

Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil¹

CINARA S.C. BENCKE^{2,3} e L. PATRÍCIA C. MORELLATO^{2,4}

(recebido: 19 de julho de 2001; aceito: 03 de abril de 2002)

ABSTRACT – (Comparative phenological study of nine tree species from three Atlantic forests, southeastern Brazil). A study was carried out to compare the phenological patterns of nine tree species from three contiguous Atlantic forest types: “restinga” forest, coastal-plain forest and Atlantic (premontane) rain forest. The study was conducted at Núcleo Picinguaba, Ubatuba Municipality, São Paulo State (23°22’ S and 44°48’ W), Brazil, from November/1994 to April/1996. The intensity of phenological events was estimated for each tree according to a scale ranging from 0 to 4, with a 25% interval between the classes. The species presented the same phenological patterns across the forest types in the study area, except for two species (*Guatteria australis* St.-Hill. and *Didymopanax calvum* Decne. & Planch.). The heterogeneity of individual patterns exhibited by these species may be related to structural differences among the forest types, such as canopy height and soil humidity.

RESUMO – (Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil). Foi desenvolvido um estudo comparativo do comportamento fenológico de nove espécies arbóreas no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, em três formações florestais contíguas: floresta de restinga, floresta de planície e floresta de encosta. As observações foram realizadas de novembro/1994 a abril/1996. A intensidade dos eventos fenológicos foi estimada para cada indivíduo, utilizando uma escala de 0 a 4 com um intervalo de 25% entre cada classe. As espécies mantiveram os mesmos padrões fenológicos, independente da floresta, exceto duas delas (*Guatteria australis* St.-Hill. e *Didymopanax calvum* Decne. & Planch.). A heterogeneidade dos padrões individuais, exibida por estas espécies, pode estar relacionada a diferenças estruturais entre as formações florestais amostradas, tais como a altura do dossel e umidade do solo.

Key words - Atlantic forest, phenology, flowering, fruiting, leafing

Introdução

A maioria das pesquisas sobre fenologia e sazonalidade em florestas neotropicais tem sido realizada em ambientes florestais sob condições climáticas sazonais (Daubenmire 1972, Frankie *et al.* 1974, Monasterio & Sarmiento 1976, Alencar *et al.* 1979, Opler *et al.* 1980, Morellato *et al.* 1989, Morellato 1995, Ortiz 1990). Em contraste, estudos sistemáticos acerca da fenologia de espécies arbóreas em florestas neotropicais úmidas, sob condições climáticas pouco sazonais, são ainda escassos (Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Opler *et al.* 1980). Especialmente na floresta atlântica brasileira (senso estrito – Joly *et al.* 1991), temos apenas os estudos recentes de Talora & Morellato (2000) e Morellato *et al.* (2000). Ao mesmo tempo, enquanto os estudos fenológicos em comunidades têm

se multiplicado nos últimos anos, são poucos os estudos enfocando uma ou poucas espécies, abordando a dinâmica temporal das populações, nos Neotrópicos em geral (Augspurger 1981, Bullock 1982, Porras 1991) e, em particular, no Brasil (Alencar *et al.* 1979, Alencar 1990, 1994, Morellato *et al.* 1990, Morellato & Leitão-Filho 1990, Peres 1994, Scariot *et al.* 1995).

O presente estudo teve como objetivo geral descrever e comparar o comportamento fenológico de nove espécies arbóreas em três tipos de Floresta Atlântica. A Floresta Atlântica abriga uma das mais altas diversidades biológicas nos trópicos (Joly *et al.* 1991), diversidade esta que tem sido relacionada à grande variedade de microhabitats dentro de sua área de ocorrência (Brown & Brown 1992). Esta diversidade de espécies e habitats pode acarretar variações no padrão fenológico da vegetação, relacionadas a: a) variação na composição específica ente áreas contíguas, ou b) variação no comportamento fenológico da mesma espécie em diferentes microhabitats. Como questão específica pretendeu-se verificar se ocorrem variações fenológicas intraespecíficas relacionadas à distribuição das espécies em diferentes habitats, aqui representados por três tipos de floresta atlântica: floresta de restinga, floresta de planície e floresta de encosta.

1. Parte da dissertação de mestrado de C.S.C. Bencke.
2. Universidade Estadual Paulista, Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia de Plantas e Dispersão de Sementes, Caixa Postal 199, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil.
3. Endereço atual: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Ecologia, Caixa Postal 15007, 91540-000 Porto Alegre, RS, Brasil.
4. Autor para correspondência: pmorella@rc.unesp.br

Material e métodos

Área de estudo - O Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba (NDP), com área de 7.850 ha, está localizado ao norte do Município de Ubatuba (23°22' S e 44°48' W), Estado de São Paulo e integra o Parque Estadual da Serra do Mar (309.938 ha). O NDP preserva todo um gradiente altitudinal, desde o nível do mar até altitudes de 1.300 metros, favorecendo a existência de vários ecossistemas representativos da Mata Atlântica (Morellato *et al.* 2000).

O clima da região, conforme a classificação de Köppen (1948), é do tipo Af, clima de floresta tropical chuvosa, caracterizado pela temperatura média do mês mais frio do ano superior a 18 °C (A) e umidade constante decorrente de precipitação abundante em todos os meses (f). Os dados climáticos utilizados no presente trabalho foram fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) e coletados na Estação Experimental de Ubatuba, a aproximadamente 20 km da área de estudo. O clima médio para 30 anos (entre 1966 e 1995) mostra a existência de uma estação super-úmida, com chuvas frequentes, de outubro a abril (precipitação média de 285 mm mensais) e uma estação menos úmida de maio a setembro, com chuvas menos constantes, mas sem déficit hídrico (precipitação média de 118 mm mensais). A precipitação média anual é de 2.100 mm, com umidade relativa do ar média sempre superior a 80% e temperatura média anual de 22 °C. Os dias mais longos duram, em média, 13 horas e ocorrem durante a estação super-úmida, enquanto os dias mais curtos (entre 10 e 11 horas) ocorrem durante o período de menor pluviosidade (figura 1).

No período deste trabalho (maio de 1994 a abril de 1996) foram observadas variações em relação ao clima médio (figura 1). No ano de 1994, os meses de julho (70,8 mm) e agosto (57,2 mm) foram bem mais secos do que a média mensal para 30 anos (102,6 e 93,9 mm, respectivamente). O ano de 1995 ficou mais próximo da média climática, com precipitação anual de 2.857 mm e temperatura média de 22,9 °C. A pluviosidade nos primeiros meses do ano de 1996 foi muito superior à média, alcançando 898,6 mm no mês de fevereiro. Este foi o segundo maior valor de precipitação mensal registrado nos últimos 30 anos.

