeno, mas ocorrendo em diferentes níveis de organização: indivíduo e população. Além disso, o autor misturou conceitos de frequência e sazonalidade.

Uma das classificações de estratégias de floração mais conhecidas é a de Gentry (1974), que se baseou nos sistemas de polinização das Bignoniaceae da América Central e que tem sido adotado em outros estudos (Morellato et al., 1990a; 1990b; Knowles & Parrotta, 1997). Segundo este autor, as diferenças fenológicas entre grupos de espécies permitiriam o uso simultâneo e efetivo dos mesmos recursos limitados de polinizadores. Dentro do maior grupo, aquele das espécies polinizadas por abelhas, Gentry (1976) considerou que as diferentes estratégias de floração possibilitariam a atração dos polinizadores e definiriam, juntamente com sazonalidade de floração e tipos de polinizadores, os nichos de polinização. Foram reconhecidos cinco tipos ou padrões fenológicos. O “tipo 1” representa as espécies polinizadas por morcegos, com produção contínua de flores ao longo do ano. Os outros padrões estão associados a polinização por abelhas. O “tipo 2”, denominado de “steady-state” (equilíbrio), inclui as plantas que produzem um pequeno número de flores por dia, durante um período longo de tempo, geralmente um mês ou mais. As plantas do

“tipo 3”, ou “cornucópia”, produzem um grande número de flores por um período de várias semanas, atraindo um amplo espectro de polinizadores potenciais; este é o padrão mais comum (Gentry, 1974; 1976). O “tipo 4”, ou “big-bang” (floração explosiva), é a estratégia em que um grande número de indivíduos da mesma espécie produzem flores ao mesmo tempo, por um período de poucos dias, atraindo polinizadores especialistas. No “tipo 5”, ou estratégia “multiple bang” (explosiva múltipla), as plantas mostram vários episódios de floração por poucos dias distribuídos ao longo do ano e de forma sincrônica na população; essas espécies geralmente não possuem disco nectarífero e mimetizam outras flores produtoras de néctar que florescem na mesma época. Segundo Newstrom et al. (1994), esta classificação mistura critérios, como amplitude (intensidade de floração num mesmo indivíduo), época, duração da floração e sincronismo populacional.

Pires-O'Brien & O'Brien (1995) descreveram seis padrões de floração nas árvores da floresta amazônica, divididos entre: (1) sazonais ou cíclicos (anual, bienal e plurianual) e (2) acíclicos ou não sazonais: gregário, com floração aleatória e sem sincronia; massivo-extensivo, floração sincronizada na população; rara ou espaçada, floração de pequena intensidade com periodicidade de três ou mais anos, incluindo monocarpia. Apesar de esta classificação ilustrar a diversidade de padrões de floração das árvores neotropicais, os autores confundiram vários conceitos; o conceito de sazonalidade é confundido com periodicidade ou frequência, e os padrões classificados como acíclicos misturam diferentes níveis de organização, como indivíduo e população. Além disso, por definição a fenologia trata de fenômenos biológicos repetitivos ou cíclicos. O uso do termo acíclico como sinônimo de irregular irregular.

Morellato (1991) agrupou as estratégias de floração observadas na Reserva de Santa Genebra, em Campinas, SP, nos seguintes grupos, adaptados de Newstrom et al. (1993): (A) aperiódica: tipo I (contínuo); (B) periódica, subdivididas em episódica sub-anual, ocorrendo em múltiplas fases de floração com baixa previsibilidade; rítmicas anuais (podendo se explosiva ou breve, sazonal ou cornucópia, abrangendo uma estação ou transição entre estações, ou longa, com mais de 4 meses de duração) e supra-anual, com intervalos maiores que 1 ano. Esta classificação apresenta alguns problemas. Uma fenofase pode ser discreta, e neste caso é definida por um episódio seguido de intervalo, onde assume valor zero (Newstrom et al., 1994); se a fenofase é contínua, ela pode ser observada ao longo de todo o ano, mas sua intensidade é variável e varia de

modo periódico. Em ambos os casos, há ritmos e ciclos definidos pelo período. Além disso, dentre os padrões classificados como periódicos, mistura-se frequência com duração e época de uma fenofase.

Newstrom et al. (1993; 1994) propuseram uma classificação dos padrões de floração que se aplica a qualquer evento fenológico e também a qualquer nível hierárquico, desde ramos individuais da mesma planta até a comunidade. Segundo os autores, a fenologia tropical necessita de termos consistentes e explicitamente definidos para descrever padrões fenológicos. Estes autores recomendaram que, em estudos fenológicos, devem ser evitados termos que possam gerar confusão com outras áreas de estudo, como: período, periódico e fase. O termo fase foi substituído pelos termos episódio e intervalo (Newstrom et al. 1994), entretanto, episódio e intervalo só se aplicam a fenofases discretas. O critério primário de classificação foi a frequência, ou número de ciclos por ano, originando as classes: contínua, floração interrompida apenas por intervalos curtos esporádicos; sub-anual, com mais de um ciclo por ano; anual, apenas um ciclo por ano; e supra-anual, ciclos com intervalos maiores de um ano. As classes foram subdivididas quanto à regularidade, duração, amplitude, época e sincronia. Propuseram também a separação hierárquica de cada nível de estudo, desde flores individuais até a comunidade e distinguiram quatro tipos básicos que podem ser aplicados a qualquer nível: padrão contínuo, sub-anual, anual e supra-anual. Os autores propuseram também esquemas para a representação gráfica dos padrões. Este sistema pressupõe estudos envolvendo séries temporais mais longas, o que não é o caso da maioria dos trabalhos da literatura.

Oliveira (1998) apresentou um sistema de classificação de estratégias fenológicas para as espécies de savanas tropicais, modificado de Sarmiento & Monasterio (1983), baseado primariamente na forma de assimilação de carbono, crescimento e floração. A assimilação de carbono pode ser sazonal ou contínua. Neste segundo grupo, o crescimento pode ser contínuo ou quase, ou sazonal. Em cada grupo, a floração pode ser precoce (início das chuvas), retardada (fim das chuvas), tardia (estação seca) ou oportunista (ligada a acontecimentos fortuitos e localizados). Segundo Oliveira (1998), a diversidade de estratégias fenológicas em savanas é resultado do ajuste seqüencial das fenofases ao período de estabelecimento das plântulas. Esta é a época mais crítica em ambientes de savanas tropicais, sendo rigidamente determinado pelas condições ambientais. As demais fenofases dependeriam do período ideal de estabelecimento das plântulas, ajustando-se a este período, não sendo determinadas diretamente pelas mudanças sazonais do ambiente.

As estratégias de floração predominantes podem variar de uma comunidade para outra. Segundo Gentry (1974), o tipo mais comum entre Bignoniaceae da América central é o tipo cornucópia. Na Serra do Japi, o padrão explosivo predomina na floresta mesófila e o padrão cornucópia na floresta de altitude (Morellato et al., 1990a; 1990b). Morellato (1991) encontrou predominância do padrão cornucópia entre as espécies arbóreas, arbustivas e de lianas de uma floresta estacional semidecidual em Campinas, SP.

As estratégias fenológicas, juntamente com a época de floração e tipos de agentes polinizadores determinam nichos de polinização (Gentry, 1976). O autor mostrou que na Costa Rica, as espécies simpátricas de Bignoniaceae apresentaram estratégias de floração distintas e não sobrepueram épocas de floração, evitando a competição por polinizadores, num padrão de floração seqüencial. Mantovani & Martins (1988) mostraram que, no cerrado de Moji Guaçu, SP, flores com diferentes cores e síndromes de polinização apresentaram episódios distintos, cada cor predominando em diferentes épocas do ano. Em Campinas, SP, a floração de uma floresta estacional semidecidual diferiu entre sistemas de polinização (Morellato, 1991): espécies polinizadas por beija-flores floresceram seqüencialmente ao longo do ano; nas espécies polinizadas por morcegos houve maior sobreposição dos ciclos de floração; as espécies polinizadas por abelhas tiveram seu máximo de floração na estação úmida, de outubro a dezembro, enquanto as polinizadas por diversos pequenos insetos, na época seca. Segundo Morellato (1991), as variações fenológicas observadas entre espécies de diferentes sistemas de polinização apontam os polinizadores como fator importante na determinação dos padrões da comunidade.

#### *Frutificação e dispersão*

Os padrões de frutificação das árvores tropicais foram divididas por Janzen (1978) em (a) “frutificação massiva”, em que a população de árvores de uma comunidade apresenta um ciclo supra-anual sincronizado; (b) “massiva monocárpica”, com um único evento de floração e frutificação ao longo de todo o ciclo de vida, sincronizada na população; (c) “anual”, frutificação durante uma época determinada do ano, com a mesma intensidade todos os anos e por toda a população de adultos; (d) “repetida dentro da estação”, ou “sub-anual”, com mais que um episódio de frutificação no ano; (e) “supra-anual não sincronizada”, onde nem todos os indivíduos da população frutificam ao longo do ano. Esta classificação apresenta os mesmos

problemas já discutidos para a floração e a maioria dos trabalhos a mesma classificação das estratégias de floração para agrupar as espécies quanto à frutificação.

As espécies podem também ser classificadas quanto às síndromes de dispersão, e revisões têm sido feitas sobre o assunto, como em Howe & Smallwood (1982) e Howe (1983). Síndromes são definidas como características morfológicas dos diásporos (unidades da planta que estão sendo dispersas), permitindo adaptação aos vetores de dispersão, que incluem animais (zoocoria), vento (anemocoria), força da gravidade (barocoria), ou autocoria, diásporos com deiscência explosiva (Van der Pijl, 1969; Howe & Smallwood, 1982; Baker et al., 1983; Morellato & Leitão-Filho, 1992). As síndromes de dispersão parecem influir na época de frutificação das espécies. Muitos trabalhos mostram que não há sincronismo na época de frutificação e dispersão de diásporos entre espécies com frutos de diferentes síndromes. Geralmente, frutos zoocóricos são produzidos ao longo de todo o ano, com um leve predomínio na época mais chuvosa; as espécies anemocóricas e autocóricas têm sua frutificação bem mais concentrada na época mais seca do ano (Matthes, 1980; Foster, 1982; Morelato, 1991; Morellato & Leitão-Filho, 1992; Knowles & Parrotta, 1997; Fonseca, 1998). As espécies zoocóricas com sementes grandes tendem a frutificar de maneira sazonal e mais sincrônica do que as de sementes pequenas, cujos frutos amadurecem sequencialmente ao longo do ano (Baker et al., 1993). Grupos de espécies com dispersores comuns podem apresentar frutificação sequencial, sem sobreposição de épocas, evitando competição por agentes dispersores (Morellato & Leitão-Filho, 1992). Em matas de várzea e igapós na Amazônia, Kubitzki & Ziburski (1994) observaram que a época de máxima frutificação coincidiu com a época das cheias, em que o nível das águas estava mais alto, havendo mecanismos especiais de dispersão (hidrocoria, ictiocoria), dormência e existência de condições favoráveis para a germinação, após a descida do nível da água. Os trabalhos descritos sugerem uma adaptação das espécies à disponibilidade de agentes dispersores, embora esta interpretação ainda mereça cautela, dada a ausência de dados que comprovem experimentalmente tal hipótese (French, 1992; Willson, 1992; Pires-O'Brien & O'Brien, 1995).

### *Mudança foliar*

Quanto à mudança foliar, as espécies podem ser agrupadas em relação à época de produção e queda de folhas. Monasterio & Sarmiento (1976) descreveram três estratégias fenológicas distintas para árvores de

floresta estacional na Venezuela: 1) sempre-verdes com crescimento rítmico, com queda de folhas e brotação na estação seca, simultaneamente à floração; 2) decíduas, com queda repentina de folhas na transição entre a estação chuvosa e a seca e brotação na transição entre a estação seca e a chuvosa; 3) sempreverdes e brevidecíduas, agrupadas conjuntamente pela pequena diferença no intervalo entre formação e derrubada de folhas, ambas brotando continuamente ao longo do ano. Nas brevidecíduas, a floração ocorre simultaneamente à mudança foliar, ao passo que, nas sempre-verdes, não há sincronismo entre floração e queda de folhas. Segundo Longman & Jeník (1987), existe confusão na literatura a respeito da distinção entre espécies decíduas e sempre-verdes em florestas tropicais, pois o fato de uma árvore ou ramo permanecer desfolhado durante um certo tempo é função da longevidade foliar e da época relativa de rebento das gemas e abscisão foliar, que podem ainda ser modificadas por outros fatores, como herbivoria. O reconhecimento de categorias estritamente decíduas é dificultado também pela ausência de sincronismo entre os ramos de uma árvore e entre as árvores de uma população. Longman & Jeník (1987) propuseram quatro categorias amplas, baseadas no reconhecimento de diferentes estratégias de crescimento, e que podem ser aplicadas a qualquer nível (ramos, indivíduos, população): a) crescimento periódico e decíduas: a queda de folhas ocorre bem antes do rebento das gemas, longevidade foliar de 4-11 semanas e a árvore permanece desfolhada por um intervalo de tempo definido; b) crescimento periódico e trocadoras de folhas: a queda das folhas ocorre ao mesmo tempo que o rebento das gemas e brotamento; longevidade foliar entre 6 e 12 meses e a árvore permanece desfolhada por no máximo uma semana; c) crescimento periódico e sempre-verdes: a queda de folhas ocorre bem após o rebento de gemas e brotamento; longevidade foliar de 7-15 meses ou mais; d) crescimento contínuo e sempreverdes: a formação e a perda de folhas são contínuas ao longo do ano; longevidade foliar variando de 3 a 15 meses.

A proporção de espécies sempreverdes e decíduas nas florestas tropicais muda em função da sazonalidade climática. Em florestas úmidas, a maioria das espécies arbóreas é sempreverde com crescimento contínuo ou periódico, enquanto em climas com estação seca mais intensa, ocorre uma variação maior de comportamentos (Reich, 1995). A proporção de espécies decíduas pode variar de 5 até 96%, dependendo do regime de chuvas (Martins, 1982; Morellato et al., 1989; Morellato, 1991; 1992; Reich, 1995; Fonseca, 1998).

Jackson (1978) apresentou um modelo em que as estratégias de mudança foliar em árvores tropicais (queda de folhas e brotamento) são determinadas pela combinação da sazonalidade da temperatura e da precipitação.

## 5. PROCESSOS FISIOLÓGICOS ENVOLVIDOS NO CONTROLE DA FENODINÂMICA DE ÁRVORES TROPICAIS

Nas árvores, de modo geral, a fenodinâmica é resultado de seu desenvolvimento global, ou seja, estágio de desenvolvimento e arquitetura, e é influenciada por fatores bióticos, climáticos e edáficos (Borchert, 1983). Segundo o mesmo autor, os ritmos fenológicos nas árvores são mais difíceis de interpretar que em outros grupos vegetais, pois estão submetidas a um maior espectro de variações ambientais durante o seu ciclo de vida, dada sua maior longevidade, e maior complexidade morfológica e arquitetural.

Considerando a ausência de limitações climáticas extremas nas latitudes intertropicais, como as que ocorrem nas regiões temperadas, foi comum a idéia de que não haveria periodicidade marcante dos eventos fenológicos em árvores tropicais, e que sua ocorrência estaria ligada a fatores internos da própria planta, não mostrando relação direta com o ano solar (Alvim, 1964; Alvim & Alvim, 1978; Reich, 1995). Em florestas estacionais semidecíduas e em florestas secas, fatores endógenos tais como o potencial hídrico dos tecidos e a capacidade de armazenamento e reciclagem interna de água, estão associados à renovação foliar (Borchert, 1994; Reich, 1995).

São descritos na literatura exemplos da influência da sazonalidade da precipitação no ritmo de crescimento e na floração de espécies arbóreas tropicais (Alvim, 1964; Opler et al., 1976; Alvim & Alvim, 1978), o que Alvim (1964) chamou de "hidroperiodismo". Entretanto, a interpretação fenológica com base apenas no clima mostra-se muitas vezes limitada, e muitos fatores endógenos também influem na periodicidade das fenofases. Segundo Borchert (1983; 1992) e Reich (1994), os ritmos de desenvolvimento nas árvores são controlados por processos de aclimação fisiológica à sazonalidade climática, e não por estímulos ambientais diretos. Estudos feitos em populações de árvores sob gradientes crescentes de seca

estacional levaram à conclusão de que a periodicidade do crescimento vegetativo é primariamente endógena e não pode ser explicada por um fator ambiental particular (Borchert, 1992). Para este autor, a periodicidade do crescimento vegetativo depende da periodicidade da mudança de folhas, que, por sua vez, é função da longevidade foliar. A longevidade foliar, segundo Kikuzawa (1986), é determinada pelo balanço entre o custo de produção de novas folhas mais o de sua manutenção e o benefício do ganho fotossintético. As folhas de espécies pioneiras, por exemplo, teriam menor longevidade foliar que as das não pioneiras e a longevidade foliar seria máxima nas espécies de sub-bosque. Em nível de população, a maioria das espécies de florestas tropicais úmidas apresentaria ritmos fenológicos independentes e árvores da mesma espécie teriam comportamento assincrônico com respeito à produção e derrubada de folhas (Reich, 1995) e ramos diferentes de um mesmo indivíduo apresentam potencial de crescimento diferente, dependendo de sua posição na árvore (Borchert, 1983).

A estacionalidade pluvial passa a ser um fator importante se a deficiência hídrica for suficiente para bloquear a expansão e o crescimento celulares (Wright, 1996). Em ambientes com uma estação seca pronunciada, as limitações impostas ao crescimento na época desfavorável acabam sincronizando o ritmo endógeno das árvores com a hidroperiodicidade climática. No entanto, esta sincronização é perdida gradualmente na ausência de seca, por causa da variação da longevidade foliar máxima entre indivíduos da população (Borchert, 1992).

Em ambientes não sazonais, a existência de espécies com crescimento rítmico é considerada uma consequência do balanço entre os sistemas aéreo e subterrâneo (Borchert, 1973). O crescimento máximo da parte aérea e a expansão foliar rápida levam ao desenvolvimento de déficits hídricos internos, decorrentes da incapacidade de o sistema radicular manter um suprimento adequado de água e a planta perde folhas e/ou pára o crescimento da parte aérea, até que o equilíbrio se restabeleça. Indicações fortes existem de que o potencial hídrico da planta e sua interação com o potencial hídrico do ambiente são os principais fatores que controlam sua fenodinâmica (Reich & Borchert, 1984). O potencial hídrico interno depende, por sua vez, da capacidade da árvore de armazenar água no tronco (relação com a densidade da madeira) e da profundidade de seu sistema radicular, dando ou não acesso ao lençol freático (Borchert, 1994).

O controle da indução floral depende de níveis de carboidratos e do balanço de reguladores de crescimento em gemas vegetativas, bem como da posição da inflorescência no ramo e da arquitetura da árvore (Borchert, 1983). Segundo o mesmo autor, a indução de meristemas vegetativos em reprodutivos em árvores é determinada principalmente por fatores internos, e o desenvolvimento floral inicial é estimulado por condições que inibem o crescimento vegetativo e favorecem um alto nível de carboidratos na região meristemática. Em árvores com inflorescências terminais (hapaxantia), a indução floral ocorre quando a árvore pára de crescer em função de seu ritmo endógeno. Em plantas pleonânticas, com inflorescências laterais, há relação do florescimento com a queda. Como a maior parte das espécies arbóreas tropicais tem gemas florais prolépticas, ou dormentes, o potencial hídrico na planta é o fator primário mais importante para o controle da antese, pela sua relação com as taxas de expansão celular (Borchert, 1983). Segundo Wright (1996), a floração (antese) e brotação geralmente coincidem com a época de máxima fotossíntese, pois do ponto de vista energético é mais vantajoso para a planta translocar fotossintatos recém produzidos que armazená-los e depois utilizá-los.

Estudos da relação dos ritmos endógenos de crescimento vegetativo e controle do florescimento em árvores tropicais de climas estacionais revelaram que a floração pode ocorrer antes, durante ou após o brotamento. Segundo Borchert (1992), a floração pode ser o resultado direto do brotamento, não estando associada a estímulos ambientais; neste caso a iniciação floral ocorre em ramos novos, durante a brotação e antese se dá antes da expansão total das folhas. Um outro caso seria o das árvores cuja iniciação floral bloqueia o crescimento vegetativo, as flores geralmente são dispostas em inflorescências terminais e se desenvolvem e abrem depois que as folhas estão completamente expandidas e maduras, bem antes da queda foliar. As gemas florais podem também serem induzidas durante o crescimento dos ramos e permanecerem dormentes por longo período; a antese é inibida pela presença de folhas, e ocorre durante ou após a sua queda, segundo o mesmo autor.

Também a frutificação em muitos casos está correlacionada ao crescimento vegetativo e, portanto, sujeita a ritmos internos da planta. Por exemplo, na orquídea *Tipularia discolor*, foi encontrada uma relação negativa entre produção de flores e frutos e crescimento vegetativo: cada fruto produzido significou uma redução de 2% da área foliar no ano seguinte e menor probabilidade de florescer. (Snow & Whigham, 1989).

Na Costa Rica, as variações anuais de precipitação e temperatura não explicaram a grande variação existente na produção anual de frutos entre espécies, populações e indivíduos de Lauráceas, mas o crescimento vegetativo relacionou-se negativamente com a frutificação (Wheelwright, 1986).

## **6. RELAÇÃO ENTRE EVENTOS FENOLÓGICOS E FATORES ABIÓTICOS**

Na fenologia, é comum fazer distinção entre fatores remotos ou evolutivos e fatores imediatos ou próximos. Os fatores remotos são representados pelo o conjunto de condições ecológicas às quais uma espécie adapta seus feno-ritmos através da evolução, enquanto fatores imediatos funcionam como sinais ambientais que estimulam uma mudança particular no desenvolvimento vegetal (Longman & Jenik, 1987; Van Schaik et al., 1993; Pires-O'Brien & O'Brien, 1995; Wright, 1996; Talora & Morellato, 2000). Os fatores abióticos, principalmente a sazonalidade climática, provocam não só efeitos diretos no crescimento das plantas, mas afetam também outras populações que interagem com elas (Wright, 1996). Assim, muitas vezes esta distinção torna-se difícil ou arbitrária (Longman & Jenik, 1987; Wright, 1996). Segundo Van Schaik et al. (1993), a época de ocorrência de um evento fenológico estaria mais associada ao clima, enquanto a amplitude ou intensidade de resposta estaria relacionada a fatores bióticos.

As estações do ano são determinadas primariamente pela latitude, movimento orbital da Terra e seu eixo de inclinação em relação ao Sol. Dentro da zona de convergência intertropical, o ar aquecido pelo Sol em posição zenital expande-se adiabaticamente, formando nuvens e gerando precipitação; esta zona se move latitudinalmente aproximadamente dois meses após a passagem do Sol zenital sobre um determinado local e seu movimento traz estações secas e chuvosas para grande parte dos trópicos (Walter, 1971; Van Schaik et al., 1993; Wright, 1996). Precipitação, cobertura de nuvens, irradiância, déficit de saturação de vapor de água na atmosfera, velocidade do vento e evapotranspiração potencial covariam sazonalmente em decorrência deste movimento (Wright, 1996). Segundo Van Schaik et al. (1993), nas regiões tropicais há uma primavera definida, embora não haja inverno.

Muitos autores atribuem respostas fenológicas de árvores e/ou comunidades a fatores do meio abiótico, como disponibilidade hídrica, luz, nutrientes minerais (Wright & Van Schaik, 1994; Wright, 1996). Segundo Van Schaik et al. (1993), as hipóteses que ligam a ocorrência das fenofases ao clima formam três classes gerais: (1) os ritmos estacionais em plantas estariam ligados à presença de animais essenciais ao processo reprodutivo; (2) floração e frutificação ocorreriam em condições meteorológicas mais favoráveis para a polinização, dispersão ou germinação; (3) os ritmos fenológicos estariam relacionados à variação temporal dos fatores ambientais que limitam a produção vegetal. Esta última abordagem será enfocada nesta seção.

Nem sempre é fácil associar a floração a fatores ambientais, pois raramente é possível precisar exatamente a época em que ocorreu a indução das gemas florais nos indivíduos, posto que pode ocorrer indução floral vários meses antes da antese (Longman & Jeník, 1987). Os fatores que estimulam o desenvolvimento de gemas florais podem não ser os mesmos que desencadeiam a antese. A indução das gemas está ligada ao fotoperíodo ou temperatura e plantas tropicais com resposta fotoperiódica são geralmente de dias curtos (Opler et al., 1976; Alvim & Alvim, 1978). Ashton et al. (1988) demonstraram que a indução floral em dipterocarpaceas na Ásia, levando ao fenômeno da floração gregária em intervalos irregulares de vários anos, foi provocada pela queda de 2 ° C na temperatura mínima noturna por um período de 3 noites, associada ao fenômeno "El Niño".

Um dos fatores isolados considerados mais importantes na floração em florestas estacionais é a precipitação. Em florestas sob climas fracamente sazonais, ou seja, com precipitação média mensal do mês mais seco maior que 60 mm, a precipitação assume menor importância na floração (Wright & Cornejo, 1994). Em florestas tropicais estacionais, a antese pode ser estimulada pela precipitação e a ocorrência de chuvas após um período seco aumenta a sincronia de florescimento nas populações de muitas espécies tropicais (Opler et al., 1976; Augspurger, 1982; Borchert, 1983). Muitas espécies tropicais apresentam "hidroperiodismo" para floração e a ocorrência de chuvas após um período seco seria necessária para quebrar a dormência de gemas e induzir a antese, como no café, em *Gallesia scorodendrum* e em *Cariniana estrellensis* (Alvim, 1964; Alvim & Alvim, 1978). Espécies com floração sub-anual geralmente têm resposta hidroperiódica (Opler et al., 1976).

Outros estudos mostram resultados diferentes. Hopkins & Graham (1989) concluíram que a distribuição sazonal das chuvas é uma indicação inadequada da disponibilidade de água para crescimento e reprodução nas florestas tropicais. Em ambientes menos sazonais, a precipitação tem relação negativa ou não se relaciona com a floração (Alencar, 1978; Matthes, 1980; Mori et al., 1982; Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985; Alencar, 1994; Wright, 1996). Wright & Cornejo (1990) e Wright (1991), irrigando parcelas de floresta tropical estacional no Panamá, durante toda a estação seca, em confronto com parcelas controle, demonstraram que o hidroperiodismo não explicou a brotação nem a quebra de dormência de gemas reprodutivas, tanto em espécies do sub-bosque quanto de dossel. Para esses autores, a seca atmosférica (umidade relativa do ar) afetou mais a floração e a brotação que a umidade do solo.

Muitos estudos têm relacionado a floração e a brotação à época do ano de maior insolação (Matthes, 1980; Alencar, 1994; Reich, 1995; Van Schaik et al., 1993; Wright, 1996). Wright & van Schaik (1994), analisando árvores de diferentes procedências, concluíram que, quando a água não é um fator limitante, como em florestas pluviais e em árvores com raízes profundas, a produção de folhas e flores está ligada às épocas do ano com maior irradiância.

A relação do fotoperíodo com a floração e o crescimento vegetativo de espécies arbóreas também tem sido demonstrada (Stubbleline et al., 1978; Talora & Morellato, 2000). Para *Hymenaea courbaril*, enquanto o florescimento e a produção de folhas novas são estimulados por dias curtos, o crescimento vegetativo (expansão de folhas e alongamento caulinar) responde a dias longos (Stubbleline et al., 1978). Segundo os mesmos autores, o tipo de estímulo não parece envolver o sistema fitocromo, com respostas fotorreversíveis, mas o sistema de alta energia, em que as respostas são correlacionadas positivamente com a intensidade da luz

## **7. HIPÓTESES EVOLUTIVAS RELACIONADAS À FENOLOGIA**

A seleção da época mais oportuna do ano para a ocorrência de um episódio reprodutivo ou vegetativo depende de pressões seletivas, podendo as plantas responder a diferentes estímulos ambientais e

expressar uma fenofase no período mais oportuno às suas atividades (JANZEN, 1967). Os trabalhos que associam causas evolutivas ou remotas para os ritmos fenológicos de árvores tropicais geralmente reportam-se à polinização, frugivoria e dispersão de sementes, e relações entre plantas e herbívoros.

Segundo Van Schaik et al. (1993), as mudanças fenológicas representam adaptações ao ambiente biótico e abiótico: os fatores bióticos podem atuar selecionando tanto para a sincronização quanto para a ocorrência seqüencial de uma fenofase em espécies individuais de plantas. Refere-se como ocorrência seqüencial quando uma fenofase ocorre em seqüência no tempo entre espécies ou indivíduos, de maneira não simultânea, sem sobreposição das épocas de ocorrência. Segundo Van Schaik et al. (1993), as hipóteses que discutem a floração ou frutificação seqüencial de diferentes espécies relacionam este fenômeno à seleção para evitar a competição por vetores de pólen ou sementes; já a sincronização de atividades fenológicas entre diferentes espécies pode ser explicada pela existência de uma época favorável para maior atividade de polinizadores ou dispersores, ou de menor abundância de herbívoros. Também a maior atração de polinizadores e saciedade de predadores de sementes ou herbívoros têm sido destacados como fatores de sincronização, segundo o mesmo autor.

Uma das hipóteses freqüentemente associadas aos padrões de floração é a do escape da competição por polinizadores (Levin & Anderson, 1970). Segundo esta hipótese, espécies simpátricas e que compartilham de uma mesma guilda de polinizadores tenderiam a reduzir a sobreposição de suas épocas de floração, resultando em um padrão de floração seqüencial, a fim de diminuir a competição por vetores de pólen ou sementes (Stiles, 1975; Gentry, 1976; Cole, 1981; Ashton et al., 1988; Appanah, 1991; Bawa & Krugman, 1991). Em outros casos, a competição por um polinizador raro pode induzir a falta de sincronismo populacional (Howe & Wetsley, 1986).

Snow (1966), estudando o gênero *Miconia*, propôs a hipótese de que a frutificação seqüencial de espécies simpátricas zoocóricas com o mesmo conjunto de diminuiria a competição por dispersores (hipótese da fuga da competição por dispersores). Há poucos fatos experimentais que apoiem a hipótese da fuga da competição por dispersores, que foi refutada por Gautier-Hion (1990) e Pires-O'Brien & O'Brien (1995). Gautier-Hion (1990) e Terborgh (1990) salientaram que a existência de uma estação ótima para a maturação dos frutos, representada pela época mais favorável para a dessecação da parede externa de frutos secos e para

o acúmulo de fotossintatos em frutos carnosos, deve ser preponderante na determinação da época da frutificação em florestas de climas, desde que as taxas de herbivoria e predação de sementes na comunidade sejam baixas.

Como as relações entre planta e polinizador são muito mais estreitas que as relações entre plantas e dispersores, a hipótese de escape da competição se aplica muito mais à polinização (Van Schaik et al., 1993). Para a polinização, esta hipótese tem sido comprovada em alguns estudos na América Central e no Sudeste Asiático (Stiles, 1975; Gentry, 1976; Cole, 1981; Ashton et al., 1988; Appanah, 1991; Bawa & Krugman, 1991).

A predominância da época de floração e frutificação das espécies arbóreas de florestas tropicais baixo-montanas na América Central na estação seca tem sido interpretada como resultado de forças seletivas ligadas à maximização do uso de polinizadores e dispersores (Janzen, 1967; 1978). Dentre as forças seletivas discutidas por Janzen (1978) destacam-se a concentração de recursos para polinizadores; maior atividade de polinizadores, principalmente beija-flores e insetos; maior concentração do néctar, maior facilidade de visualização das flores e frutos; menor predação de flores, frutos e sementes pela menor atividade de herbívoros; ambiente físico mais favorável à maturação e dispersão de frutos secos. O autor considerou estação seca como um “período de várias semanas ou mais que se repete anualmente, em que a precipitação é reduzida ao ponto de provocar reações no comportamento de plantas e animais”; isso incluiu meses com precipitação média mensal de 150 mm.

Tem sido sugerido por alguns estudos que a abundância de polinizadores varia sazonalmente e que isso pode influir na seleção para um maior sincronismo de floração (Van Schaik et al., 1993). De acordo com Wright & Van Schaik (1994), uma abundância mínima de flores é necessária para atrair polinizadores, o que pode ser conseguido através da sincronia e agregação espacial das populações. Estes autores encontraram que, no sudeste da Índia, em floresta estacional, as árvores polinizadas por pássaros mostraram uma floração altamente sincrônica e concentrada na época seca, enquanto nas polinizadas por insetos e vento a floração ocorreu, respectivamente, 2 meses antes das chuvas e na estação chuvosa, sem sincronismo populacional (Murali & Sukumar, 1994). Os autores consideraram ser a época seca, quando as árvores estão desfolhadas, favorável à visualização das flores pelos pássaros; nas plantas polinizadas por insetos a disponibilidade

hídrica seria um fator mais importante que a atração de polinizadores. Entretanto, este assunto ainda gera controvérsia, e outros autores consideram mais provável que a abundância de polinizadores seja efeito da maior disponibilidade de recursos e da atividade fenológica das plantas, do que o contrário (Ratcke & Lacey, 1985; Zimmerman, 1988).

De acordo com Primack (1987), em florestas tropicais ricas em espécies, um dos fatores que determina a época de floração e frutificação é a necessidade de os indivíduos dentro da população coordenarem sua reprodução atraindo polinizadores e garantindo a fecundação cruzada e para, ao mesmo tempo, atrair dispersores e saciarem ou evitarem predadores de sementes, minimizando custos metabólicos. Janzen (1978) considerou que a predação de sementes é uma das forças seletivas mais importantes que determinam a época e a variância de frutificação ao longo do ano e entre anos, em espécies tropicais. Segundo Van Schaik (1993), as plantas conseguem saciar predadores pela produção sincrônica e massiva de órgãos vulneráveis; se diferentes espécies possuem predadores comuns, a seleção deve favorecer sincronia interespecífica na atividade fenológica considerada. Um fenômeno bastante descrito na literatura para florestas pouco estacionais do Sudeste Asiático é o da floração gregária não sazonal, seguida de frutificação massiva, que ocorre em intervalos irregulares de um a muitos anos, envolvendo várias espécies das dipterocarpaceas e também de outras famílias, em grande sincronia. A hipótese da saciedade de predadores de sementes é aceita para explicar a ocorrência desse fenômeno (Hopkins & Hopkins, 1983; Howe & Wetsley, 1986; Ashton et al., 1988; Terborgh, 1990). Entretanto, espécies vulneráveis a predadores de sementes especialistas (invertebrados) não se beneficiam necessariamente da sincronização da reprodução, enquanto aquelas atacadas por predadores generalistas mostram maior sincronia na frutificação (Van Schaik, 1993).

Gautier-Hion (1990), trabalhando em floresta estacional no Gabão, não encontrou diferenças na sazonalidade de frutificação de plantas que sofriam e que não sofriam predação de sementes antes da dispersão, concluindo que, neste caso, os fatores abióticos seriam mais importantes na determinação da época de frutificação. A época mais favorável para a germinação de sementes pode influenciar na época de floração e frutificação, particularmente em espécies que não possuem dormência de sementes e em habitats com uma estação seca mais pronunciada (Primack, 1987; Oliveira, 1998).

O tamanho da semente se relaciona com a sazonalidade de frutificação. De acordo com Smythe (1970), espécies cujos frutos possuem sementes pequenas, que podem ser engolidas inteiras, frutificam assincronicamente (hipótese de escape da competição por dispersores); espécies com sementes grandes e nutritivas frutificam ao mesmo tempo (hipótese da saciedade de predadores de sementes, principalmente cotias).

Quanto à mudança foliar, as relações planta - herbívoro também são importantes na determinação da sazonalidade de brotação, expansão foliar e queda de folhas. A disponibilidade de folhas novas é fundamental no sistema inseto - planta (Basset, 1991), sendo a abundância de artrópodos menor no meio da época mais chuvosa, quando a abundância de folhas novas é menor ( Leigh Jr. & Windsor, 1982; Boinski & Fowler, 1989). As folhas produzidas durante o máximo de brotação sofrem menos danos por herbivoria que aquelas produzidas em outras épocas (Aide, 1988). Em florestas em que a estação seca não chega a ser limitante para o crescimento, a brotação na estação seca também está relacionada ao escape da herbivoria pela menor abundância geral de herbívoros generalistas, e ocorrendo com alto sincronismo na população favorece a saciedade do herbívoro específico (Aide, 1992).

## CAPÍTULO 2. FENODINÂMICA DA COMUNIDADE DE ÁRVORES DO DOSSEL DE UMA FLORESTA TROPICAL EM LINHARES, ES.

### RESUMO

Este trabalho teve o objetivo de descrever a sazonalidade dos eventos fenológicos reprodutivos (floração e frutificação) e vegetativos (mudança foliar) em árvores do dossel de uma floresta tropical estacional baixo-montana (mata de tabuleiros) no nordeste do estado do Espírito Santo, e relacionar os padrões encontrados com algumas variáveis climáticas. Foram feitas observações quinzenais de ocorrência de botões florais, floração, frutificação, dispersão, árvore desfolhada, brotação, folhas novas e folhagem madura em 5 indivíduos de 41 espécies arbóreas, distribuídos em uma área de cerca de 15.000 ha de floresta, de maio de 1982 a dezembro de 1992. No mesmo período, dados de clima foram tomados para a Reserva. Apesar de no mínimo 5% das espécies produzirem flores em qualquer época do ano e 10%, frutos, a floração e a frutificação predominaram em épocas definidas. As fenofases botões florais e floração mostraram curvas bimodais, indicando haver um grupo de plantas que produzem botões florais na estação chuvosa, com antese na transição para a seca (máximo em abril), e outro que produz botões na época seca, com floração no início das chuvas (máximo em outubro). A proporção média de espécies com flores nos períodos de máximo foi até 2,20 vezes maior que nos meses precedentes, e para frutificação este valor foi de 1,5 vezes maior. A frutificação predominou na época seca (junho - julho), e a fenodinâmica do conjunto de árvores foi determinada principalmente pelos frutos secos anemocóricos. A dispersão predominou na transição entre a estação seca a chuvosa (setembro), e mostrou uma época desfavorável de abril a maio, onde apenas 1% das espécies dispersou seus propágulos. Quanto à mudança foliar, observou-se uma proporção igual entre espécies sempre-verdes e brevidecíduas (43,9%), e apenas 12,2% de caducifólias. A queda de folhas predominou no fim da estação seca e início da chuvosa em cerca de 30% das espécies, as quais produziram folhas novas em outubro a dezembro. A brotação das espécies sempre-verdes predominou na estação chuvosa, de dezembro a fevereiro. Foram observadas correlações entre as variáveis climáticas e a fenodinâmica das árvores. O fotoperíodo correlacionou-se positivamente com a floração, brotação e folhagem nova e negativamente com frutificação e folhagem madura. A insolação correlacionou-se positivamente com a frutificação e folhagem madura, e negativamente com a queda de folhas e folhagem nova. As outras variáveis importantes foram: a evaporação, com correlação positiva com a queda de folhas e negativa com a frutificação, brotação e folhagem madura; a evapotranspiração real, correlacionada positivamente com brotação e negativamente com queda de folhas; a temperatura média do ar, com correlação positiva com floração e negativa com brotação; e a deficiência hídrica, que se correlacionou negativamente com árvore desfolhada e positivamente com brotação; a evaporação mostrou correlação positiva com árvore desfolhada e negativa com frutificação e brotação.

## ABSTRACT

The aim of this paper was to describe the seasonality of reproductive and vegetative phenological events of the canopy trees in a tropical lowland moist forest at Linhares, northeastern ES, and to relate them to some climatic variables. Every two weeks, five individuals of 41 species, distributed within 15,000 ha of forest, were observed for the occurrence of flower buds, flowering, fruiting, propagules dispersal, leaf shedding, leaf flushing, and periods of canopy dominance by either new leaves and mature leaves, from May 1982 to December 1992. At the same time, climatic data were gathered for the study area. While at least 15% of the species were observed in flower and 10% in fruit at any time of the year, these events predominated in certain defined periods of the year. Bi-modal curves for flowering were observed: one group of trees produced flower buds in the rainy season (January and February) and flowered at the transition to the dry season (April); another produced flower buds in the dry season (June- July) and flowered at the beginning of rainy season (October). Up to 2.2 times more species flowered during the peak flowering months than in the other months. This proportion was 1.5 times for fruiting. Fruiting predominated during the dry season (June and July), and was determined due mainly to the strong fruiting seasonality of dry-fruited anemochoric species. Seed dispersal predominated in the transition between the dry and rainy seasons (September), and an unfavorable period was detected from April to May, when only 1% of the species dispersed their propagules. An equal proportion (43.9%) of evergreen and brevideciduous species were observed, and only 12.2% of them were classified as deciduous. Leaf shedding predominated from September to October, and the new leaf canopy followed this phenophase, from November to December. Leaf flushing of evergreen species was during the rainy season, from December to February. Climatic variables were correlated to the tree community phenodynamics. Photoperiod was positively correlated with flowering, leaf flushing and new leaf canopy, and negatively with fruiting and mature canopy. Insolation was positively correlated with fruiting and the mature leaf canopy phases, and negatively correlated with leaf shedding and new leaf phases. Other important climatic variables were: evaporation, positively correlated with leaf shedding and negatively correlated with fruiting, leaf flushing and mature canopy; actual evapotranspiration, positively correlated with leaf flushing and negatively correlated with leaf shedding; average air temperature, positively correlated with flowering and negatively with leaf flushing, and water deficit, positively correlated with leaf flushing and negatively correlated with leaf shedding. In spite of the relationship between phenologic events and abiotic factors observed, many questions are still open to discussion, among them those related to the importance of the biotic factors in the evolution of the observed patterns.

## 1. INTRODUÇÃO

Os estudos fenológicos em florestas tropicais são um campo recente da ecologia, que tem se intensificado nas últimas 3 décadas, a maioria dos mesmos com abordagem ampla no nível da comunidade florestal. Os estudos realizados em áreas tropicais e subtropicais têm revelado padrões relativamente consistentes, quando se considera o espectro fenológico da comunidade como um todo. Eventos de floração, frutificação e mudança foliar/brotação ocorrem durante todo o ano. Em florestas onde a sazonalidade climática não é muito pronunciada, não há grande variação nos episódios fenológicos ao longo do ano (Hilty, 1980; Opler et al., 1980); ou estes ocorrem de maneira gregária e maciça em intervalos irregulares de vários anos, fenômeno intensivamente reportado no sudeste asiático (Ng, 1977; Putz, 1979; Appanah, 1985; Ashton et al., 1988; Corlett, 1990). Em florestas estacionais onde a época seca é pouco intensa, existe uma tendência de floração na estação seca ou início da chuvosa, frutificação no fim da estação seca ou na estação chuvosa, brotação e queda de folhas na estação seca (Frankie et al., 1974a; Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985; Bullock & Sollis-Magallanes, 1990; Ibarra-Manríquez et al., 1991; Wright & Calderon, 1995). No Brasil, padrões semelhantes também foram observados na Amazônia por Alencar et al. (1979), Pires-O'Brien (1993) e Knowles & Parrotta (1997); no sul da Bahia por Mori et al. (1982); na região Sudeste por Jackson (1978), Morellato (1991, 1992), Spina (1997) e Talora & Morellato (2000). Em florestas sob climas mais estacionais a floração tende a apresentar uma curva bimodal, coincidente com as duas épocas mais secas (Croat, 1969), com as épocas seca e chuvosa (Monasterio & Sarmiento, 1976), ou com os dois equinócios (Matthes, 1980; Fonseca, 1988). A queda de folhas e brotação também apresentam uma sazonalidade marcante em regiões onde as chuvas tem uma distribuição estacional, estando a primeira concentrada no fim da época seca e a Segunda, no início da chuvosa (Morellato et al., 1989; Morellato & Leitão Filho, 1990; Morellato, 1991; Fonseca, 1998).

A diversidade e a complexidade de padrões fenológicos nas florestas tropicais é maior que nas temperadas (Borchert, 1983; Ratzke & Lacey, 1985). A sazonalidade da produção e senescência de folhas e da reprodução das espécies em geral mostra padrões de variação geográfica e temporal muito mais diversos nas florestas tropicais úmidas que qualquer outro tipo de bioma (Bullock & Sollis-Magallanes, 1990; Morellato et al., 1990a; Wright, 1996). Em florestas estacionais, a diversidade de estratégias fenológicas é

menor (Monasterio & Sarmiento, 1976; Morellato et al., 1990b). A variedade de padrões fenológicos é considerada importante para a manutenção da riqueza de espécies ( Gentry, 1974, 1976; Wright, 1996).

Duas grandes linhas de estudos têm procurado explicar a diversidade fenológica das florestas tropicais ( Pires- O'Brien & O'Brien, 1995; Wright, 1996; Talora & Morellato, 2000): a escola evolucionária, que enfoca as relações bióticas como fatores seletivos; chamados de fatores remotos, e a escola fisiológica, que procura os fatores abióticos que limitam ou estimulam respostas nas plantas, chamados fatores próximos. Segundo Janzen (1967), a seleção da época mais favorável do ano para a ocorrência de um evento fenológico depende também de pressões seletivas, e não apenas de processos fisiológicos imutáveis ligados a determinadas épocas do ano. A distinção entre fatores remotos e próximos é difícil, pois o ambiente físico influi na atividade de agentes bióticos, como polinizadores, dispersores e herbívoros. Embora muitos dos trabalhos mais recentes indiquem um papel maior do clima na determinação dos padrões fenológicos (Van Schaik et al., 1993), faltam ainda abordagens integradas neste campo de estudo ( Wright, 1996).

A despeito de um grande aumento no volume de informações fenológicas sobre florestas tropicais nos últimos anos, são raros os estudos fenológicos na região de domínio da mata atlântica no sudeste brasileiro. A maioria destes concentram-se no interior, destacando-se apenas os de Jackson (1978), em floresta montana no sul do Espírito Santo, e de Talora & Morellato (2000), em floresta de planície costeira em São Paulo.

A região de Linhares, no nordeste do estado do Espírito Santo, é classificada pelo IBGE (1992) como de domínio de floresta ombrófila densa. Nesta região ocorre a maior área de floresta contínua do estado, concentrando cerca de 25% de sua cobertura florestal primitiva. A Reserva Natural de Linhares, administrada pela Companhia Vale do Rio Doce desde a década de 1950, mantém cerca de 18.000 ha de florestas em uma área total de quase 22.000 ha (Jesus, 1987). Entretanto, a região não corresponde ao clima ombrófilo, possuindo uma combinação de pluviosidade média anual relativamente baixa com estação seca moderada, o que é um dos fatores que, segundo Peixoto & Gentry (1990), contribuem para sua altíssima riqueza florística. Espera-se, portanto, que na floresta de Linhares exista uma maior sazonalidade do que em outras áreas de floresta atlântica com clima ombrófilo, como em Jackson (1978), Costa et al. (1992 b) e Talora & Morellato (2000).

Este trabalho teve o objetivo de descrever a fenodinâmica dos eventos fenológicos reprodutivos (floração e frutificação) e vegetativos (mudança foliar) em espécies arbóreas do dossel da Reserva Natural de Linhares, através de um estudo de longo prazo. A questão de trabalho é verificar se a ocorrência das fenofases, nas espécies estudadas, predomina em épocas bem determinadas do ano, e se há relação destas com a sazonalidade climática local.

## 2. MÉTODOS

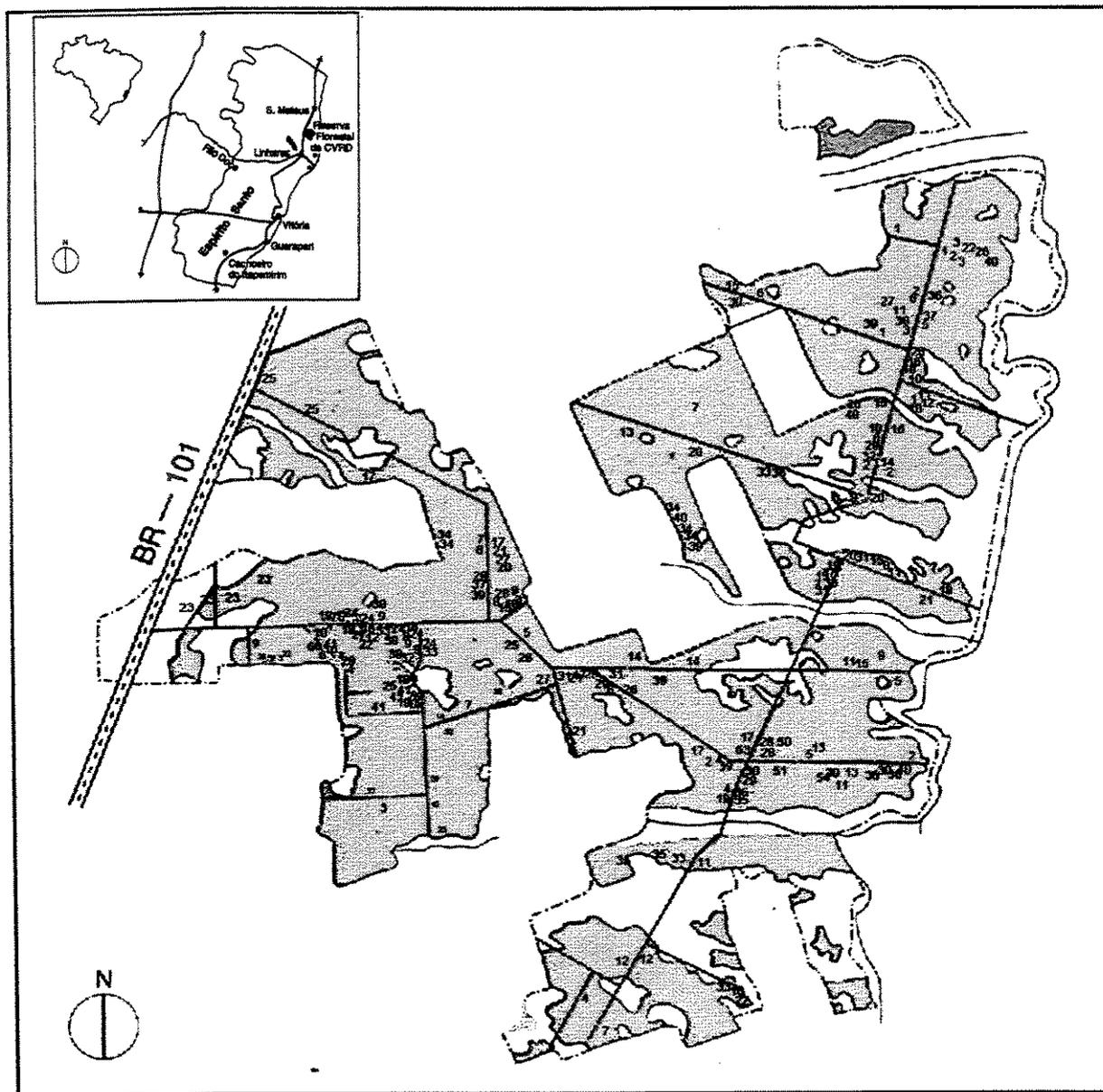
### 2.1. Área de estudos

O presente estudo foi realizado na Reserva Natural de Linhares, pertencente à Companhia Vale do Rio Doce, no nordeste do estado do Espírito Santo, entre os municípios de Linhares e São Mateus, entre 19°06' e 19°18'S e 39°45' e 40°19'W (Figura 1). A Reserva tem uma superfície total de 21.787,00 ha, dos quais cerca de 72,1% apresenta cobertura florestal (Jesus, 1987).

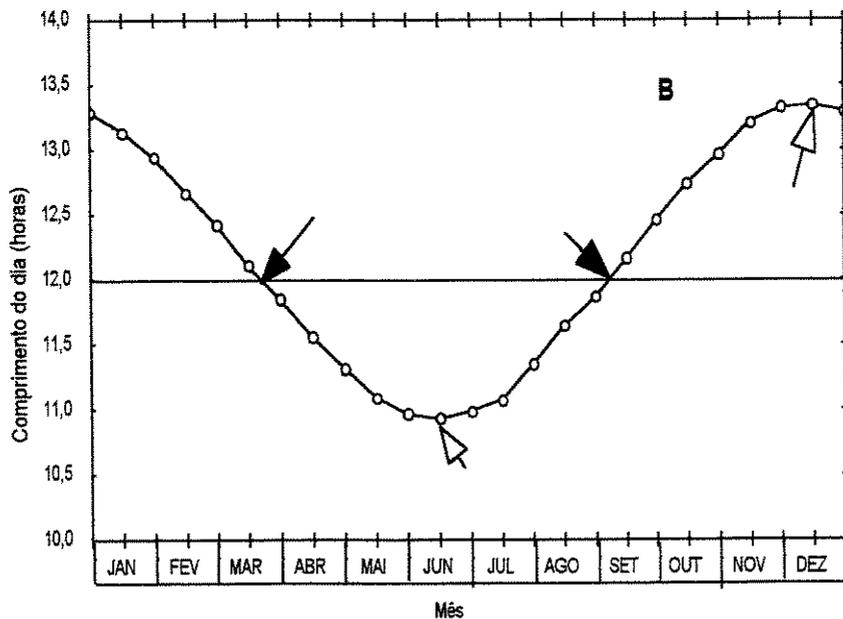
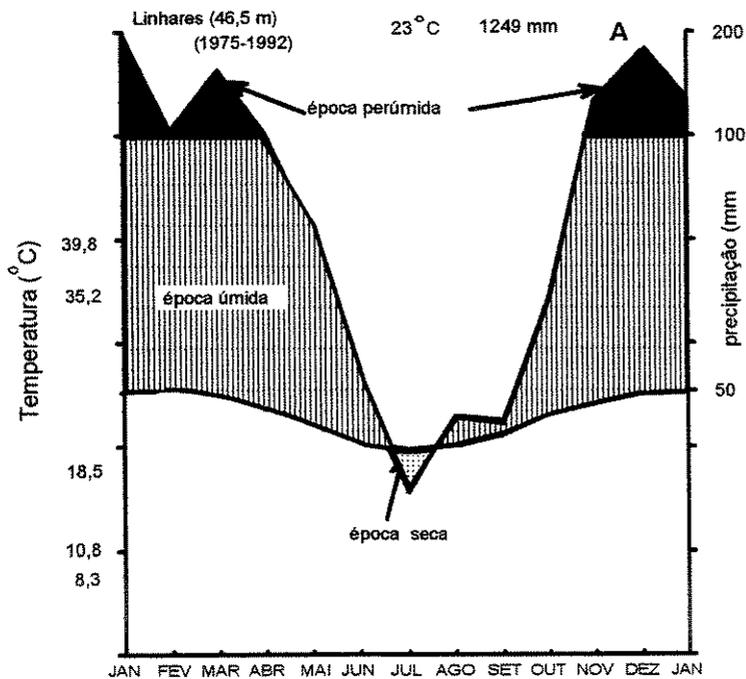
**Clima:** segundo Jesus (1987), o clima é do tipo Awi (classificação de Köppen), quente e úmido, com estação chuvosa no verão e seca no inverno. Na classificação de Thornthwaite (1948), baseada no balanço hídrico da Reserva de 1975 a 1992, o clima pôde ser classificado como C<sub>2</sub> r A' a', sub-úmido, com deficiência d'água pequena, megatérmico e evapotranspiração potencial acumulada no verão menor que 48% do total. De acordo com dados climatológicos fornecidos pelo Posto meteorológico "Classe A", instalado em 1975, a temperatura média anual é de 23°C, com média do mês mais quente de 25,6°C (fevereiro) e do mês mais frio 19,9°C (julho) e a precipitação média anual de 1249 mm (Figura 2 e Tabela 1). A estacionalidade da distribuição das chuvas durante o ano é marcante. Em média, 83,3% do total anual de chuvas precipita de janeiro a março e de outubro a dezembro, e apenas 16,7% precipita entre abril a setembro. A precipitação média mensal do mês mais chuvoso é de 196,6mm (janeiro), e a do mês mais seco, 32,2mm (junho). O diagrama climático da Reserva (Figura 2) mostra um período seco curto, apenas no mês de julho. Embora não revelado no diagrama climático, o balanço hídrico quinzenal indica dois períodos relativamente secos no ano (Figura 3). Em fevereiro, ocorre uma diminuição das chuvas e um período curto em que há retirada de água do solo, mas sem

haver deficiência hídrica; ocorre deficiência hídrica de maio a setembro, época que se caracteriza como estação seca. A deficiência hídrica é relativamente pequena na estação seca (26 mm anuais), e ocorre um excedente de 106 mm na estação chuvosa, que vai do início de dezembro ao fim de fevereiro (Figura 2). Duas épocas transicionais podem ser definidas, a primeira compreendendo o período que vai do fim de fevereiro ao início de maio, quando se alternam períodos curtos de retirada e reposição hídrica no solo; e outra que vai do fim de setembro ao início de dezembro, caracterizando início das chuvas e reposição hídrica no solo.

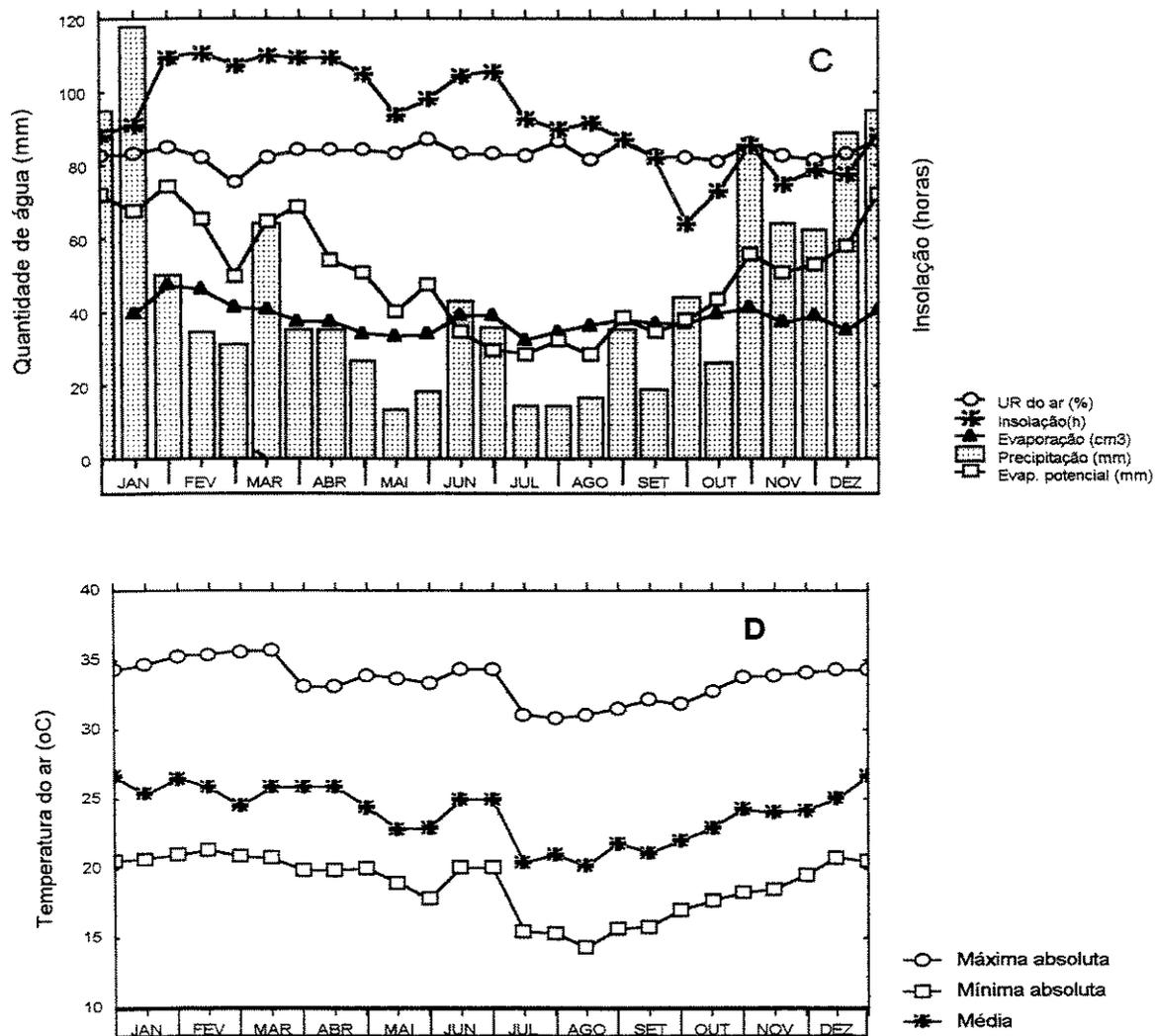
**Geomorfologia, solos e hidrografia:** O relevo se caracteriza por planícies formadas por sedimentos argilo-arenosos, tabuleiros terciários da série Barreiras, pontilhados de lagoas e pântanos com altitude média de 28 a 65 m (Peixoto & Gentry, 1990). Os solos são profundos e a formação de uma camada endurecida por óxidos de ferro e alumínio a cerca de 1 m da superfície é comum. O tipo de solo predominante é o Podzólico Vermelho Amarelo Distrófico Álico ( Jesus & Garcia, 1992). As características físicas e químicas do solo indicaram teores de nutrientes, capacidade de troca de cátions e saturação em bases baixos, e textura média (Tabela 2). A reserva é cortada por 46,7 km de cursos d'água de forma dendrítica dicotômica. O rio Barra Seca é o de maior volume e possui leito largo (em alguns trechos atinge mais de 400m) e raso, coberto por vegetação higrófila (JESUS, 1987) e desaguardo no Oceano Atlântico.



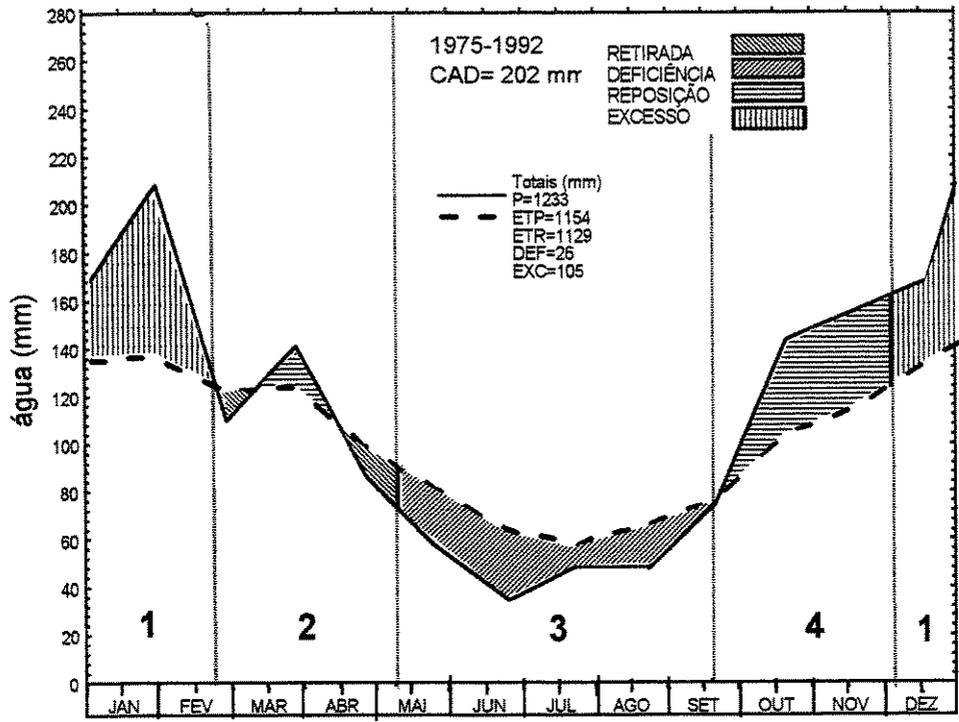
**Figura 1.** Localização da Reserva Natural de Linhares, ES (no alto, à esquerda), e mapa da Reserva, adaptados de Jesus (1987). As áreas de mata estão realçadas em cor escura; indica-se também a distribuição espacial dos indivíduos observados (os números de 1 a 41 referem-se aos código das espécies, conforme Tabela 3). Escala aproximada 1: 22.000.



**Figura 2.** O clima da Reserva Natural de Linhares, ES. Em (A), diagrama climático segundo Walter (1973) para o período de 1975 a 1992. (B): valores do fotoperíodo médio quinzenal calculados com dados obtidos em Mota (1981), para uma latitude de 20° S; setas cheias e vazias indicam, respectivamente, os equinócios e solstícios locais. Em (C) e (D), médias quinzenais das variáveis, calculadas para o período de janeiro de 1982 a dezembro de 1992.



**Figura 2.** O clima da Reserva Natural de Linhares, ES (continuação...). Em (C) e (D), médias quinzenais das variáveis, calculadas para o período de janeiro de 1982 a dezembro de 1992.



**Figura 3.** Balanço hídrico anual da Reserva Natural de Linhares para o período de 1975 a 1992. Cálculos feitos a partir de médias quinzenais das variáveis, entre todos os anos de estudo. As linhas verticais e os números acima do eixo das abscissas indicam: (1) estação chuvosa; (2) estação transicional seca – chuvosa; (3) estação seca; (4) início das chuvas e transição entre estação seca e chuvosa.

**Tabela 1.** O clima da Reserva Natural de Linhares, ES. Valores obtidos na estação meteorológica "classe A", localizada na Reserva, para o período de janeiro de 1982 a dezembro de 1992. Os valores do fotoperíodo médio quinzenal foram calculados com dados obtidos em Mota (1981), para uma latitude de 20° S. As setas assinalam a ocorrência aproximada do sol no zênite local, quando o comprimento do dia é igual ao da noite. A evapotranspiração potencial foi determinada pelo balanço hídrico de Thornthwaite, de acordo com Tubelis & Nascimento (1988).

Mês	Quinz.	Temperatura média do ar (°C)	Temp. máxima absoluta (°C)	Temp. mínima absoluta (°C)	Umidade relativa do ar (%)	Insoleção (horas)	Evaporação (cm <sup>3</sup> )	Precipitação (mm)	Evapotranspiração real (mm)	Fotoperíodo (horas)
Janeiro	1	25,4	34,7	20,7	82,9	91,1	39,6	117,6	61,42	13,29
	2	26,5	35,3	20,9	85,0	109,7	47,3	50,2	71,03	13,14
Fevereiro	1	25,9	35,4	21,3	82,1	110,7	46,2	34,7	59,54	12,94
	2	24,5	35,6	20,9	75,2	107,3	41,3	31,4	44,24	12,68
Março	1	25,8	35,7	20,7	82,3	110,0	40,6	64,3	58,91	12,42
	2	25,9	33,1	19,8	84,0	109,3	37,5	35,2	39,14	12,11
Abril	1	25,9	33,1	19,8	84,0	109,3	37,5	35,2	39,14	11,85
	2	24,4	33,9	20,0	84,1	104,7	34,2	26,9	40,74	11,56
Maio	1	22,8	33,7	19,0	83,3	93,9	33,6	13,4	26,53	11,32
	2	22,9	33,3	17,8	87,2	98,0	33,9	18,6	29,78	11,10
Junho	1	25,0	34,4	20,1	83,0	104,4	39,2	42,8	47,05	10,97
	2	25,0	34,3	20,0	83,0	105,6	39,1	36,0	45,74	10,93
Julho	1	20,4	31,1	15,4	82,8	92,6	32,5	14,3	13,55	10,99
	2	21,0	30,8	15,3	86,7	89,7	34,7	14,3	15,45	11,08
Agosto	1	20,2	31,1	14,3	81,2	91,4	36,5	16,6	17,05	11,35
	2	21,8	31,5	15,7	86,3	87,3	38,1	35,2	25,88	11,64
Setembro	1	21,1	32,1	15,8	82,4	82,0	37,0	19,0	21,72	11,86
	2	22,0	31,8	17,0	82,3	64,3	36,9	43,9	32,43	12,16
Outubro	1	22,9	32,8	17,7	81,2	73,1	39,7	26,3	32,46	12,45
	2	24,2	33,8	18,3	85,8	85,4	41,2	85,4	49,03	12,74
Novembro	1	24,0	33,9	18,5	82,5	74,9	37,2	64,2	51,32	12,96
	2	24,2	34,1	19,5	81,6	78,6	38,8	62,3	50,00	13,21
Dezembro	1	25,0	34,3	20,8	83,0	77,4	35,1	89,0	53,14	13,32
	2	26,6	34,3	20,5	86,8	88,3	40,7	94,9	67,36	13,34

**Tabela 2.** Caracterização física e química dos solos de floresta de reserva Florestal de Linhares, ES. Amostras retiradas em 10 locais de mata primária alta. Análises realizadas no Laboratório de Fertilidade de Solo do Departamento de Recursos Naturais da UNESP, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, SP.

Variável	Unidade	Profundidade		
		0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm
Ph (CaCl <sub>2</sub> )		4,0	3,9	4,0
MO	% (peso seco)	3,2	2,0	1,4
P(ug/cm <sup>3</sup> )	ug/cm <sup>3</sup>	6,2	3,9	2,6
H <sup>+</sup> Al <sup>3+</sup>	meq/100 cm <sup>3</sup>	7,7	4,9	3,0
K <sup>+</sup>	meq/100 cm <sup>3</sup>	0,1	0,1	0,1
Ca <sup>++</sup>	meq/100 cm <sup>3</sup>	1,1	0,6	0,5
Mg <sup>++</sup>	meq/100 cm <sup>3</sup>	0,4	0,3	0,2
Soma de Bases	meq/100 cm <sup>3</sup>	1,7	0,9	0,8
C.T.C.	meq/100 cm <sup>3</sup>	9,3	5,9	3,8
Saturação em bases (V%)	%	31,0	21,8	20,2
Areia	%	42,0	40,4	36,7
Silte	%	13,0	8,9	11,4
Argila	%	22,2	15,7	20,8

**Vegetação:** a vegetação da reserva é classificada dentro do domínio de floresta ombrófila densa baixo-montana pelo IBGE (1992). Segundo Peixoto & Gentry (1990), a vegetação da área apresenta-se com características fisionômicas e florísticas distintas da floresta atlântica na sua forma mais típica, apresentando mais semelhança com a floresta amazônica e enquadrando-se no extremo sul da tipologia florestal da "Hiléia Bahiana". Este tipo de floresta é conhecido também como mata de tabuleiros, devido ao relevo típico da região (Peixoto & Gentry, 1990). Segundo Jesus (1987), a floresta é semidecídua, com uma estação de deciduidade muito curta. Algumas espécies podem ultrapassar os 45m de altura: *Cariniana estrellensis*, *Lecythis pisonis*, *Paratecoma peroba*, *Manilkara bella*, *Caryocar edule*. O sub-bosque é ralo, e a sinúsia arbórea é formada por 2 a 3 estratos superpostos e as árvores não atingem grandes diâmetros. Em um levantamento realizado em 0,1 ha, Peixoto & Gentry (1990) encontraram 443 indivíduos com DAP (diâmetro à altura do peito) igual ou maior que 2,54 cm, pertencentes a 216 espécies, das quais 66 representavam indivíduos com DAP acima de 10cm. Segundo os mesmos autores a riqueza de espécies é muito alta, muito maior do que a de outras com pluviosidade semelhante. A área basal média é de 34 m<sup>2</sup>/ha e somente 15 indivíduos por hectare são encontrados com DAP maior que 80cm (Jesus, 1987). Uma das espécies com

maior densidade populacional é a bomba-d'água (*Hidrogaster trinervis*, Tiliaceae), com média de 5,1 indivíduos/ha, e outras como a bicuiba (*Virola gardneri*, Myristicaceae), boleira (*Joannesia princeps*, Euphorbiaceae) e pelada (*Terminalia brasiliensis*, Combretaceae) ocorrem com mais de 2 indivíduos por hectare. (Jesus, 1987). As famílias com maior riqueza de espécies são: Leguminosae; Myrtaceae; Sapotaceae; Bignoniaceae, Lauraceae, Hippocrateaceae, Euphorbiaceae, Annonaceae e Euphorbiaceae, sendo a família Myrtaceae particularmente rica (Peixoto & Gentry, 1990). Além de floresta alta, a Reserva conta com outros tipos de fitofisionomias. Segundo Jesus (1987), 63% de sua área está coberta com floresta densa de cobertura uniforme; 5,1% correspondem a floresta densa com distúrbios antrópicos; 4% a matas de várzea; 7,9% a restinga arbórea (“mussununga”); 6% a restinga herbácea (campo nativo) e 1,2 % a capoeira. Apesar de não haver registros de interferência antrópica nas últimas décadas em áreas de floresta densa de cobertura uniforme, há vários indícios de distúrbios no passado: estradas e trilhas abandonadas, sinais de antigas clareiras formadas pela exploração madeireira (Engel & Prado, 1992). A despeito de sua grande superfície, a Reserva possui uma forma bastante recortada, o que lhe confere uma grande relação perímetro-área, além de ser toda cortada por uma extensa rede de estradas (Figura 1); esta configuração, segundo Waldorff & Viana, (1993) favorece um grande efeito de borda e provoca distúrbios na sua estrutura e dinâmica. Portanto, embora tenha uma grande superfície e esteja protegida a várias décadas, esta mata é bastante alterada.