A vegetação do NDP pode ser caracterizada, de forma geral, como floresta pluvial tropical costeira (Fernandes & Bezerra, 1990) ou floresta atlântica senso estrito (Joly *et al.* 1991), abrangendo os vales e as encostas orientais da Serra do Mar e a planície litorânea. O presente estudo foi desenvolvido em três áreas de floresta do NDP, duas localizadas sobre a planície litorânea e uma sobre a encosta, a saber:

Floresta de restinga - desenvolve-se próximo da orla marítima, na planície costeira, distante cerca de 500 m da praia, denominada floresta de restinga (Morellato *et al.* 2000) ou floresta de planície (Cesar & Monteiro 1996). O dossel da floresta é relativamente baixo, inferior a 20 m de altura, e não apresenta estratificação evidente. Para descrição

detalhada da vegetação ver Cesar & Monteiro (1996), Talora & Morellato (2000) e Morellato *et al.* (2000).

Floresta de planície - Localiza-se na planície litorânea, distante cerca de 2,5 km da praia, na base de uma encosta. O dossel é alto, permitindo uma tênue distinção em dois estratos. O primeiro estrato (entre 15 e 25 m) é ocupado principalmente pelas espécies *Lamanonia ternata* Vell., *Sloanea guianensis* Benth., *Hyeronima alchorneoides* Fr. Allem., *Euplassa cantareirae* Sleum. e *Cupania oblongifolia* Mart. No segundo estrato, entre 5 e 15 m, encontram-se as espécies típicas de sub-dossel como *Gutteria australis* St. Hill., *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, *Guarea macrophylla* Vahl e *Marlierea obscura* Berg. *Virola oleifera* (Schott.) A.C. Smith e *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. podem ser consideradas emergentes, atingindo até 30 m de altura. A escassez de indivíduos de *Euterpe edulis* Mart., nesta floresta, é atípica, resultado da extração e comercialização clandestina desta palmeira, na região.

Floresta de encosta - Localizada às margens do Rio da Fazenda, nas encostas do vale formado pelo Morro do Cuzuzeiro e pelo Morro do Corisco, distante cerca de 4 km da praia. Das áreas aqui amostradas, esta é a que melhor caracteriza a Floresta Pluvial Tropical Atlântica ou floresta atlântica chuvosa (Morellato *et al.* 2000) no que diz respeito à alta diversidade específica e aos níveis elevados de endemismo (Sanchez *et al.* 1999). A estratificação é pouco evidente, com dossel a cerca de 20 m de altura e árvores emergentes de até 40 m (para descrição detalhada ver Sanchez *et al.* 1999 e Morellato *et al.* 2000).

Seleção das espécies amostradas - Na floresta de planície foram demarcadas quatro trilhas totalizando cerca de 500 m. Árvores foram marcadas com fita adesiva plástica, segundo a ordem de aparecimento em ambos os lados das trilhas, conforme os seguintes critérios: a) distância de, no máximo, quatro metros da beira da trilha; b) visibilidade da copa suficiente para observar as fenofases; e c) perímetro à altura do peito superior ou igual a 10 cm. Este procedimento foi desnecessário na floresta de restinga e na floresta de encosta, pois estudos fenológicos prévios serviram de referência para a seleção das espécies a serem analisadas neste trabalho (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000).

As nove espécies analisadas (tabela 1) foram selecionadas de acordo com os seguintes critérios: a) número mínimo de cinco indivíduos observados por floresta que, segundo Fournier & Charpantier (1975), deve ser maior que cinco e próximo de 10 exemplares.; b) espécies que cumpram com o critério anterior e cujo comportamento fenológico pudesse ser comparado em pelo menos duas das três florestas amostradas.

Observações fenológicas - O período de observação foi de novembro de 1994 a maio de 1996, exceto para a área de floresta de restinga, em que as observações restringiram-se ao período entre abril de 1995 e maio de 1996. Observações preliminares, efetuadas a partir de agosto de 1994 na floresta de planície e na floresta de encosta e o estudo de Talora &

Tabela 1. Lista das espécies estudadas e respectivas famílias, com número de indivíduos amostrados em cada formação florestal e o estrato ocupado.

FAMÍLIA Espécies	Número de Indivíduos			Estrato ocupado
	Floresta de Restinga	Floresta de Planície	Floresta de Encosta	
ANNONACEAE				
<i>Guatteria australis</i> St.-Hill.	19	21	2	sub-dossel
ARALIACEAE				
<i>Didymopanax calvum</i> Decne. & Planch.	6	7	-	dossel
ARECACEAE				
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	10	-	17	dossel
<i>Syagrus pseudococcos</i> (Raddi) Glassm.	-	9	8	dossel
BIGNONIACEAE				
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	12	11	-	dossel
EUPHORBIACEAE				
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Fr. Allem.	-	10	5	emergente
MELIACEAE				
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	12	10	2	sub-dossel
MYRTACEAE				
<i>Marlierea obscura</i> Berg		7	7	dossel
PROTEACEAE				
<i>Euplassa cantareirae</i> Sleum.	10	8	-	dossel

Morellato (2000), foram utilizados na determinação da periodicidade, frequência, duração, época e sincronia dos eventos fenológicos. As observações foram mensais (Frankie *et al.* 1974, Fournier & Charpantier 1975), com auxílio de binóculo, registrando-se dados de floração, frutificação, brotamento e queda foliar. As fenofases foram definidas segundo Morellato *et al.* (1989), sendo: floração - período em que as árvores apresentam as flores em antese (flores abertas); frutificação - período em que os frutos estão maduros e prontos para serem dispersos; brotamento e queda foliar, agrupando as populações em três categorias: decídua, semidecídua e perenifólia. A intensidade dos eventos fenológicos foi estimada individualmente através de uma escala semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4), com intervalo de 25% entre elas (ver Fournier 1974, Bencke & Morellato, dados não publicados).

O material botânico coletado foi depositado no Herbarium Rioclaense (HRCB) da Universidade Estadual Paulista - Instituto de Biociências de Rio Claro.

Análise de dados – Dois métodos de análise foram aplicados aos dados coletados, segundo critérios definidos por Bencke & Morellato (dados não publicados): (a) Percentual de intensidade de Fournier – método proposto por Fournier (1974) onde a partir dos valores obtidos em campo através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4) é calculada a porcentagem de intensidade de cada fenofase, sendo considerado o melhor método para descrever fenofases e representação gráfica (ver Fournier 1974, Bencke & Morellato, dados não publicados, para cálculos e

comentários); (b) Índice de atividade (ou porcentagem de indivíduos) – utilizado para estimar a sincronia, indicando a proporção de indivíduos amostrados que estão manifestando determinado evento fenológico. Foi considerado evento fenológico não sincrônico ou assincrônico: < 20% de indivíduos na fenofase; pouco sincrônico ou sincronia baixa: 20-60% de indivíduos na fenofase e sincronia alta: > 60% de indivíduos na fenofase (tabela 2).