## **2.2. Escolha de espécies e amostragem**

Foram estudadas 41 espécies pertencentes a 28 famílias (Tabela 3). As espécies foram selecionadas com base na sua importância econômica e potencial silvicultural, frequência na mata e representatividade taxonômica, conforme Alencar et al. (1979) e Menandro & Jesus (1982). Essas representavam uma proporção de cerca de 10% do total das espécies conhecidas para a Reserva na época do início do trabalho; atualmente o número aproximado de espécies arbóreas do dossel é de 500 (Renato Moraes de Jesus, comunicação pessoal). Foram coletadas amostras botânicas das espécies e o material depositado no Herbário UEC (Unicamp, Campinas, SP). Das 41 espécies, 23 são classificadas como frequentes, 13 são ocasionais e 5 são raras, de acordo com Mueller-Dombois & Elleberg (1974). Esta classificação foi feita com base apenas na experiência pessoal da equipe de campo e “mateiros” da Reserva. Não foram considerados critérios sucessionais na seleção das espécies estudadas, embora a grande maioria seja de estádios finais da sucessão e

características do dossel da mata primária. Apenas *Eugenia microcarpa* Berg., Myrtaceae, e *Simira rubescens* Schum., Rubiaceae) são do sub-dossel. Duas espécies raras na mata são freqüentes na vegetação de “mussununga”: *Qualea multiflora* Mart., Vochysiaceae, e *Kielmeyera albopunctata* Sadd., Guttiferae.

Para a seleção dos indivíduos foram abertas trilhas em direção ao interior da mata a partir de pontos conhecidos nas estradas da Reserva. De cada espécie foram localizados e marcados cinco indivíduos adultos e reprodutivamente maduros (Figura 1). O critério para a seleção dos indivíduos foram o seu fenótipo superior, como características de forma, e condições fitossanitárias e fisiológicas, conforme descrito em Alencar et al. (1979), Menandro & Jesus (1982). Ao todo, foram estudados 205 indivíduos distribuídos em toda a área de ocorrência de “floresta densa de cobertura uniforme não interferida”, de acordo com a classificação feita por Jesus (1987). Apenas um indivíduo de *Qualea multiflora* e dois de *Kielmeyera albopunctata* estavam localizados em ambiente transicional para mussununga. Embora a amostra tenha sido pequena, a inclusão de um número maior de indivíduos por espécie inviabilizaria o trabalho: para a observação de todas as árvores, em cada período de coleta de dados eram gastos aproximadamente 4 dias, percorrendo-se um total de cerca de 30 km de estradas e trilhas. Apesar da seleção rigorosa e devido ao longo período de observações, alguns indivíduos de diferentes espécies morreram durante o estudo e foram substituídos por outros.

### **2.3. Coleta e análise dos dados**

Em cada indivíduo foram feitas observações sobre a ocorrência de 8 fenofases, abrangendo floração, frutificação e mudança foliar (Tabela 4). O conceito de fenofase adotado foi o de Monasterio & Sarmiento (1976) e Alencar et al. (1979), definido como um estágio observável do desenvolvimento da planta, claramente circunscrito no tempo em um indivíduo, durante um período definido de observação, num determinado local e ecossistema. As observações foram apenas qualitativas, baseadas na presença ou ausência, não se levando em conta a intensidade de cada fenofase no indivíduo. As fenofases foram caracterizadas de acordo com Alencar et al. (1979). O estudo estendeu-se de maio de 1982 até dezembro de 1992 com periodicidade quinzenal. Cada coleta de dados durou aproximadamente 4 dias de percurso nas trilhas. As observações foram feitas em cada indivíduo com binóculo e, em caso de dúvida a respeito da ocorrência ou não de uma determinada fenofase, subia-se em uma árvore vizinha para confirmação. Mesmo assim, a distinção entre botões florais e gemas vegetativas foi difícil em alguns casos, principalmente no

início do trabalho e, em algumas ocasiões, os botões não haviam sido observados em árvores que floresceram. No caso da dispersão, em algumas espécies era difícil separá-la da frutificação, pois muitas apresentavam frutos durante muito tempo e sua dispersão não era percebida durante os intervalos de observação, ou a dispersão ocorria simultaneamente com a frutificação. Com as tabelas de campo indicando presença/ausência das fenofases em cada indivíduo, os valores para cada uma das espécies foram obtidos computando-se o número médio (para os 11 anos) de indivíduos que apresentavam a fenofase em cada quinzena.

Simultaneamente, dados meteorológicos diários foram coletados no mesmo período na Estação Meteorológica “Classe A” da Reserva Natural de Linhares. A partir dos dados diários foram computadas as médias quinzenais de temperatura média do ar e umidade relativa do ar (%), o valor das máximas e das mínimas absolutas (° C) temperaturas e os totais quinzenais médios de evaporação do tanque “Classe A” (demanda evaporativa do ar,  $\text{cm}^3$ ), precipitação (mm) e insolação diária (horas), considerando-se os 11 anos de estudos. A evapotranspiração potencial quinzenal média foi estimada de acordo com o normograma de Thornthwaite-Camargo (*apud* Tubelis & Nascimento, 1988), utilizando-se valores do fator de ajuste “q” de acordo com o fotoperíodo médio de cada quinzena. A evaporação real e a deficiência hídrica quinzenal média foram estimadas pelo balanço hídrico calculado pelo método de Thornthwaite, de acordo com Tubelis & Nascimento (1988). Para o cálculo do balanço hídrico foi considerada uma capacidade de água disponível no solo de 202 mm, calculada com base na sua textura, de acordo com Arruda et al. (1987).

Foram construídos fenogramas representando o espectro fenológico, definido como o conjunto total de padrões fenológicos que caracterizam a comunidade, segundo Monasterio & Sarmiento (1976). Os fenogramas foram construídos considerando-se a média quinzenal em 11 anos de estudo da proporção de espécies (independentemente do número de indivíduos) e da proporção de indivíduos (independentemente do número de espécies) observados em cada uma das fenofases. Os fenogramas permitiram observar graficamente a amplitude (aqui definida como a quantidade de atividade ou resposta fenológica), duração (intervalo de tempo em que se observam os eventos fenológicos) e época (período do ano calendário em que o evento ocorre) das fenofases, de acordo com definições adaptadas de Monasterio & Sarmiento (1976) e Newstron et al. (1994), bem como a sua sazonalidade, ou associação temporal de eventos fenológicos com uma estação climática reconhecível (Morellato, 1992). As estações do ano foram definidas de acordo com a distribuição das chuvas e disponibilidade hídrica no solo (Figura 3). Foram calculados “índices de

sazonalidade” para floração, frutificação, queda de folhas e brotação, como a razão entre a proporção média de espécies que apresentavam a fenofase considerada nos seis meses de máxima amplitude e seis meses de mínima amplitude (Longman & Jeník, 1987). Para a floração foram considerados os trimestres de máxima amplitude em relação aos trimestres precedentes, uma vez que esta fenofase apresentou um padrão bimodal.

As proporções quinzenais, respectivamente, de indivíduos e de espécies em de floração, frutificação, queda de folhas, brotação, folhas novas e folhas maduras foram relacionados às variáveis climáticas: temperatura do ar (média, máxima e mínima absoluta), precipitação, evapotranspiração real, umidade relativa do ar, insolação, deficiência hídrica e evaporação, através de análise multivariada (análise de componentes principais), de acordo com Pia (1986), utilizando-se o pacote estatístico Statistica® Versão 5.0. Análises adicionais de correlações múltiplas entre porcentagem média quinzenal de espécies e de indivíduos nas fenofases e as variáveis climáticas (temperatura média do ar, precipitação, evapotranspiração real, umidade relativa do ar, insolação, deficiência hídrica, evaporação e fotoperíodo médio quinzenal) foram realizadas. Para essas análises, como os dados fenológicos não apresentavam distribuição normal, foi utilizada a transformação  $x' = \arcseno(x^{1/2})$ , de acordo com Zar (1984). Testes de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1984) foram posteriormente aplicados aos dados transformados, a fim de testar sua normalidade, e apontaram valores não significativos em 5% de probabilidade.

Os frutos de cada espécie foram classificados entre secos e carnosos, e também de acordo com sua síndrome de dispersão, entre anemocóricos, zoocóricos e autocóricos (incluindo frutos secos deiscentes, explosivos e barocóricos), de acordo com Van der Pijl (1969).

Para as fenofases de mudança foliar (Tabela 4), adotou-se uma classificação modificada de Longman & Jeník (1987). Foram reconhecidos três grupos: (1) espécies decíduas: perdem as folhas no fim da estação seca e brotam na chuvosa, ficando desfolhadas por várias semanas ; (2) espécies trocadoras de folhas ou brevidecíduas: a queda de folhas ocorre ao mesmo tempo que o rebento das gemas e emissão de folhas novas, geralmente no início da estação chuvosa, ficando totalmente desfolhada por no máximo uma semana, ou parcialmente desfolhada por um período maior; (3) espécies sempre-verdes: queda de folhas ocorre bem após a brotação, ou então a formação e perda de folhas são contínuas ao longo do ano.

**Tabela 3.** Listagem das espécies e famílias abrangidas pelo estudo fenológico em Linhares, ES.

Nº	Nome Vulgar	Espécie	Família
1	Aderne	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae
2	Araçá-branco	<i>Myrcia lineata</i> (Berg.) Barroso	Myrtaceae
3	Batinga- branca	<i>Eugenia microcarpa</i> Berg.	Myrtaceae
4	Bicuiba	<i>Viola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	Myristicaceae
5	Boleira	<i>Joannesia princeps</i> Vell.	Euphorbiaceae
6	Bomba- d'água	<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlman	Tiliaceae
7	Braúna- preta	<i>Melanoxylon brauna</i> Schott.	Caesalpiniaceae
8	Canela- amarela	<i>Ocotea conferta</i> Coe-teixeira	Lauraceae
9	Canela- preta	<i>Ocotea organensis</i> Mez.	Lauraceae
10	Caxeta	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Simaroubaceae
11	Cedro- rosa	<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae
12	Faia	<i>Emmotum nitens</i> (Benth) Miers	Icacinaceae
13	Farinha- seca	<i>Pterygota brasiliensis</i> Fr. Al.	Sterculiaceae
14	Garapa	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vog.) Macbr.	Caesalpiniaceae
15	Gonçalo- alves	<i>Astronium concinum</i> Schott.	Anacardiaceae
16	Guaiti	<i>Licania salzmännii</i> (Hook.) Fritsch	Chrysobalanaceae
17	Imbaubão	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.)Naguirre, Steymark, Frodin	Araliaceae
18	Imbiruçu	<i>Eriotheca macrophylla</i> (Schum.) A. Robyns	Bombacaceae
19	Ipê-amaralo	<i>Tabebuia riodecensis</i> A.Gentry	Bignoniaceae
20	Jacarandá- caviúna	<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Fr.All. Ex Benth.	Fabaceae
21	Jequitibá- rosa	<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) O.Ktze	Lecythidaceae
22	Jueirana- vermelha	<i>Parkia pendula</i> (Willd) Bent.ex Walp.	Mimosaceae
23	Louro- pardo	<i>Cordia trichotoma</i> Vell.	Boraginaceae
24	Macanaíba- marreta	<i>Diploptropis incexis</i> Rizz et Mattos F.	Fabaceae
25	Macanaíba- pele-de- sapo	<i>Bowdichia virgilioides</i> HBK.	Fabaceae
26	Maçaranduba	<i>Manilkara salzmännii</i> (A.DC.) Lam.	Sapotaceae
27	Nagib	<i>Kielmeyera albopunctata</i> Sadd.	Guttiferae
28	Oiticica	<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz et Pav.	Moraceae
29	Orelha-de-onça	<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog.	Caesalpiniaceae
30	Parajú	<i>Manilkara bella</i> Monach.	Sapotaceae
31	Pelada	<i>Terminalia Kuhlmanii</i> Aiwan & Stace	Combretaceae
32	Pequi-liso	<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Vochysiaceae
33	Pequi- vinagreiro	<i>Caryocar edule</i> Casar.	Caryocariaceae
34	Peroba-amarela	<i>Paratecoma peroba</i> (Record.) Kuhim.	Bignoniaceae
35	Peroba-osso	<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> M. Arg.	Apocynaceae
36	Pitomba-amarela	<i>Talisia intermedia</i> Radlk.	Sapindaceae
37	Quina-preta	<i>Ziziphus platyphylla</i> Reissek	Rhamnaceae
38	Quina-rosa	<i>Simira rubescens</i> Schum.	Rubiaceae
39	Roxinho	<i>Peltogyne angustifolia</i> Ducke	Caesalpiniaceae
40	Sapucaia-vermelha	<i>Lecythis pisonis</i> Carmb.	Lecythidaceae
41	Vermelhinha	<i>Qualea magna</i> Kuhlmann	Vochysiaceae

**Tabela 4.** Descrição das 8 fenofases observadas em 41 espécies arbóreas em Linhares, ES, e respectivos códigos de observação, baseadas em Alencar et al. (1979) e Menandro & Jesus (1982).

<b>CÓDIGO</b>	<b>FENOFASE</b>	<b>DESCRIÇÃO DOS EVENTOS</b>
<b>REPRODUÇÃO</b>		
1	botões florais	poucas ou nenhuma flor em antese
2	floração	carga máxima de flores em antese
3	frutificação	frutos já completamente desenvolvidos
4	dispersão	diásporos maduros sendo dispersos
<b>MUDANÇA FOLIAR</b>		
5	queda de folhas	árvore total ou quase totalmente desfolhada
6	brotação <sup>(1)</sup>	predominância de folhas maduras na copa, emissão de folhas novas
7	folhas novas	copa total ou quase totalmente constituída por folhagem nova
8	folhas maduras	copa coberta totalmente por folhagem madura

<sup>(1)</sup> Embora as fenofases 6 e 7 se refiram a um mesmo fenômeno, na prática houve distinção entre elas: a fenofase 6 foi observada exclusivamente nas árvores sempre-verdes nas quais a emissão de folhas novas ocorreu sem haver derrubada simultânea de folhas; já nas árvores caducifólias ou brevidecíduas, durante a brotação houve renovação total das folhas e somente nestas a fenofase 7 foi observada. Embora não houvesse uma intenção de separar estes dois grupos de árvores previamente, a maneira como as fenofases foram definidas e a existência de um número relativamente alto de espécies caducifólias levaram naturalmente a esta separação.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 *Floração e frutificação*

Embora houvesse episódios de floração e frutificação ao longo de todo o ano (Figura 4), estas predominaram em épocas definidas, tanto considerando a proporção de espécies como a de indivíduos. A estação chuvosa e o fim da estação seca foram as duas épocas bem marcadas de maior proporção de espécies e indivíduos com botões florais (Figuras 2 e 3). Cerca de 17% de todas as espécies estudadas apresentaram botões florais na primeira quinzena de fevereiro e 7% dos indivíduos na segunda metade de janeiro (Figura 4). Um outro máximo de botões florais (cerca de 15% das espécies) ocorreu na estação seca (agosto), período de dias mais curtos e temperaturas médias e mínimas absolutas mais baixas (Figura 2 e 3).

A floração mostrou uma curva bimodal, apresentando máximos equivalentes, de igual amplitude, no primeiro (fevereiro a abril) e segundo (setembro a outubro) semestres (Figura 4), coincidentes com as duas estações transicionais (Figura 3), e aproximadamente com as duas épocas de zênite solar na região. O mês de fevereiro caracterizou-se pela ocorrência de “veranicos”, com temperaturas altas e pluviosidade relativamente mais baixa em comparação aos demais meses da estação chuvosa (Figura 2); neste mês ocorre normalmente retirada de água no solo (Figura 3), com reposição em março. O início do ano, até o fim de abril, caracterizou-se também por uma insolação mais alta e comprimento do dia em declínio (Figura 2). Em setembro e outubro ocorreu a menor insolação no ano, com temperaturas e comprimento do dia em elevação, além de reposição de água no solo (Figuras 2 e 3).

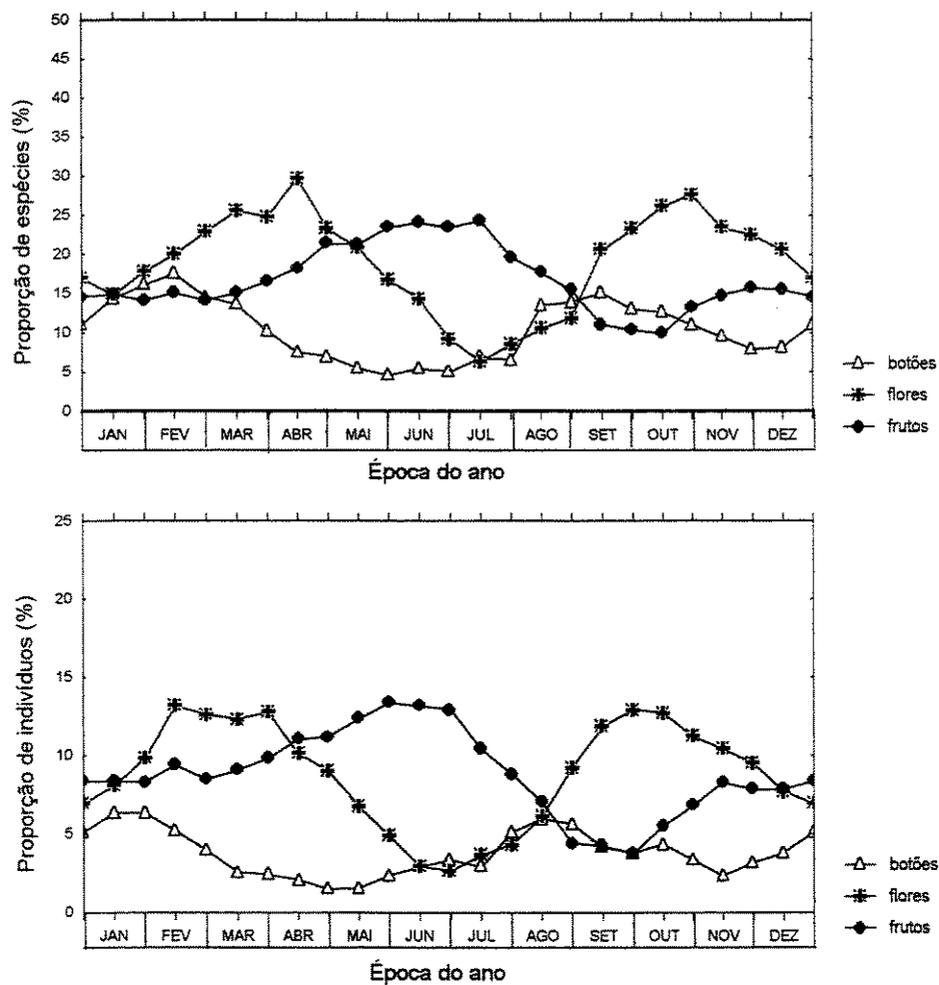
As curvas de espécies e indivíduos para floração não apresentaram sobreposição perfeita. Esta diferença deveu-se à falta de sincronismo entre indivíduos da mesma espécie, e à variação individual dentro das espécies.

Os índices de sazonalidade de Longman & Jeník (1987) mostraram valores de 1,40 (março a maio) e 2,34 (setembro a novembro) para floração e 1,47 para frutificação (março a agosto). A frutificação mostrou uma menor sazonalidade quando comparada à floração, pois pelo menos cerca de 10% das espécies apresentaram frutos em qualquer época do ano (Figura 4). Entretanto, ocorreu um máximo mais acentuado e de maior duração durante a estação seca, indo do fim de abril ao fim de julho (Figura 4), coincidindo com o período de maior evaporação e menor evapotranspiração potencial (Figura 2), e de deficiência hídrica no solo

(Figura 3). Considerando-se os indivíduos de todas as espécies indistintamente, a frutificação foi relativamente baixa, não passando de 14%. No caso da proporção de indivíduos, o máximo de frutificação ocorreu da segunda quinzena de maio até o início de julho, mostrando um decréscimo acentuado deste valor do final de agosto a início de outubro.

Ao analisarmos as curvas de frutificação de grupos de espécies em relação ao tipo de fruto, verificamos que não existiram grandes diferenças de sazonalidade entre frutos secos e carnosos (Figura 5A). A maior proporção de espécies frutificando ocorreu na estação seca, tanto para espécies com frutos secos como com frutos carnosos. Entretanto, um segundo máximo ocorreu no meio da estação chuvosa para as espécies com frutos secos, e no início da mesma, para espécies com frutos carnosos. O início da estação chuvosa foi uma época em que uma pequena proporção de espécies com frutos secos frutificou. Ao separarmos os frutos secos e carnosos quanto à sua síndrome de dispersão, verificamos que existem diferenças na sazonalidade (Figura 5B e Tabela 5). As espécies com frutos secos autocóricas concentraram seu período de frutificação na época seca do ano, de junho a setembro. A frutificação das espécies anemocóricas predominou na transição para estação seca (abril a maio) e na estação seca (junho-julho), uma grande porcentagem destas frutificou também na época chuvosa (dezembro a março). Os frutos carnosos, todos zoocóricas, mostraram dois máximos, no meio da estação seca e no início da chuvosa. As espécies que apresentaram maior sazonalidade de frutificação, entretanto, foram as de frutos secos zoocóricas (Figura 5B e Tabela 5), que se concentraram na estação chuvosa, com proporção decrescente na transição entre a estação chuvosa e a seca.

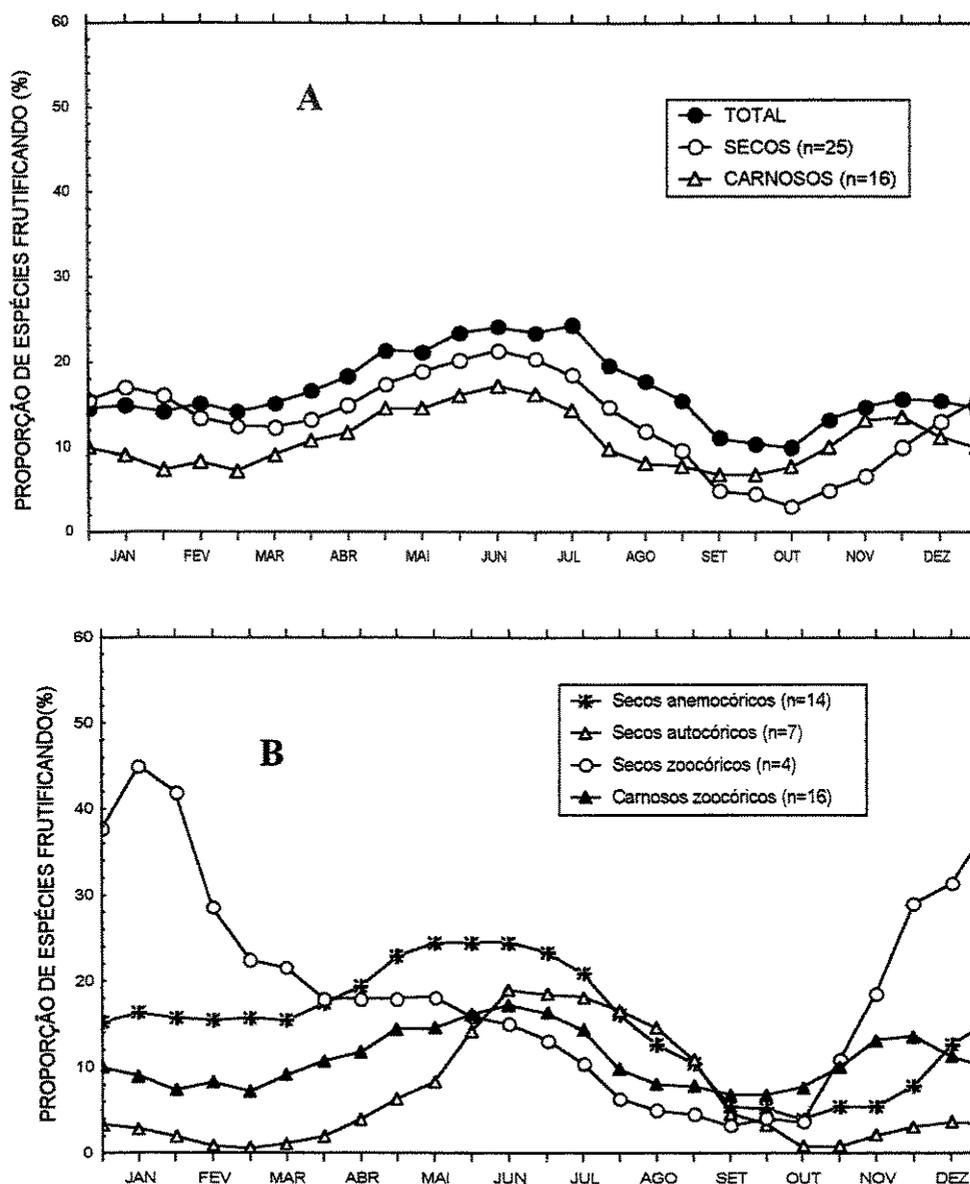
A época de maior dispersão foi o final da estação seca (Figura 6). Houve um máximo no fim da estação seca e outro de menor amplitude na estação chuvosa. Um período de baixa intensidade de dispersão ocorreu na transição da estação chuvosa para a seca. As espécies que dispersaram nesta época foram: *Caryocar edule*, *Clarisia racemosa*, *Emmotum nitens* e *Ocotea organensis*. As espécies anemocóricas dispersaram seus frutos principalmente na estação seca; as zoocóricas dispersaram tanto na chuvosa quanto na seca e as autocóricas dispersaram na transição para seca e na chuvosa (Figura 6).



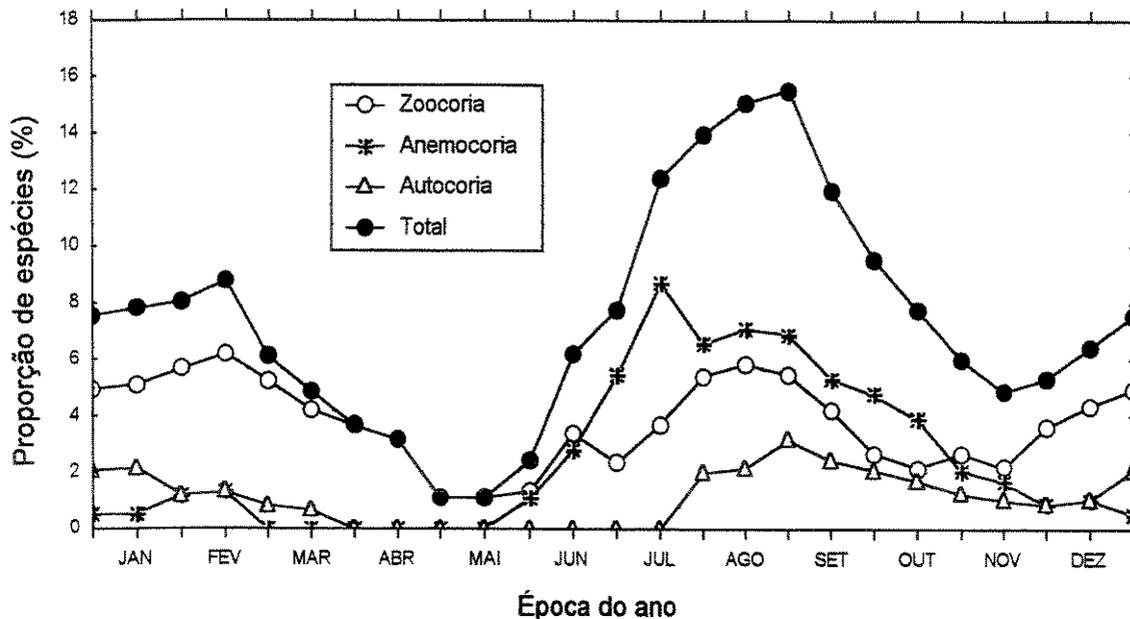
**Figura 4.** Variação anual média da amplitude das fenofases reprodutivas de árvores na Reserva Natural de Linhares, ES, considerando todas as espécies em conjunto, de maio de 1982 a dezembro de 1992.

**Tabela 5.** Época de floração, classificação dos diásporos e época de frutificação para as espécies arbóreas da Reserva Natural de Linhares. As épocas de floração e frutificação correspondem aos meses de máximo para a espécie.

<b>Espécie</b>	<b>Floração</b>	<b>Frutificação</b>	<b>Tipo de fruto</b>	<b>Dispersão</b>
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vog.) Macbr.	out; mai	nov; jul	seco	autocoria
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> M. Arg.	jul2-out	dez-mar1	seco	anemocoria
<i>Astronium concinnum</i> Schott.	set	out-nov	seco	anemocoria
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	set	set-out	seco	anemocoria
<i>Bowdichia virgilioides</i> HBK.	nov-dez1	dez	seco	autocoria
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) O.Ktze	fev	abr-ago	seco	autocoria
<i>Carryocar edule</i> Casar.	jan	fev-mar	caroso	zoocoria
<i>Cedrela odorata</i> L.	mar-abr	mai-ago	seco	anemocoria
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz et Pav.	out-nov	jan-fev	caroso	zoocoria
<i>Cordia trichotoma</i> Vell.	mar-abr	mai-jun	seco	anemocoria
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Fr.All. Ex Benth.	nov-dez	jan	seco	anemocoria
<i>Diploptropis incexis</i> Rizz et Mattos F.	dez	jan	seco	autocoria
<i>Emmotum nitens</i> (Benth) Miers	fev-abr	abr-set	caroso	zoocoria
<i>Eriotheca macrophylla</i> (Schum.) A. Robyns	nov-jan	jan-fev	seco	anemocoria
<i>Eugenia microcarpa</i> Berg.	fev-mar	abr-mai	caroso	zoocoria
<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlman	mar-abr	jun	seco	autocoria
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	set-out	nov-dez	seco	zoocoria
<i>Kielmeyera albopunctata</i> Sadd.	mar	jun-jul	seco	anemocoria
<i>Lecythis pisonis</i> Carmb.	dez	jan-mar	seco	zoocoria
<i>Licania salzmännii</i> (Hookf.) Fritsch	set-nov	dez	caroso	zoocoria
<i>Manilkara bella</i> Monach.	jul-ago	jul-ago	caroso	zoocoria
<i>Manilkara salzmännii</i> (A.DC.) Lam.	jul-ago	out-nov	caroso	zoocoria
<i>Melanoxylon brauna</i> Schott.	mar-abr	jul-ago	seco	autocoria
<i>Myrcia lineata</i> (Berg.) Barroso	mai	jun-jul	caroso	zoocoria
<i>Ocotea conferta</i> Coe-teixeira	out-dez	jan	caroso	zoocoria
<i>Ocotea organensis</i> Mez.	set-nov	jan	caroso	zoocoria
<i>Paratecoma peroba</i> (Record.) Kuhlman	nov	mar-abr	seco	anemocoria
<i>Parkia pendula</i> (Willd) Benth. ex Walp.	set-dez	out-dez	seco	zoocoria
<i>Peltogyne angustifolia</i> Ducke	out-nov	jun-jul	seco	autocoria
<i>Pterygota brasiliensis</i> Fr. Al.	out-nov	fev-mar	seco	anemocoria
<i>Qualea magna</i> Kuhlmann	mar-abr	jul-ago	seco	anemocoria
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	jan-mar	mai-jun	seco	anemocoria
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.)Nag.,St., Frodin	ago-set	nov	caroso	zoocoria
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	set-out	nov	caroso	zoocoria
<i>Simira rubescens</i> Schum.	mar-abr	mai-jun	caroso	zoocoria
<i>Tabebuia riodecensis</i> A.Gentry	out	out	seco	anemocoria
<i>Talisia intermedia</i> Radlk.	set-out	out-nov	caroso	zoocoria
<i>Terminalia Kuhlmannii</i> Aiwan & Stace	set-out	dez	seco	anemocoria
<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	jan-fev	mai-jun	caroso	zoocoria
<i>Ziziphus platyphylla</i> Reissek	jan-fev	mai-jun	caroso	zoocoria
<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog	mar-abr	jun-ago	seco	autocoria



**Figura 5.** Variação anual média da frutificação de árvores do dossel na Reserva Natural de Linhares, ES, em relação ao tipo de fruto (A) e síndrome de dispersão (B), durante o período de maio de 1982 a dezembro de 1992.



**Figura 6.** Variação anual média da dispersão na Reserva Natural de Linhares, ES, em função das diferentes síndromes de dispersão, no período de maio de 1982 a dezembro de 1992.

### 3.2. Mudança foliar

Dentre as 41 espécies estudadas, houve proporções iguais (43,9%) de espécies classificadas como sempre-verdes e brevidecíduas, e apenas 12,2% das mesmas foram classificadas como caducifólias (Tabela 6). Em média, cerca de 30% das espécies e 15% dos indivíduos mostraram queda total ou quase total de folhas na transição entre as estações seca e chuvosa, de setembro a outubro (Figura 7). Uma proporção semelhante foi encontrada com folhas novas na estação chuvosa, cerca de dois meses após o máximo de queda de folhas (Figura 7). A diferença entre as proporções de espécies e indivíduos desfolhados deveu-se ao baixo sincronismo entre indivíduos da mesma espécie para esta fenofase. Outro fator importante foram as diferenças de atividade vegetativas entre anos mais úmidos e mais secos (veja Capítulo 3 deste volume). Nos anos mais secos, alguns indivíduos de espécies classificadas como sempre-verdes perderam suas folhas, e as brevidecíduas permaneceram mais tempo sem folhas. O resultado foi que, na média, a proporção de

indivíduos que apresentaram a fenofase queda de folhas foi bem menor do que a porcentagem de espécies. Isto se repetiu para folhas novas.

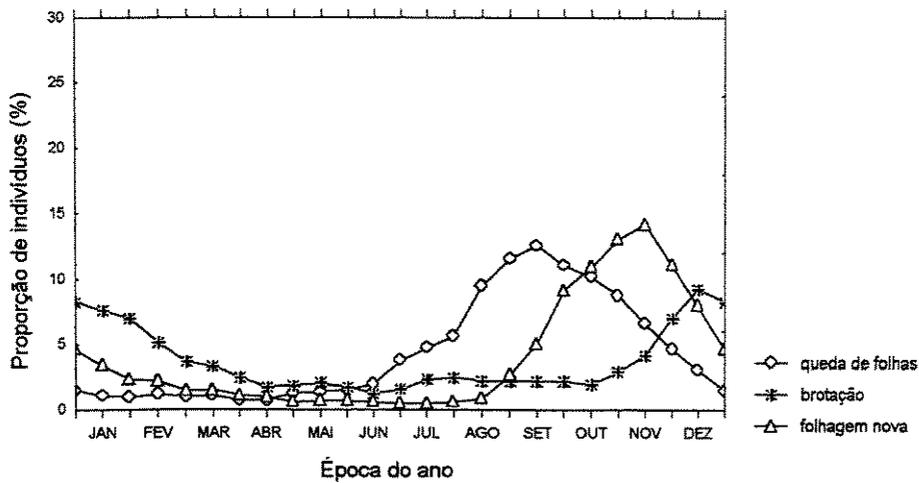
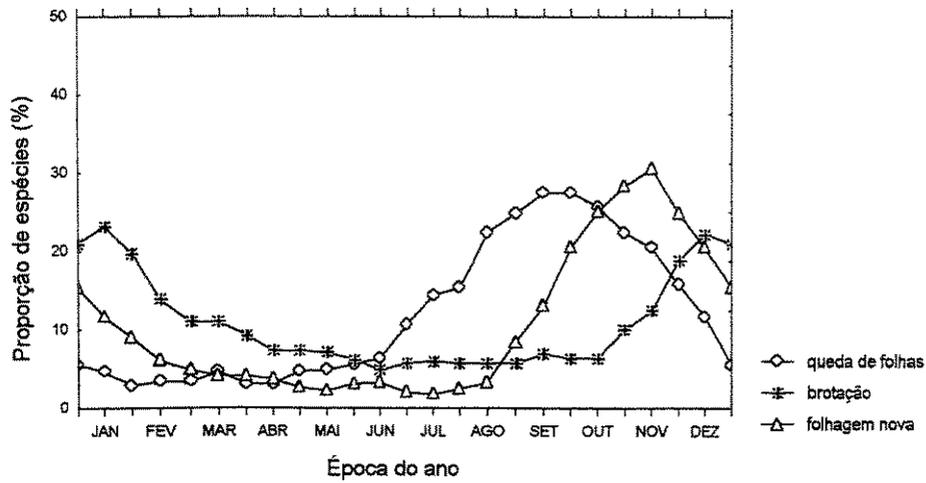
Nas espécies brevidecíduas a brotação concentrou-se na transição entre a estação seca e chuvosa; 3 espécies deste grupo brotaram também na transição entre estação chuvosa e seca (*Cedrela odorata*, *Clarisia racemosa* e *Kielmeyera albopunctata*); apenas 4 espécies deste grupo (*Astronium concinum*, *Manilkara bella*, *Melanoxylon brauna* e *Ziziphus platyphylla*) brotaram na estação chuvosa; *Parkia pendula* brotou irregularmente ao longo do ano, menos na estação seca (Tabela 6). As espécies caducifólias brotaram estação seca e na transição entre as estações seca e chuvosa. (Tabela 6). Nas espécies sempre-verdes a brotação predominou na estação chuvosa, embora algumas espécies brotassem quase continuamente ao longo do ano (*Aspidosperma cylindrocarpon*, *Emmotum nitens*, *Licania salzmanii*, *Manilkara salzmanii*, *Simarouba amara*, *Simira rubescens* e *Zollernia ilicifolia*). Apenas três espécies brotaram na transição entre estação seca e chuvosa: *Pterigota brasiliensi*, *Virola gardneri* (ocasionalmente também na estação seca) e *Schefflera morototoni*, esta última brotando também na estação seca nos anos em que não se reproduziu.

Na maior parte das espécies, as fenofases queda de folhas (fenofase 5) e folhas novas (fenofase 7) estavam associadas, ou seja, as espécies com folhagem totalmente nova numa determinada época do ano foram as que perderam total ou quase totalmente as folhas pouco antes. Nestas a fenofase 6 (predominância de folhagem madura com brotação de folhas novas) em geral não foi observada, pois a emissão de folhas novas ocorreu sempre após ou durante a queda de folhas. Entretanto, em algumas ocasiões, nos anos mais úmidos que o normal, a atividade de brotação (fenofase 6) foi mais intensa, levando à renovação total da copa e subsequente ocorrência da fenofase 7 em espécies sempre-verdes, como *Pterigota brasiliensis*, *Clarisia racemosa* e *Aspidosperma cylindrocarpon*.

A atividade de mudança foliar das espécies estudadas mostrou-se bastante sazonal. O índice de sazonalidade de Longman & Jenik (1987) para queda de folhas foi de 4,0, considerando-se os seis meses de máxima amplitude (setembro a dezembro) em relação aos demais. A brotação (fenofase 6) apresentou o maior índice de sazonalidade (período de novembro a março), que foi 5,26. O índice de sazonalidade para folhas novas (fenofase 7) foi de 2,51. Considerando-se a brotação das espécies sempre-verdes, decíduas e brevidecíduas em conjunto (soma das fenofases 6 e 7), a sazonalidade foi menor, com índice de 2,08.

**Tabela 6.** Categorias de mudança foliar e estação de brotação das espécies arbóreas da Reserva Natural de Linhares. Épocas de brotação, definidas de acordo com o balanço hídrico (Figura 3): (1) estação chuvosa; (2) transição entre estação chuvosa e seca; (3) estação seca; (4) transição entre estação seca e chuvosa.

Espécie	Categoria de mudança foliar	Época de brotação			
		1	2	3	4
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vog.) Macbr.	caducifolia			X	X
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> M. Arg.	sempre-verde	X			
<i>Astronium concinnum</i> Schott.	brevidécdua	X			
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	caducifolia				X
<i>Bowdichia virgilioides</i> HBK.	brevidécdua				X
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) O.Ktze	brevidécdua				X
<i>Caryocar edule</i> Casar.	brevidécdua				X
<i>Cedrela odorata</i> L.	brevidécdua		X		X
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz et Pav.	brevidécdua		X		X
<i>Cordia trichotoma</i> Vell.	caducifolia			X	X
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Fr.All. Ex Benth.	brevidécdua				X
<i>Diplostropis incexis</i> Rizz et Mattos F.	sempre-verde	X	X	X	
<i>Emmotum nitens</i> (Benth) Miers	sempre-verde	X	X		X
<i>Eriotheca macrophylla</i> (Schum.) A. Robyns	brevidécdua	X			X
<i>Eugenia microcarpa</i> Berg.	sempre-verde	X			
<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlman	sempre-verde	X			
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	brevidécdua				X
<i>Kielmeyera albopunctata</i> Sadd.	brevidécdua		X		X
<i>Lecythis pisonis</i> Carmb.	brevidécdua				X
<i>Licania salzmannii</i> (Hookf.) Fritsch	sempre-verde	X	X		X
<i>Manilkara bella</i> Monach.	brevidécdua	X	X		
<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) Lam.	sempre-verde	X	X	X	
<i>Melanoxylon brauna</i> Schott.	brevidécdua	X			
<i>Myrcia lineata</i> (Berg.) Barroso	sempre-verde	X			
<i>Ocotea conferta</i> Coe-teixeira	sempre-verde	X			X
<i>Ocotea organensis</i> Mez.	sempre-verde	X	X		
<i>Paratecoma peroba</i> (Record.) Kuhlman	brevidécdua				X
<i>Parkia pendula</i> (Willd) Bent.ex Walp.	brevidécdua	X	X		X
<i>Peltogyne angustifolia</i> Ducke	brevidécdua				X
<i>Pterygota brasiliensis</i> Fr. Al.	sempre-verde				X
<i>Qualea magna</i> Kuhlmann	sempre-verde	X	X		
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	brevidécdua				X
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.)Naguirre, Steymark, Frodin	sempre-verde			X	X
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	sempre-verde	X	X	X	
<i>Simira rubescens</i> Schum.	sempre-verde	X	X	X	X
<i>Tabebuia riodecensis</i> A.Gentry	caducifolia				X
<i>Talisia intermedia</i> Radlk.	sempre-verde	X	X		
<i>Terminalia Kuhlmannii</i> Aiwan & Stace	caducifolia			X	X
<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	sempre-verde			X	X
<i>Ziziphus platyphylla</i> Reissek	brevidécdua	X			
<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog.	sempre-verde	X	X		X



**Figura 7.** Variação anual média da intensidade da mudança foliar de árvores do dossel da Reserva Natural de Linhares, ES. As proporções apresentadas referem-se à porcentagem média de ocorrência quinzenal de espécies e indivíduos com as fenofases: árvore desfolhada (queda de folhas); emissão de folhas novas com copa madura (brotação), copa constituída por folhagem totalmente nova (folhas novas), e copa constituída por folhagem madura (folhagem madura), no período de maio-82 a dezembro-92.

### **3.3. Relação da fenodinâmica com o clima.**

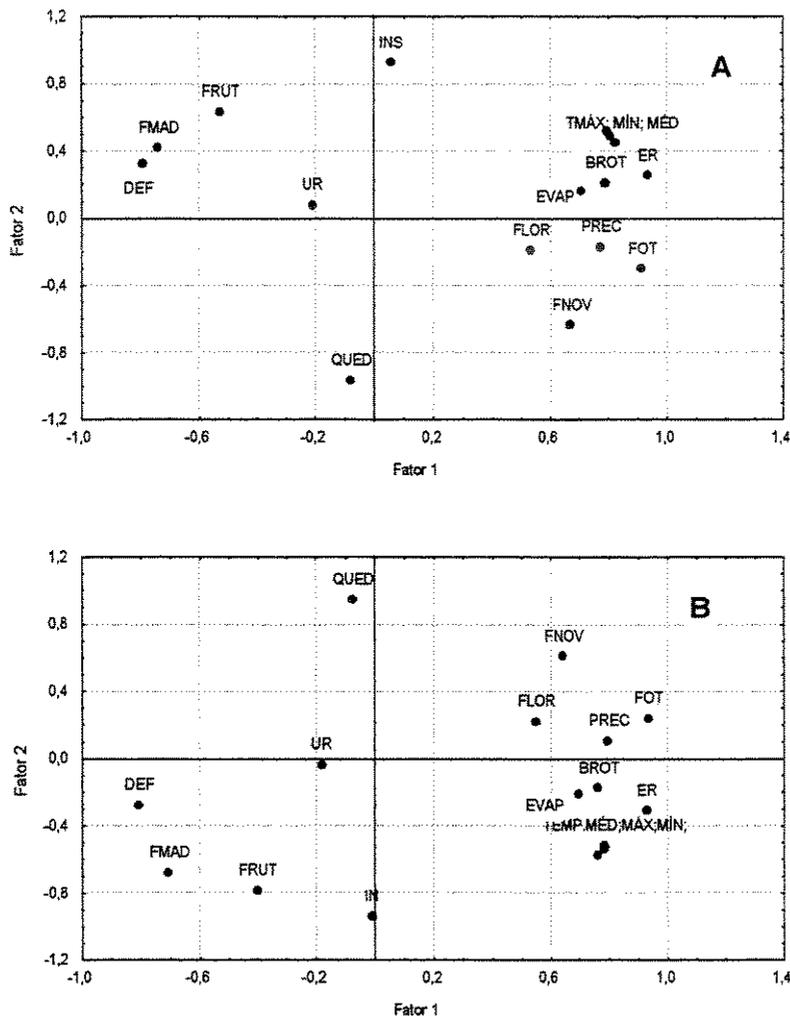
A análise de componentes principais para as variáveis fenológicas e climáticas é mostrada na Figura 8 e Tabela 7. Considerando-se a proporção de espécies que apresentaram cada fenofase, o eixo 1 separou brotação, folhas novas e floração (à direita) de queda de folhas, frutificação e folhas maduras (à esquerda). O eixo 2 separou a frutificação, brotação e folhas maduras (acima) da queda de folhas, floração e folhas novas (abaixo), Figura 8A. Para proporção de indivíduos, os padrões foram semelhantes, com posição invertida quanto ao eixo 2 (Figura 8B). Os dois primeiros fatores em conjunto, que explicaram 71,9% da variância total (Tabela 7), associaram a frutificação e folhas maduras à deficiência hídrica do solo; a floração e folhas novas à precipitação e ao fotoperíodo, e o brotamento às temperaturas do ar, evaporação e evapotranspiração real. A queda de folhas ficou oposta à insolação e à umidade relativa do ar.

É possível observar, pelas figuras 3 e 4 e Tabela 7 que a frutificação teve seu máximo coincidente com a época de deficiência hídrica do solo, o que é mais evidente nas curvas de proporção de indivíduos. A análise de componentes principais também foi consistente ao associar folhas novas à precipitação, e a brotação às temperaturas do ar, evapotranspiração real e demanda evaporativa do ar (Figura 8 e Tabela 7) e separar queda de folhas de insolação. Para queda de folhas, o máximo (Figura 7) coincidiu com a época de mínima insolação (Figura 2 e Tabela 1).

A floração aparece na Figura 8 associada à precipitação, embora a primeira não apareceu como componente importante na extração dos 3 primeiros fatores (Tabela 7). A temperatura do ar mostrou correlação positiva com a floração (Tabela 8). A floração correlacionou-se positivamente com o fotoperíodo e negativamente com a evapotranspiração real.

Uma das variáveis climáticas que mostrou correlação com maior número de eventos fenológicos em Linhares foi a insolação, influenciando positivamente na frutificação e presença de folhagem madura e negativamente na queda de folhas e copa constituída por folhagem nova. As outras variáveis importantes foram: o fotoperíodo (correlação positiva com floração, brotação e folhagem nova, e negativa com folhagem madura); a evaporação (demanda evaporativa do ar), com correlação positiva com a queda de folhas e negativa com a frutificação e folhagem, madura; a evapotranspiração real (positiva com brotação e negativa com a queda de folhas); a deficiência hídrica, que se correlacionou negativamente com árvore desfolhada e positivamente com brotação, e a umidade relativa do ar (correlação positiva com queda de folhas), conforme

Tabela 8. Nesta análise, a precipitação não mostrou correlação significativa com nenhum dos eventos fenológicos, o que pode ser explicado pela alta variabilidade deste fator ao longo do ano. Entretanto, o efeito da disponibilidade hídrica é sentido indiretamente pelas variáveis evapotranspiração real e deficiência hídrica do solo.



**Figura 8.** Análise de componentes principais para ocorrência quinzenal média das fenofases em 41 espécies de árvores do dossel da Reserva Florestal de Linhares, ES, e variáveis climáticas, no período de maio 1982 a dezembro de 1992. Variáveis resposta: em **A**, proporção de espécies; **B**: proporção de indivíduos. São mostrados apenas os dois primeiros fatores, que representam a maior parte da variância total. Legenda: **FLOR**- floração; **FRUT**- frutificação; **QUED**- queda; **BROT**- brotação; **FNOV**- folhagem nova; **FMAD** – folhagem madura; **TMÁX; MÍN, MÉD** – temperaturas máxima absoluta, mínima absoluta e média do ar; **ER**- evaporação real; **EVAP**- evaporação; **INS** – insolação; **UR** – umidade relativa do ar; **DEF**- deficiência hídrica do solo; **FOT**- fotoperíodo.

**Tabela 7.** Sumário da análise de componentes principais para variáveis fenológicas e climáticas na Reserva Natural de Linhares. Variáveis que definiram os fatores e respectivos pesos (correlação das variáveis com cada um dos 3 primeiros fatores), valores próprios e proporção da variância explicada. Só foram consideradas variáveis com pesos acima de 0,700.

Variável	Proporção de espécies			Proporção de indivíduos		
	Fator 1	Fator 2	Fator 3	Fator 1	Fator 2	Fator 3
Brotação	0,786			0,759		
Folhas maduras	-0,747			-0,713		
Frutificação					-0,779	
Queda de folhas		-0,959			0,950	
Fotoperíodo	0,910			0,929		
Deficiência hídrica do solo	-0,793			-0,811		
Evaporação	0,705					
Evapotranspiração real	0,931			0,923		
Insolação		0,930			-0,932	
Precipitação	0,768			0,793		
Temperatura máxima	0,820			0,781		
Temperatura média	0,807			0,780		
Temperatura mínima	0,794			0,762		
Umidade relativa do ar			0,787			0,821
<b>Valores próprios</b> (“Eigenvalues”)	<b>7,60</b>	<b>3,90</b>	<b>1,42</b>	<b>7,27</b>	<b>4,42</b>	<b>1,42</b>
<b>Variância explicada (%)</b>	<b>47,54</b>	<b>24,36</b>	<b>8,93</b>	<b>45,49</b>	<b>27,69</b>	<b>8,91</b>
<b>Variância acumulada (%)</b>	<b>47,54</b>	<b>71,90</b>	<b>80,83</b>	<b>45,49</b>	<b>73,16</b>	<b>82,08</b>

**Tabela 8.** Resumo dos resultados da análise de regressão múltipla entre proporção de indivíduos que apresentaram os eventos fenológicos e variáveis climáticas, no período de maio de 1982 a dezembro de 1992, em Linhares, ES. Dados fenológicos transformados ( $x' = \arcsen \square x$ ). São mostradas apenas as variáveis cuja correlação foi significativa a 5% de probabilidade. Em nenhuma das regressões o valor do parâmetro "a" (interceptação no eixo y) foi significativamente diferente de zero a 5% de probabilidade.

VARIÁVEL DEPENDENTE	SUMÁRIO DA REGRESSÃO MÚLTIPLA	VARIÁVEIS INDEPENDENTES	Beta	b (inclinação da reta)	COEFIC. DE CORRELAÇÃO PARCIAL (r)	PROBABILIDADE (p)
<b>BOTÕES FLOREIS</b>	R=0,904; R <sup>2</sup> =0,817; F(8, 15)=8,392; p<0,000 Erro padrão da estimativa=0,020	Evaporação	0,946	0,010	0,758	0,000
<b>FLORAÇÃO</b>	R=0,821; R <sup>2</sup> =0,674; F(8, 15)=3,8823; p<0,011 Erro padrão da estimativa=0,046	Temperatura média Fotoperíodo	1,859 0,839	0,061 0,064	0,417 0,583	0,006 0,025
<b>FRUTIFICAÇÃO</b>	R=0,895; R <sup>2</sup> =0,800; F(8, 15)=7,54; p<0,000 Erro padrão da estimativa=0,027	Insolação Evaporação	0,717 -0,715	0,002 -0,010	0,644 -0,273	0,014 0,005
<b>QUEDA DE FOLHAS</b>	R=0,969; R <sup>2</sup> =0,939; F(8, 15)=28,88; p<0,000 Erro padrão da estimativa=0,0299	Evapotransp. real Umidade relativa Insolação Deficiência hídrica	-1,614 0,237 -0,745 -0,588	-0,009 0,009 -0,005 -0,011	-0,655 0,494 -0,801 -0,542	0,004 0,004 0,000 0,024
<b>BROTACÃO</b>	R=0,915; R <sup>2</sup> =0,837; F(8, 15)=9,687; p<0,000 Erro padrão da estimativa=0,0293	Evaporação Temp. média Evapotransp. real Deficiência hídrica Fotoperíodo	0,661 -1,150 1,714 -0,810 1,000	0,017 -0,034 0,006 -0,010 0,067	0,816 -0,548 0,491 -0,478 0,736	0,000 0,023 0,045 0,052 0,000
<b>FOLHAS NOVAS</b>	R=0,950; R <sup>2</sup> =0,902; F(8, 15)=17,280; p<0,000 Erro padrão da estimativa=0,0413	Insolação Fotoperíodo	-0,643 0,447	-0,005 0,056	-0,675 0,5302	0,002 0,028
<b>FOLHAGEM MADURA</b>	R=0,971; R <sup>2</sup> =0,943; F(8, 15)=30,972; p<0,000 Erro padrão da estimativa=0,026	Insolação Evaporação Fotoperíodo	0,5126 -0,249 -0,670	0,003 -0,006 -0,068	0,690 -0,481 -0,775	0,002 0,050 0,000

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. *Floração e frutificação*

As árvores analisadas na Reserva de Linhares mostraram-se sazonais quanto à floração e frutificação. Os valores de índice de sazonalidade encontram-se dentro dos limites de variação reportados por Longman & Jeník (1987), que consideraram sazonais comunidades de florestas tropicais com índices de floração variando de 1,2 a 4,9. O índice de sazonalidade calculado a partir dos dados de Talora & Morellato (2000) para floresta úmida de planície litorânea em Ubatuba, SP, foi de 2,4 para floração e 1,45 para frutificação, valores semelhantes ao deste estudo. A floresta em Linhares mostrou-se mais sazonal para floração e frutificação do que uma floresta no sul da Bahia: os valores do índice de sazonalidade calculados com os dados de Mori et al. (1982) revelaram que o número de espécies que floresceram na primavera e verão foi 1,4 vezes maior que no outono e inverno, enquanto que para a frutificação o padrão foi inverso, sendo 1,31 vezes maior no outono e inverno em relação à primavera e verão.

Em Linhares, em ambos os semestres, a máxima intensidade de floração pareceu estar relacionada com o aumento de chuvas após um período mais seco. Muitos estudos realizados no Brasil indicaram que, em diferentes regiões, a floração predomina na estação seca ou início da chuvosa. Na Amazônia, predomina na estação seca, ou seja, de agosto a dezembro em Manaus, AM, (Alencar et al., 1979) e em Trombetas, PA (Knowles & Parrotta, 1987), ou de outubro a janeiro na região do Jari, PA (Pires-O'Brien, 1987). No sul da Bahia (Mori et al. 1982) e na região sudeste, os estudos indicaram que a floração predomina no fim da estação seca e início da chuvosa, de agosto a outubro (Jackson, 1978; Morellato et al., 1989; Morellato, 1992; Spina, 1997), ou na época mais úmida, de novembro a fevereiro (Talora & Morellato, 2000). Entretanto, em florestas neotropicais do hemisfério sul, é comum também uma curva de floração bimodal, com um máximo no início e outro no fim da estação chuvosa (Croat, 1976; Matthes 1980; Morellato, 1991; Fonseca, 1988). Em nosso estudo, os dois máximos de floração (Figura 3) ocorreram aproximadamente duas semanas após os dois períodos em que o sol assume posição zenital na região (entre a segunda quinzena de março e primeira de abril, e entre a primeira e segunda quinzenas de setembro), quando o comprimento do dia é igual ao da noite (Tabela 1). Matthes (1980) relacionou o padrão de curva bimodal da floração em Campinas com a época do

ano em que ocorre o zênite solar e, conseqüentemente, maior insolação: seu estudo mostrou um máximo quando o Sol se aproximava e outro quando se afastava do trópico de Capricórnio.

A temperatura também é uma variável freqüentemente ligada à floração (Alvim, 1964; Borchert, 1983) e se torna importante principalmente em florestas ombrófilas densas (Mori et al., 1982), onde a água não é limitante. Matthes (1980) considerou que a temperatura do ar, ao lado do fotoperíodo, foram os fatores que se relacionaram à floração, em floresta estacional semidecídua, em Campinas, SP. Também em uma floresta úmida de planície litorânea em Ubatuba, SP, Talora & Morellato (2000) encontraram uma correlação positiva entre floração e a temperatura média do ar e o comprimento do dia.

Apesar de, no nosso estudo, não termos analisado o momento da indução floral das espécies, podemos sugerir que o padrão observado indica a existência de dois grupos de plantas. Num dos grupos a indução floral estaria ligada a dias curtos e estresse hídrico e cuja antese, com máximo em setembro e outubro, seria desencadeada pelo aumento da evapotranspiração real, com o advento da estação chuvosa, e aumento do fotoperíodo. O outro grupo, cuja floração ocorre de março a maio, teria indução ligada a dias longos e a antese seria induzida pelo aumento da insolação e da irradiação solar com a chegada do equinócio de outono, e da evapotranspiração real, que acompanha um aumento de chuvas no fim de março ( Figura 2 e Tabela 1).

Em nosso estudo a insolação não mostrou correlação significativa com a floração porque as épocas de máxima floração coincidiram respectivamente, com épocas de alta e baixa insolação, conforme Figura 2. Entretanto o grupo de espécies que floresceu entre março e abril também deve ter levado vantagem de uma maior insolação ocorrida neste período, pela menor cobertura de nuvens. O número de horas de insolação foi considerado importante por Ng (1977) e Corlett (1990) para desencadear um processo de floração em massa, estimulando a antese e funcionando como estímulo ambiental. Considera-se que a indução floral seja efetuada pelo fotoperíodo (Alvim, 1964; Alvim & Alvim, 1978), temperatura (Opler et al., 1976) ou estresse hídrico (Augspurger, 1982), e o número de horas de insolação direta, segundo Wright & van Schaik (1994), é o principal fator que desencadeia a floração, desde que não haja limitação hídrica. No caso de Linhares, a época de maior insolação não coincidiu com a época de deficiência hídrica do solo.

Fatores endógenos também podem ter sido ser importantes na determinação da época da floração, o que necessitaria estudos mais aprofundados. Segundo Borchert (1992), podem ser reconhecidos 3 grupos de

plantas quanto à floração: I) floração simultânea ao brotamento, sem associação a estímulos ambientais: os botões florais ocorrem em ramos novos, durante a brotação, e a antese dá-se antes da expansão total das folhas; II) floração e crescimento vegetativo alocrônicos; flores geralmente dispostas em inflorescências terminais e se desenvolvem e abrem depois que as folhas estão completamente expandidas e maduras, bem antes da queda foliar; III) indução simultânea ao crescimento dos ramos, mas as gemas florais permanecem dormentes por longo período; a antese é inibida pela presença de folhas e ocorre durante ou após a sua queda. A época de floração em muitas espécies de crescimento rítmico resulta do balanço interno dos crescimentos vegetativo e reprodutivos, e portanto o efeito do ambiente é mais indireto, por influir nos ritmos de crescimento de eixos e produção de folhas novas (Borchert, 1983). Em nosso estudo, a floração foi associada às fenofases folhas novas e brotação (análise de componentes principais, Figura 8). As plantas que floresceram no início do ano podem estar na sua maioria ao grupo II, pois floresceram após a expansão total das folhas e bem antes da queda. As que floresceram no segundo semestre podem estar associadas ao grupo III, por florescerem durante ou após a queda das folhas. Entretanto, uma análise mais aprofundada teria que ser feita individualmente para cada espécie.

A curva de frutificação indicou haver uma época de maior intensidade de frutificação na estação seca. Em florestas tropicais de clima pouco sazonais (precipitação dos meses mais secos é superior a 60 mm, segundo Wright & van Shaik, 1994), um máximo fraco e estendido de frutificação parece ser padrão (Hilty, 1980; Heideman, 1989), geralmente englobando a transição entre estação seca e chuvosa ou a estação chuvosa (Matthes, 1980; Morellato & Leitão-Filho, 1992; Pires-O'Brien, 1993; Talora & Morellato, 2000). O padrão encontrado em nosso estudo concorda com outros trabalhos desenvolvidos em florestas tropicais mais estacionais, que mostram a frutificação predominando na época seca (Croat, 1974; Frankie et al. 1974; Foster, 1982; Ibarra-Manríquez et al., 1991). No presente estudo, o máximo de frutificação na estação seca foi devido ao predomínio de espécies do dossel com frutos secos. Outros estudos indicam o predomínio de frutificação na estação seca em árvores do dossel, principalmente em florestas tropicais estacionais semidecíduas (Newton, 1988; Morellato, 1991; Morellato & Leitão Filho, 1992; Fonseca, 1988). O ar seco que ocorre normalmente na estação seca é necessário ao processo de perda de umidade que acompanha a maturação de frutos em Leguminosae, Bombacaceae e Bignoniaceae (Janzen, 1967). Em Linhares, a UR% do ar variou muito pouco ao longo do ano (Figura 2). A evaporação, ou demanda evaporativa do ar, que se correlacionou

negativamente com frutificação, varia mais em função da temperatura (Tubelis & Nascimento, 1988), sendo menor no inverno. Entretanto, como a estacionalidade das chuvas foi marcante (choveu em média 3 vezes menos nos meses de abril a agosto em relação aos demais meses do ano, conforme Tabela 1), havendo déficit hídrico moderado no solo, isso pode ter favorecido a perda de umidade para a maturação dos frutos secos, juntamente com a insolação, que se correlacionou positivamente com a frutificação. Esses resultados foram coerentes com uma das hipóteses discutidas por Gautier-Hion (1990) e Terborgh (1990) para explicar os padrões de frutificação das florestas tropicais, conhecida como a “hipótese da estação ótima para maturação dos frutos”. Como não foram observadas diferenças marcantes na época de frutificação das espécies com síndromes de dispersão por zoocoria e outros tipos, os fatores abióticos devem ter predominado sobre os bióticos na evolução dos padrões de frutificação observados. Outra hipótese discutida por Terborgh (1990), que considera uma concentração da época de frutificação importante para saciar predadores de sementes, pode explicar também a maior concentração da frutificação na época seca, ao menos para as espécies que dependem de uma predação mais baixa de sementes e plântulas para maior sucesso reprodutivo.

As espécies que apresentaram maior sazonalidade de frutificação foram as de frutos secos zoocóricos (Figura 5B), que se concentraram na estação chuvosa, com proporção decrescente na época transicional entre estação chuvosa e seca. Estas possuem sementes grandes e nutritivas, como *Joannesia princeps* e *Lecythis pisonis*. Foram observados roedores consumindo as sementes caídas no chão, principalmente cotias (*Agouti*), que possuem o comportamento de enterrar o excedente para consumo futuro. No caso de *Parkia pendula*, que é dispersa por animais arborícolas (Hopkins & Hopkins, 1983), quando o fruto se abre, mantendo-se preso à árvore, as sementes permanecem grudadas em uma goma pegajosa solúvel em água, que é produzida em grande quantidade ao longo da sutura adaxial dos frutos. Segundo Hopkins & Hopkins (1983), não se sabe ao certo o papel desta goma, mas deve ter alguma importância na dispersão, provavelmente como recompensa aos dispersores.

A época de máxima intensidade de dispersão foi a transição entre a estação seca e chuvosa. Espécies que floresceram no início da estação chuvosa retiveram frutos imaturos por um período longo e dispersaram na transição entre a estação chuvosa e seca (*Lecythis pisonis*) ou na transição para a chuvosa (*Aspidosperma cylindrocarpon*, *Paratecoma peroba*, *Pterigota brasiliensis*) do ano seguinte. Outras espécies que floresceram na transição entre a estação chuvosa e seca retiveram os frutos até a transição para a estação

chuvosa do mesmo ano, como *Cariniana legalis*, *Cedrela odorata*, *Dalbergia nigra*, *Kielmeyera albopunctata*, *Zollernia ilicifolia*. Isso foi observado também por Foster (1982), Morellato & Leitão Filho (1992), e Knowles & Parrotta (1997). A época de dispersão pareceu representar uma vantagem de germinação logo no início da estação chuvosa (Foster, 1982); a possibilidade de desenvolvimento rápido de um sistema radicular pela plântula antes da próxima estação seca (Janzen, 1967), e de aproveitamento de maior disponibilidade de nutrientes e água no solo (Smythe, 1970; Morellato & Leitão Filho, 1992); maximização da dispersão e minimização da predação de sementes (Terborgh, 1986).

Conforme mostrado na Figura 6, as espécies anemocóricas dispersaram seus frutos principalmente na estação seca, época que, na região, os ventos são mais fortes e freqüentes (vento sul) e que coincide com grande parte das espécies e indivíduos desfolhados, o que facilita a dispersão. As espécies zoocóricas com sementes grandes foram as que dispersam no meio da estação chuvosa (*Joannesia princeps*; *Licania salzmanii*; *Caryocar edule*; *Talisia intermedia*). Por ter maior quantidade de reservas na semente, suas plântulas podem desenvolver o sistema radicular rapidamente, e suportar melhor a estação seca seguinte (Janzen, 1967). As espécies autocóricas pareceram ter seu ritmo de dispersão ligado primariamente ao ritmo estacional de chuvas.

51% das espécies analisadas apresentaram dispersão abiótica, o que discorda da maioria dos trabalhos descritos na literatura. Os estudos conhecidos indicam um predomínio claro da síndrome de zoocoria entre árvores, em diferentes tipos de florestas tropicais (Howe & Smallwood, 1982; Foster, 1982; Matthes, 1982; Leighton & Leighton, 1983; Morellato, 1991; Morellato & Leitão Filho, 1992; Costa et al., 1992), ao passo que em florestas temperadas predomina a anemocoria (Howe & Smallwood, 1992). A anemocoria predomina em florestas tropicais secundárias tardias (Budowski, 1965; Fonseca, 1988, em floresta estacional semidecidual). Um estudo feito na Reserva de Linhares com 227 espécies arbóreas pertencentes a diferentes grupos ecológicos revelou que 74% destas apresentam síndrome zoocórica e apenas 24% síndrome anemocórica (Costa et al., 1992). Entretanto, o presente estudo concentrou-se nas espécies do dossel. Segundo Morellato & Leitão Filho (1992), o grau de zoocoria tende a aumentar das espécies do dossel para o sub-bosque, enquanto a proporção de espécies anemocóricas tende a ser maior nas árvores do dossel.

#### **4.2. Mudança foliar**

A época de maior proporção de espécies apresentando queda de folhas foi a transição entre a estação seca e a chuvosa, o que concorda com os resultados de Mori et al. (1982) para o sul da Bahia. A maior parte dos estudos realizados em florestas tropicais úmidas (que incluíram floresta ombrófila densa sub-montana e montana e floresta tropical de altitude) mostrou que a máxima queda de folhas ocorre no período seco (Alencar et al., 1979; Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985; Morellato et al., 1992; Pires-O'Brien, 1993). Em outras florestas atlânticas com distribuição de chuvas mais uniforme a queda de folhas foi constante ao longo do ano (Talora & Morellato, 2000) ou predominou na estação chuvosa (Jackson, 1978). Em florestas tropicais estacionais decíduas e semidecíduas, a queda de folhas ocorreu no início e no meio da estação seca, respectivamente (Monasterio & Sarmiento, 1976; Martins, 1982; Morellato, 1991, 1992; Fonseca, 1988).

A longevidade e abiscisão foliar são determinadas pelo balanço entre custo de produção de novas folhas e de sua manutenção, e o benefício do ganho fotossintético (Kikuzawa, 1986). Addicott (1978) enumerou alguns benefícios da abiscisão foliar para as árvores tropicais: remoção de folhas senescentes; remoção de folhas injuriadas ou infectadas; remoção de excesso de folhagem de plantas estressadas; reciclagem de nutrientes minerais; proteção, pelo desenvolvimento de escamas foliares, e manutenção da homeostase, ou seja, balanceamento entre a planta e o ambiente. Segundo Jackson (1978) a estratégia adaptativa ótima para a mudança foliar depende da intensidade relativa de estresse hídrico e estresse de temperatura. Para este autor, em locais onde a amplitude térmica anual é pequena ou moderada, a mudança foliar depende da sazonalidade da distribuição das chuvas; se esta é moderada a grande, a queda tende a ocorrer na estação seca. A queda de folhas como mecanismo de diminuição do déficit hídrico interno da planta parece um papel importante em espécies de crescimento determinado e intermitente, face à competição interna por fotossintatos e reguladores de crescimento, que estimularia a abiscisão foliar na época da floração (Borchert, 1983). Em Linhares, a época de máxima queda de folhas ocorreu no fim da estação seca e transição início da estação transicional para chuvosa, e coincidiu com um dos máximos de botões florais, parecendo ser um mecanismo importante tanto na redução do estresse hídrico da planta quanto na indução da antese, conforme sugeriram Opler et al. (1976) e Borchert (1983).

Em Linhares, a brotação de folhas novas nas espécies sempre-verdes concentrou-se na estação chuvosa e mais quente, de novembro a março, com o máximo em fevereiro. As espécies que brotaram nesse período aproveitaram a época mais propícia (temperaturas elevadas, chuvas e ausência de competição com

atividades reprodutivas) para crescimento e expansão foliar (Alvim, 1964; Borchert, 1983). Mesmo concentrada na época chuvosa, a brotação ocorreu também na transição para a seca (seis espécies) e na estação seca (3 espécies), e apenas uma espécie brotou continuamente ao longo de todo o ano. Em floresta úmida de planície costeira, foi observada brotação em no mínimo 60% das espécies ao longo de todo o ano (Talora & Morellato, 2000). Em Linhares, isso reflete uma proporção bem maior de espécies caducifólias e brevidecíduas, que em Ubatuba somavam apenas 8,6%.

Duas espécies sempre-verdes e três caducifólias brotaram na estação seca e na transição para a estação chuvosa. Segundo Reich & Borchert (1984), a época da queda de folhas e da brotação em muitas espécies depende do potencial hídrico interno da planta, e apenas indiretamente da disponibilidade de água do ambiente. As espécies que brotam na época seca, o fazem às custas de sua capacidade de armazenamento interno e translocação de água, principalmente no caule (Borchert, 1994), ou então são menos sensíveis ao estresse hídrico por possuírem raízes profundas (Reich & Borchert, 1984). Considerando que a maior parte dos danos causado por herbívoros ocorre nas folhas jovens (Wint, 1983), e que na estação seca a abundância de herbívoros generalistas é menor (Leight Jr, 1982), a estação seca pode ser vantajosa para a produção de folhas novas pelo escape à herbivoria.

As curvas de mudança foliar mostraram que o máximo de folhagem nova se deu antes do máximo de brotação. Entretanto, em Linhares, o que determinou o máximo das curvas de proporção de espécies e indivíduos com brotação foram as espécies sempre-verdes, enquanto o máximo de folhagem nova deveu-se às espécies decíduas e brevidecíduas. Nestas a derrubada de folhas ocorreu apenas no fim da época seca, e a brotação ocorreu com as árvores total ou quase totalmente desfolhadas, em média, de 1 a 2 semanas após a abscisão foliar, na transição para a estação chuvosa, período em que sua copa mostrou-se constituída totalmente por folhagem nova. Em um estudo realizado por Pires-O'Brien (1993), em 8 sítios diferentes na região do Jari, em floresta ombrófila densa amazônica com alta pluviosidade anual, a derrubada de folhas seguiu um padrão inverso ao da distribuição das chuvas, e a brotação ocorreu ao mesmo tempo que a derrubada, o que se deveu ao predomínio de espécies sempre-verdes. Logo, o máximo da curva de folhas novas se deu após o máximo de brotação, enquanto a curva de folhagem madura seguiu a de precipitação.

Em floresta úmida de planície litorânea (Talora & Morellato, 2000), a queda foliar correlacionou-se negativamente com a temperatura do ar e precipitação. Em nosso estudo a queda de folhas não mostrou

correlação significativa com nenhum destes parâmetros, mas sim com a evapotranspiração real, insolação e deficiência hídrica (todas negativas) e com a evaporação e umidade relativa do ar (ambas positivas). No fim da estação seca em Linhares a demanda evaporativa do ar aumentou, indicando que, apesar de haver deficiência hídrica no solo de maio a agosto, somente no período final é que as condições se tornaram limitantes para as árvores, em função das condições atmosféricas. Uma influência maior das condições atmosféricas que da disponibilidade de água no solo foi reportada por Wright & Cornejo (1990) e Wright (1991).