Resultados

O comportamento fenológico das nove espécies arbóreas foi comparado combinando-se as três florestas duas a duas, pois nenhuma espécie ocorreu com número mínimo suficiente (cinco indivíduos) nas três florestas (tabela 1). O número de indivíduos amostrados por espécie em cada área variou entre dois e 21. Dados fenológicos brutos podem ser solicitados ao autor para correspondência.

Floresta de restinga × Floresta de planície - Em *Guatteria australis*, a queda foliar, na floresta de restinga, foi inconspícua, mantendo um ritmo estável e de intensidade reduzida (figura 1A), com alta sincronia entre os indivíduos amostrados (tabela 2). A amostra populacional da floresta de planície mostrou regularidade e sincronismo na queda foliar apenas nos últimos dez meses de observação, com redução na intensidade

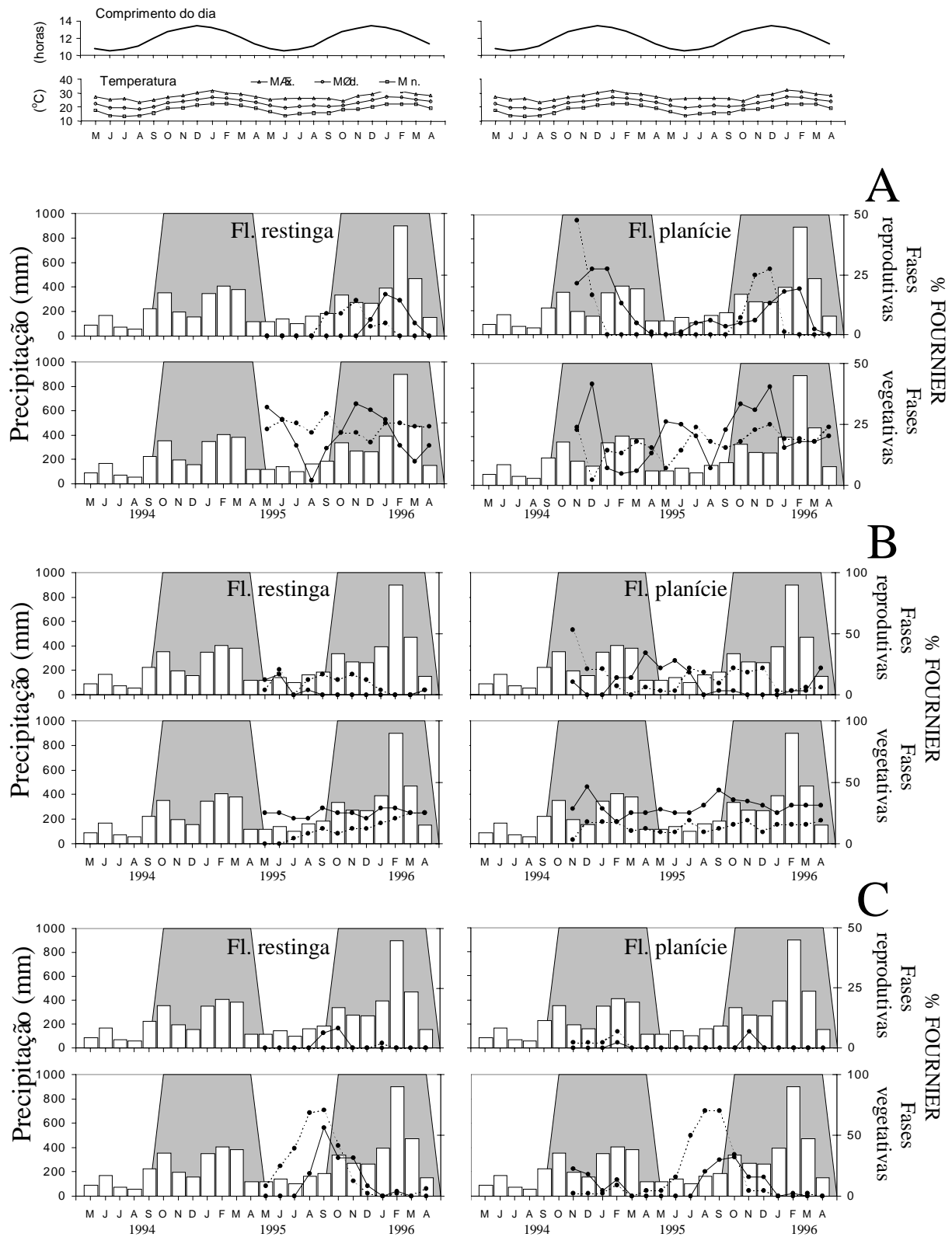


Figura 1. Comparação da fenologia de espécies arbóreas em floresta de restinga e floresta de planície e as condições climáticas durante o período de estudo. A. *Guatteria australis*; B. *Didymopanax calvum*. C. *Jacaranda puberula*. Convenções - % de intensidade de Fournier: fases reprodutivas: —•— = floração; - - - - = frutificação; fases vegetativas: —•— = brotamento; - - - - = queda foliar; variáveis climáticas: precipitação total mensal = barras; áreas em cinza = períodos superúmidos (médias de precipitação mensal dos últimos 30 anos acima de 200 mm); comprimento do dia na latitude 23° S (Ometto 1981).