Os fatores que mostraram correlação mais forte com a brotação foi o fotoperíodo (positiva) e temperatura (negativa), semelhantemente ao que encontraram Talora & Morellato (2000), embora naquele estudo a correlação com temperatura tenha sido positiva. Segundo Alvim (1964), um dos fatores mais estreitamente ligados à mudança de folhas nos trópicos é o fotoperíodo. A influência do fotoperíodo na atividade vegetativa do jatobá (*Hymenaea courbaril*) foi estudada por Stubbleline et al. (1978), em populações procedentes de diferentes latitudes, que verificaram que a brotação ocorreu na época em que o comprimento do dia estava aumentando, sendo esta resposta mais evidente quanto maior a latitude de origem da população. Outros exemplos foram fornecidos por Alvim (1964), Alvim & Alvim (1978) e Matthes (1980).

A fenofase folhas novas correlacionou-se também positivamente ao fotoperíodo e negativamente à insolação. Ao contrário, muitos estudos têm relacionado a produção de folhas novas à época do ano de maior insolação (Matthes, 1980; Alencar, 1994; Wright & van Schaik, 1994; Reich, 1995). Em Linhares, as árvores caducifólias e brevidécidas, que perderam as folhas no fim da época seca, produziram folhas novas na transição entre estação seca e chuvosa, época em que ocorre uma maior cobertura de nuvens pelo advento das chuvas equinociais, e como consequência menor insolação direta.

O conjunto de árvores estudadas mostrou uma maior sazonalidade para mudança foliar do que para floração e frutificação. O índice de sazonalidade de Longman & Jeník (1987) para queda de folhas e brotação é muito superior ao de outros estudos no leste brasileiro. No sul da Bahia, os dados de Mori et al. (1982) revelaram que a queda de folhas no outono e inverno foi 1,1 maior que na primavera e verão, enquanto a brotação na primavera e verão foi 1,2 vezes maior que no outono e inverno. Os dados de Talora & Morellato (2000) permitiram estimar índices de sazonalidade de 1,3 para brotação e 1,04 para queda de folhas. Mesmo considerando que os estudos de Mori et al. (1982) e Talora & Morellato (2000) não separam a brotação de

espécies sempre-verdes das demais nas análises, ainda assim a floresta de Linhares pode ser considerada mais sazonal, pela análise do índice calculado para as fenofases folhas novas e brotação em conjunto. Os dados de Jackson (1978) para o Espírito Santo mostraram uma sazonalidade um pouco maior para queda de folhas (índice de 3,01); entretanto este estudo foi baseado na biomassa de folhas depositada em armadilhas e não na observação direta em árvores.

Considerando que as espécies estudadas representam a comunidade de árvores do dossel, e baseando-se no ritmo estacional de mudança foliar das mesmas e na proporção de espécies decíduas, a mata da Reserva Florestal de Linhares pode ser classificada como floresta tropical estacional perenifólia (Longman & Jeník 1987), um tipo transicional entre as florestas tropical úmida ou ombrófila densa e tropical estacional semidecídua da classificação do IBGE (1992). Segundo Longman & Jeník (1987), no dossel da floresta tropical estacional perenifólia, predominam espécies sempre-verdes, das quais um máximo de 30% apresentam desfolha durante a época seca do ano.

As árvores do dossel analisadas na Reserva Natural de Linhares apresentaram uma acentuada sazonalidade da intensidade anual média de floração, frutificação e mudança foliar. Apesar de todas as fenofases estudadas terem sido observadas ao longo de todo o ano, sua amplitude foi maior em determinadas épocas do ano. Nas árvores analisadas existiu uma estreita relação dos ritmos fenológicos com fatores abióticos. Esta relação parece ser maior para mudança foliar, cujas fenofases são mais sazonais, com maior número de variáveis climáticas correlacionadas e coeficientes de correlação em geral mais altos, o que sugere que o clima exerce uma maior importância na evolução dos padrões vegetativos do que nos reprodutivos. Entretanto, não se descarta a importância dos fatores bióticos, principalmente das relações entre plantas e seus polinizadores e dispersores, o que necessitaria de outros estudos.

# CAPÍTULO 3. FENO-RITMOS EM ESPÉCIES ARBÓREAS NA RESERVA FLORESTAL DE LINHARES, ESTADO DO ESPÍRITO SANTO.

## RESUMO

Este trabalho teve o objetivo de descrever os feno-ritmos dos eventos fenológicos reprodutivos (floração e frutificação) e vegetativos (mudança foliar) na comunidade de árvores do dossel de uma floresta tropical estacional baixo-montana (mata de tabuleiros) no nordeste do Estado do Espírito Santo, e relacionar os padrões encontrados com fatores abióticos. Foram feitas observações quinzenais de ocorrência de floração, frutificação, árvore desfolhada, brotação, folhas novas e folhagem madura em 5 indivíduos de 41 espécies arbóreas, distribuídos em uma área de cerca de 15.000 ha de floresta, no período de maio de 1982 a dezembro de 1992. No mesmo período, dados de clima foram tomados para a Reserva. Os resultados revelaram um grande diversidade de padrões fenológicos. Embora a maioria das espécies tenha apresentado frequência de floração e frutificação anual, apenas em 13 os ciclos foram regulares, com uma época de floração e frutificação bem definidas. Ciclos reprodutivos sub-anuais foram detectados em 11 espécies para floração e 4 para frutificação, a maioria bastante irregulares. Uma espécie floresceu e frutificou continuamente e em quatro e sete espécies, respectivamente, os ciclos de floração e frutificação foram supra-anuais. Todas as fenofases apresentaram alta estacionalidade no conjunto das espécies estudadas, e ciclos semestrais e anuais foram identificados para a comunidade, com picos mais ou menos na mesma época do ano. Apesar disso, a amplitude dos ciclos variou muito de um ano para outro, principalmente na frutificação e presença de folhas maduras. Em alguns anos puderam ser detectadas influência de anormalidades climáticas, que levaram à irregularidade na reprodução de muitas espécies, alterando os padrões da comunidade. Observou-se um aumento acentuado da atividade reprodutiva na comunidade de 1990 a 1992, semelhante a episódios de floração gregária e frutificação maciça, seguindo as temperaturas mínimas absolutas do ar mais altas e diminuição da deficiência hídrica. A porcentagem de espécies e indivíduos com árvores desfolhadas aumentou nos anos mais secos, correlacionando-se positivamente com a evaporação e negativamente com a insolação, sem influência direta da deficiência hídrica do solo. A partir de 1990, a proporção de árvores e espécies com copa constituída por folhagem madura aumentou expressivamente, seguindo um aumento da umidade relativa e da temperatura mínima absoluta do ar. Os resultados indicaram que nem sempre estudos de curto prazo dão idéia precisa a respeito dos padrões gerais da comunidade em florestas tropicais. Sugere-se também que as variações interanuais observadas devem ter um efeito sobre as comunidades associadas, e principalmente sobre polinizadores, frugívoros, dispersores de sementes e predadores, o que merece ser melhor investigado.

## ABSTRACT

The aim of this paper was to describe the reproductive and vegetative phenorhythms of the canopy tree community in a tropical lowland seasonal forest at Linhares, northeastern ES, during 11 years, relating them to climatic seasonality. Every 2 weeks, five individuals of 41 species, distributed within the 15.000 ha of forest, were observed for the occurrence of flowering, fruiting, leaf shedding, leaf flushing, new leaf canopy and mature leaves episodes, from May 1982 to December 1992. During this period climatic data were gathered for the Reserve. Although the majority of the species have flowered and fruited annually, only 13 had regular cycles with a well defined timing. Infra-annual reproductive cycles were found only in 11 species for flowering and 4 for fruiting, the majority being very irregular. One species flowered and fruited continually and the flowering and fruiting cycles were supra-annual in four and seven species, respectively. All phenophases showed a high seasonality considering the whole set of species, and 6-month and annual cycles were identified for the community. Nevertheless, the amplitude of the cycles was much more variable between years, mainly for the fruiting and mature leaf phases. In some years the influence of climatic abnormalities resulted in irregularity of reproduction in many species, altering the patterns for the community. It was observed an increase of the reproductive activity at the community from 1990 to 1992, similar to gregarious flowering and mast fruiting episodes, following mainly an increase in the absolute minimum air temperature and decrease in the soil water deficit. The percentage of species and individuals with leafless trees increased in the drier years, influenced mainly by an increase in evaporation and decrease of insolation, and not directly by the soil water deficit. After 1990, the proportion of trees and species with mature canopy leaves increased considerably, following an increase in absolute air temperature and relative humidity. The results indicated that short term studies do not yield a clear picture of phenological rhythms, especially when the objective is to understand the relationship between phenology and abiotic factors in tropical. It is also suggested that the interannual phenological variations observed might have an effect on the associated communities, mainly those of pollinators, frugivores, seed dispersors and seed predators, a research topic deserving further attention.

## 1. INTRODUÇÃO

Ritmo pode ser definido como a variação periódica regular no curso de qualquer processo biológico (Marques et al., 1997). Os ritmos são sazonais quando podem ser associados a uma determinada estação do ano, segundo os mesmos autores. Na fenologia, o termo sazonalidade refere-se à associação temporal de eventos fenológicos com uma ou mais estações do ano (Lieth, 1974; Newstron et al., 1994). Fenofase é um estágio observável do desenvolvimento de uma planta, em um dado sítio ou ecossistema e durante um período preciso de observação (Monasterio & Sarmiento, 1976); logo, fenofase é uma síndrome de caracteres observáveis externamente num indivíduo, num certo tempo e que difere de outras síndromes observáveis no mesmo indivíduo em outros intervalos de tempo. Na fenologia, a unidade tempo básica é o ano solar, e o ritmo anual das fenofases, para um dado período de observação de “n” anos é definido como feno-ritmo (Monasterio & Sarmiento, 1976).

Um bom entendimento dos feno-ritmos, de suas causas e conseqüências evolutivas passa necessariamente por estudos a longo prazo que indiquem a periodicidade de manifestação das fenofases. Considerando que nem sempre os elementos do clima normal médio representam fatores que afetam diretamente a dinâmica dos ecossistemas (Martins, 1982) e que a seleção natural envolve processos e gera conseqüências evolutivas a longo prazo (Janzen, 1978; Howe & Westley, 1986, Newstron et al. 1994), estudos em períodos curtos não permitem uma interpretação precisa dos feno-ritmos em relação a causas proximais e remotas.

Os ritmos fenológicos de floração, frutificação, queda de folhas e brotamento podem sofrer variações consideráveis de um ano para outro. Geralmente, essas variações não são reveladas quando se consideram os padrões médios da comunidade como um todo, ou quando as observações fenológicas envolvem um período curto de tempo. Medway (1972), estudando uma floresta tropical ombrófila na Malásia durante de 10 anos, verificou que, embora a comunidade como um todo tenha apresentado periodicidade regular de floração e frutificação, apenas 10 entre 45 espécies arbóreas floresceram e 6 frutificaram anualmente. Foi observado também que em dois anos mais secos que o normal, a atividade reprodutiva foi mais intensa, envolvendo muitas espécies e com maior sincronismo intrapopulacional, fenômeno que o mesmo autor chamou de “floração gregária”. Appanah (1985) descreveu a floração gregária nas florestas tropicais chuvosas do

sudeste da Índia como um fenômeno envolvendo um grande número de árvores de diferentes espécies e famílias que floresceram de forma sincrônica e massiva em intervalos de tempo irregulares de 2 a 10 anos. Esse mesmo fenômeno foi relacionado por Ashton et al. (1988) à invasão de massas de ar seco na região. Em floresta tropical perenifólia no México, Carabia-Lillo & Guevara-Sada (1985) observaram que apenas 44% das espécies arbóreas estudadas floresceram e frutificaram todos os anos. Em floresta tropical ombrófila montana (floresta de neblina) na Costa Rica, Wheelwright (1986) verificou que os ritmos de frutificação em 22 espécies arbóreas da família Lauraceae eram bastante irregulares de um ano para outro, não havendo relação direta nem com padrões anuais de precipitação e temperatura, nem com a história reprodutiva prévia do indivíduo. No Brasil, estudos feitos na Amazônia (floresta ombrófila densa) por Alencar et al. (1979), Pires-O'Brien (1993) e Knowles & Parrotta (1997) também demonstraram padrões bastante irregulares de floração e frutificação ao longo dos anos na comunidade de árvores.

Newstrom et al. (1994) consideraram ser necessário um mínimo de 5 anos para o reconhecimento de padrões de floração das árvores tropicais que englobem toda a sua diversidade e revelem claramente seqüências temporais quanto à sua freqüência e regularidade. Entretanto, estudos fenológicos de longo prazo em florestas tropicais são raros, referindo-se a maioria a um período de até dois anos, como Frankie et al. (1974) e Opler et al. (1980) na Costa Rica; Hilty (1980) na Colômbia; Newton (1988), Heideman (1989), Corlett (1990) e Murali & Sukumar (1994) no sudeste asiático; Jackson (1978), Matthes (1980), Mantovani & Martins (1988), Morellato et al. (1989), Morellato (1991), Spina (1997), Fonseca (1998) e Talora & Morellato (2000) no Brasil. Estudos durando de quatro a sete anos foram feitos por Monasterio & Sarmiento (1976) na Venezuela; Carabias-Lillo & Guevara-Sada (1985) e Bullock & Solis-Magallanes (1990) no México; Wheelwright (1986) na Costa Rica; Berlin et al. (2000) no Havá; Williams et al. (2000) na Austrália; Mori et al. (1982), Marangon (1988) e Pires-O'Brien (1993) no Brasil. Estudos por um período de dez ou mais anos são conhecidos apenas na Malásia (Medway, 1972; Ashton et al., 1988; Yap & Chan, 1990); no Panamá (Wright et al., 1999); Austrália (Law et al., 2000) e na Amazônia brasileira (Alencar et al. 1979; Alencar 1990, 1994 e Knowles & Parrotta 1997).

A região de Linhares, no norte do Espírito Santo, é classificada, segundo IBGE (1992) como área de domínio de floresta ombrófila densa. Entretanto, a região não corresponde ao clima ombrófilo, possuindo uma combinação peculiar de pluviosidade média anual relativamente baixa com ausência de uma estação seca

severa, o que é um dos fatores que, segundo Peixoto & Gentry (1990), contribuem para sua altíssima riqueza florística. Além disso, nessa região há uma grande irregularidade climática entre anos; a precipitação anual pode variar em até duas vezes, em ciclos de 7 a 10 anos, principalmente na estação chuvosa. Geralmente ocorre também um aumento na temperatura média anual em até 1,6° C, nos anos mais secos. Estas variações podem ser atribuídas ao fenômeno climático “El Niño”<sup>1</sup>. Respostas fenológicas são esperadas na vegetação, por influência direta ou indireta das variações climáticas.

Este trabalho teve o objetivo de descrever os principais feno-ritmos de espécies arbóreas de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, verificando sua sazonalidade, frequência e regularidade, e discutindo-os em relação às variações climáticas de médio prazo. A principal hipótese de trabalho é que a irregularidade climática provoca alterações nas respostas fenológicas das espécies arbóreas nesta floresta.

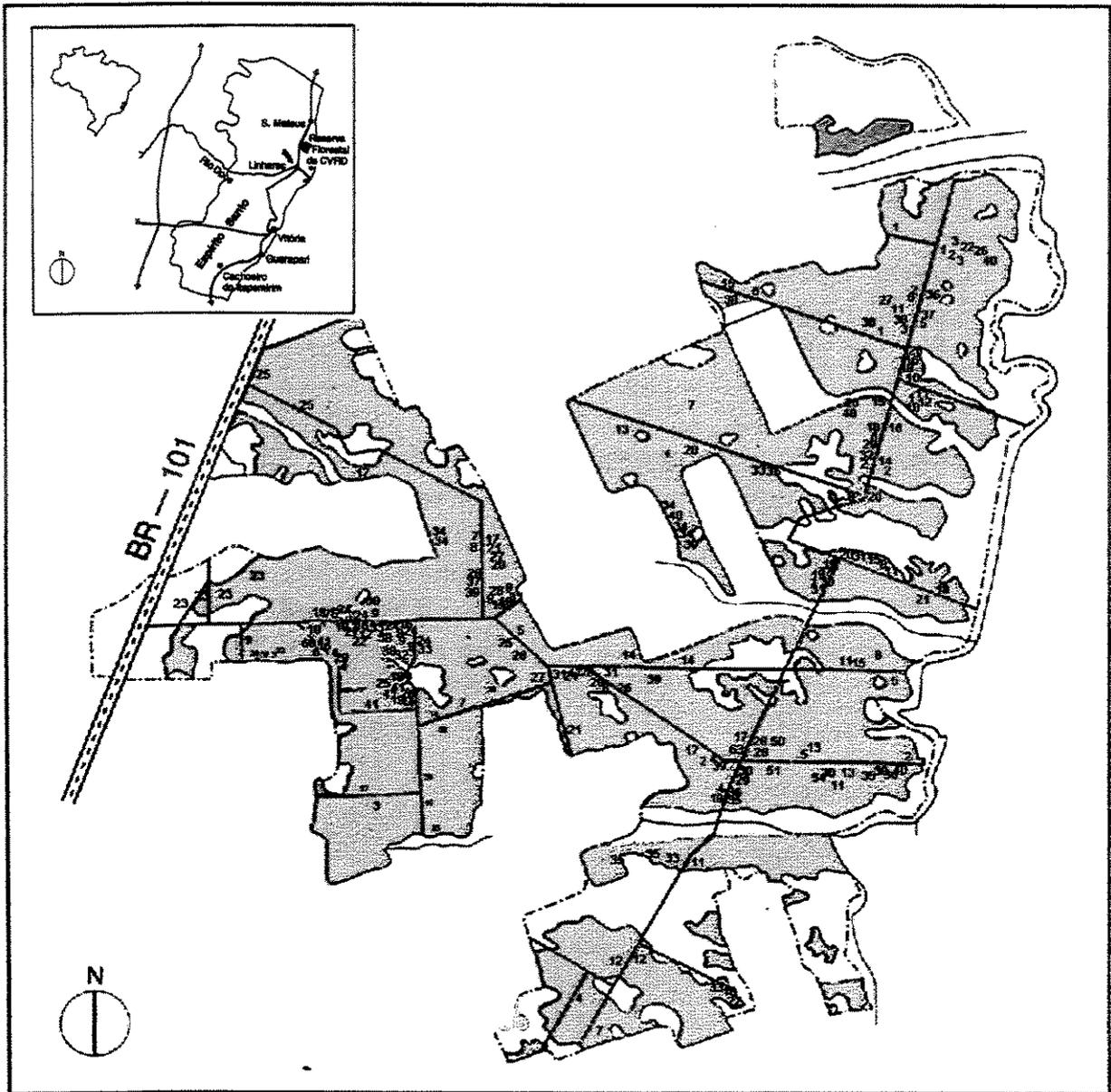
## 2. MÉTODOS

### 2.1. Descrição da área

O presente estudo foi realizado na Reserva Natural de Linhares, pertencente à Companhia Vale do Rio Doce, no município de Linhares, no nordeste do estado do Espírito Santo. Situa-se entre 19° 06' e 19° 18'S e 39° 45' e 40° 19'W. (Figura 1). A reserva tem uma superfície total de 21.787,00 ha, dos quais cerca de 72,1% apresenta cobertura florestal (Jesus, 1987). O relevo caracteriza-se por colinas sedimentares terciárias (tabuleiros), com altitude entre 28 a 65 m e formadas por sedimentos argilo-arenosos. O tipo de solo predominante é o Podzólico Vermelho-Amarelo distrófico álico (Jesus & Garcia, 1992). A vegetação florestal da Reserva é conhecida como “mata de tabuleiros” e, segundo a classificação do IBGE (1992), inclui-se no domínio de Floresta Ombrófila Densa. Entretanto, suas características são de floresta semidecídua com uma estação de decíduidade muito curta (Jesus, 1987). Peixoto & Gentry (1990) incluíram-na no domínio da Hiléia Baiana. Maiores detalhes da área são fornecidos no Capítulo 2 deste volume.

---

<sup>1</sup> <http://www.cptec.inpe.br>



**Figura 1.** Localização da Reserva Natural de Linhares, ES (no alto, à esquerda), e mapa da Reserva, adaptados de Jesus (1987). As áreas de mata estão realçadas em cor escura; indica-se também a distribuição espacial dos indivíduos observados (os números de 1 a 41 referem-se aos códigos das espécies, conforme Tabela 3). Escala aproximada 1: 22.000.

Segundo Jesus (1987), o clima é do tipo Aw de Köppen, quente e úmido, com estação chuvosa no verão e seca no inverno. Na classificação de Thornthwaite (1948), o clima é do tipo C<sub>2</sub> r A' a', sub-úmido, com deficiência pequena d'água, megatérmico e evapotranspiração potencial acumulada no verão menor que 48% do total. De acordo com dados climatológicos fornecidos pelo Posto Meteorológico "Classe A", instalado em 1975 na Reserva, a temperatura média anual é de 23°C, com média do mês mais quente de 25,6°C (fevereiro) e do mês mais frio 19,9°C (julho). A temperatura máxima média anual é de 33,5°C e a mínima média 15,0°C. A máxima absoluta no período de 1975 a 1992 foi de 39,8°C (1990) e a mínima absoluta 8,3°C (1988). A umidade relativa média do ar é de 83,4%, variando de 81,6% (1986) até 85,5% (1977). A evaporação total anual média é de 916,5cm<sup>3</sup>, variando de 836,8cm<sup>3</sup> em 1977 até 10054,2 cm<sup>3</sup> em 1989. A insolação total anual média é de 2.145,9 horas, com menor valor observado em 1981 (1738 horas) e maior valor em 1990 (2.490,0 horas).

A estacionalidade da distribuição das chuvas durante o ano é marcante. Em média, 83,3% do total anual de chuvas corresponde aos períodos de janeiro a março e outubro a dezembro, ficando apenas 16,7% para o período que vai de abril a setembro. A precipitação média mensal do mês mais chuvoso é de 196,6mm (janeiro), e a do mês mais seco, 32,2mm (junho). A precipitação total média anual, calculada para o período de 1975 a 1992 é de 1250,5 mm, variando de 1595,4 mm em 1981 até 816,6 mm em 1990. De 1986 até 1990 observou-se um período bem mais seco, com precipitação total média anual de 905mm, em confronto com a média dos demais anos, que foi de 1383,5 mm.

## **2.2. Coleta e análise dos dados**

Foram estudadas 41 espécies pertencentes a 28 famílias (Tabela 1). As espécies foram selecionadas com base na sua importância econômica e potencial silvicultural, frequência na mata e representatividade taxonômica, conforme critérios adotados por Alencar et al. (1979). Para a seleção dos indivíduos foram abertas trilhas em direção ao interior da mata a partir de pontos conhecidos nas estradas da Reserva. De cada espécie foram localizados e marcados 5 indivíduos adultos e reprodutivamente maduros. Os critérios para inclusão dos indivíduos foram o suas características arquiteturais, boa forma e condições fitossanitárias e fisiológicas, conforme descrito em Menandro & Jesus (1982). Ao todo foram estudados 205 indivíduos

distribuídos em toda a área de ocorrência de “floresta densa de cobertura uniforme não interferida”, de acordo com a classificação feita por Jesus (1987). Apenas um indivíduo de *Qualea multiflora* e dois de *Kielmeyera albopunctata* estavam localizados em ambiente transicional para vegetação de “mussunga” (restinga arbórea). Quinzenalmente, de maio de 1982 a dezembro de 1992, a presença/ausência das fenofases botões florais, floração, frutificação, dispersão, queda de folhas, brotação, copa constituída por folhas novas e copa constituída por folhagem madura (Tabela 2) foi acompanhada em cada indivíduo, utilizando-se um binóculo. Em caso de dúvida sobre alguma fenofase, escalava-se uma árvore vizinha.

As espécies foram classificadas quanto à frequência, duração, regularidade e época de floração e frutificação, segundo o sistema de Newstrom et al. (1994), e tendo como nível de organização biológica de referência a população, ou seja, o conjunto de indivíduos de uma mesma espécie. Embora não se possa afirmar que o número de indivíduos observados represente uma população, o termo população foi utilizado neste trabalho pela necessidade de se explicitar o nível de estudo considerado. O critério primário de classificação foi a frequência, ou número de ciclos por ano. Na fenologia, um ciclo seria representado pela seqüência temporal de valores de uma fenofase, na qual a sua intensidade parte de um valor mínimo, atinge um máximo e volta, após um período, ao valor mínimo. A classificação das espécies quanto à frequência foi baseada no ano solar, definindo-se as classes: contínua, floração interrompida apenas por intervalos curtos esporádicos; sub-anual, com mais de um ciclo por ano; anual, apenas um ciclo por ano; e supra-anual, ciclos com intervalos maiores de um ano. As classes de frequência foram subdivididas quanto à regularidade; duração e época. Regularidade é a variabilidade no comprimento ou frequência do ciclo fenológico ou em partes deste, com as classes regular e irregular, definidas arbitrariamente (Newstrom et al., 1994). Nesse estudo, a fenofase foi considerada irregular quando a sua frequência foi irregular em pelo menos dois dos 11 anos. Duração é o tempo retido por uma dada porção do ciclo, sendo consideradas as classes: breve (até 1 mês), intermediária (1 a 4 meses) e longa (igual ou maior que 5 meses). Data ou época de ocorrência do evento é o período do calendário em que o evento ocorre, em dias, meses ou estações.

Para a descrição dos feno-ritmos das espécies, utilizaram-se também os conceitos de amplitude (a quantidade de atividade ou intensidade de resposta fenológica apresentada por um indivíduo, população ou comunidade, segundo Newstrom et al., 1994) e de sincronismo, que é a ocorrência simultânea do mesmo

evento na maioria ou em todas as unidades de estudo consideradas (Ratcke & Lacey, 1985; Newstron et al., 1994).

Para a medição da intensidade de resposta ou amplitude das fenofases, os dados de presença/ausência em cada indivíduo foram computados, e posteriormente calculadas as proporções, respectivamente, de indivíduos e espécies que apresentavam a fenofase considerada, em cada quinzena da série temporal. Paralelamente, dados climáticos diários foram tomadas no Posto Meteorológico “Classe A” da Reserva, e sumarizados por quinzena.

Os registros fenológicos do conjunto de espécies como um todo foram submetidos à análise de séries temporais (Chatfield, 1992), utilizando-se o pacote Statistica ® Versão 5.0. Foram utilizadas técnicas descritivas simples de acordo com Chatfield (1992). Segundo o autor uma série temporal é uma coleção de observações feitas sequencialmente no tempo. Um dos componentes das séries temporais é a sazonalidade, definida dentro deste campo de estudos como a dependência autocorrelacional de ordem “k” entre qualquer elemento “i” e o elemento “i<sub>k</sub>” da série, e sua medida é feita pela análise de autocorrelação (Chatfield, 1992). Se o erro de medição não é muito grande, a sazonalidade pode ser graficamente identificada na série temporal como um padrão que se repete a cada “k” elementos (Kendall, *apud* Statsoft, 1995). Embora o estudo de séries temporais utilize o termo sazonalidade, neste trabalho será adotado o termo “periodicidade”, para se evitar confusão com o conceito de sazonalidade definido na fenologia.

Para se determinar a dependência autocorrelacional das fenofases, e portanto, sua periodicidade na série temporal, determinou-se o coeficiente de autocorrelação “R<sub>k</sub>” para intervalo “k”, de acordo com a Equação 1 abaixo. Procurou-se abranger possíveis intervalos de periodicidade menores que 1 ano e também de até dois anos, e portanto foram calculados coeficientes de correlação utilizando-se intervalos de 1 a 50 quinzenas, obtendo-se assim uma função de autocorrelação (FAC), de acordo com Statsoft (1995). O correlograma é a representação gráfica e numérica dessa análise, que mostra os coeficientes de correlação seriais e seus respectivos desvios padrões para intervalos “k” consecutivos (Statsoft, 1995).

$$R_k = \frac{\sum_{i=1}^{N-k} (x_i - \bar{x})(x_{i+k} - \bar{x})}{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2} \quad (\text{Equação 1})$$

onde  $R$  = coeficiente de autocorrelação

$k$  = intervalo de tempo considerado

$N$  = número de elementos da série temporal

$\bar{X}$  = valor médio da variável na série temporal

A caracterização do clima no período de estudo foi feita a partir de dados de temperaturas médias, mínimas absolutas e máximas absolutas, umidade relativa do ar (%), evaporação do Tanque “Classe A” (demanda evaporativa do ar) total ( $\text{cm}^3$ ), precipitação (mm) e insolação diária (horas), computados para as mesmas quinzenas das observações fenológicas. A evapotranspiração potencial foi estimada de acordo com o normograma de Thornthwaite-Camargo (Tubelis & Nascimento 1988), usando valores do fator de ajuste “ $q$ ” estimado de acordo com o fotoperíodo médio de cada quinzena. O balanço hídrico quinzenal foi calculado pelo método de Thornthwaite, de acordo com Tubelis & Nascimento (1988). Para o cálculo do balanço hídrico, foi considerada uma capacidade de água disponível no solo (CAD) de 202 mm, estimada com base nas suas propriedades físicas (proporção de silte e argila e densidade aparente) e considerando a profundidade média de raízes de 1,5 m, de acordo com Arruda et al. (1987). Através do balanço hídrico foram estimados os valores de evapotranspiração real e deficiência hídrica do solo para cada quinzena do período de estudo. As médias anuais de precipitação, evaporação, evapotranspiração real, insolação, umidade relativa do ar e temperaturas do ar foram submetidas a análise de variância multivariada e comparadas entre si através do teste LSD (diferença mínima significativa). Os dados de precipitação, por não apresentarem distribuição normal, foram transformados ( $x' = \ln x$ ) de acordo com Zar (1984). Pela grande variação interanual da precipitação entre estação seca (abril a setembro) e chuvosa (outubro a março), as médias mensais de precipitação entre os anos foram comparadas estatisticamente, isoladamente para cada uma das duas estações. A deficiência hídrica mensal média das estações secas dos anos de estudo também foram comparadas estatisticamente entre si.

A identificação dos padrões nos dados das séries temporais foi feita plotando-se os valores observados das fenofases ao longo do tempo e ajustando-se curvas através de modelos de regressão, utilizando-se o método dos quadrados mínimos ponderados (função que minimiza a soma dos quadrados dos desvios dos valores observados em relação aos valores estimados pelo modelo, ponderados pelo número de

graus de liberdade). Para explicar a variação temporal da intensidade quinzenal de cada fenofase em relação à variação temporal das variáveis climáticas, optou-se por regressões múltiplas. Os dados fenológicos foram transformados de acordo com Zar (1984), utilizando-se a transformação  $x' = \arcsen(\frac{x}{x_{max}})$ . As análises foram feitas utilizando-se o pacote Statistica for Windows® versão 5.0.

**Tabela 1.** Listagem das espécies e famílias abrangidas pelo estudo fenológico em Linhares, ES.

N <sup>o</sup>	Nome Vulgar	Espécie	Família
1	Aderne	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae
2	Araçá-branco	<i>Myrcia lineata</i> (Berg.) Barroso	Myrtaceae
3	Batinga- branca	<i>Eugenia microcarpa</i> Berg.	Myrtaceae
4	Bicuíba	<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	Myristicaceae
5	Boleira	<i>Joannesia princeps</i> Vell.	Euphorbiaceae
6	Bomba- d'água	<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlman	Tiliaceae
7	Braúna- preta	<i>Melanoxylon brauna</i> Schott.	Caesalpiniaceae
8	Canela- amarela	<i>Ocotea conferta</i> Coe-teixeira	Lauraceae
9	Canela- preta	<i>Ocotea organensis</i> Mez.	Lauraceae
10	Caxeta	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Simaroubaceae
11	Cedro- rosa	<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae
12	Faia	<i>Emmotum nitens</i> (Benth) Miers	Icacinaceae
13	Farinha- seca	<i>Pterygota brasiliensis</i> Fr. Al.	Sterculiaceae
14	Garapa	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vog.) Macbr.	Caesalpiniaceae
15	Gonçalo- aives	<i>Astronium concinum</i> Schott.	Anacardiaceae
16	Guaiti	<i>Licania salzmännii</i> (Hookf.) Fritsch	Chrysobalanaceae
17	Imbaubão	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.)Naguire, Steyrmak, Frodin	Araliaceae
18	Imbiruçú	<i>Eriotheca macrophylla</i> (Schum.) A. Robyns	Bombacaceae
19	Ipê-amaralo	<i>Tabebuia riodocensis</i> A.Gentry	Bignoniaceae
20	Jacarandá- caviúna	<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Fr.All. Ex Benth.	Fabaceae
21	Jequitibá- rosa	<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) O.Ktze	Lecythidaceae
22	Jueirana- vermelha	<i>Parkia pendula</i> (Willd) Bent.ex Walp.	Mimosaceae
23	Louro- pardo	<i>Cordia trichotoma</i> Vell.	Boraginaceae
24	Macanaíba- marreta	<i>Diptotropis incexis</i> Rizz et Mattos F.	Fabaceae
25	Macanaíba- pele-de- sapo	<i>Bowdichia virgilioides</i> HBK.	Fabaceae
26	Maçaranduba	<i>Manilkara salzmännii</i> (A.DC.) Lam.	Sapotaceae
27	Nagib	<i>Kielmeyera albopunctata</i> Sadd.	Guttiferae
28	Oiticica	<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz et Pav.	Moraceae
29	Orelha-de-onça	<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog.	Caesalpiniaceae
30	Parajú	<i>Manilkara bella</i> Monach.	Sapotaceae
31	Pelada	<i>Terminalia. Kuhlmanii</i> Aiwan & Stace	Combretaceae
32	Pequi-liso	<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Vochysiaceae
33	Pequi- vinagreiro	<i>Caryocarp edule</i> Casar.	Caryocariaceae
34	Peroba-amarela	<i>Paratecoma peroba</i> (Record.) Kuhlman.	Bignoniaceae
35	Peroba-osso	<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> M. Arg.	Apocynaceae
36	Pitomba-amarela	<i>Talisia intermedia</i> Radlk.	Sapindaceae
37	Quina-preta	<i>Ziziphus platyphylla</i> Reissek	Rhamnaceae
38	Quina-rosa	<i>Simira rubescens</i> Schum.	Rubiaceae
39	Roxinho	<i>Peltogyne angustifolia</i> Ducke	Caesalpiniaceae
40	Sapucaia-vermelha	<i>Lecythis pisonis</i> Carmb.	Lecythidaceae
41	Vermelhinha	<i>Qualea magna</i> Kuhlmann	Vochysiaceae

**Tabela 2.** Descrição das 8 fenofases estudadas, e respectivos códigos de observação, modificadas de Alencar et al. (1979) e Menandro & Jesus (1982).

<b>CÓDIGO</b>	<b>FENOFASE</b>	<b>DESCRIÇÃO DOS EVENTOS</b>
<b>REPRODUÇÃO</b>		
1	botões florais	pouca ou nenhuma flor em antese
2	floração	flores em antese
3	frutificação	frutos já completamente desenvolvidos
4	dispersão	diásporos maduros sendo dispersos
<b>MUDANÇA FOLIAR</b>		
5	queda de folhas	árvore total ou quase totalmente desfolhada
6	brotação <sup>(1)</sup>	predomínio de folhas maduras na copa, emissão de folhas novas
7	folhas novas	copa total ou quase totalmente constituída por folhagem nova
8	folhas maduras	copa coberta totalmente por folhagem madura

<sup>(1)</sup> Embora as fenofases 6 e 7 se refiram a um mesmo fenômeno, na prática houve distinção entre elas. A fenofase 6 foi observada exclusivamente nas árvores sempreverdes, nas quais a emissão de folhas novas ocorreu sem haver derrubada simultânea de folhas. Nas árvores caducifólias ou brevidecíduas, durante a brotação houve renovação total das folhas, e somente nestas a fenofase 7 foi observada. Embora não houvesse uma intenção de separar estes dois grupos de árvores previamente, a maneira como as fenofases foram definidas e a existência de um número relativamente alto de espécies caducifólias levaram naturalmente a esta separação.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Padrões de floração e frutificação das espécies arbóreas

Considerando cada uma das 41 espécies estudadas, foi possível reconhecer 12 diferentes padrões de floração, considerando-se como critérios apenas a frequência, duração e regularidade (Tabela 3 e 4). A maioria das espécies (25, ou 61%) apresentou frequência de floração anual, mas em apenas 12 os ciclos foram regulares, com uma época de floração bem definida. Padrões irregulares de floração representaram 29 ou 71% das espécies. Floração contínua foi observada apenas em *Emmotum nitens* (Tabela 5). Dentre as espécies que apresentaram ciclos supra-anuais, *Schefflera morototoni* teve floração com frequência bianual bastante regular; outras três espécies apresentaram ciclos irregulares e foram observadas com flores apenas 2 (*Diploptropis incexis*) ou 3 vezes (*Eriotheca macrophylla* e *Peltogyne angustifolia*) no intervalo de 11 anos. Seis espécies (14,7%) mostraram ciclos de floração sub-anuais irregulares. A maioria apresentou duração breve, sendo floração longa o menor grupo (Tabela 3).

Das 41 espécies, 23 (ou 56,1%) frutificaram anualmente; entre as anuais predominou a duração longa (11 espécies) e o padrão regular (15 espécies, Tabelas 4 e 6). Apenas duas espécies (*Parkia pendula* e *Apuleia leiocarpa*) frutificaram sub-anualmente, ambas irregulares; as demais espécies que floresceram sub-anualmente só frutificaram uma vez ao ano, considerando o conjunto todo de indivíduos (população). Uma grande proporção das espécies (14 ou 34,1%) frutificou supra-anualmente de forma irregular. Apenas *Schefflera morototoni* frutificou supra-anualmente (de dois em dois anos) de forma bastante regular; *Emmotum nitens* frutificou continuamente, de forma irregular (Tabelas 4 e 6). Os padrões irregulares foram a maioria, considerando todas as classes de frequência, ocorrendo em 27 (ou 66%) das espécies (Tabela 4). Quanto à duração, houve predomínio da classe intermediária (Tabela 4), mas a proporção de espécies com frutificação longa foi maior que de floração longa (Tabelas 3 e 4).

Em geral, as amplitudes de frutificação na população foram muito mais baixas do que para floração. Em algumas das espécies isso se deveu ao fato de serem dióicas, e parte dos indivíduos observados serem masculinos, o que não era conhecido no início dos trabalhos, com em *Astronium*. Mas em outras, muitos indivíduos que floresceram não frutificaram em seguida. Espécies de floração sub-anual, como *Cedrela fissilis* e *Parkia pendula*, só frutificaram uma vez ao ano, considerando-se a população. Em *Apuleia*

*leiocarpa*, *Peltogyne angustifolia*, *Eriotheca macrophylla* e *Diplotropis incexis* a atividade reprodutiva foi baixíssima, sendo que nas duas últimas foram observados frutos em apenas duas ocasiões, uma das quais em apenas um indivíduo. Outras oito espécies frutificaram apenas quatro a cinco vezes, no período estudado (Tabela 6).

Tabela 3. Número e proporção (em porcentagem, entre parênteses) de árvores da Reserva Natural de Linhares, ES, com diferentes padrões de floração.

DURAÇÃO E REGULARIDADE	LONGA 4 (9,8)		INTERMEDIÁRIA 13 (31,7)		BREVE 24 (58,5)	
	REG	IRREG	REG	IRREG	REG	IRREG
FREQÜÊNCIA	2 (4,9)	2 (4,9)	2 (4,9)	11 (26,8)	8 (19,5)	16 (39,0)
ANUAL 25 (61)	2 (4,9)	1 (2,4)	2 (4,9)	6 (14,6)	7 (17,1)	7 (17,1)
SUB-ANUAL 6 (14,7)	----	----	----	4 (9,8)	----	2 (4,9)
SUPRA-ANUAL 9 (21,9)	----	----	----	1 (2,4)	1 (2,4)	7 (17,1)
CONTÍNUA 1 (2,4)	----	1 (2,4)	----	----	----	----

Tabela 4. Número e proporção (em porcentagem, entre parênteses) de árvores da Reserva Natural de Linhares, ES, com diferentes padrões de frutificação.

DURAÇÃO E REGULARIDADE	LONGA		INTERMEDIÁRIA		BREVE	
	13 (31,7)		16 (39,0)		12 (29,3)	
FREQÜÊNCIA	REG	IRREG	REG	IRREG	REG	IRREG
	5 (12,2)	8 (19,5)	6 (14,6)	10 (24,4)	3 (7,3)	9 (22,0)
ANUAL 23 (56,1)	5 (12,2)	6 (14,6)	5 (12,2)	1 (2,4)	3 (7,3)	2 (4,9)
SUB-ANUAL 2 (4,9)	----	----	----	----	----	2 (4,9)
SUPRA-ANUAL 15 (36,6)	----	1 (2,4)	1 (2,4)	8 (19,5)	----	5 (12,2)
CONTÍNUA 1 (2,4)	----	1 (2,4)	----	----	----	----

**Tabela 5.** Padrões de floração das espécies arbóreas da Reserva Natural de Linhares, de acordo com o sistema de Newstron et al. (1994), considerando a época como aquela de maior frequência de ocorrência entre os anos. Os números 1 e 2 ao lado das iniciais dos meses referem-se às quinzenas e a época entre parênteses, à máxima amplitude observada para a espécie.

Espécie	Frequência	Duração	Regular.	Época
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vog.) Macbr.	sub-anual	intermediária	irregular	(out-dez); jan1-mar1
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> M. Arg.	anual	intermediária	irregular	ago2-nov2 (set)
<i>Astronium concinum</i> Schott.	anual	breve	irregular	ago2-out2 (set2)
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	anual	breve	irregular	ago2-out1(set2)
<i>Bowdichia virgilioides</i> HBK.	anual	breve	irregular	out1-dez2 (nov2)
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) O.Ktze	supra-anual	intermediária	irregular	jan2-mai1(mar1)
<i>Caryocar edule</i> Casar.	anual	breve	regular	dez2-fev2(jan1)
<i>Cedrela odorata</i> L.	sub-anual	intermediária	irregular	fev2-mai (abr2), ago2-set1
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz et Pav.	anual	breve	irregular	out2-dez2 (nov2)
<i>Cordia trichotoma</i> Vell.	anual	intermediária	irregular	fev-mai (mar)
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Fr.All. Ex. Bth.	supra-anual	breve	irregular	nov2-dez2 (dez1)
<i>Diplostropis incexis</i> Rizz et Mattos F.	supra-anual	breve	irregular*	dez
<i>Emmotum nitens</i> (Benth) Miers	continua	longa	irregular	(mar-abr)
<i>Eriotheca macrophylla</i> (Schum.) A. Robyns	supra-anual	breve	irregular*	dez-jan
<i>Eugenia microcarpa</i> Berg.	anual	breve	regular	fev-abr (mar)
<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlman	anual	longa	regular	fev2-mai2 (abr)
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	sub-anual	intermediária	irregular	ago-nov1 (set); abr
<i>Kielmeyera albopunctata</i> Sadd.	anual	intermediária	regular	fev-mai (mar)
<i>Lecythis pisonis</i> Camb.	anual	breve	regular	out2-dez (dez1)
<i>Licania salzmännii</i> (Hookf.) Fritsch	supra-anual	breve	irregular	set2-nov2
<i>Manilkara bella</i> Monach.	anual	intermediária	irregular	ago2-out2 (set2)
<i>Manilkara salzmännii</i> (A.DC.) Lam.	anual	intermediária	irregular	abr-set (jul)
<i>Melanoxylon brauna</i> Schott.	anual	intermediária	regular	fev2-mai(mar2)
<i>Myrcia lineata</i> (Berg.) Barroso	supra-anual	breve	irregular	Abr2-jun1 (mai2)
<i>Ocotea conferta</i> Coe-teixeira	supra-anual	breve	irregular	out-dez (out2)
<i>Ocotea organensis</i> Mez.	anual	breve	irregular	set-dez1(out2-nov1)
<i>Paratecoma peroba</i> (Record.) Kuhlman	anual	breve	irregular	out2-dez2
<i>Parkia pendula</i> (Willd) Bent.ex Walp.	sub-anual	breve	irregular	jan2-mar; set-dez (set2)
<i>Peltogyne angustifolia</i> Ducke	supra-anual	breve	irregular**	out2-fev
<i>Pterygota brasiliensis</i> Fr. Al.	anual	breve	regular	set1-dez2 (set2-out1)
<i>Qualea magna</i> Kuhlmann	anual	intermediária	irregular	jan2-mai (mar)
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	sub-anual	breve	irregular	nov2-mai1(jan2-fev1);
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.)Naguirre, St.,Fr.	supra-anual	breve	regular	ago2-out (ago)
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	anual	breve	regular	ago2-nov2 (set)
<i>Simira rubescens</i> Schum.	anual	longa	regular	nov2-mai2 (mar)
<i>Tabebuia riodecensis</i> A.Gentry	anual	breve	irregular	set2-out1 (out1)
<i>Talisia intermedia</i> Radlk.	anual	breve	regular	ago2-out2(set2)
<i>Terminalia Kuhlmannii</i> Aiwan & Stace	sub-anual	intermediária	irregular	ago2-nov2 (set2-out1)
<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	anual	longa	irregular	(jan1-mai1)
<i>Ziziphus platyphylla</i> Reissek	anual	breve	regular	jan2-abri1 (fev2)
<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog.	anual	intermediária	irregular	fev1-jun2 (mar2)

\*observada apenas de 1 a 2 vezes; \*\* observada apenas de 3 a 4 vezes.

**Tabela 6.** Padrões de frutificação das espécies arbóreas da Reserva Natural de Linhares, de acordo com o sistema de Newstrom et al. (1994), considerando a época como aquela de maior frequência de ocorrência entre os anos. Os números 1 e 2 ao lado das iniciais dos meses referem-se às quinzenas e a época entre parênteses, à máxima amplitude observada para a espécie.

Espécie	Frequência	Duração	Regularidade	Época
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vog.) Macbr.	sub-anual	breve	irregular	(nov-dez); jun-jul
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> M. Arg.	anual	longa	irregular	dez-mai
<i>Astronium concinnum</i> Schott.	supra-anual	breve	irregular	out2-nov1
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	anual	breve	irregular	set2-out1
<i>Bowdichia virgiliooides</i> HBK.	supra-anual	breve	irregular	dez
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) O.Ktze	supra-anual	intermediária	irregular	abr1-ago1(abr2)
<i>Caryocar edule</i> Casar.	anual	breve	regular	fev1-abr1(fev2-mar1)
<i>Cedrela odorata</i> L.	anual	longa	regular	mar1-ago2 (jun)
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz et Pav.	supra-anual	intermediária	irregular	dez1-mar2(jan-fev1)
<i>Cordia trichotoma</i> Vell.	anual	breve	irregular	abr2-jul1(mai2-jun1)
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Fr.All. Ex Benth.	supra-anual	longa	irregular	jan-set1 (jan)
<i>Diplotropis incexis</i> Rizz et Mattos F.	supra-anual	breve	irregular*	jan
<i>Emmotum nitens</i> (Benth) Miers	contínua	longa	irregular	(abr2-set2)
<i>Eriotheca macrophylla</i> (Schum.) A. Robyns	supra-anual	breve	irregular*	jan-fev1
<i>Eugenia microcarpa</i> Berg.	anual	intermediária	regular	mar2-ago2 (abr1)
<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlman	anual	intermediária	regular	abr2-ago1(jun2)
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	anual	intermediária	regular	ou2-fev2(nov1-dez2)
<i>Kielmeyera albopunctata</i> Sadd.	anual	longa	regular	abr2-set1(jun2-jul1)
<i>Lecythis pisonis</i> Carmb.	anual	longa	regular	dez2-jul (jan-mar)
<i>Licania salzmannii</i> (Hookf.) Fritsch	supra-anual	intermediária	irregular**	nov1-abr2 (dez)
<i>Manilkara bella</i> Monach.	anual	longa	irregular	ago1-dez2 (jul2-ago1)
<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) Lam.	anual	longa	irregular	ago-dez2 (out)
<i>Melanoxylon brauna</i> Schott.	anual	intermediária	regular	mai2-set2 (jul)
<i>Myrcia lineata</i> (Berg.) Barroso	supra-anual	intermediária	irregular	mai2-set2 (jun1-jul2)
<i>Ocotea conferta</i> Coe-teixeira	supra-anual	intermediária	irregular	nov2-fev2 (jan1)
<i>Ocotea organensis</i> Mez.	supra-anual	intermediária	irregular**	jan1-mar2(jan1)
<i>Paratecoma peroba</i> (Record.) Kuhlman	anual	longa	irregular	jan1-ago2 (mar2-abr)
<i>Parkia pendula</i> (Willd) Bent.ex Walp.	sub-anual	breve	irregular	(out2-dez); mar-mai
<i>Peltogyne angustifolia</i> Ducke	supra-anual	intermediária	irregular**	jun-jul
<i>Pterygota brasiliensis</i> Fr. Al.	anual	longa	regular	nov2-jul2(fev-mar)
<i>Qualea magna</i> Kuhlmann	anual	longa	irregular	abr2-set2 (jul2)
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	anual	longa	irregular	fev2-set1 (mai-jun)
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.)Naguirre, Steyrmak, Frodin	supra-anual	intermediária	regular	nov1-fev1 (nov2)
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	anual	longa	regular	nov-dez (nov)
<i>Simira rubescens</i> Schum.	anual	breve	regular	mar-ago (jun)
<i>Tabebuia riococensis</i> A.Gentry	supra-anual	breve	irregular**	out2
<i>Talisia intermedia</i> Radlk.	anual	breve	regular	out2-nov2
<i>Terminalia Kuhlmanii</i> Aiwan & Stace	anual	intermediária	irregular	out2-fev1 (dez)
<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	anual	intermediária	irregular	mar1-jul2 (mai2-jun1)
<i>Ziziphus platyphylla</i> Reissek	anual	intermediária	regular	mar1-jul1(mai-jun1)
<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog.	supra-anual	intermediária	irregular	abr-ago (jul-ago)

\*observada apenas de 1 a duas vezes; \*\* observada de 3 a 4 vezes.

### **3.2. Análise do clima**

A análise de variância multivariada mostrou haver diferenças significativas entre as médias anuais das variáveis climáticas no período de estudo ( Rao  $R_{(30, 73)} = 4,775$ ;  $p < 0,0000$ ), conforme Tabela 7. As variáveis que mostraram diferenças significativas entre os anos foram a temperatura mínima do ar, evaporação, e umidade relativa do ar. As temperaturas mínimas médias do ar dos anos de 1982 a 1987 foram menores do que as do período de 1988 a 1992; a evaporação média nos anos de 1982 a 1985, 1991 e 1992 foi menor que nos demais anos, sendo o período com maior evaporação e menor umidade relativa do ar compreendido entre 1986 e 1990 (Tabela 8).

Embora a média anual de precipitação não tenha variado significativamente entre os anos (Tabela 7), houve diferença entre os anos para a precipitação média da estação seca (Tabela 9). Em 1987, choveu significativamente menos que nos anos de 1984, 1986 e 1992, que tiveram inverno mais úmido.

O ano de 1983 e o período de 1986 a 1990 foram marcados por maiores deficiências hídricas na estação seca (Tabela 9, Figuras 2 e 3). Além das diferenças entre as médias da estação seca, foram frequentes as reduções na disponibilidade hídrica no solo no meio da estação chuvosa, em relação às médias de longo prazo (Figura 2). Apenas o ano de 1985 mostrou um balanço hídrico próximo do normal (Figura 3, Capítulo 2). Em 1986 houve deficiência em março, época normalmente chuvosa. Em 1987, houve uma situação extrema de deficiência hídrica em janeiro e fevereiro.

No período de estudos, houve um episódio forte de El Niño entre 1982 e 1983, outro de menor intensidade entre 1986 e 1987, e outro pouco intenso, mas com maior duração, a partir de meados de 1990, com máximo em 1992, indo até 1995 <sup>(1)</sup>. Apenas um evento de La Niña foi registrado entre 1988 e 1989, no período de estudo. Examinando-se a Figura 3, não se observa um padrão característico de mudanças no regime pluviométrico e no balanço hídrico em função de eventos “El Niño-La Niña”. Entre 1982-1983 houve precipitação normal e deficiência hídrica um pouco acima da normal, ambas nas estações modais. O evento de 1987 foi o que provocou um maior efeito no clima em Linhares, relacionando-se a um aumento, ainda que não significativo, da temperaturas média e máxima do ar (Figura 3 e Tabela 8), além de diminuição da umidade relativa e aumento da evaporação, evapotranspiração real e deficiência hídrica. No ano de 1987 houve uma longa e severa estação seca, com a maior deficiência hídrica registrada desde 1975, e 4 meses sem chuva (Figura 2). A partir de 1990 até 1992, anos de El-Niño menos intensos mas de maior duração, houve aumento gradual da precipitação e diminuição da deficiência hídrica, até ser nula em 1992. Entre 1988 e 1989, anos de La Niña, houve precipitação um pouco maior que nos anos anteriores, mas também ocorreu deficiência hídrica relativamente acentuada. Observou-se nesse período elevação das temperaturas mínimas noturnas, maior insolação e menor umidade relativa do ar em decorrência da menor cobertura de nuvens nos verões de 1988, 1988-1989 e 1999-1990.

---

<sup>1</sup> <http://www.vision.net.au/~dalv/elnino.htm>

**Tabela 7.** Sumário da análise de variância multivariada das variáveis do clima da Reserva Natural de Linhares no período de 1982 a 1992. Efeito do ano.

Variável dependente	Quadrado médio do fator ano (g.l.=10)	Quadrado médio do resíduo (g.l.= 55)	F	Probabilidade P
Precipitação (mm) <sup>1</sup>	0,837	1,275	0,656	0,762
Insolação (horas)	2410,35	2062,41	1,168	0,319
Evaporação (cm <sup>3</sup> )	1127,21	197,93	5,694	0,000 **
Temperatura média (°C)	5,240	5,375	0,975	0,469
Temperatura máxima (°C)	7,495	4,183	1,792	0,069
Temperatura mínima (°C)	57,014	6,990	8,156	0,000**
Evapotranspiração real (mm)	2406,02	1879,78	1,279	0,2491
Umidade relativa do ar (%)	35,869	8,705	4,120	0,000**

<sup>(1)</sup> análise feita com dados transformados em Ln(x)

**Tabela 8.** Médias anuais das variáveis climáticas no período de 1982 a 1992. As variáveis cuja análise de variância mostrou resultados significativos (Tabela 7) foram comparadas através do teste DMS (diferença mínima significativa). Médias seguidas de mesma letra não diferiram significativamente entre si a 5% de probabilidade, entre os anos de estudo.

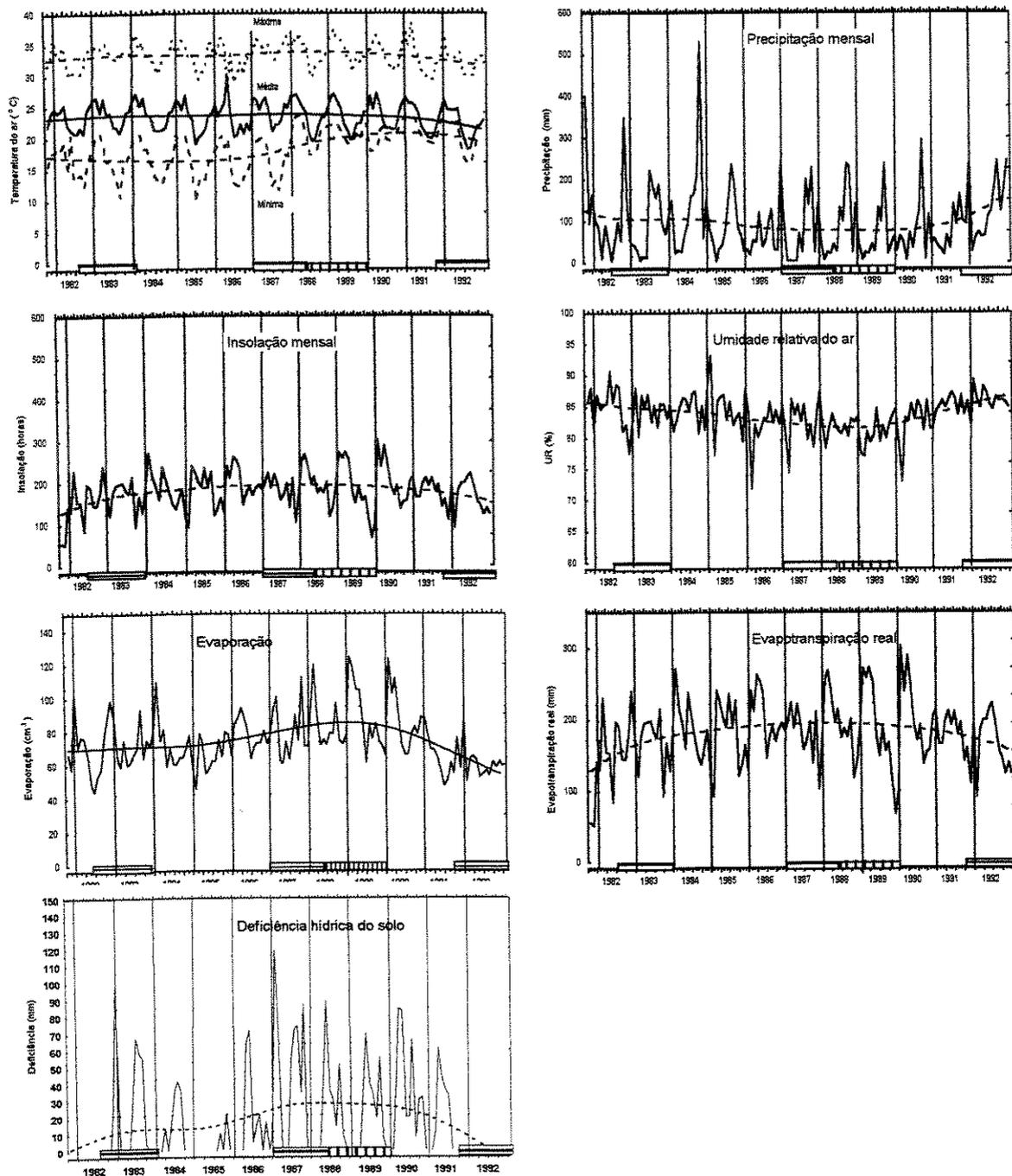
Ano	Precipitação (mm)*	Insolação (horas)*	Evaporação (cm <sup>3</sup> )*	Evapotransp. Real (mm)*	Temperatura Média (°C)*	Temperatura Máx. (°C)*	Temperatura Mín. (°C)	UR (%)
1982	88.8	168,6	70,6 ac	88,3	23,2	32,4	16,4 a	84,9 a
1983	94.5	169,2	69,9 ac	86,7	23,9	33,9	16,8 a	84,7 a
1984	139.1	183,6	70,8 ac	93,6	23,8	33,6	16,7 a	84,8 a
1985	87.1	179,5	66,5 c	97,5	23,1	33,0	16,1 a	84,6 a
1986	75.1	204,1	78,8 a	80,9	23,3	32,3	16,0 a	82,1 b
1987	80.2	181,2	78,9 a	67,4	24,4	34,4	16,7 b	82,4 b
1988	86.4	195,9	83,8 b	78,0	23,5	33,5	20,7 b	81,7 b
1989	63.7	180,9	87,8 b	76,8	23,4	33,9	20,8 b	81,0 b
1990	77.1	208,2	87,3 b	74,9	24,0	33,8	20,3 b	82,3 b
1991	90.5	176,9	64,4 c	48,5	23,0	32,7	21,3 b	85,1 a
1992	80.5	165,4	58,4 c	94,6	21,9	32,0	19,6 b	86,2 a

\* médias anuais não diferiram estatisticamente a 5% de probabilidade

Tabela 9. Comparação entre médias de precipitação das estações seca e chuvosa e deficiência hídrica da estação seca, respectivamente entre os anos de estudo, de 1982 a 1992. Estação chuvosa: outubro a março; estação seca: abril a setembro. Médias seguidas de mesma letra não diferiram significativamente entre si a 5% de probabilidade.

Ano <sup>(1)</sup>	Precipitação média da estação chuvosa (mm) <sup>(2)</sup> F <sub>(10, 55)</sub> =0,62; p<0,787	Precipitação média da estação seca (mm) <sup>(2)</sup> F <sub>(10, 55)</sub> =1,10; p<0,378	Deficiência hídrica média da estação seca F <sub>(10, 55)</sub> =3,63; p<0,000
1982	142.1 a	53.9 ab	00.0 a
1983	121.8 a	54.7 ab	36.1 b
1984	134.3 a	64.9 a	21.7 ab
1985	213.4 a	48.7 ab	01.9 a
1986	125.5 a	52.5 a	29.5 b
1987	97.7 a	33.4 b	39.2 b
1988	127.1 a	38.6 ab	43.9 b
1989	144.2 a	38.6 ab	43.2 b
1990	98.8 a	42.2 ab	38.2 b
1991	112.1 a	40.9 ab	18.8 ab
1992	140.0 a	66.4 a	00.0 a

<sup>(1)</sup> Os períodos chuvosos correspondem aos três últimos meses do ano anterior e três primeiros do respectivo ano; <sup>(2)</sup> dados transformados em Ln(x).



**Figura 3.** Análise de tendências nas séries temporais do clima da Reserva Natural de Linhares, ES. Para as temperaturas média e umidade relativa do ar foram calculadas as médias mensais do período; para insolação, demanda evaporativa do ar, evapotranspiração real, deficiência hídrica no solo e precipitação foram computados os totais mensais. A estimativa da deficiência hídrica foi feita pelo balanço hídrico de Thornthwaite, considerando-se uma capacidade de água disponível do solo de 202 mm. As curvas de tendências (linhas tracejadas) foram estimadas através do método de quadrados mínimos ponderados. Os retângulos assinalados no eixo das ordenadas representam períodos de El Niño (hachura horizontal) e La Niña (hachura vertical).

### **3.3. Análise da periodicidade fenológica da comunidade**

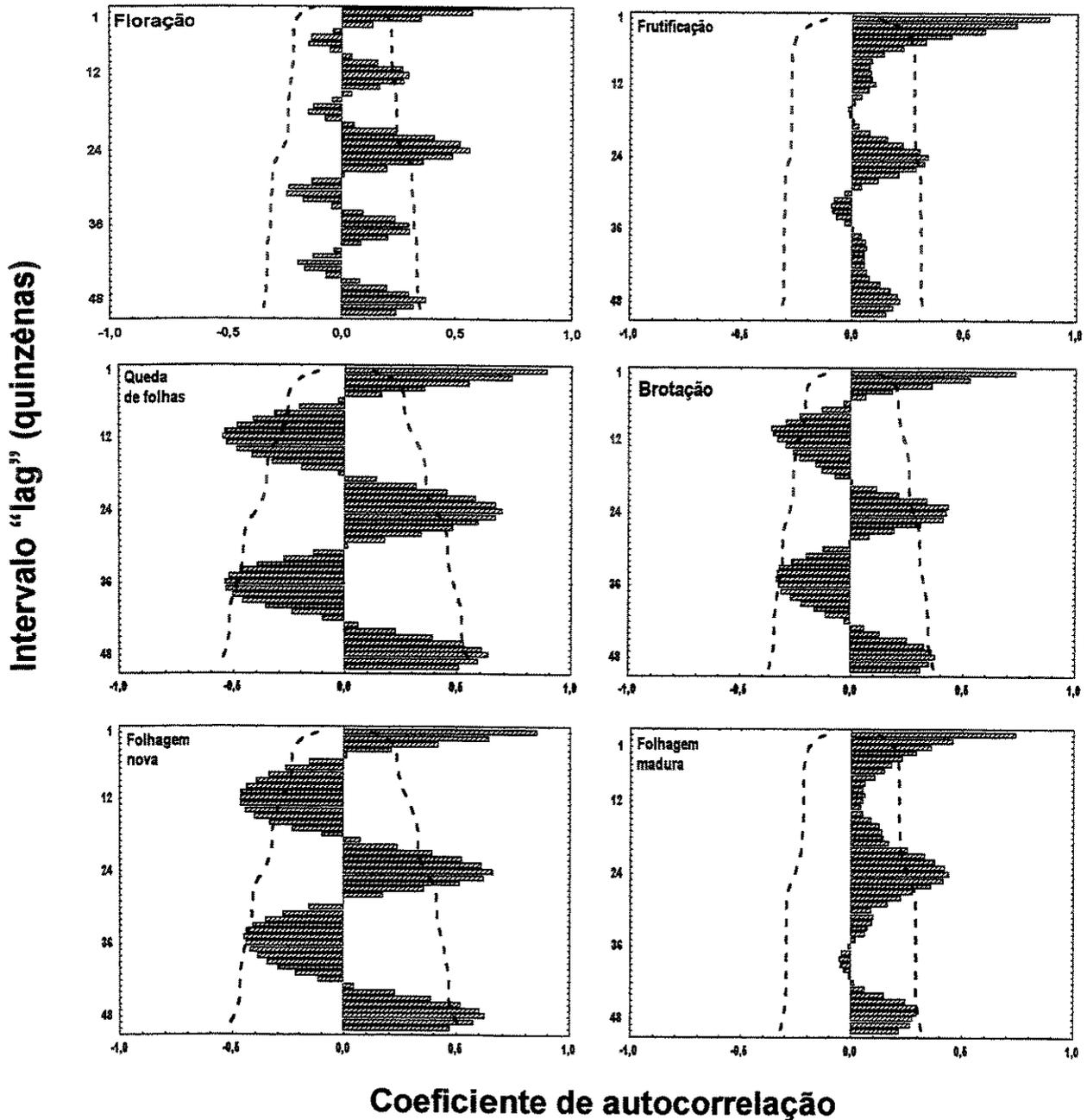
Considerando-se o conjunto todo das espécies estudadas, as FAC (funções de autocorrelação) indicaram haver alto periodismo em todas as fenofases (Figura 4). Como as fenofases apresentaram duração variável, que podia ser maior que uma quinzena, autocorrelações fortes foram obtidas para o intervalo de uma a cinco quinzenas, devido a correlações seriais. Entretanto, as autocorrelações mais fortes foram obtidas para o intervalo de 24 quinzenas, indicando a existência de um ritmo anual bem marcado em todas as fenofases. Os resultados foram muito semelhantes, quer a variável resposta fosse a proporção de árvores, quer fosse a de espécies; por isso, os resultados consideram apenas a proporção de espécies.

Além do ciclo anual ( $k = 24$ , Figura 4), a floração apresentou um ciclo trimestral: para  $k = 6$  e 18 quinzenas, as correlações foram negativas, e para  $k = 12$  e 24 quinzenas, houve forte correlação positiva, indicando episódios de floração a cada semestre (Figura 4A). Esse resultado foi coerente com as curvas bimodais que esta fenofase apresentou, considerando-se o padrão médio do período (Figura 4, Capítulo 2): uma parte das espécies apresentou botões florais e floresceu na estação chuvosa e na transição para seca, enquanto outra grande parte, com botões florais no fim da seca, floresceu no início da estação chuvosa. Os coeficientes de autocorrelação negativos indicaram períodos do ano em que não houve floração, apesar de que 8% das espécies e 4% dos indivíduos foram observados com flores em qualquer época do ano. Isso indica que a floração fora das estações modais é eventual e não periódica, podendo ocorrer apenas em anos mais favoráveis.

A análise de autocorrelação também indicou uma periodicidade anual para a frutificação, porém o valor do coeficiente de autocorrelação foi baixo (Figura 4B), e as correlações seriais mais altas que na floração, não tendo sido observados períodos sem frutificação (autocorrelações negativas altas) ao longo do ano. Este padrão também é coerente com a curva anual de frutificação mostrada na Figura 4, Capítulo 2, onde se observam pelo menos 12% das espécies frutificando em qualquer época do ano. A Figura 4B mostra também que os valores dos coeficientes de autocorrelação para intervalos próximos a 48 quinzenas são ainda menores e já ficam fora da faixa delimitada pelos desvios padrões. Os ciclos de frutificação das espécies individuais foram muito irregulares (Tabela 6), implicando em grande dispersão dos dados em torno da média e  $r$  baixo. Além disso, a autocorrelação serial (entre intervalos próximos) foi grande, pois a duração de cada

episódio de frutificação foi longa e os frutos permaneceram nas árvores maior tempo que as flores, tendo havido sobreposição de fenofases num mesmo indivíduo, como em *Parkia pendula*. O diagrama de autocorrelação mostrou-se consistente com a curva unimodal da frutificação durante o ano (Figura 4, Cap. 2).

Os diagramas de autocorrelação de mudança foliar (fenofases de desfolhamento e brotamento e folhas novas) mostraram coeficientes de autocorrelação altos para  $k=24$ , e coeficientes negativos para  $k=12$  (Figura 4 C, D, E), indicando grande regularidade dos ciclos. Embora a proporção de espécies que perderam as folhas anualmente tivesse sido no máximo 30%, a mudança foliar ocorreu com um ciclo anual de grande regularidade. O diagrama de autocorrelação também indicou um ciclo anual de alguma regularidade para a fenofase de folhagem madura (Figura 4F). Entretanto, houve uma alta correlação serial, indicando que, embora houvesse uma proporção de cerca de 25% de espécies caducifólias, não houve nenhum período do ano em que todas as árvores estivessem desfolhadas ou com folhagem nova; árvores com folhagem madura foram observadas ao longo de todo o ano, embora com maior intensidade no fim da estação chuvosa e transição para seca.



**Figura 4.** Diagramas das funções de autocorrelação de ocorrência de fenofases no conjunto de espécies arbóreas na Floresta Ombrófila Densa da Reserva Florestal de Linhares, ES. As linhas tracejadas indicam um par de valores de desvio padrão para o intervalo considerado. Todas as autocorrelações são estatisticamente significativas a 1% de probabilidade, mas aquelas fora dos limites tracejados são as mais significativas. Valores positivos das correlações indicam episódios da fenofase considerada; correlações negativas indicam intervalos da mesma, em um dado tempo.

### 3.4. Fenótipos reprodutivos e variáveis climáticas

As espécies arbóreas estudadas mostraram grande variação na floração e na frutificação entre os anos. Uma maior proporção de espécies e indivíduos em fenofases reprodutivas ocorreu no período de 1990 a 1992 (Figura 5), e houve aumento da proporção de espécies e de árvores em floração a partir de 1988. Analisando as séries temporais dos dados climáticos da Reserva para o período de estudo, nota-se que, a partir de 1990, houve um leve aumento nos totais quinzenais de chuvas, da evapotranspiração e da umidade relativa, bem como uma diminuição da demanda evaporativa do ar, da insolação e da deficiência hídrica do solo (Figura 3). O fator climático que mais variou no período de estudo foi a temperatura mínima absoluta do ar, que começou a aumentar em 1988 e atingiu o máximo entre 1990 e meados de 1992 (em média 3-4° C maior que nos anos anteriores, Tabela 8). Sua variação ocorreu também de maneira independente e com pequena correlação com a variação da temperatura média e com a máxima absoluta do ar.

A análise de regressão múltipla para floração indicou que tanto a proporção de espécies quanto a de árvores com flores em cada quinzena correlacionaram-se positivamente e significativamente a 1% de probabilidade com a temperatura mínima absoluta e a temperatura média do ar e negativamente com a evapotranspiração real e a deficiência hídrica no solo (Tabela 10). Em ambos os casos, a temperatura mínima absoluta explicou a maior parte ( $r^2 = 0,34$ , considerando a proporção de espécies ou  $r^2 = 0,38$ , considerando a proporção de árvores) da variância total da variável dependente. A temperatura mínima absoluta também foi a variável que apresentou a menor redundância, isto é, a menor correlação com as outras variáveis independentes (Tabela 10).

Das variáveis climáticas correlacionadas com a floração, apenas a temperatura mínima e a deficiência hídrica mostraram variação estatisticamente significativa entre os anos de estudo. As outras correlações significativas com temperatura média do ar e evapotranspiração real foram decorrentes da variação destas variáveis dentro do ano, e não entre anos. Em nosso estudo, a correlação negativa entre floração e deficiência hídrica foi também decorrente da sua variação dentro do ano (Capítulo 2), e não entre anos. No período de estudo, a máxima proporção de espécies e indivíduos com flores (janeiro a março de 1990) coincidiu com um “veranico”, quando houve retirada de água do solo e aumento da deficiência hídrica, em uma época do ano que normalmente seria chuvosa. No fim do verão de 1987 houve um aumento (porém

menos acentuado) na proporção de espécies com flores; nesta época houve um período anormal de deficiência hídrica no solo em janeiro e fevereiro (Figura 2), seguido de um período de chuvas no início de março, o que pode ter estimulado a quebra de dormência de gemas florais em algumas espécies com resposta hidroperiódica.