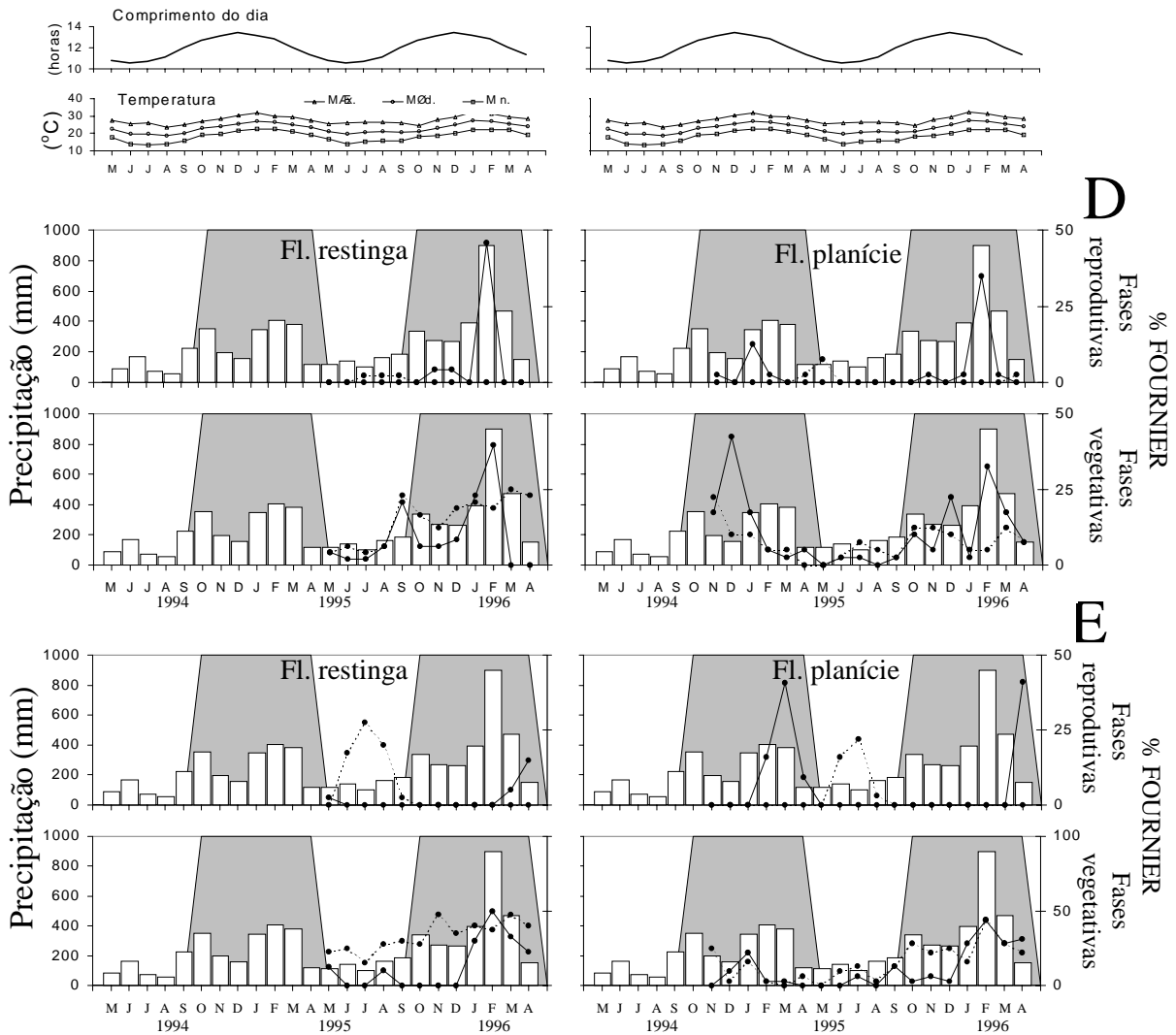


Figura 1(continuação). Comparação da fenologia de espécies arbóreas em floresta de restinga e floresta de planície e as condições climáticas durante o período de estudo. D. *Guarea macrophylla*. E. *Euplassa cantareirae*. Convenções - % de intensidade de Fournier: fases reprodutivas: —•— = floração; - -•- - = frutificação; fases vegetativas: —•— = brotamento; - -•- - = queda foliar; variáveis climáticas: precipitação total mensal = barras; áreas em cinza = períodos superúmidos (médias de precipitação mensal dos últimos 30 anos acima de 200 mm); comprimento do dia na latitude 23° S (Ometto 1981).

em dezembro/1994 e maio/1995. Em ambas as florestas não houve relação entre a queda foliar e a pluviosidade, visto que os indivíduos amostrados perderam folhas tanto no período super-úmido quanto no período menos úmido. A produção de folhas novas foi semelhante nas duas populações, com dois picos ao longo do ano: um no início da estação menos úmida e outro no início da estação super-úmida (figura 1A). Estes períodos foram intercalados por breves, mas acentuadas reduções de intensidade da fenofase. O sincronismo foi elevado tanto entre os indivíduos de cada amostra quanto entre as duas populações observadas. *Guatteria* foi considerada não decídua nas duas florestas.

Na floresta de restinga os indivíduos de *G. australis* apresentaram, em nível individual, floração anual, mostrando este padrão também em nível populacional, embora com baixa sincronia (figura 1A, tabela 2). A floração ocorreu entre dezembro/1995 e março/1996, na estação super-úmida, com pico de intensidade em janeiro/1996, repetindo o padrão anual encontrado por Talora & Morellato (2000) para esta mesma amostra. Na floresta de planície, entretanto, *G. australis* apresentou, em nível individual, dois tipos de floração: anual e sub-anual. Em nível populacional a floração estendeu-se por todo o período de observação, caracterizando um padrão do tipo contínuo (senso

Tabela 2. Grau de sincronia por fenofase, em porcentagem de indivíduos, estimado no período de máxima atividade das espécies, em cada floresta.

Espécie	Floresta de restinga				Floresta de planície			
	Flor	Fruto	Queda	Broto	Flor	Fruto	Queda	Broto
<i>Guatteria australis</i>	68	58	100	100	76	86	100	100
<i>Didymopanax calvum</i>	50	67	100	100	75	71	75	100
<i>Jacaranda puberula</i>	25	8	100	100	18	18	100	91
<i>Guarea macrophylla</i>	100	8	100	100	80	30	90	100
<i>Euplassa cantareirae</i>	60	90	100	100	75	62	100	100

Espécie	Floresta de planície				Floresta de encosta			
	Flor	Fruto	Queda	Broto	Flor	Fruto	Queda	Broto
<i>Syagrus pseudococos</i>	44	56	100	100	37	50	75	100
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	70	40	100	100	80	20	100	100
<i>Marlierea obscura</i>	14	29	100	100	43	29	86	100

Espécie	Floresta de restinga				Floresta de encosta			
	Flor	Fruto	Queda	Broto	Flor	Fruto	Queda	Broto
<i>Euterpe edulis</i>	20	50	50	100	35	18	59	100

Newstrom *et al.* 1994), com produção de flores interrompida esporádica e brevemente. Os indivíduos foram pouco sincrônicos nos meses de floração intensa e assincrônicos durante o período de menor intensidade.

Tanto na floresta de restinga quanto na floresta de planície *G. australis* exibiu frutificação anual, com cerca de 4-5 meses de duração e picos de intensidade em novembro/1995 e novembro/1996 (figura 1A). A amostra populacional da floresta de planície apresentou elevado sincronismo apenas nos meses de maior intensidade, enquanto a amostra da floresta de restinga revelou um baixo sincronismo (tabela 2). O período para a maturação dos frutos desta espécie foi bastante longo nas duas florestas, sendo comum encontrarem-se indivíduos em plena floração e apresentando frutos da floração anterior.

A queda foliar nos indivíduos de *Didymopanax calvum* foi discreta nas duas áreas amostradas (figura 1B). Na floresta de restinga a intensidade desta fenofase e o número de indivíduos manifestando este evento foram muito variáveis. Na floresta de planície a perda foliar manteve um ritmo estável, com pequenas oscilações. O surgimento de brotos foliares foi constante nos indivíduos amostrados na floresta de restinga, sem picos de intensidade pronunciados. Na floresta de planície foram observados dois picos de intensidade, pouco pronunciados, em dezembro/1994 e setembro/1995 (figura 1B). Em ambas as áreas o padrão de mudança foliar foi não-decíduo.

A floração na floresta de restinga foi anual, com maior intensidade nos meses de maio e junho/1995 (figura 1B). Esta fenofase iniciou no último mês da estação super-úmida e prolongou-se pela estação menos úmida. Na floresta de planície esta espécie floresceu com pouca intensidade ao longo de quase todo o período de observação, com pico de intensidade em abril/1995, revelando um padrão contínuo (senso Newstrom *et al.* 1994) de floração. Em ambas as áreas a frutificação foi quase contínua, com redução na intensidade da fenofase em junho/1995 e entre fevereiro-abril/1996 (floresta de restinga) e nos períodos entre março-junho/1995 e janeiro-abril/1996 (floresta de planície), com produção mais intensa no início da estação super-úmida (figura 1B).

A queda de folhas nas populações de *Jacaranda puberula* das duas florestas, iniciou-se em junho/1995, aumentando em julho, com pico de intensidade em agosto-setembro/1995, no final da estação menos úmida, com alta sincronia entre os indivíduos (figura 1C, tabela 2). Nas duas populações o surgimento de folhas novas concentrou-se entre os meses de agosto e setembro/1995, coincidindo com o final da atividade de queda foliar (figura 1C). O pico de intensidade do brotamento ocorreu em setembro na floresta de restinga e em outubro na floresta de planície. *J. puberula* foi considerada como espécie decídua, com ritmo e intensidade semelhantes nas duas populações.

Na floresta de restinga a floração foi anual, iniciando em setembro/1995, no final da estação menos úmida, com pico de intensidade em outubro/1995. Na floresta de planície foram observadas duas florações: uma breve e pouco intensa, em fevereiro/1995 e outra, mais intensa, em outubro-novembro/1995, ambas durante a estação super-úmida (figura 1C). A intensidade de frutificação foi maior em janeiro/1996 na floresta de restinga e em fevereiro/1995 na floresta de planície, no meio da estação super-úmida. As fases reprodutivas de *J. puberula* foram pouco intensas e assíncronas em ambas as populações (tabela 2).

Nas duas populações de *Guarea macrophylla* a perda de folhas foi contínua, não apresentando pico de intensidade evidente (figura 1D), caracterizando padrão não decíduo de mudança foliar. O sincronismo foi elevado, principalmente nos meses com maior intensidade de queda foliar, durante a estação super-úmida (v. tabela 2). Na floresta de restinga o brotamento ocorreu em dois períodos dentro da estação super-úmida: em setembro/1995 e mais intensamente em janeiro-fevereiro/1996. Na floresta de planície este evento apresentou-se de forma semelhante, porém nos meses de dezembro/1994, dezembro/1995 e fevereiro-março/1996 (figura 1D). Em ambas as populações o sincronismo entre os indivíduos foi elevado (tabela 2) e o aumento na intensidade desta fenofase precedeu o início da floração e o aumento na pluviosidade.

O ritmo de produção de flores foi semelhante nas duas populações (figura 1D). Foram observadas duas florações seguidas, dentro da estação super úmida, intercaladas por apenas um mês. A primeira foi menos intensa e assíncrona (nov-dez/95), enquanto a segunda foi mais intensa e com elevada sincronia (janeiro/94, fevereiro/1996). A frutificação ocorreu em épocas diferentes nas duas florestas amostradas (figura 1D). Na floresta de restinga a produção de frutos ocorreu de julho a setembro/1995; na floresta de planície, ocorreu nos meses de abril e maio/1995, e abril/1996.

Em *Euplassa cantareirae*, os indivíduos observados perderam folhas durante todo o período de observações, com maior intensidade durante o período súper-úmido, nas duas áreas amostradas (figura 1E). A intensidade e sincronismo foram maiores na amostra da floresta de restinga (tabela 2). O brotamento ocorreu com pouca intensidade, mas de forma constante, nas duas populações, durante todo o período de observação. Nos meses que precederam o início da floração o brotamento foi mais intenso (fevereiro/96) e simultâneo à queda de folhas, evidenciando o caráter semi-decíduo desta espécie (figura 1E).

A floração foi anual nas duas florestas amostradas, com pico de intensidade em março/1995 e abril/1996, no final da estação super-úmida (figura 1E). A produção de frutos também foi anual, com maior intensidade em julho nas florestas de restinga e de planície, durante o período menos chuvoso, e maior sincronia na floresta de restinga (tabela 2).

Floresta de planície × floresta de Encosta - *Syagrus pseudococos* é uma espécie que ocorre tanto na floresta de encosta quanto na floresta de planície, *S. pseudococos* apresentou ritmo contínuo de queda de folhas, com pouca intensidade, durante todo o período de observação (figura 2A). A sincronia entre os indivíduos amostrados foi maior na floresta de encosta, variando entre 50 e 75% (tabela 2). Os indivíduos amostrados nas duas florestas produziram folhas novas ao longo de todo o período de observação, com diferentes graus de intensidade, sempre inferior a 25% (figura 2A). Na floresta de encosta o ritmo de brotamento foi intermitente, mas o sincronismo entre indivíduos foi, geralmente, superior a 80%. Na floresta de planície esta fenofase foi menos intermitente, mas igualmente com alta sincronia entre os indivíduos (tabela 2).

Nas duas florestas a floração foi anual, com duração de quatro meses, iniciando no final da estação super-úmida e cessando no início da estação menos úmida (figura 2A). Os picos de intensidade, na floresta de encosta, ocorreram em março-abril/1995 e em abril/1996. Na floresta de planície o pico de intensidade ocorreu em fevereiro/1995 e em abril/1996. Não houve sincronia entre os indivíduos, mas houve sincronia entre as duas populações (tabela 2). A frutificação, nas duas áreas amostradas, ocorreu ao longo de todo o período de observação, intercalada por períodos sem frutos que variaram entre um a quatro meses. A intensidade desta fenofase foi maior em janeiro/1995 e novembro/1995, na floresta de encosta, e em novembro/1994, na floresta de planície (figura 2A), durante a estação super-úmida.

Hyeronima alchorneoides, apesar de ser uma espécie perenifólia, perdeu folhas com maior intensidade nos meses de junho a novembro/1995, durante a estação menos úmida e início da estação super-úmida (figura 2B), com alto sincronismo entre os indivíduos das duas populações (tabela 2). A produção de folhas novas foi contínua em ambas as florestas, com sincronia elevada entre os indivíduos e baixa intensidade, ocorrendo no final da estação menos-úmida até meados da estação super-úmida (figura 2B). Na floresta de encosta a maior intensidade de brotamento foi observada entre os meses de agosto e