Além do aumento da floração e frutificação de 1990 a 1992, notou-se também uma diminuição da frutificação nos anos de 1984 e também de 1987 a 1989 (Figura 5B), este último período coincidente com maior evaporação e deficiência hídrica e menor umidade relativa do ar (Tabela 8 e Figura 3). A precipitação, embora muito mais variável, também tendeu a ser menor de 1987 a 1989 (Tabela 9), período caracterizado por estações secas mais drásticas. No ano de 1987 houve uma longa seca de abril a agosto, com 4 meses praticamente sem chuva. Além da temperatura mínima (positiva), as variáveis correlacionadas à frutificação que variaram significativamente entre os anos foram a evaporação (negativa) e a umidade relativa do ar (positiva, para proporção de indivíduos); as demais correlações significativas (temperatura média, negativa; evapotranspiração real, positiva; insolação, positiva) também foram devidas à variação das mesmas dentro do ano e não entre anos (Tabelas 7 e 10).

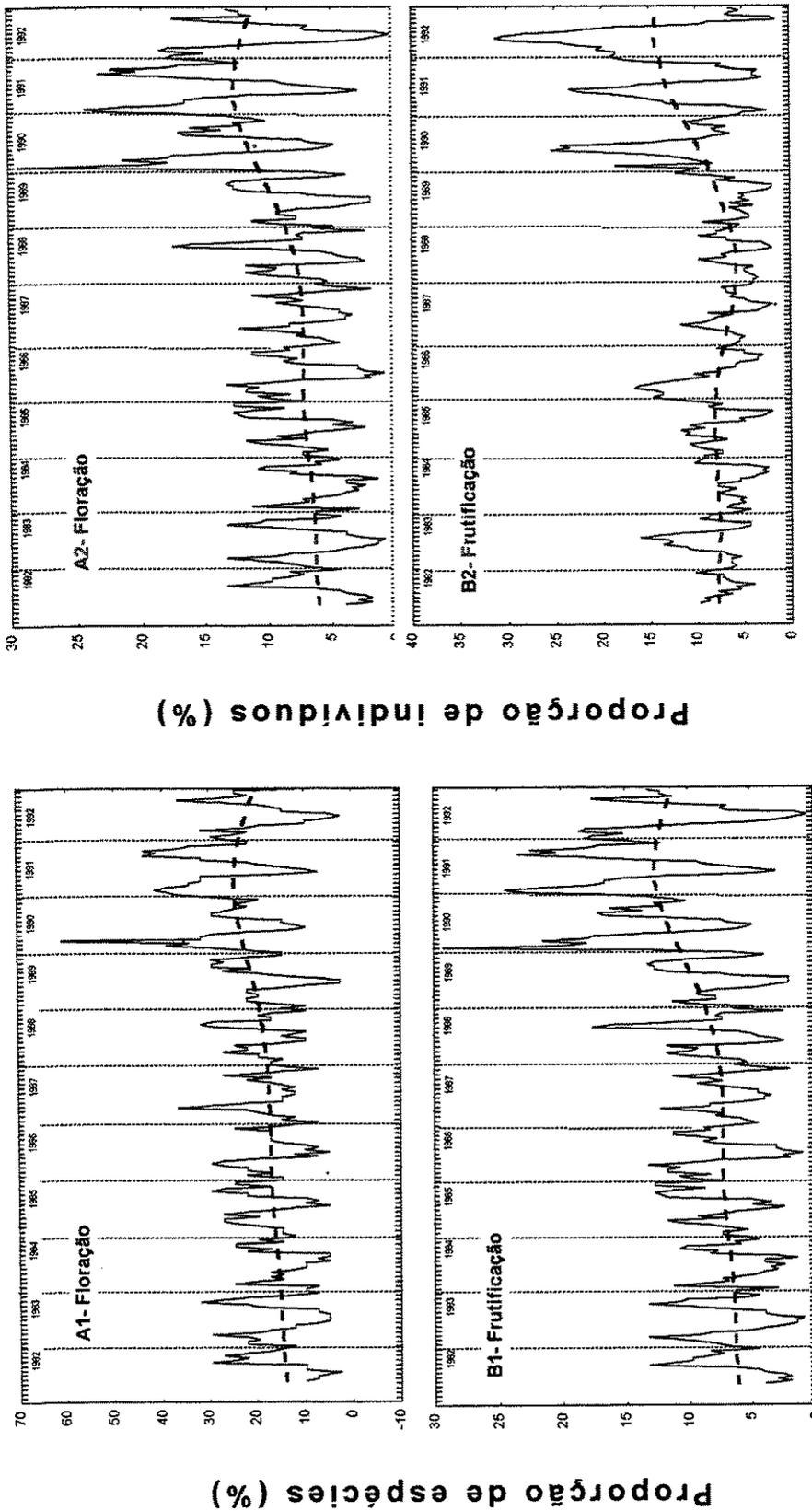


Figura 5. Séries temporais para fenofases reprodutivas (floração e frutificação) da Reserva Natural de Linhares, considerando-se respectivamente a proporção de espécies (1) e de indivíduos (2) que apresentaram episódios de floração (A) e frutificação (B) em cada quinzena do período de estudo, de maio de 1982 a dezembro de 1992. As curvas de tendência tracejadas foram ajustadas pelo método dos quadrados mínimos ponderados.

**Tabela 10.** Resultados da análise de regressão múltipla, tendo como variáveis dependentes respectivamente a proporção de espécies e de indivíduos com flores e frutos em cada quinzena, e como variáveis explanatórias as temperaturas do ar em graus centígrados (máx. absoluta, média e mín. absoluta), precipitação total quinzenal (mm); deficiência hídrica quinzenal (mm); evaporação (cm<sup>3</sup>); evapotranspiração real (mm); insolação total quinzenal (horas); e umidade relativa do ar (%). Dados fenológicos transformados em  $x' = \arcsen(x)^{1/2}$ . Significância de t: \* = significativo a 5% de probabilidade; \*\* = significativo a 1% ou menos.

Variável dependente	Sumário da regressão	Variáveis independentes	Beta	B (valor do parâmetro)	t (256) e significância	Correlação parcial	Redundância (r <sup>2</sup> entre a variável indep. e as outras do modelo)	
% espécies com flores (N=256)	R=0,5411 R <sup>2</sup> =0,2928 F(9, 246)=11,319 P<0,00000 Erro padrão da estimativa=0,103	INTERCEPTAÇÃO		-0,1272	-0,517*			
		TEMP. MÍNIMA	0,3788	0,0133	5,696**	0,3414	0,3461	
		TEMP. MÉDIA	0,4059	0,0203	3,042**	0,1904	0,8386	
		ETR	-0,4759	-0,0024	-3,297	-0,2057	0,8621	
		DEF. H <sub>2</sub> O	-0,2999	-0,0024	-2,707*	-0,1700	0,7657	
% indivíduos com flores (N=256)	R=0,52449 R <sup>2</sup> =0,2969 F(9, 249)=11,545 P<0,00000 Erro padrão da estimativa=0,077	TEMP. MÍNIMA	0,4282	0,0114	6,477**	0,3817	0,3461	
		ETR	-0,4028	-0,0015	-2,799**	-0,1756	0,8621	
		TEMP. MÉDIA	0,3272	0,0124	2,458**	0,1548	0,8386	
		DEF. H <sub>2</sub> O	-0,2599	-0,0016	-2,63185**	-0,1483	0,7657	
% de espécies com frutos (N=256)	R=0,50944320 R <sup>2</sup> =0,25953237 F(7, 248)=14,546 P<0,00000 Erro padrão da estimativa=7,5740	EVAPORAÇÃO	-0,3775	-0,041	-3,9511**	-0,2442	0,2443	
		INSOLAÇÃO	0,4264	0,0017	5,7963**	0,3466	0,3466	
		TEMP. MÉDIA	-0,2797	-0,0131	-2,028**	-0,1282	0,8386	
		TEMP. MÍNIMA	0,2509	0,0083	3,6603**	0,2272	0,3461	
		UR%	0,1588	0,0041	1,9829*	0,1254	0,4787	
% de indivíduos com frutos (N=256)	R=0,53276808 R <sup>2</sup> =0,28384182 F(8, 247)=12,237 P<0,00000 Erro padrão da estimativa=4,8209	EVAPORAÇÃO	-0,4779	-0,0048	-5,2903**	-0,3196	0,6635	
		INSOLAÇÃO	0,4906	0,0016	6,7719**	0,3964	0,4324	
		TEMP. MÍNIMA	0,2661	0,0071	3,9424**	0,2438	0,3461	
		TEMP. MÉDIA	-0,3671	-0,0139	-2,7020**	-0,1697	0,8385	
		ETR	0,316460	0,0011	2,0738*	0,13108	0,8620	

### **3.4. Fenótipos vegetativos e variáveis climáticas**

Apesar de uma periodicidade anual nos ritmos de mudança foliar, existem variações marcantes de ano para ano na proporção de espécies e de indivíduos com árvores desfolhadas, brotando e com copa constituída por folhas novas e folhagem madura (Figura 6).

Dentre as fenofases que mostraram um padrão mais característico de variação anual, destaca-se a fenofase queda de folhas, que mostrou um aumento acentuado nos anos mais secos, de 1986 a 1990, principalmente quanto ao número de indivíduos. Em 1987, no fim da longa estação seca que durou cerca de 5 meses com precipitação praticamente nula, a proporção de indivíduos desfolhados dobrou em relação aos demais anos (Figura 6A2). A partir daí este número foi declinando até chegar a níveis normais em 1992. O mesmo foi observado quanto à proporção de espécies, mas mostrando um aumento menos acentuado do que na proporção de indivíduos (Figura 6 A1 e A2).

No período de 1986-1990 observou-se uma diminuição da umidade relativa do ar (Figura 3 e Tabela 8). A insolação média quinzenal no período também aumentou, assim como a demanda evaporativa do ar (evaporação). A análise de regressão múltipla mostrou que houve correlação significativa entre a porcentagem de espécies com árvores desfolhadas e a insolação (negativa), evaporação e precipitação (ambas positivas) e temperatura mínima absoluta (negativa, Tabela 11). As variáveis insolação e evaporação tiveram a maior contribuição relativa para a predição da variável dependente e cada uma explicou isoladamente respectivamente 48,56 e 45,20 % da variância total, considerando a porcentagem de espécies (Tabela 11). O período em que houve aumento da proporção de árvores desfolhadas (Figura 6 A) coincidiu com o período de maior evaporação, conforme Figura 3. Entretanto, a análise de regressão múltipla revelou correlação negativa entre árvores desfolhadas e insolação, embora as diferenças de insolação entre os anos não tenham sido estatisticamente significativas (Tabela 8); esta correlação se explica porque, em um dado ano, a queda de folhas ocorreu sempre no período de diminuição do número médio de horas de insolação (Figura 7 e Tabela 7, Cap. 2), no início do período chuvoso, quando há grande aumento de nebulosidade.

As Figuras 2 e 6 mostram que em anos sem deficiência hídrica no solo (1985 e 1992), a proporção de espécies e árvores desfolhadas foi a mesma que em anos com deficiência moderada, como 1982 a 1984. Em 1986, houve deficiência em março, época normalmente chuvosa, quando houve um pequeno aumento da

proporção de espécies com árvores desfolhadas (Figura 6A1). Em 1987, houve uma situação extrema de deficiência hídrica em janeiro e fevereiro, meses também muito quentes, e depois um período sem chuvas de maio a setembro, o que causou aumento na proporção de espécies e indivíduos que perderam as folhas (Figuras 6 A1 e A2).

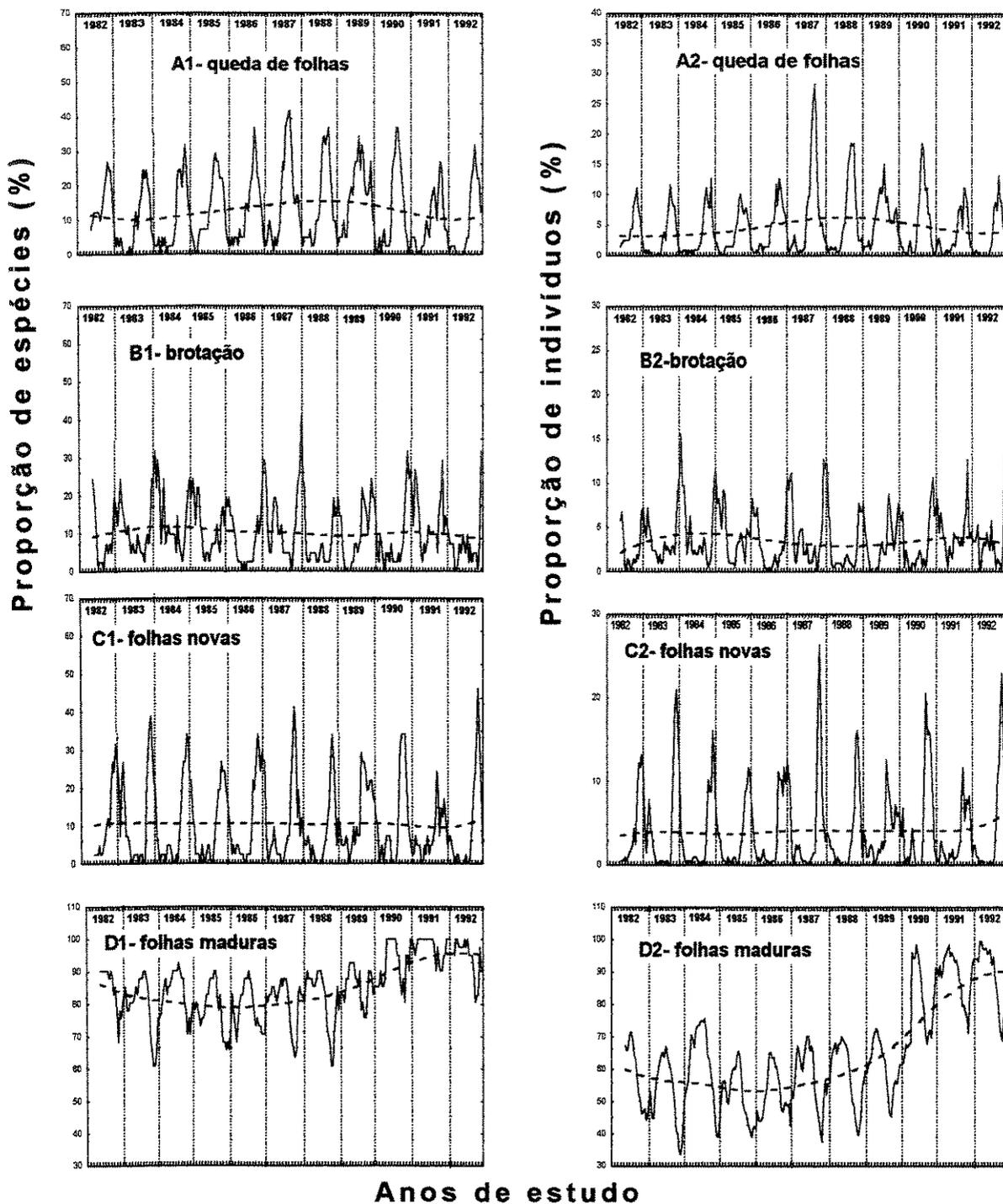
Quanto à fenofase folhas novas, esta é característica das espécies que perdem as folhas total ou parcialmente durante um certo período do ano e, portanto, está geralmente associada à queda de folhas e ocorre em seguida a esta fenofase, na estação chuvosa. No ano de máxima proporção de árvores desfolhadas (Figura 6 A2) houve também um máximo de folhagem nova (Figura 6 C2). Entretanto, na estação transicional para chuvosa dos anos de 1983 e 1992 houve aumento da proporção de espécies e indivíduos com folhas novas sem ter havido aumento na queda de folhas (Figura 6); nessas épocas uma maior proporção de indivíduos estava brotando (Figura 6 B2), causando aumento concomitante no número de indivíduos com folhas novas. A análise de correlação múltipla indicou que a porcentagem de espécies com folhagem nova correlacionou-se negativamente com a insolação e umidade relativa do ar, e positivamente com a precipitação, evapotranspiração real e evaporação (Tabela 11).

A fenofase brotação é característica das espécies sempreverdes, que podem ter crescimento rítmico (a queda de folhas completa-se bem depois da brotação) ou contínuo (perda e formação contínua de folhas ao longo do ano). Observamos uma tendência de maior atividade de brotação nos anos de 1983-1984 e 1984-1985, 1986-87 e 87-88, e de 1990-1991 até 1992. Nos anos de 1983, 1984, 1987 e a partir do fim de 1990, observou-se atividade de brotação ao longo de todo o ano, apesar dos máximos no verão (Figura 6). Esses anos englobaram períodos desde muito secos até muito úmidos, sem deficiência hídrica no solo (Figura 3). A análise de correlação múltipla indicou correlação significativa apenas com a temperatura média do ar (Tabela 11).

Dentre as fenofases de mudança foliar estudadas, a que mostrou um padrão de variação interanual mais evidente e semelhante ao da floração e frutificação foi a fenofase folhagem madura (Figura 6 D). Nos anos de 1990 a 1992 houve um nítido aumento em relação aos anos anteriores na proporção de espécies e, principalmente, na de indivíduos que mantiveram sua folhagem madura. Nesse período, pelo menos 80% das espécies e 70% dos indivíduos estudados possuíam folhagem madura em qualquer época do ano. Este

percentual chegou a 100% no fim das estações chuvosas e transições para as secas. Isso deveu-se principalmente à diminuição da proporção de árvores que perderam suas folhas na estação seca dos anos de 1990 a 1992 (Figura 6 A2) e também à ocorrência de brotação contínua ao longo do ano no mesmo período.

As análises de regressão múltipla indicaram muitas variáveis climáticas que entraram no modelo de predição da porcentagem de espécies com folhagem madura (Tabela 7). Entretanto, a temperatura mínima absoluta do ar foi o fator isolado que mais variou no período (Figura 3), tendo maior peso na predição da porcentagem de espécies e indivíduos com folhagem madura. A segunda variável com correlação mais alta com a porcentagem de indivíduos com folhagem madura foi a umidade relativa do ar. Outras variáveis correlacionadas foram a precipitação, evapotranspiração real e temperatura média, todas negativas, e insolação, positiva. O período de máxima proporção de árvores com copa madura no ano coincidiu com o de máxima insolação (fevereiro a julho), o que pode ter influenciado na correlação positiva.



**Figura 6.** Séries temporais para fenofases vegetativas da Reserva Natural de Linhares, considerando-se respectivamente a proporção de espécies (1) e de indivíduos (2) que apresentaram episódios de: (A) queda de folhas; (B) brotação; (C) folhas novas; (D) folhagem madura, em cada quinzena do período de estudo, de maio de 1982 a dezembro de 1992. As linhas tracejadas foram ajustadas pelo método dos quadrados mínimos ponderados.

**Tabela 11.** Resultados da análise de regressão múltipla, tendo como variáveis dependentes a proporção de espécies (dados transformados em  $\arcsin(x)^{1/2}$ ) espécies com árvores desfolhadas, brotação, folhagem nova e folhagem madura em cada quinzena, e como variáveis explanatórias as temperaturas do ar em graus centígrados (máxima absoluta, média e mínima absoluta), precipitação total quinzenal (mm); deficiência hídrica quinzenal (mm); evaporação (cm<sup>2</sup>); evapotranspiração real (mm); insolação total quinzenal (horas); e umidade relativa do ar (%). Significância de t: \*==significativo a 5% de probabilidade; \*\*==significativo a 1% ou menos.

Variável dependente	Sumário da regressão	Variáveis independente	Beta	B (valor do parâmetro)	t e significância	Correlação parcial	Redundância (r <sup>2</sup> entre a variável e as outras do modelo)
% espécies com árvores desfolhadas (N=256)	R=0,6096 R <sup>2</sup> =0,3716 F(9, 249)=16,162 P<0,00000 Erro padrão da estimativa=0,142	INTERCEPTAÇÃO		0,9149	2,6924**		
		INSOLAÇÃO	-0,5845	-0,0036	-8,7132**	-0,4856	0,4324
		EVAPORAÇÃO	0,6926	0,0129	7,9481**	0,4520	0,519508
		T. MÍNIMA ABS.	-0,1351	-0,007	-2,162 *	-0,1365	0,3461
		PRECIPITAÇÃO	0,1669	0,001	2,5627 **	0,1613	0,3976
% de espécies com brotação (N=256)	R=0,5173; R <sup>2</sup> =0,2677 F(9, 249)=9,99; P<0,00000 Erro padrão da estimativa=0,122	TEMP. MÉDIA	0,4301	0,0249	3,1673 **	0,1979	0,8386
		INTERCEPTAÇÃO		1,1965	3,1923 **		
		PRECIPITAÇÃO	0,1445	0,0006	2,157 *	0,1362	0,3975
% de espécies com folhagem nova	R=0,578 R <sup>2</sup> =0,3331; F(9,246)=13,66; P<0,0000 Erro padrão da estimativa=0,157	ETR	0,3447	0,0027	2,459 *	0,1549	0,8620
		UR %	-0,2725	-0,0119	-3,621 **	-0,2249	0,5212
		EVAPORAÇÃO	0,2156	0,0043	2,401 *	0,1513	0,6635
		INSOLAÇÃO	-0,4218	-0,0028	-6,103 **	-0,3627	0,4324
		PRECIPITAÇÃO	-0,1835	-0,001	-2,908 **	-0,1823	0,3975
% de espécies com folhagem madura	R <sup>2</sup> =0,4096 F(9, 246)=18,964 P<0,00000 Erro padrão da estimativa=0,1386	ETR	-0,3171	-0,002	-2,404 *	-0,1515	0,8620
		UR%	0,3448	0,014	4,871 **	0,2966	0,5212
		INSOLAÇÃO	0,2432	0,002	3,739 **	0,2319	0,4323
		T. MÍNIMA ABS.	0,5071	0,027	8,370 **	0,4708	0,3461
		T. MÉDIA	-0,3196	-0,024	-2,620 **	-0,1648	0,8386

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Padrões fenológicos das espécies

A grande diversidade de padrões fenológicos encontrados na Reserva Natural de Linhares concorda com a literatura (Morellato et al., 1990 a; 1990 b; Morellato et al. 1991; Newstrom et al., 1993; 1994). Em Linhares, predominaram os padrões anuais irregulares, seguidos de supra-anuais irregulares. Em uma floresta estacional semidecídua em Campinas, SP, Morellato (1991) encontrou que a maior parte das espécies arbóreas apresentou padrão anual regular. Na Costa Rica (Estação Biológica La Selva), em clima com chuvas abundantes e bem distribuídas, Newstrom et al. (1993) encontraram predomínio de padrão infra-anual irregular, sendo os padrões mais raros o supra-anual e o contínuo. A diversidade de padrões fenológicos entre espécies em um mesmo ambiente tem sido interpretada como resultado de pressões de seleção por fatores dentre os quais destacam-se os sistemas de polinização e os padrões de forrageamento de polinizadores (Rathcke & Lacey, 1985; Morellato, 1991; Newstrom et al., 1993).

Nossos resultados indicaram que a regularidade dos eventos fenológicos reprodutivos no conjunto das espécies foram maiores que nas espécies consideradas individualmente. Em Linhares, houve periodismo regular na floração e frutificação do conjunto todo das espécies, apesar de padrões irregulares predominarem nos feno-ritmos das espécies individuais. A irregularidade reprodutiva tem sido reportada em todos os estudos de longo prazo em florestas tropicais, mas suas causas ainda estão abertas à discussão. Na Malásia, num período de dez anos, ciclos anuais regulares de floração foram observados em apenas dez dentre 45 espécies arbóreas e apenas seis frutificaram anualmente (Medway, 1972). No México, num período de quatro anos de estudo, apenas 44% de 37 espécies floresceram e frutificaram anualmente (Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985). Na Austrália, os padrões de floração de 12 espécies de mirtáceas variou desde anual até nenhuma floração num período de 10 anos (Law et al., 2000). No Panamá, Wright et al. (1999) observaram ciclos de dois anos de alta produção de frutos seguidos de períodos de igual duração com baixa frutificação. Na Amazônia central, nove entre 27 espécies reproduziram-se anualmente em um período de dez anos (Alencar, 1978). Em outras regiões da Amazônia brasileira, espécies que floresceram mas não frutificaram no mesmo ano, ou o fizeram de uma maneira irregular, também foram reportadas por Pires-O'Brien & O'Brien (1995) e Knowles & Parrotta (1997). A maior parte dos trabalhos supra-citados reportaram as irregularidades

fenológicas a causas próximas, principalmente irregularidades climáticas. Em Linhares, as anormalidades climáticas influíram de modo decisivo nos ciclos fenológicos das espécies, mas causas evolutivas também são consideradas.

Nosso estudo revelou uma alta proporção de espécies com floração supra-anual. Segundo Foster (1982b), ritmos supra-anuais de reprodução devem ser causados por ciclos de depleção e reabastecimento de energia e reservas nutricionais, modulados por eventos climáticos irregulares. Para Janzen (1978), a abundância de espécies com ciclos supra-anuais irregulares de frutificação seria uma resposta a um estímulo ambiental estacional, mas requerendo um armazenamento mínimo de recursos pela planta. Tais recursos deveriam ser distribuídos entre as demandas conflitantes de crescer ou reproduzir-se, com as conseqüentes variações do número de flores, quantidade de pólen, tamanho e número de sementes e opções de aborto de órgãos, dentre outros destinos.

Dentre as espécies supra-anuais, *Schefflera morototoni* alternou anos de reprodução com anos de brotação, mostrando padrão de floração e frutificação bienais regulares, e brotação nos anos sem reprodução. Wheelwright (1986) encontrou evidências de que a irregularidade de frutificação de espécies de lauráceas, em floresta ombrófila montana na Costa Rica, estava negativamente correlacionada com o crescimento vegetativo das espécies no mesmo ano. No caso de *Schefflera morototoni* a reprodução pareceu sofrer influência do crescimento vegetativo do ano anterior.

Alguns trabalhos têm dado crescente ênfase nos efeitos que os distúrbios antrópicos possam causar nos ritmos de floração e frutificação das espécies arbóreas tropicais (Mori et al., 1982; Bawa & Krugman, 1991; Janzen & Vázquez-Yanes, 1991). A despeito da grande superfície de floresta e de um bom grau de proteção atual, não se descarta a hipótese de que as alterações sofridas no passado, como retirada de madeira, a grande rede viária que corta a Reserva, aliada à sua grande relação perímetro: área (Figura 1) e conseqüente efeito de borda possam ter provocado mudanças microclimáticas e/ou dificultado a troca de pólen entre indivíduos da população, prejudicando a sua reprodução. Os ritmos reprodutivos das espécies de árvores da Reserva de Linhares merecem ser melhor estudados, principalmente daquelas espécies que mostraram maior irregularidade de reprodução e das espécies dióicas, amostrando-se um número maior de árvores da população.

De uma maneira geral, observou-se uma maior regularidade nos ciclos anuais de mudança foliar do que nos de reprodução, entre as espécies estudadas. Uma maior regularidade dos ciclos anuais de fenofases vegetativas também foi detectada em outros estudos de médio e longo prazo, como Medway (1972), Alencar et al. (1979), Carabias-Lillo & Guevara-Sada (1985) e O'Brien (1993). Provavelmente, uma maior capacidade de aclimação dos processos fisiológicos que controlam o crescimento vegetativo ao ambiente físico é responsável por essa maior regularidade, conforme discutido por Longman & Jeník (1987) e Wright (1996).

## **4.2. Variabilidade interanual dos fenorritmos e do clima de Linhares**

### **4.2.1. Floração e frutificação**

A variável climática que parece ter sido mais importante para estimular a floração, no conjunto de árvores estudadas, foi a temperatura mínima do ar, que aumentou a partir de 1988. A floração mostrou aumento concomitante a partir de 1988 e atingiu um máximo em 1990 e 1991, voltando a decrescer em 1992. Estudos feitos em florestas tropicais revelaram uma correlação negativa entre temperatura mínima e floração. Ashton et al. (1988) concluíram que uma queda de 2 °C na temperatura mínima noturna por mais de 3 noites consecutivas foi o fator que desencadeou floração gregária, levando à frutificação massiva, nas florestas de dipterocarpaceas do sudeste asiático. Para Law et al. (2000), a diminuição da temperatura do ar no período que antecedeu a formação de botões florais influenciou na floração de 9 entre 20 espécies de mirtáceas, na Austrália. A relação positiva entre floração e temperatura mínima não tem sido reportada na literatura e as possíveis causas fisiológicas ainda permanecem abertas à discussão. A temperatura média não variou entre os anos, e portanto, sua correlação com a floração foi devida à variação da mesma dentro do ano (Capítulo 2).

A diminuição da frutificação no ano de 1984 foi devida a ausência de frutificação de espécies como *Astronium concinum*, *Astronium graveolens*, *Bowdichia virgilioides*, *Cariniana estrelensis*; em outras espécies apenas 1 ou 2 indivíduos foram observados com frutos neste ano, como *Caryocar edule*, *Hidrogaster trinervis*, *Qualea magna* e *Qualea multiflora*. Em 1984, observou-se uma diminuição da precipitação, aumento da evaporação e diminuição da umidade relativa do ar de janeiro a março, o que pode ter afetado a frutificação subsequente. Nos anos de 1987 e 1988 várias espécies com frutificação anual regular também falharam na produção de frutos, apesar de terem florescido (*Apuleia leiocarpa*, *Kyelmeiera albopunctata*, *Melanoxylon brauna* e *Paratecoma peroba*), além de *Bowdichia virgilioides*, *Caryocar edule*, *Hidrogaster*

*trinervis*, *Ocotea conferta*, *Qualea magna* e *Qualea multiflora*. A longa estação seca de 1987, provocando aumento da evaporação e diminuição da umidade relativa do ar foi responsável por essa baixa frutificação; este efeito durou até meados de 1989. Por outro lado, o aumento da frutificação a partir de 1990 parece ter sido mais uma consequência direta do aumento da proporção de espécies e de árvores que floresceram.

Tanto em 1984 quanto em 1987-1988, a diminuição da frutificação ocorreu durante e após eventos de “El-Niño”. Na ilha de Barro Colorado, Panamá, Wright et al. (1999) verificaram que a frutificação da comunidade de uma floresta tropical úmida aumentava em anos de “El Niño”, diminuindo nos anos seguintes. Para esses autores, as secas provocadas na região pelo “El Niño” na região agiriam sincronizando a floração e aumentando a produção de frutos; além disso, a diminuição da cobertura de nuvens, com aumento da insolação, também contribuiria para uma maior frutificação nos anos de “El Niño”, na região. Como consequência. Segundo os mesmos autores, uma alta frutificação levaria ao consumo das reservas das plantas e à diminuição da frutificação no ano seguinte; além disso, estações secas pouco intensas também contribuiriam para diminuição da frutificação nos anos seguintes. Em Linhares, com clima mais estacional que no Barro Colorado, o evento de “El Niño” de 1983 provocou apenas uma seca moderada, e pareceu ter estimulado a frutificação, levando à sua diminuição no ano seguinte, num padrão semelhante ao encontrado por Wright et al. (1999). Entretanto, o forte evento de “El Niño” de 1987-1988, provocando uma seca severa e maiores mudanças atmosféricas, ao invés de estimular, foi limitante à frutificação de muitas das espécies estudadas.

#### 4.2.2. Mudança foliar

Uma maior demanda evaporativa do ar explicou o aumento da queda de folhas entre 1987 e 1991. Além das espécies caducifólias ou brevidecíduas, indivíduos de espécies sempre-verdes também perderam as folhas nesse período. Nossos dados concordaram com os de Wright & Cornejo (1990) e Wright (1991). Estes autores sugeriram que, em floresta tropical úmida no Panamá, a seca atmosférica e não do solo foi o estímulo ambiental importante para a queda de folhas, pelo menos para as árvores do dossel. A correlação observada entre evaporação e queda de folhas faz sentido, já que, segundo Reich (1995), uma maior demanda evaporativa do ar leva à diminuição do potencial hídrico nas folhas, e desenvolvimento de tensões internas, principalmente em árvores do dossel. Se a planta possui uma pequena capacidade de armazenamento interno de água (características do lenho), se o sistema radicular não é capaz de suprir água para diminuir as tensões,

ou se não há água disponível no solo, a tendência é de que haja derrubada total ou parcial das folhas (Reich, 1995). A queda de folhas é um processo associado à eliminação de estresse hídrico na planta (Alvim, 1964; Reich, 1995), sendo decorrência de um ritmo endógeno de crescimento vegetativo, no balanço entre desenvolvimento das partes aérea e radicular (Borchert, 1973; 1992). A senescência e abscisão foliar estão geralmente ligadas ao potencial hídrico das plantas, que depende de fatores internos das espécies, como competição entre crescimento aéreo e radicular (Borchert, 1973), capacidade de armazenamento de água no caule (Borchert, 1992;1994) e profundidade do sistema radicular (Reich, 1995). Geralmente, a profundidade das raízes, que pode sofrer influência da existência de camadas de impedimento ou de características físicas do solo é um fator importante, que provoca diferenças na sensibilidade ao estresse hídrico entre indivíduos (Reich & Borchert, 1984; Borchert, 1994). Isso pode explicar as grandes diferenças ocorridas entre as curvas de proporção de espécies e de indivíduos com queda de folhas: dependendo das condições de microhabitat, indivíduos da mesma espécie ou derrubaram ou retiveram suas folhas no anos mais secos.

O ano de máxima queda de folhas em Linhares foi 1987, ano que coincidiu com um evento forte de "El Niño". Asner et al. (2000) encontraram relação entre secas provocadas por eventos de El Niño e diminuição de biomassa foliar pela maior queda de folhas da vegetação na Amazônia oriental. Em Linhares, a seca severa de 1987 provocou aumento da proporção de indivíduos desfolhados neste ano e nos seguintes.

Alguns autores relacionaram a brotação em florestas tropicais úmidas à distribuição das chuvas durante o ano (Frankie et al. 1974, Jackson 1978, Carabias-Lillo & Guevara-Sada 1985, Morellato et al., 1989; Pires-O'Brien 1993), ou à deficiência hídrica no solo seguida de chuva (Reich & Borchert 1984). Em Linhares, a brotação correlacionou-se positivamente com a temperatura média do ar. Esta correlação é decorrente da variação da temperatura média ao longo do ano, e não entre anos. Entretanto, os períodos de maior brotação coincidiram com eventos de El Niño (1983, 1987 e 1992), que mostraram temperaturas médias e máximas levemente superiores no inverno, embora a média anual não tenha sido estatisticamente diferente. Segundo Longman & Jeník (1987), a temperatura do ar é o fator que mais influi na quebra de dormência de gemas vegetativas e, nos trópicos, a temperatura diurna afeta mais do que a noturna. No cacau, por exemplo, a brotação ocorre quando as temperaturas máximas excedem 28 °C e a amplitude térmica diária é maior que 9 °C.

Houve um aumento da proporção de indivíduos com folhagem nova no fim dos três períodos de “El Niño”. Em 1983 e 1992, os máximos da fenofase folhas novas foi devido aos máximos de brotação na mesma época; em 1987 deveu-se ao máximo de queda de folhas (Figura 6). A fenofase folhas novas é a que deve causar maior impacto sobre a comunidade de herbívoros associada (Basset, 1991), pois as folhas jovens são preferidas pelos herbívoros e a maior parte do dano ocorre no primeiro mês de produção de folhas (Coley, 1983). Boinski & Fowler (1989) relacionaram uma menor abundância de artrópodos no meio da estação chuvosa, em floresta úmida de terras baixas na Costa Rica, à menor abundância de folhas novas e efeito das chuvas. Segundo Aide (1993), a produção de folhas novas em épocas de menor densidade de insetos e produção sincrônica de muitas folhas levando à saciedade de herbívoros, pode reduzir danos por herbivoria.. Entretanto, é muito difícil conhecer quanto da variação de eventos fenológicos se deve à herbivoria ou a fatores climáticos, em florestas tropicais (Reich, 1995).

A diminuição da queda de folhas e a maior porcentagem de espécies e indivíduos com folhagem madura, observadas a partir de 1989, pode estar associada ao aumento da longevidade média foliar. Segundo Longman & Jeník (1987), a longevidade foliar média das espécies caducifólias é de 4 a 11 meses e das brevidecíduas, de 6 a 12 meses. A longevidade foliar é determinada pelo balanço entre custo da produção de novas folhas e manutenção das velhas de um lado, e benefício do ganho fotossintético de outro lado (Kikuzawa, 1986). Em muitas situações de estresse, derrubar as folhas e produzir outras em um período mais favorável seria mais vantajoso à árvore que investir na produção de uma copa capaz de tolerar um período com pouco potencial de ganho de carbono (Reich, 1995). Segundo o mesmo autor, em situações favoráveis, como em ambientes menos sazonais com ausência de fatores de estresse, a melhor estratégia para as plantas perenes seria reter uma folha velha até que uma nova folha esteja desenvolvida, transferindo seu conteúdo mineral para a nova, antes que a velha entre em senescência e sofra abscisão . Os fatores de estresse mais importantes que determinam a estratégia adaptativa ótima de mudança foliar em um dado ambiente seriam o frio e a seca (Jackson, 1978) e, quando a variação anual da temperatura é pequena, a sazonalidade da seca é que vai determinar esta estratégia.