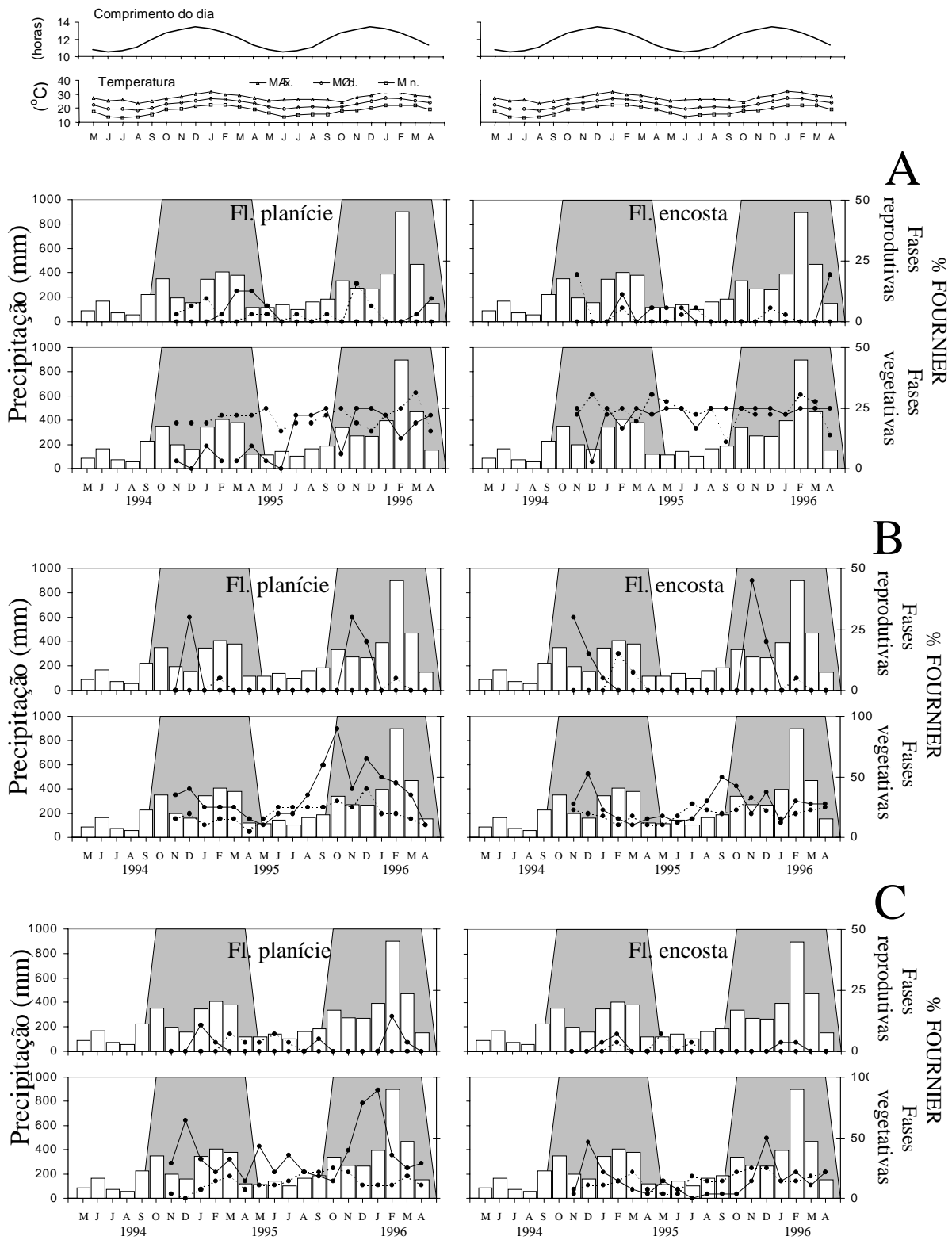


Figura 2. Comparação da fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície e floresta de encosta e as condições climáticas durante o período de estudo. A. *Syagrus pseudococos*. B. *Hyeronima alchorneoides*. C. *Marlierea obscura*. Para convenções veja figura 1.

dezembro/1995, com pico em outubro/1995; na floresta de planície a maior intensidade ocorreu em setembro/1995 e dezembro/1995.

A floração foi anual, com duração de 1-2 meses e percentual de intensidade inferior a 50% (figura 2B, tabela 2). Nas duas áreas o pico de intensidade ocorreu na estação super-úmida, em dezembro/1994 e em novembro/1995, na floresta de encosta, e em novembro/1994 e 1995, na floresta de planície, demonstrando elevado sincronismo entre as populações. O sincronismo entre os indivíduos foi maior na floresta de encosta. A frutificação também foi anual, com 1-2 meses de duração e baixíssimos níveis de intensidade nas duas florestas estudadas. A produção máxima de frutos maduros ocorreu sempre em fevereiro (figura 2B). O grau de sincronismo entre as populações foi elevado, porém, poucos indivíduos de cada amostra manifestaram a fenofase, resultando na assincronia dentro das populações.

Marlierea obscura é uma espécie perenifólia, e perdeu poucas folhas ao longo de todo o período de observação (figura 2C). Os meses de maior intensidade de queda foliar foram os mesmos nas duas florestas, predominantemente na estação super-úmida. O brotamento ocorreu sempre na estação super-úmida. Em ambas as áreas esta fenofase foi constante, mas com variações de intensidade. A maior porcentagem de intensidade ocorreu em dezembro e janeiro nas florestas de planície e encosta. O grau de sincronismo entre os indivíduos e entre as populações foi elevado (tabela 2).

A floração foi anual concentrada na estação super-úmida, em janeiro-fevereiro, nas duas florestas (figura 2C). Embora a frutificação tenha sido anual nas duas populações analisadas, a duração foi diferente em cada uma delas. Na floresta de encosta a produção de frutos foi contínua durante cinco meses; na floresta de planície a frutificação foi intermitente com intervalos de 1-2 meses. Em ambas as formações florestais a intensidade da fenofase foi muito reduzida, ocorrendo no final da estação super-úmida e prolongando-se até meados da estação menos úmida. O grau de sincronismo entre os indivíduos amostrados foi baixo, sempre inferior a 30% (tabela 2).

Floresta de restinga × Floresta de encosta - Em *Euterpe edulis*, a queda foliar foi constante e inconspícua (figura 3), ressaltando o caráter perenifólio dessa palmeira. Os indivíduos amostrados na encosta apresentaram baixo sincronismo para esta fenofase, variando entre 41 e 65%, e aqueles da floresta de restinga foram assincrônicos (tabela 2). Na floresta de restinga a intensidade de brotamento manteve-se

constante, enquanto na floresta de encosta, no período entre novembro/1994 e junho/1995 a intensidade foi menor do que no período seguinte. Os indivíduos de *E. edulis* apresentaram elevado grau de sincronismo para esta fenofase em todo o período de observação na floresta de restinga. Na floresta de encosta o sincronismo foi maior no mesmo período com aumento da intensidade de brotamento, a partir de julho/1995.

A floração foi anual, com duração de dois meses na floresta de restinga e três-quatro meses floresta de encosta, onde foi mais intensa (figura 3). Entretanto, a intensidade máxima ocorreu principalmente nos meses de novembro e dezembro nas duas florestas. Houve sincronismo entre as duas populações, mas não entre os indivíduos dentro de cada população (tabela 2). A frutificação foi anual nas florestas de encosta e restinga, com duração de três-quatro meses, iniciando imediatamente após o final da floração, no final da estação super-úmida, estendendo-se por um ou dois meses na estação menos úmida, com pico de intensidade em abril-maio em ambas as populações.