Em ambientes onde a temperatura média do ar varia pouco, a temperatura mínima noturna do ar pode ser um fator de estresse, principalmente quando associada à estação seca. O aumento da temperatura mínima noturna em Linhares pode ter levado a um processo de aclimação gradual das árvores, que passaram a reter

por um período maior suas folhas, alterando a estratégia de mudança foliar. Além do aumento das temperaturas mínimas, a partir de 1990 houve também aumento da umidade relativa do ar, diminuição da deficiência hídrica e da evaporação, o que deve ter contribuído para um balanço hídrico mais favorável nas folhas. As temperaturas mais altas também podem ter contribuído também para a retenção de folhas maduras por um tempo maior, concordando com Asner et al. (2000).

A existência de períodos mais secos no clima de Linhares deve afetar não só os ritmos fenológicos, mas também a dinâmica da floresta como um todo. Rolim (1997), estudando a dinâmica florestal da Reserva Florestal de Linhares por um período de 20 anos, constatou que a seca de 1987 afetou sensivelmente as taxas de mortalidade das árvores da floresta, e que as árvores do dossel foram mais afetadas. Segundo este autor, cerca de 50% de toda a mortalidade de árvores ocorrida no período de 1975 a 1995 concentrou-se entre 1987 e 1989. Entretanto, em 1992 a floresta já estava balanceada novamente, demonstrando estar a comunidade adaptada à existência de secas periódicas quanto à sua dinâmica de regeneração (Rolim, 1997). Isto é um indicativo do papel do clima na dinâmica da floresta de Linhares, que reforça a idéia de sua importância também na determinação dos ritmos fenológicos da comunidade estudada.

O padrão de variação mostrado ao longo dos 11 anos de estudo, tanto para floração quanto para folhagem madura, mostrou-se semelhante ao do ciclo de atividade solar. Nossa hipótese é de que possa haver alguma relação entre essas fenofases e a atividade solar, através de mecanismos ainda não bem conhecidos. Landscheidt (s.d.)<sup>(2)</sup> descreveu a atividade solar com base no comprimento do ciclo solar, na taxa de rotação do sol em torno de seu equador (mudanças no seu momento angular orbital) e na dinâmica de formação de manchas solares, demonstrando que há uma relação muito estreita entre esta atividade e o clima na Terra. O ciclo de atividades de manchas solares tem a duração média de 11 anos, e caracteriza-se por uma fase ascendente, um pico e outra fase descendente, cuja duração média é maior que a primeira. De 1982 a 1986 houve um período correspondente à fase descendente do ciclo de atividade de manchas solares. O período de 1986-1987 coincidiu com uma época em que a constante solar "S" e irradiância foram mínimas, devido ao período de menor atividade no ciclo das manchas solares, enquanto o máximo valor foi atingido em 1991. O período de 1987 a 1991 correspondeu à fase de ascensão do mesmo ciclo. A cobertura global de nuvens sobre a Terra, que tem conexão direta com raios cósmicos e ventos solares por seu efeito ionizante na atmosfera,

---

<sup>2</sup> <http://www.microtech.com.au/dalv/solar/solar.htm> e <http://microtech.com.au/dalv/sun-enso/sun-enso.htm>

formando núcleos de condensação, também teve seu pico no fim de 1986 e diminuiu até o meio de 1990, quando atingiu seu mínimo valor. Dados da temperatura global medida por satélites indicaram um aumento desta a partir do fim de 1989 até início de 1992, justamente época de atividade solar em ascensão e diminuição da cobertura global de nuvens sobre a Terra. Todos estes fatores podem ter contribuído para o aumento das temperaturas mínimas noturnas que em Linhares ocorreu a partir de 1989.

Os resultados evidenciam que nem sempre estudos de curto prazo dão idéia precisa a respeito dos padrões gerais da comunidade, principalmente quando se almeja investigar a relação entre os fenorritmos e fatores abióticos em florestas tropicais, onde a diversidade de padrões fenológicos é muito maior que em florestas de clima temperado (Ratcke & Lacey, 1985; Wright & Van Schaik, 1994). Os resultados sugerem que as variações interanuais observadas devem ter um efeito sobre as comunidades de polinizadores, frugívoros, dispersores de sementes e predadores, o que merece ser melhor investigado.

### **III. CONCLUSÃO GERAL**

As espécies arbóreas estudadas na Reserva Natural de Linhares, embora apresentassem eventos fenológicos reprodutivos e vegetativos em qualquer época do ano, mostraram padrões sazonais, sendo possível associar fenofases reprodutivas e vegetativas a determinadas estações do ano solar, e estabelecer relações com padrões climáticos médios. Entretanto, muitos padrões fenológicos e relações com fatores abióticos não puderam ser revelados ao se fazer a análise apenas da fenodinâmica, com os dados médios do período de estudo. As análises da fenodinâmica, considerando-se o comportamento fenológico médio do conjunto das espécies, embora tivesse revelado melhor a associação das fenofases a certas estações do ano, mascarou a variação dos feno-ritmos entre os anos, ligadas a anormalidades climáticas. Por outro lado, a análise dos feno-ritmos, com os dados desdobrados entre os 11 anos de estudo, mostrou correlações mais fracas devido a uma grande dispersão dos dados em torno das respectivas médias.

Alguns fatores climáticos variaram mais dentro do ano do que entre anos, como a temperatura média, insolação e fotoperíodo (este último sendo constante entre os anos), sendo mais importantes na determinação da fenodinâmica média; outros como evaporação e umidade relativa do ar e temperatura mínima do ar variaram mais entre os anos do que dentro do ano, influenciando mais nos feno-ritmos. Outros fatores ambientais como precipitação e deficiência hídrica mostraram um padrão de variação que só foi revelado ao se analisarem as diferenças entre estações e entre anos. As diferenças entre as análises de regressão múltipla com os dados médios e dados desdobrados nas séries temporais permitiram esta distinção.

Considerando-se o conjunto todo de árvores, foi possível observar ciclos periódicos semestrais e anuais regulares para as principais fenofases; entretanto, a análise das espécies individualmente revelou uma maior diversidade fenológica, com predomínio de padrões irregulares.

A floresta de Linhares mostrou padrões fenológicos diferenciados de outras comunidades de floresta atlântica baixo-montana próximas ao litoral, e também de florestas estacionais semidecíduas do interior. Com características transicionais entre esses dois extremos, confirma nossa pressuposição da influência de um clima caracterizado por uma precipitação anual relativamente baixa, semelhante à das florestas estacionais, combinada a uma deficiência hídrica anual relativamente baixa e umidade relativa do ar mais alta ao longo do ano. De acordo com sua sazonalidade climática e os ritmos de mudança foliar, a floresta de Linhares pode ser

classificada como tropical estacional perenifolia (Longman & Jeník, 1987), um tipo transicional entre floresta tropical úmida ou ombrófila densa e floresta tropical estacional semidecídua da classificação do IBGE (1992).

Pela grande diversidade de padrões fenológicos encontrados, são necessários ainda estudos mais detalhados de espécies individuais, a fim de compreender melhor as respostas de cada uma aos fatores do meio físico, bem como explicar as causas da irregularidade fenológica e o papel dos fatores bióticos na evolução desses padrões.

## **IV. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- ACIESP. Glossário de Ecologia. São Paulo, Academia de Ciências do Estado de São Paulo, CNPq, Fapesp e Secretaria de Ciência e Tecnologia, 1997. 271 p. (Publicação ACIESP n.º 57).
- ADAYANANDAN, S., ATTYGALLA, D.N.C. ABEYGUNASEKARA, A.W.W.L., GUNATILLEKE, I.A.U.N., GUNATILLEKE, C.V.S. Phenology and floral morphology in relation to pollination of some Sri Lankan Dipterocarps. In: BAWA, K.S., HADLEY, M. (Eds.) Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990, p.103-33 (MAB Seris, 7)
- ADDICOT, F. T. Abscission strategies in the behavior of tropical trees. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMAN, M. H. (Eds.) Tropical trees as living systems. Cambridge: Cambridge University Press, 1978. p. 381-398.
- AIDE, T.M. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. Nature, v. 336, p. 574-575.
- AIDE, T.M. Dry season leaf production: an escape from herbivory. Biotropica, v.24, n.4, p.532-537, 1992.
- ALENCAR, J. da C. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Haynes-Leguminosae, na Amazônia Central. IV. Interpretação de dados fenológicos em relação a elementos climáticos. Acta Amazonica, v.18, n.3-4, p.199-209, 1988.
- ALENCAR, J. da C. Interpretação fenológica de espécies lenhosas de campina na reserva Biológica de Campina do INPA ao norte de Manaus. Acta Amazonica, v.20, n. único, p.145-83, 1990.
- ALENCAR, J. da C. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke, Manaus, AM. Acta Amazonica, v.24, n.3/4, p.161-82, 1994.
- ALENCAR, J. da C., ALMEIDA, R.A. de, FERNANDES, N.P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. Acta Amazonica, v.9, n.1, p.163-98, 1979.
- ALVIM, P. de T. Tree growth periodicity in tropical climates. In: ZIMMERMANN, M.H. (Ed.) The formation of wood in forest trees. New York: Academic Press, 1964. p.479-95.
- ALVIM, P. de T.; ALVIM, R. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: TOMLINSON, P.B., ZIMMERMANN, M.H. (Eds.) Tropical trees as living systems. Cambridge: Cambridge University

- Press, 1978. p.445-464.
- ANSARI, A.A. Phenological aspects of Madhasulia Forest, Gorakhpur. Indian Forester, v.4, p.250-7, 1989.
- APPANAH, S. General flowering in the climax rain forests of South-east India. Journal of Tropical Ecology, v.1, p.225-240, 1985.
- APPANAH, S. Plant-pollinator interactions in Malaysian rain forests. In: BAWA, K.S., HADLEY, M. (Eds). Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990. p.85-101 (MAB Series, 7)
- ARRUDA, F.B., ZULLO JR., J., OLIVEIRA, J.B. de. Parâmetros de solo para o cálculo da água disponível com base na textura do solo. Revista Brasileira de Ciência do Solo, v.11, p.11-5, 1987.
- ASHTON, P.S., GIVINISH, T.J., APRANAH, S. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. The American Naturalist, v.132, n.1, p.44-66, 1988.
- ASNER, G.P.; TOWNSEND, A.R.; BRASWELL, B.H. Satellite observations of El Nino effects on Amazon forest phenology and productivity. Geophysical Reserach Letters, v. 27, n. 7, p. 981-984, 2000.
- AUGSPURGER, C. A cue for synchronous flowering. In: LEIGH Jr, E.G., RAND, A.S., WINDSOR, D.M. (Eds.) The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Washington: Smithsonian Institution Press, 1982. p.133-150.
- AUGSPURGER, C. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. Biotropica, v. 15, p. 257-267, 1983.
- BAKER, H. G.; BAWA, K. S.; FRANKIE, G. W.; OPLER, P. A. Reproductive biology of plnats in tropical forests. In: GOLLEY, F. B. (Ed.) Tropical Rain Forest Ecosystems: structure and function. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1983. p. 183-216.
- BARROS, M.A.G., CALDAS, L.S. Acompanhamentos de eventos fendógicos apresentados por cinco gêneros nativos do cerrado (Brasília-DF). Brasil Florestal, v.10, n.42, 1980. p.7-14.
- BASSET, Y. Leaf production of an overstorey rainforest tree and its effects on the temporal dis tribution of

- associated insect herbivores. Oecologia, v.88, p.211-19, 1991.
- BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of ecology and Systematics, v. 21, p. 399-422, 1990.
- BAWA, K. S.; NG, F. S. P. Phenology- commentary. . In: BAWA, K.S., HADLEY, M. (Eds). Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990. p.17-20. (MAB Series, 7)
- BAWA, K.S.; KRUGMAN, S.L. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In: GÓMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M. (Eds.) Rain forest regeneration and management. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1991. p.119-136.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. Ecology: individuals, populations and communities. Cambridge: Blackwell Scientific Publications, 1990. 945 p.
- BERGÉ, P.; POMEAU, Y.; DUBOIS-GANCE, M. Dos ritmos ao caos. São Paulo: Editora da Universidade Estadual Paulista, 1996. 301 p.
- BERLIN, K.E.; PRATT, T.K.; SIMON, J.C.; KOWALSKY, J. R.; HATFIELD, J. S. Plant phenology in a cloud forest on the island of Maui, Hawaii. Biotropica, v. 32, v. 1, p. 90-99, 2000.
- BOINSKI, S., FOWLER, N.L. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. Biotropica, v.21, n.3, p.223-33, 1989.
- BOOJH, R., RAMAKRISHNAN, P.S. Phenology of trees in a subtropical evergreen montane forest in north-east India. Geo-Eco-Trop., v.5, n.3, p.189-209, 1981.
- BORCHERT, R. Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions. Physiologia plantarum, v.29, n.173-180, 1973.
- BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica, v.15, n.2, p.81-89, 1983.
- BORCHERT, R. Computer simulation of tree growth periodicity and climatic hydroperiodicity in tropical forests. Biotropica, v.24, n.3, p.385-95, 1992.

- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology, v.75, n.5, p.1437-49, 1994.
- BUDOWSKI, G. Forest species in successional process. Turrialba, v. 15, n. 1, p. 40-42, 1965.
- BULLOCK, S.H.; SOLIS-MAGALLANES, J.A. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica, v.22, n.1, p.22-35, 1990.
- BURGER, W.C. Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Etiopia. Biotropica, v.6, n.1, p.38-42, 1974.
- CARABIAS-LILLO,J.;GUEVARA-SADA, S. Fenologia en una selva tropical humeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. In: GOMEZ-POMPA, A.; del AMO-RODRÍGUEZ, S. (eds.) Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, México: Tomo II. México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bioticos, Editorial Alhambra Mexicana, 1985. p.27-66.
- CARVALHO, J. O. P. de. Fenologia de espécies de potencial econômico que ocorrem na Floresta Nacional do Tapaiós. Belém: EMBRAPA-CPATU, 1980. 15 P. (EMBRAPA-CPATU. Boletim de pesquisa, 20).
- CHATFIELD, C. The analysis of time series: an introduction. London: Chapman & Hall, 1992 (4<sup>th</sup>ed.). 241p.
- COLE, B.J. Overlap, Regularity and Flowering Phenologies. American Naturalist, v.117, n.6, p.993-7, 1982.
- COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs, v. 53, p. 209-233, 1983.
- CORLET, R.T. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Butik Timah, Singapore. Journal of Tropical Ecology, v.6., p.55-63, 1990.
- COSTA, L.G.S., PIÑA-RODRIGUEZ, F.C.M., JESUS, R.M. Grupos ecológicos e a dispersão de sementes de espécies arbóreas em trecho da floresta tropical na Reserva Florestal de Linhares (ES). Revista do Instituto Florestal, v.4, n. único, p.303-305, 1992 a.
- COSTA, M. L.M. N.; PEREIRA, T.S.; ANDRADE, A. C. S. Fenologia de algumas espécies da mata atlântica, Reserva Ecológica de Macaé de Cima (estudo preliminar). Revista do Instituto Florestal, v.4, n. único, p.227-232, 1992b.

- CROAT, T.B. Phenological behaviour of habitat and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). Biotropica, v.7, n.4, p.270-177, 1975.
- CROAT, T.B. Seasonal flowering behavior in Central Panama. Annals of Missouri Botanical Garden, v.56, p.295-307, 1969.
- DAUBENMIRE, R. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in north-western Costa Rica. Journal of Ecology, v.60, p.147-70, 1972.
- ENGEL, V.L.; PRADO, P. I. K. L. Aspectos da silvigênese de uma mata pluvial atlântica em Linhares, ES. Revista do Instituto Florestal, v.4., n. único, p. 163-168. (Parte 1, Ed. Especial).
- ESTABROOK, G.F., WINSOR, J.A., STEPHENSON, A.G., HOWE, H.F. When are two phenological patterns different? Botanical Gazette, v.143, n.3, p.374-378, 1982.
- FLEMING, T.H., PARTRIDGE, B.L. On the analysis of phenological overlap. Oecologia, v.62, n. 3, p.344-350, 1985.
- FONSECA, R.C.B. Fenologia e estrutura de uma floresta semidecídua em Botucatu, SP: relação com as fases de desenvolvimento sucessional. Piracicaba: USP, 1998. 86p. DISSERTAÇÃO (Mestrado em Ciências Florestais) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. 1998.
- FOSTER, R. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. *In*: LEIGH Jr, E.G., RAND, A.S., WINDSOR, D.M. (Eds.). The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Washington: Smithsonian Institution Press, 1982a. p.151-172.
- FOSTER, R. Famine on Barro Colorado Island. *In*: LEIGH Jr, E.G., RAND, A.S., WINDSOR, D.M. (Eds.). The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Washington: Smithsonian Institution Press, 1982b. p.201-212.
- FRANKIE, G.N., BAKER, H.G., OPLER, P.A (a). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology, v.62, p.881-913, 1974a).
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G., OPLER, P.A (b). Tropical plant phenology: application for studies in community ecology. *In*: LIETH (Ed). Phenology and seasonality modeling. New York: Springer-

Verlag, 1974b. p.287-296. (Ecological studies: analysis and synthesis, 8).

FRANKIE, G.W., VINSON, S.B., NEWSTRON, L.E., BARTHELL, J.F., HABER, W.A., FRANK, J.K. Plant phenology, pollination ecology, pollinator behaviour and conservation of pollinators in neotropical dry forests. In: BAWA, K.S., HADLEY, M. (Eds.). Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990. p.37-47 (MAB Series, 7).

FRENCH, K. Phenology of fleshy fruits in a wet sclerophyll forest in southeastern Australia - are birds an important influence? Oecologia, v.90, n.3, p.366-73, 1972.

GAUTIER-HION, A. Interaction among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African Tropical Rain Forest. In: BAWA, K.S., HADLEY, M. (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990. p.219-230.

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

GENTRY, A. H. Bignoniaceae of Southern Central America: distribution and ecological specificity. Biotropica, v. 8, n.2, p. 117-131, 1976.

HEIDEMAN, P.D. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. Journal of Ecology, v.77, p.1059-79, 1989.

HILTY, S.L. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. Biotropica, v.12, n.4, p.292-306, 1980.

HOPKINS, M. S., GRAHAM, A.W. Community phenological patterns of a lowland tropical rainforest in north-eastern Australia. Journal of Ecology, v.14, p.393-413, 1989.

HOPKINS, H. C.; HOPKINS, M. J. G. Fruit and seed biology of the neotropical species of *Parkia*. In: SUTTON, S. L.; WHITMORE, T. C.; CHADWICK, A. C. (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. p. 197-209.

HOWE, H. F. Annual variation in a tropical seed-dispersal system. In: SUTTON, S. L.; WHITMORE, T. C.; CHADWICK, A. C. (Eds.) Tropical rain forest: ecology and management. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. p. 211-227.

- HOWE, H.F., SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics, v.13, p.201-28, 1982.
- HOWE, H.F., WESTLEY, L.C. Ecology of pollinations and seed dispersal. In: CRAWLEY, M.J. (Ed.). Plant Ecology. London: Blackwell Scientific Publications, 1986. p.185-215.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G., SÁNCHEZ-GARCÍAS, B.; GONZÁLES-GARCÍA, L. Fenologia de lianas y arboles anemócoros en una selva calido-húmeda de México. Biotropica, v.23, n.3, p.242-254, 1991.
- IBGE. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1992. 92 p. (Manuais técnicos em geociências, 1).
- JACKSON, J.J. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. Biotropica, v.10, n.1, p.38-42, 1978.
- JANZEN, D.H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution, v.21, p.620-37, 1967.
- JANZEN, D.H. Seeding patterns of tropical trees. In: Tomlinson, P.B., ZIMMERMANN, M.H. (Ed.) Tropical trees as living systems. Cambridge: Cambridge University Press, 1978. p.83-127.
- JANZEN, D. H. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. Biotropica, v. 4, p. 69-103, 1974.
- JANZEN, D.H.; VÁZQUEZ-YANES, C. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. In: GÓMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M. (Eds.) Rain forest regeneration and management. Paris:UNESCO, TheParthenon Publishing Group, 1991. p.137-156.
- JESUS, R.M. de Mata Atlântica de Linhares: aspectos florestais. In: SEMINÁRIO SOBRE DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO E IMPACTO AMBIENTAL EM ÁREAS DO TRÓPICO ÚMIDO BRASILEIRO, 1, Belém, 1986. A experiência da CVRD... Rio de Janeiro: CVRD, 1987. p.35-71.
- JESUS, R.M., SOUZA, A. L., GARCIA, A. Produção sustentável de floresta atlântica. Documento SIF, v.7, 1992.

- KIKUZAWA, K. Leaf survival strategy of forest trees. Japanese Journal of Ecology, v.36, p.189-203, 1986.
- KNOWLES, O. H.; PARROTTA, J. A. Phenological observations and tree seed characteristics in an equatorial moits forest at Trombetas, Para State, Brazil. *In*: LIETH, H.; SCHWARTZ, M. D. Phenology in seasonal climates I. Leiden: Backhuys Publishers, 1997. P. 67-84.
- KUBITZKI, K., ZIBURSKI, A. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. Biotropica, v.26, n.1, p.30-43, 1994.
- LANDSCHEIDT, T. (a). Solar activity: a dominant factor in climate dynamics. Energy and Environment. no prelo. <http://www.microtech.com.au/dalv/solar/solar.htm>.
- LANDSCHEIDT, T.(b). Solar activity controls El Niño and La Niña. <http://www.microtech.com.au/dalv/sun-enso/sun-enso.htm>
- LAW, B.; MACKOWSKI, C.; SCHOER, L.; TWEEDIE, T. Flowering phenology of myrtaceous trees and their relation to climatic, environmental and disturbance variables in northern New South Wales. Australian Ecology, v. 25, n. 2, p. 160-178, 2000.
- LEE, T.D. Patterns of fruit and see production. *In*: DOUST, J., DOUST, L.L. (Eds). Plant reproductive ecology: patterns and strategies. New York: Oxford University Press, 1988. p.179-202.
- LEIGH Jr., E.G., WINDSOR, D.M. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. *In*: LEIGH Jr., E.G., RAND,A.S., WINDSOR, D.M (Eds.) The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Washington: Smithsonian Institution Press, 1982. p.111-122.
- LEIGHTON, W., LEIGHTON, D.R. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. *In*: Tropical rain forest: ecology and management. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. p.181-195.
- LEVIN, D.A., ANDERSON, W. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. The American Naturalist, v.104, n.939, p.455-467, 1970.

- LEVINS, R. Strategies of adaptation. In: \_\_\_\_\_. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton: Princeton University Press, 1968. P. 10-38.
- LIETH, H. Purposes of a phenology book. In: \_\_\_\_\_ (Ed.) Phenology and seasonality modeling. Berlin: Springer-Verlag, 1974. p.3-19.
- LONGMAN, K.A.; JENÍK, J. Tree growth physiology. In: \_\_\_\_\_ (Eds.) Tropical forest and its environment. 2nd ed. Essex: Longman Scientific & Technical, 1987. p.124-201.
- MANTOVANI, W., MARTINS, F.R. Variações fenológicas das espécies do cerrado da reserva Biológica de Mogi Guaçu, Estado de São Paulo. Revista Brasileira de Botânica, v.11, p.101-12, 1988.
- MARANGON, L. C. Fenologia de essências florestais nativas da microrregião de Viçosa- Minas Gerais. Viçosa: UFV, 1988. 80 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Viçosa, 1988.
- MARQUES, M.D.; GOLOMBOCK, D.; MORENO, C. Adaptação temporal. In: MARQUES, N.; MENA-BARRETO, L. (Org.). Cronobiologia: princípios e aplicações. São Paulo: EDUSP, 1997. p. 45-84.
- MARQUES, N.; MENA-BARRETO, L. (Org.). Cronobiologia: princípios e aplicações. São Paulo: EDUSP, 1997. 321 p.
- MARTINS, F.R. O balanço hídrico seqüencial e o caráter semidecíduo da floresta do Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro (SP). Revista Brasileira de Estatística, v.43, n.170, p.353-391, 1982.
- MATTHES, L.A.F. Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP). Campinas: UNICAMP, 1980. 209p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 1980.
- MEDWAY, L. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. Biological Journal of the Linnean Society, v.4., p.117-46, 1972.
- MENANDRO, M. de S.; JESUS, R. M. de. Estudo das fenofase em essências florestais nativas. Revista do Instituto Florestal, v. 16 A (parte 1), p. 257-262, 1982.
- MONASTERIO, M., SARMIENTO, G. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and

- the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. Journal of Biogeography, v.3, p.325-56, 1976.
- MONTAGNER, L.H., YARED, J.A.G. Aspectos da fenologia de *Cordia goeldiana* Huber e suas relações com alguns parâmetros climáticos. Boletim de pesquisa n: 54. EMBRAPA-CPATU, 1983. 18p.
- MORELLATO, L.P.C. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil. Campinas: UNICAMP, 1991. 176p. Tese (Doutorado em Ecologia)- Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 1991.
- MORELLATO, L.P.C. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In: \_\_\_\_\_ (Org.) História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. Campinas: Editora da UNICAMP/FAPESP, 1992. p.96-110.
- 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, Rio de Janeiro, v.50, n.1, p.163-173, 1990.
- MORELLATO, L.P.C.; LEITÃO FILHO, H.F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: MORELLATO, L.P.C. (Org.) História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. Campinas: Editora da UNICAMP/FAPESP, 1992. p.112-140.
- MORELLATO, L.P.C.; LEITÃO-FILHO, H.F.; RODRIGUES, R.R. JOLY, C.A. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. Revista Brasileira de Biologia, v.50, n.1, p.149-162, 1990.
- MORELLATO, L.P.C.; RODRIGUES, R.R.; LEITÃO-FILHO, H.F.; JOLY, C.A. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. Revista Brasileira de Botânica, v.12, p.85-98, 1989.
- MORI, S.A., KALLUNKI, J.A. Phenology and floral biology of *Gustavia superba* (Lecythidaceae) in Central Panama. Biotropica, v.8, n3, p.184-192, 1976.
- MORI, S.A., LISBOA, G., KALLUNKI, J.A. Fenologia de uma mata higrófila sub-bahiana. Theobroma, v.12, p.217-30, 1982.
- MORI, S.A., PRANCE, G.T. Species diversity, phenology, plant-animal interactions and their correlation

- with climate, as illustrated by the Brazil nut Family (*Lecythidaceae*). In: DICKINSON, R.E. (Ed.). The geophysiology of Amazonia. New York, John Wiley & Sons, 1987. p.69-89.
- MORI, S. A.; SILVA, L. A. M.; SANTOS, T.S. Observações sobre a fenologia e biologia floral de *Lecythis pisonis* (*Lecythidaceae*). Theobroma, v. 10, p. 103-111, 1980.
- MOTA, F.S. Meteorologia agrícola. São Paulo: Livraria Nobel, 1981. 376p. (5ª ed.).
- MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. Aims and methods of vegetation ecology. New York: John Wiley & Sons, 1974.
- MURALI, K.S., SUKUMAR, R. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. Journal of Ecology, v.82, p.759-67, 1994.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. ; BAKER, H. G; COLWELL, R. K. Diversity of long-term flowering patterns. In: Mc DADE, L. A. et al. (Eds). La Selva: ecology and natural history of a lowland tropical rainforest. Chicago: University of Chicago Press, 1993. p. 142-160.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. ; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. Biotropica, v.2, n.2, p.141-59, 1994.
- NEWTON, P.N. The structure and phenology of a moist deciduous forest in the Central Indian Highlands. Vegetatio, v.75, p.3-16, 1988.
- NG, F.S.P. Gregarious flowering of dipterocarps in Kepong, 1976. The Malaysian Forester, v.40, n.3, p.126-137, 1977.
- OLIVEIRA, P. E. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: SANO, S. M; ALMEIDA, S. P. (Eds.) Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: EMBRAPA-CPAC, 1998. p. 169-192.
- 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, p. 231-236, 1976.
- 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, n.1, p.167-88, 1980.

- 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, p.231-236, 1976.
- 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.
- PANOSO, L.A.; GOMES, I.A.; PIRES FILHO, A. M.; BONELLI, S.(Coord.). Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Espírito Santo. Boletim Técnico EMBRAPA/SNLCS, Rio de Janeiro, n.45. 461p. il + mapa.
- PEIXOTO, A.L., GENTRY, A. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiros na Reserva Florestal de Linhares. (Espírito Santo, Brasil). Revista Brasileira de Botânica, v.13, p.19-25, 1990.
- PERRY, D. R.; STARRET, A. The pollination ecology and blooming strategy of a neotropical emergent tree, *Dipteryx panamensis*. Biotropica, v. 12, n. 4, p. 307-313, 1980.
- PIA, L.E. Análisis multivariado: método de componentes principales. Washington: Secretaria Geral de la Organización de los Estados americanos, 1986. 94 p.
- PIRES-O'BRIEN, M.J. Phenology of tropical trees from Jari, Lower Amazon, I. Phenology of eight forest communities. Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica, v.9, n.1, p.67-92, 1993.
- PIRES-O'BRIEN, M. J., O'BRIEN, C.M. Fenologia Florestal. In: \_\_\_\_\_. Ecologia e modelamento de florestas tropicais. Belém: FCAP, Serviço de Documentação e Informação, 1995. 400p.303-56.
- POOLE, R.W., RATHCKE, B.J. Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. Science, v.203, n.2, p.470-471, 1979.
- PRIMACK, R. B. Relationships among flowers, fruits, and seeds. Annual Review of Ecology and Systematics, v. 18, p. 409-430, 1987.
- PUTZ, F.E. Aseasonality in Malaysia tree phenology. Malaysian Forester, Kepong, v.42, p.1-24, 1979.
- RAMALHO, R. da SILVA; MARANGON, L. C. Características fenológicas de *Melanoxylon brauna* Schott., em Viçosa – Minas Gerais. Revista Árvore, v. 13, n. 2, p. 203-209, 1989.

- RATHCKE, B.; LACEY, E. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics, v.16, p.179- 214, 1985.
- REICH, P.B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. Canadian Journal of Botany, v.73, p.164-74, 1995.
- REICH, P.B. BORCHERT, 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology, v.72, p.61-74, 1984.
- RIZZINI, C.T. Tratado de Fitogeografia do Brasil. São Paulo: HUCITEC, 1979. 374 p. (vol. 2)
- ROLIM, S. G. Dinâmica da Floresta Atlântica em Linhares (ES) (1980-1995). Piracicaba: Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 1987. 87 p. DISSERTAÇÃO (Mestrado em Ciências Florestais) – ESALQ, USP, 1997.
- ROTENBERG, L.; MARQUES, N.; MENA-BARRETO, L. Desenvolvimento da cronobiologia. In: MARQUES, N.; MENA-BARRETO, L. (Org.). Cronobiologia: princípios e aplicações. São Paulo: EDUSP, 1997. P. 23-44
- SARMIENTO, G.; MONASTERIO, M. Life forms and phenology. In: BOULIERE, F. (Ed.). Ecosystems of the world: tropical savannas. Amsterdam: Elsevier Publisher, 1983. p. 141-156.
- SNOW, D. W. A possible selection factor in the evolution of fruiting species in a tropical forest. Oikos, v. 15, p. 274-281, 1966.
- SNOW, A. A.; WHIGHAM, D. F. Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). Ecology, v. 70, n. 1, p. 1286-1293, 1989.
- SMYTHE, N. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. The American Naturalist, v.104, n.935, p.25-35.
- SPINA, A.P. Composição florística de uma floresta de brejo na região de Campinas, e algumas considerações sobre os sistemas sexuais, a fenologia de floração e de frutificação e as síndromes de dispersão das espécies da comunidade. Campinas: UNICAMP, 1997. 169p. DISSERTAÇÃO (Mestrado em Ecologia)-Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 1997.

- STATSOFT. Statistica for Windows [Computer program manual]. Tulsa,: StatSoft, Inc. 1995. 968 p.
- STUBBLELINE, W., LANGENHEIN, J.H., LINCOLN, D. Vegetative response to photoperiod in the tropical leguminous tree *Hymenaea courbaril* L. Biotropica v.10, n.1, p.18-29, 1978.
- TALORA, D. C.; MORELLATO, L. P. Fenologia de espécies arbóreas em florestas de planície litorânea do sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica, v. 23, n. 1, p. 13-26, 2000.
- TERBORGH, J. Keystone plant resources in the tropical forest. In: SOULÉ, M. E. (Ed.). Conservation Biology: the science of scarcity and diversity. Sunderland: Sinauer Ass. Publishers, 1986. P. 309-329.
- TERBORGH, J. Seed and fruit dispersal - Commentary. In: BAWA, K.S., HADLEY, M. (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990. P.181-90 (MAB Series, 7)
- THORNTHWAITE, C. W. An approach towards a rational classification of climate. Geographical Review, n. 38, p. 55-94, 1948.
- TUBELIS, A.; NASCIMENTO, F.J.L. Meteorologia descritiva: fundamentos e aplicações brasileiras. São Paulo: Nobel,1988. 374p.
- VAN DER PIJL, L. Principles of dispersal in higher plants. Berlim: Springer-Verlag, 1969. 2<sup>a</sup>. ed.
- VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, J. S. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics, v. 24, p. 353-377, 1993.
- WALDHOFF, P. VIANA, V. M. Efeito de borda em um fragmento de mata atlântica em Linhares, ES. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7; CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1, Curitiba, 1993. Anais... São Paulo: SBS/SBEF, 1993. p. 41-44 (Vol. 1).
- WALTER, H. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Edinburg, Oliver & Bayd, 1971. 539p.
- WALTER, H. Vegetation of the Earth: in relation to climate and the eco-physiological conditions. New York: Springer-Verlag, 1975. 237 p. (2<sup>nd</sup> ed.).

- WILLSON, M.F. The Ecology of seed dispersal. In: FENNER, M. (Ed.). The ecology of regeneration in plant communities. Wallingford, CAB International, 1992. p.61-85.
- 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. (Eds.) Frugivores and seed dispersal. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1986. p. 19-35.
- WILLIAMS, R. J.; MYERS, B. A.; EAMUS, D.; DUFF, G.A. Reproductive phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. Biotropica, v. 31, n. 4, p. 626-636, 1999.
- WINT, G.R.W. Leaf damage in tropical rain forest canopies. In: SUTTON, S.L.; WHITMORE, T.C.; CHADWICK, A.C. (Eds.) Tropical rain forest: ecology and management. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. p.229-238.
- WRIGHT, J.S. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. Ecology, v.72, n.5, p.1643-57, 1991.
- WRIGHT, S.J. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. (Ed.) Tropical forest plant ecophysiology. New York: Chapman & Hall, 1996. p. 440-460
- WRIGHT, J.S., CALDERON, O. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. Journal of Ecology, v.83, p.937-48, 1995.
- WRIGHT, J.S., CORNEJO, F.H. Seasonal drought and the timing of flowering and leaf fall in a neotropical forest. In: BAWA, K.S., HADLEY, M. (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Paris: UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990. p.49-61.
- WRIGHT, J.S., Van SCHAIK, C. P. Light and the phenology of tropical trees. The American Naturalist, v.143, n.1, p.192-9, 1994.
- WRIGHT, S.J.; CARRASCO, C.; CALDERON, O. PATON, S. The El Nino Southern Oscillation variable fruit production, and famine in a tropical forest. Ecology, v. 80, n. 5, p. 1632-1647, 1999.
- YAP, S.K., CHAN, H.T. Phenological behavior of some Shorea species in Peninsular Malaysia. In: BAWA, K.S., HADREY, M. (Eds.). Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Paris: UNESCO / The Parthenon Publishing Group, 1990. p.21-35. (MAB Seris, 7).

ZAR, J. H. Biostatistical analysis. Englewood Cliff: Prentice-Hall, 1984 (2<sup>nd</sup> Ed.). 718 p.

ZIMMERMAN, M. Nectar production, flowering phenology and strategies for pollination. *In*: DOUST, J. L.; DOUST, L. L. (Eds). Plant reproductive ecology: patterns and strategies. New York: Oxford University Press, 1988. p. 157-178.