Discussão

O presente estudo revelou que populações localizadas em tipos florestais diferentes, porém próximas entre si e sujeitas às mesmas condições climáticas mantêm, em geral, o mesmo comportamento fenológico. Das nove espécies comparadas, sete (78%) conservaram o mesmo ritmo de floração nas áreas consideradas, com deslocamento do evento de apenas um ou dois meses de um ano para o outro. Embora o número de espécies comparadas tenha sido reduzido, uma análise comparativa do comportamento fenológico daquelas espécies que não alcançaram um *n* apropriado para estudos fenológicos populacionais reforça esta conclusão (Bencke 1999).

Este estudo também mostrou que existem diferenças no comportamento fenológico dependendo dos níveis de análise ou abordagem (individual e populacional) e que essas diferenças não podem ser negligenciadas, como tem ocorrido na análise da fenologia de plantas tropicais (Newstrom *et al.* 1994). No presente estudo, isto pode ser exemplificado através das espécies *Gutteria australis* e *Didymopanax calvum*, que apresentaram diferentes tipos de floração na floresta de restinga e na floresta de planície.

Na floresta de restinga, todos os indivíduos de *G. australis* que floresceram apresentaram floração do tipo anual - um episódio de floração por ano (figura 4A) e este também foi o padrão observado em nível

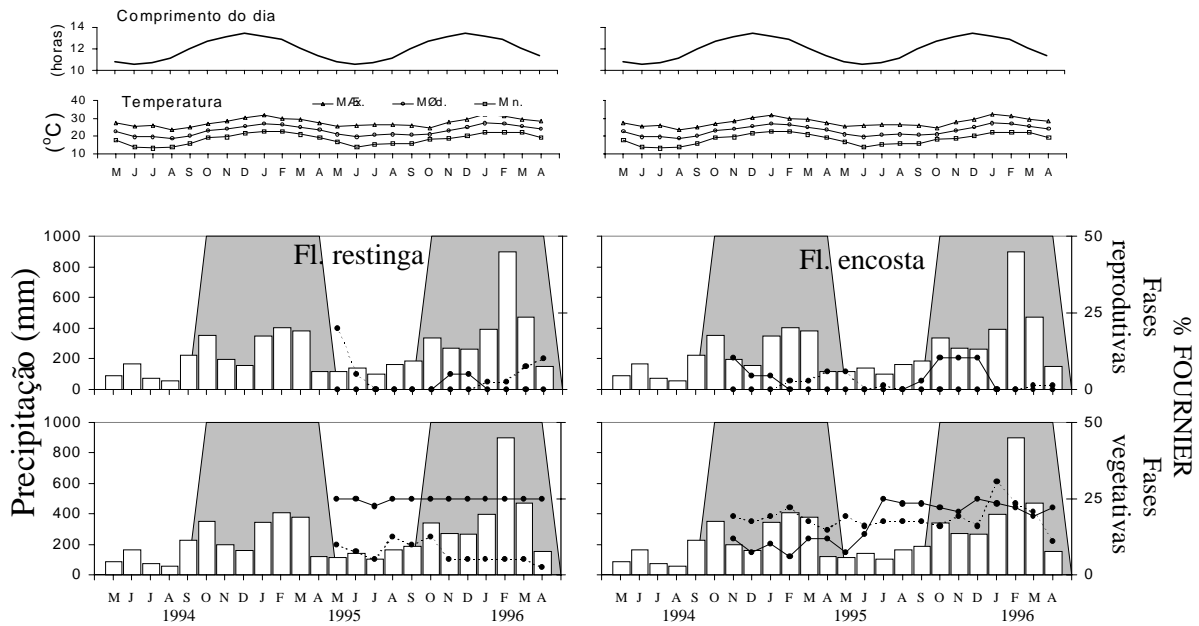


Figura 3. Comparação da fenologia de *Euterpe edulis* em floresta de restinga e floresta de encosta e as condições climáticas durante o período de estudo. Para convenções veja figura 1.

populacional. Já na floresta de planície, em nível individual foram observados dois tipos de floração: anual, com 66,5% da amostra e floração sub-anual – mais de um episódio de floração por ano, com 33,5% (figura 4B). Neste caso, o padrão observado, em nível populacional, foi quase contínuo. De modo semelhante, todos os indivíduos de *D. calvum* amostrados na floresta de restinga apresentaram floração do tipo anual, enquanto os indivíduos amostrados na floresta de planície apresentaram floração anual (50%), floração sub-anual (25%) ou não floresceram (25%). Portanto, nestas espécies, a heterogeneidade de padrões individuais e o conseqüente baixo grau de sincronismo entre os indivíduos de cada amostra da floresta de restinga foram os fatores determinantes das diferenças no padrão de floração entre florestas. Segundo Bullock (1982) e Newstrom *et al.* (1994), padrões de floração quase contínuos podem ser apresentados por populações mais assíncronas, como aconteceu com *G. australis* e *D. calvum* na floresta de restinga.

A heterogeneidade de padrões individuais em uma população pode ser decorrente de diferenças no microhabitat (Newstrom *et al.* 1994). Heideman (1989) encontrou diferenças significativas nas taxas de produção de flores e frutos associadas às variações florísticas e/ou edáficas entre áreas próximas de floresta tropical. Apesar da proximidade entre as populações analisadas neste estudo, as florestas que as abrigam são

diferentes sob vários aspectos e apresentam características peculiares que podem interferir direta ou indiretamente no comportamento fenológico das plantas. A altura do dossel e a estratificação, por exemplo, influenciam na quantidade de energia radiante que atinge as folhas do sub-bosque. Segundo Wright & van Schaik (1994), a energia radiante no interior da floresta reduz-se exponencialmente à medida que atravessa os estratos em direção ao solo. Portanto, é presumível que uma espécie de sub-bosque como *G. australis*, sob um dossel baixo como o da floresta de restinga, receba quantidades maiores de energia radiante do que os indivíduos desta espécie que estão sob um dossel mais alto e estratificado, como aquele da floresta de planície.

Na floresta de restinga, durante os meses de maior precipitação, a freqüente movimentação e exposição do lençol freático mantém algumas partes do solo encharcadas durante a estação super-úmida, principalmente de janeiro a março (Bencke & Morellato, dados não publicados). Estudos indicam que plantas podem apresentar alterações anatômicas (Bianchini *et al.* 2000) e/ou fisiológicas (Grichko & Glick 2001) como resposta à inundação. Os diferentes tipos de floração apresentados pelas populações de *Guatteria australis* e *D. calvum* na floresta de restinga e na floresta de planície podem estar relacionados, pelo menos em parte, ao encharcamento sazonal do solo na floresta de

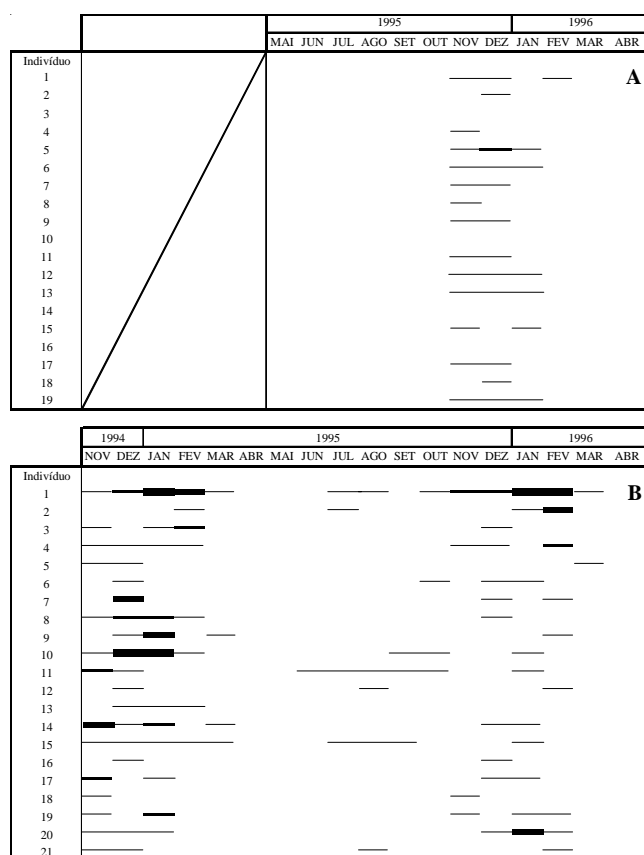


Figura 4. Padrão de floração dos indivíduos de *Guatteria australis* em floresta de restinga (A) e em floresta de planície (B). As linhas representam as diferentes intensidades de floração conforme a seguinte escala: intensidade 1 = —; intensidade 2 = —; intensidade 3 = —; e intensidade 4 = ■.

restinga, que limitaria o período de floração dos indivíduos nesta vegetação ao período pré-encharcamento. Entretanto, a complexidade destes processos fisiológicos e suas relações com a fenologia da floração destas espécies precisa ser avaliada com mais detalhes. Estudos recentes abordando aspectos da fisiologia e sua relação com a fenologia em árvores de florestas tropicais têm evidenciado uma grande influência de características endógenas das espécies, associadas ou não a variações ambientais, determinando suas respostas fenológicas (Borchert 1994a, b, Rivera & Borchert 2000). Este é um campo de pesquisa que poderá elucidar, além do comportamento fenológico das espécies, seus padrões de distribuição e ocorrência em diferentes tipos de vegetação.

Agradecimentos – As autoras agradecem V.B. Zipparro pela leitura do manuscrito e sugestões; ao Instituto Florestal pela permissão de pesquisa no NDP; a A. Takahasi e aos

funcionários do NDP pelo auxílio nos trabalhos de campo; à FAPESP (proc. n. 93/3604-9) pelo apoio financeiro; ao CNPq pela bolsa de mestrado de C.S.C. Bencke e de produtividade em pesquisa de L.P.C. Morellato; a análise e redação deste trabalho foi facilitada pelo apoio da FAPESP ao Laboratório de Banco de Dados Fenológicos (proc. n. 95/09626-0).

Referências bibliográficas

- ALENCAR, J.C., ALMEIDA, R.A. & FERNANDES, N.P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9:163-198.
- ALENCAR, J.C. 1990. Interpretação fenológica de espécies lenhosas de campina na Reserva Biológica de Campina do INPA ao Norte de Manaus. *Acta Amazonica* 20:145-183.
- ALENCAR, J.C. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na reserva Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazonica* 24:161-182.
- AUGSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62:775-788.
- BENCKE, C.S.C. 1999. Estudo comparativo do comportamento fenológico de espécies arbóreas em três áreas de Floresta Atlântica no Litoral Norte do Estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- BIANCHINI, E., MEDRI, M.E., PIMENTA, J.A., GILONI, P.C., KOLB, R.M. & CORREA, G.T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St. Hil. *Interciencia* 25:436-441.
- BORCHERT, R. 1994a. Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449.
- BORCHERT, R. 1994b. Induction of rehydratation and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8:198-204.
- BROWN JR., K.S., & BROWN, G.G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In *Tropical deforestation and species extinction* (T.C. Whitmore & J.A. Sayer, eds.). Chapman & Hall, London, p.119-142.
- BULLOCK, S.H. 1982. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree *Compsonera sprucei*. *Oecologia* 55:238-242.
- CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1996. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba, SP. *Naturalia* 20:89-105.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60:147-170.

- FERNANDEZ, A. & BEZERRA, P. 1990. Estudo fitogeográfico do Brasil. Stylus Comunicações, Fortaleza.
- FOURNIER, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- FOURNIER, L.A. & CHARPANTIER, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25:45-48.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
- GRICHKO, V.P. & GLICK, B.R. 2001. Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 39:1-9.
- HEIDEMAN, P.D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 77:1059-1079.
- HILTY, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12:292-306.
- JOLY, C.A., LEITÃO FILHO, H.F. & SILVA, S.M. 1991. O patrimônio florístico. In *Mata Atlântica* (Fundação SOS Mata Atlântica, org.). Editora Index, Rio de Janeiro, p.97-107.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México.
- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3:325-356.
- MORELLATO, L.P.C. 1995. As estações do ano na floresta. In *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra* (L.P.C. Morellato & H.F. Leitão Filho, orgs.). Unicamp, Campinas, p.37-41.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUES, R.R., LEITÃO FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semi-decídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 50:163-173.
- MORELLATO, L.P.C., LEITÃO FILHO, H.F., RODRIGUES, R.R., & JOLY, C.A. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 50:149-162.
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.S.C., ROMERA, E.C. & ZIPPARRO, V. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811-823.
- NEWSTRON, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- ORTIZ, R. 1990. Fenologia de arboles en un bosque semideciduo tropical del estado Cojedes. *Acta Botanica Venezolana* 16:93-116.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188.
- PERES, C.A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica* 26:285-294.
- PORRAS, R.C. 1991. Fenologia de *Quercus seemanii* Lieb. (Fagaceae), en Cartago, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 39:243-248.
- RIVERA, G. & BORCHERT, R. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree Physiology* 21:201-212.
- SANCHEZ, M., PEDRONI, F., LEITÃO-FILHO, H.F. & CESAR, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22:31-42.
- SCARIOT, A., LIERAS, E. & HAY, J.D. 1995. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. *Biotropica* 27:168-173.
- TALORA, D.C. & MORELLATO, L.P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:13-26.
- WRIGHT, S.J. & VAN SCHAIK, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143:192-199.